

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab.

Biologiske Meddelelser. **IX**, 1.

MARINE ALGÆ
FROM THE CANARY ISLANDS
ESPECIALLY FROM TENERIFFE AND GRAN CANARIA

III. RHODOPHYCEÆ

PART III

CERAMIALES

BY

F. BØRGESEN



KØBENHAVN

HOVEDKOMMISSIONÆR: ANDR. FRED. HØST & SØN, KGL. HOF-BOGHANDELI

BIANCO LUNOS BOGTRYKKERI A/S

1930

Pris: Kr. 7,50.

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskabs videnskabelige Meddelelser udkommer fra 1917 indtil videre i følgende Rækker:

**Historisk-filologiske Meddelelser,
Filosofiske Meddelelser,
Mathematiske-fysiske Meddelelser,
Biologiske Meddelelser.**

Hele Bind af disse Rækker sælges 25 pCt. billigere end Summen af Bogladepriserne for de enkelte Hefter.

**Selskabets Hovedkommissionær er *Andr. Fred. Høst & Søn*,
Kgl. Hof-Boghandel, København.**

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab.

Biologiske Meddelelser. **IX**, 1.

MARINE ALGÆ
FROM THE CANARY ISLANDS
ESPECIALLY FROM TENERIFFE AND GRAN CANARIA

III. RHODOPHYCEÆ

PART III

CERAMIALES

BY

F. BØRGESEN



KØBENHAVN

HOVEDKOMMISSIONÆR: ANDR. FRED. HØST & SØN, KGL. HOF-BOGHANDEL

BIANCO LUNOS BOGTRYKKERI A/S

1930

The present paper, the last part of the Canarian Algæ which I intend to work out, since I hope a specialist will subsequently treat the *Cyanophyceæ*, comprises the last part of the *Rhodophyceæ*, viz. the *Ceramiales*.

In the introduction to the first part I have given a short account of my journey 1920—21 to the Canary Islands so I need not come back to it now.

There I have also mentioned the essential works which have contributed to increase our knowledge of the Canarian Algæ. Here I shall only add that a few species are mentioned in the work of BORY DE ST.-VINCENT, "Essais sur les Isles Fortunées", Paris an XI, 1803 and in a small note by L. GAIN et ROBERT MIRANDE, "Note sur les Algues recueillies par M. L. GARRETA aux îles Salvages et Canaries", published in "Bulletin du Muséum d'Histoire naturelle", 1912, no. 7.

In the previously published parts of this work I have several times pointed out the comparatively large and remarkable likeness between the algal flora of the Canary Islands and that of the West Indies. Of course this does not mean that the much more distant algal flora of the American side of the ocean and that of the Canary Islands should have more species in common than that of the Canary Islands and the European-African coasts. This is by no means the case.

Of the total number of Canarian Algae mentioned in this work, altogether 326 species, 254 species (78 %) or a little more than three-fourths are also found at the shores of Europe and Africa or in the Mediterranean Sea, while 164 Canarian species (50 %) or only half the number also occur on the American side of the ocean. But even the fact that half of the Canarian Algae are common to the algal flora of the far off American side of the ocean is in itself very important.

If we consider the separate main groups of marine Algae of the Canary Islands, we find that the *Chlorophyceæ* are represented by 69 species of which 52 or 75 % are also found at the shores of the European-African side of the ocean and 48 or 70 % upon the American side. Of the 55 species of Canarian *Phæophyceæ* respectively 47 or 85 % are found at the African-European coasts, while 26 or 47 % are met with at the shores of America. And finally, of the 202 Canarian species of *Rhodophyceæ* 155 or 76 % are common to the algal flora of the European-African side of the ocean, while 90 species or 44 % are common to that of the American side. From this it will be seen that the *Chlorophyceæ* show the greatest likeness to the American flora, the *Rhodophyceæ* the least.

But whether or not this likeness may be called great at any rate a long series of species known from the West Indies are common too in the Canary Islands, and it is just the discovery of these species, which seem to have their eastern limit of distribution at the Canary Islands, that has given rise to my above-mentioned observation.

These West Indian species are the following: *Cladophoropsis membranacea*, *Chaetomorpa media*, *Cladophora fascicularis*, *Struvea ramosa*, *Siphonocladus tropicus*, *Ernadesmis verticil-*

lata, *Cymopolia barbata* (found also at Cadiz), *Caulerpa Webbiana*, *Ectocarpus rhodochortonoides*, *Ectocarpus Rallsiae*, *Sporochnus Bolleanus*, *Padina Vickersiae*, *Aglaozonia canariensis*, *Sargassum Desfontainesii*, *Acrochaetium crassipes*, *Acrochaetium gracile*, *Acrochaetium occidentale*, *Galaxaura flagelliformis* (found at Morocco), *Galaxaura cylindrica*, *Galaxaura obtusata* (found at Lisboa), *Lithophyllum accretum*, *Lithophyllum absimile*, *Lithophyllum cariboeum*, *Porolithon onkodes*, *Jania pumila*, *Phyllophora gelidiooides*, *Rhabdonia decumbens*, *Wurdemannia setacea*, *Coelarthrnum Albertisii*, *Cottoniella filamentosa*, *Spermothamnion speluncarum*, *Spermothamnion gorgoneum*, *Plumaria bipennata*, *Antithamnion Antillanum*, *Dipterosiphonia dendritica*, *Lophocladia trichoclados*.

As is evident from this list, these are all West Indian species, many of them even species characteristic of this region, and the occurrence at the Canary Islands of such a great number of West Indian species seems to be rather striking and, as already mentioned in the introduction to the *Chlorophyceae*, makes one think of the old much-disputed theory of an ancient land-connection with America and of WEGENER's theory of the shifting of the continents.¹ Now it must of course not be left out of consideration that the algal flora of the very near-by African coast is very little

¹ As regards the land-vegetation, in which also a not inconsiderable American flora-element is present, ENGLER has not only with regard to the Canary Islands, but with respect to the whole flora of Africa, treated this question in an interesting paper: "Über floristische Verwandtschaft zwischen dem tropischen Afrika und Amerika, sowie über die Annahme eines versunkenen brasiliisch-äthiopischen Continents". (Sitzungsberichte der königl. preuss. Akademie der Wissenschaften, 1905, VI.). After having discussed the various contingencies of immigration ENGLER says at last: "Für mich kam es zunächst darauf an, zu zeigen, dass die neotropische und paläotropische Flora sich in Afrika und in Amerika trotz des jetzt die beiden Erdtheile trennenden Oceans stark berühren".

known, or more correctly stated, quite unknown, and some of the species in question may possibly be found there. But even if this should be the case, and the boundaries of these species should be moved a short distance farther east, this does not interfere with the interesting fact that a number of characteristic West Indian species are also met with on the opposite side of the Atlantic Ocean. That any of these species might occur at the shores of the well-explored Mediterranean Sea does not seem very probable.

Finally I should like to point out that the present work must only be considered as a contribution to the knowledge of the algal flora of the Canary Islands. Personally I have only investigated some stretches of the coasts of Teneriffe and Gran Canaria, besides coasts which for the greater part have previously been examined by Professor SAUVAGEAU and the late M^{le} VICKERS. But there is no doubt that a more thorough investigation of the western islands, especially Palma and Hiero, as well as the eastern Lanzarote and Fuertaventura, will considerably increase the number of species of the Islands, and on this account too I am of opinion that comparisons of the present material can only be considered temporary¹.

¹ After the above had already been prepared for the press I received from M^{me} LEMOINE an interesting note "Les Algues calcaires (Mélobésières) des Canaries—Leurs affinités". (Assoc. franç. pour l'av. des sciences, 1928, p. 658—662, paru fin de Déc. 1929) about the geographical distribution of the Canarian *Melobesiae* to which I direct attention. Here I only want to note the fact that M^{me} LEMOINE points out that to her list of 29 species of Canarian *Melobesiae* published in the 4th part of this work yet another species, namely *Archolithothamnium africanum* Fosl., which is mentioned in Professor SAUVAGEAU's list of Canarian Algae, must be added. The complete number of *Melobesiae* known from the Canary Islands thus amounts to 30 species.

Finally I wish to thank all who have in different ways helped me in the composition of this work.

To the Military Governor of the Canary Islands His Excellency General MONTE VERDE and to Colonel JESUS FERRER GIMENO I desire to express my sincerest thanks for the permission to explore the Isleta which is under the care of the military authorities and therefore closed to foreigners.

For great assistance in permitting me to examine specimens from the herbaria of earlier investigators I have first of all to thank Professor LOUIS MANGIN, Director of Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, and Dr. G. HAMMEL, who with the greatest kindness undertook the work of looking out the specimens of MONTAGNE's herbarium and sending them to me. No less thanks are due to Dr. ACHILLE FORTI, Verona, the owner of PICCONE's most valuable herbarium, in which the collection of Capt. D'ALBERTIS from the Canary Islands is incorporated.

My warmest thanks are likewise due to Professor C. SAUVAGEAU, Bordeaux, who most kindly lent me his whole big collection of Canarian Algæ and permitted me to keep it here during the whole period of my work with the Canarian Algæ.

Furthermore I feel much indebted to Professor É. DE WILDEMAN, Musée botanique de l'État, Bruxelles, for having lent me specimens from the herbarium of M^{lle} VICKERS, and to many other algologists who have been of help to me by lending me material for comparison or in other ways, above all M^{me} PAUL LEMOINE, Paris, for the working out of the large group of *Melobesiaeæ* and Dr. HENNING E. PETERSEN for the determination of the species of *Caramium*. I am also much indebted to Professor L. KOLDERUP ROSENVINGE, M^{me} Dr. A. WEBER VAN BOSSE, Eerbeek, Professor

N. SVEDELIUS, Upsala, Professor H. KYLIN, Lund, Dr. M. A. HOWE, New York, Dr. OTTO CHR. SCHMIDT, Berlin and Dr. A. GEPP, London for most valuable help in various directions.

Further I wish to address my sincerest thanks to Mr. OVE ROSTRUP, mag. sc. for his valuable help in producing the figures, and likewise to Mr. O. HAGERUP, mag. sc. and Mr. G. NYGAARD, cand. mag., who have also helped in this respect.

To the Trustees of the CARLSBERG FOUNDATION I am greatly indebted for grants, especially for the production of the drawings.

R H O D O P H Y C E Æ

V. Ceramiales.

Fam. 1. *Ceramiaceæ*.

Subfam. 1. *Spermothamnieæ*.

Trailliella Batt.

1. Trailliella intricata Batt.

BATTERS, E., Some new Brit. marine Algae (Journ. of Bot., vol. 34, 1896, p. 10 and in Journ. of Bot., vol. 38, 1900, pl. 414, fig. 14). KYLIN, H., Über Spermothamnion roseolum (Ag.) Pringsh. und Trailliella intricata Batters (Bot. Notiser, 1916. p. 87). ROSENVINGE, L. KOLDERUP, Mar. Alg. Denmark, Part III, Rhodophyceæ III, 1923-24, p. 305.

Spermothamnion Turneri f. *intricata* Holmes et Batters, Annals of Bot., vol. 5, 1890, p. 86.

Spermothamnion roseolum Kylin in Arkiv for Botanik, Bd. 14, Stockholm 1915, p. 4.

According to ROSENVINGE (l. c.) non *Ceramium intricatum* Ag., Syst., Alg., 1824, p. 132, and *Callithamnion intricatum* J. Ag., Spec. Alg., vol. II, pars I, p. 19 and KÜTZING, Tab. Phyc., vol. II, pl. 62.

This species was at first considered by HOLMES and BATTERS as a var. *intricata* of *Spermothamnion Turneri*, but later, after having found specimens with tetraspores, BATTERS described it as the representative of a new genus in a vegetative state easily recognizable on account of the presence of numerous small gland cells, one of these being generally present near the upper end of each cell in the filaments.

KYLIN has made a detailed examination of this plant

and its gland cells. In a paper: "Über die Blasenzellen einiger Florideen" etc., which appeared in "Arkiv för Botanik", Bd. 14, 1915, where the plant is called *Spermothamnion roseolum* (Ag.) Pringsh., KYLIN mentions that the gland cells contain iodine. Shortly afterwards, in a reference to KYLIN's paper, KUCKUCK in "Zeitschrift f. Botanik" vol. 8, 1916 points out that the plant mentioned by KYLIN is *Trailliella*, and here too he gives a summary of his own observations regarding the glands, which agree with those of KYLIN.

In a later treatise: Über *Spermothamnion roseolum* (Ag.) Pringsh. und *Trailliella intricata* Batters" KYLIN gives a detailed description of both plants. He gives a fine figure of *Trailliella*, describes the development of the glands and adds further observations regarding their contents of iodine.

And finally ROSENVINGE, l. c., gives a very detailed description and fine figures of the plant and its formation of the tetraspores, the only known fructiferous organs of this plant.

As to the shape and size of the Canarian plant, its filaments seem to be somewhat smaller than those of the English specimens. While BATTERS found the breadth of the filaments up to 30—40 μ , the Canarian specimens rarely attain more than 24 μ . According to KYLIN the Swedish specimens are from 24—32 μ broad in the lower parts of the filaments, down to 18—22 μ in the upper ends of these, thus agreeing better with the Canarian specimens. According to ROSENVINGE the Danish specimens have a diameter of 25—38 μ .

All the Canarian specimens examined were sterile. The plant grows as an epiphyte upon larger algae forming 1—3 cm. high, very intricate bushes. It was found in low-lying

rock pools on somewhat exposed shores. The specimens were collected in March.

Gran Canaria: Playa de Santa Catalina.

Geogr. Distrib. Kattegat, Skagerak, Limfjord, Heligoland, English coast, Mediterranean Sea, coast of Massachusetts, Friday Harbor, Wash.

Sphondylothamnion Nägl.

1. *Sphondylothamnion multifidum* (Huds.) Nägl.

NÄGELI, Beiträge zur Morphol. und System. d. Ceramiaceen, p. 380. BORNET et THURET, Notes algol., II, p. 181, tab. 47. HAUCK, Meeresalgen, p. 49.

Conferva multifida Huds., Fl. Angl., p. 596. (For more synonyms compare DE TONI ,Syll. Alg., vol. IV, Florideæ, p. 1258).

This species was gathered at the Islands by M^{lle} VICKERS. Professor É. DE WILDEMAN, Musée botanique de l'État, Bruxelles, has most kindly allowed me to see the small specimens found in the Herbarium of M^{lle} VICKERS. The specimen I have examined was sterile. M^{lle} VICKERS dredged the specimens in the Puerto de la Luz in March.

Gran Canaria. Puerto de la Luz (M^{lle} VICKERS).

Geogr. Distrib. From the English coast southwards to the Canary Islands, Mediterranean Sea.

Spermothamnion Aresch.

1. *Spermothamnion repens* (Dillw.) K. Rosenvinge.

ROSENVINGE, L. KOLDERUP, Mar. Alg. Denm., Part III, Rhodophyceæ III, p. 298, where literature concerning this species is quoted.

Conferva repens Dillwyn, Brit, Conferv., pl. 18.

Var. *Turneri* (Mertens).

Spermothamnion Turneri (Mertens) *a. Turneri* Aresch., Phyceæ Scand. Mar., 1850, p. 113.

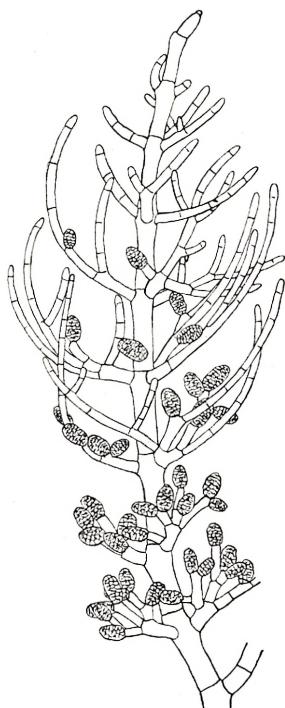


Fig. 1. *Spermothamnion repens* (Dillw.) K. Rosenv. Antheridial plant. (About 90:1).

Ceramium Turneri Mertens in ROTH,
Catalecta botanica, III, 1806, p. 127, tab.V.

ROSENVINGE has given a most detailed description of this species to which I refer the reader.

The erect filaments are as a rule oppositely branched; in an antheridial plant verticillate ramification also occurred, as from a few cells in the main filament three branches were given off. Compare Fig. 1.

The almost spherical tetrasporangia (Fig. 2) are borne a few together on short branchlets. The antheridial bodies are oval in shape, sessile or placed on a short pedicel. The specimens were gathered at the end of March near low water mark in

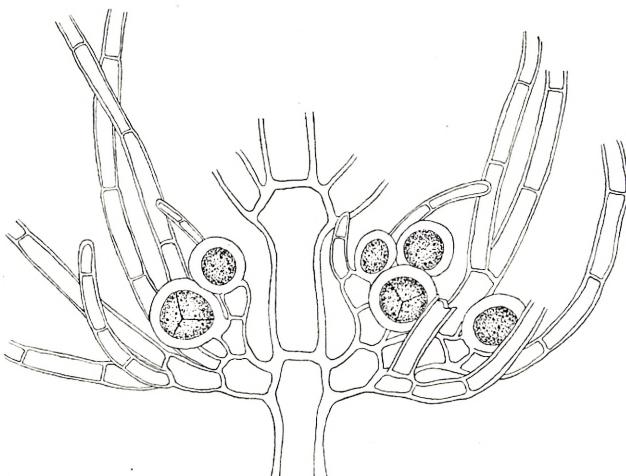


Fig. 2. *Spermothamnion repens* (Dillw.) K. Rosenv. Part of a plant with tetrasporangia. (About 200:1).

an exposed locality. This species has formerly been found at the Islands by M^{lle} VICKERS.

Gran Canaria: Puerto de la Luz (M^{lle} VICKERS), Bahia del Confital.

Geogr. Distrib. Along the coast of Europe southwards to the Canary Islands, Mediterranean Sea, coast of North America.

2. *Spermothamnion capitatum* (Schousb.) Bornet.

BORNET, Algues Schousb., p. 323, pl. III, figs. 6 and 7.

Ceramium capitatum Schousb., mscr.

The plant which I refer to this species was found as an epiphyte upon *Codium tomentosum* upon the vesicles of which the decumbent filaments creep, sending down between the vesicles short unicellular rhizoids swelled in the middle

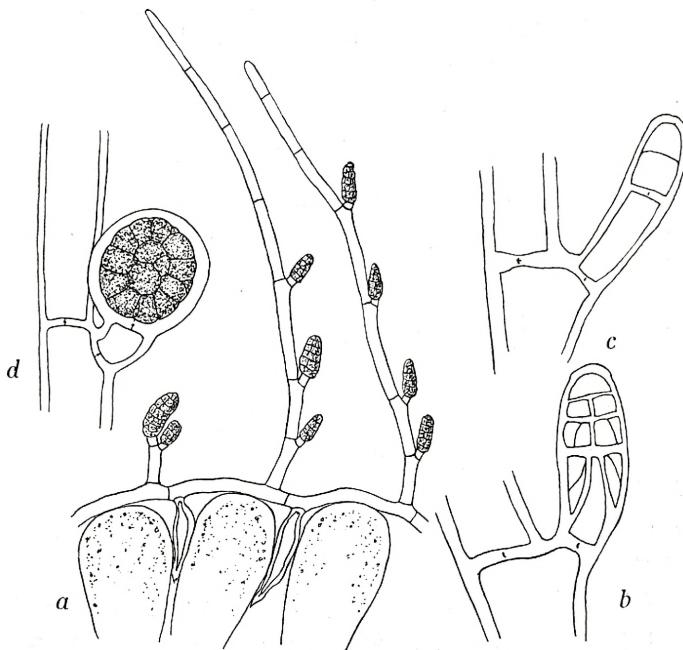


Fig. 3. *Spermothamnion capitatum* (Schousb.) Bornet. *a*, part of a plant creeping upon the vesicles of *Codium tomentosum*; *b*, *c*, development of antheridial bodies; *d*, a polysporangium. (*a*, about 75:1; *b*, *c*, about 400:1; *d*, about 225:1).

(Fig. 3 a). For instance one of the rhizoids was 27 μ broad at its origin from the mother cell and lower down at its broadest, 43 μ . The length of the rhizoids is about 150 μ . The basal creeping filaments are about 40—46 μ thick. The rhizoids are placed near the back end of the cells, while the erect filaments growing up from the creeping ones are placed near the foremost end of the cells.

The erect filaments consist of cylindrical cells about 28—40 μ thick and attaining a length of up to 5—6 times their breadth; the cells are thus a little larger than those in the plant from Morocco, according to BORNET.

Almost all the material I have seen was antheridial. The antheridial bodies (Fig. 3 a) are pedicellate, placed unilaterally up along the filaments; they are ovate-cylindrical of shape, about 100 μ long and 40 μ broad. As pointed out by BORNET, the antheridial bodies and upon the whole all the plant reminds one very much of *Spermothamnion flabellatum* from which *Spermothamnion capitatum* differs essentially by its polysporangia. Of these I have found only few. The polysporangia (Fig. 3 d) are pedicellate, nearly spherical about 80 μ long and 70 μ broad; the pedicel is about 40 μ long.

Gran Canaria: Bahia del Confital.

Geogr. Distrib. Mediterranean Sea, Canary Islands.

3. *Spermothamnion gorgoneum* (Mont.) Bornet.

BORNET in VICKERS, Alg. Canaries, p. 305.

Callithamnion gorgoneum Mont. in Ann. Sc. nat., Bot., IV. sér., vol. 8, 1857, p. 289. KÜTZING, Tab. Phycol., vol. XII, pl. 1, tab. 2, figs. c, d.

I have not gathered this species myself, but in SAUVAGEAU's collection fine specimens are present and the figures (Fig. 4) are drawn from a preparation of his. The plant has decumbent filaments creeping upon the upper

ends of the vesicles of *Codium*, sending down between these long pluricellular rhizoids (Fig. 4 a). The cells in these are

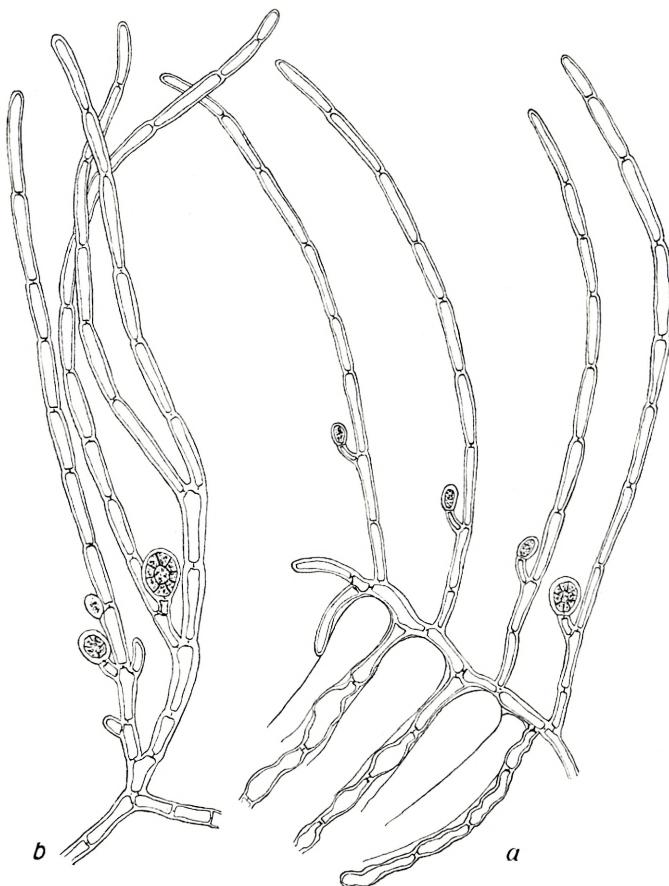


Fig. 4. *Spermothamnion gorgoneum* (Mont.) Bornet. (About 65:1).

more or less irregularly swelled in the middle. The rhizoids issue near the wall at the back end of the cells, one from each cell. The decumbent filaments are about 40μ thick and have cells 3—4 times as long.

Upwards from the cells in the decumbent filaments the erect filaments grow up. These are as a rule not branched,

but the more vigorous ones are occasionally branched a few times in the basal part (Fig. 4 b). The erect filaments are about $35\ \mu$ thick with cells about 3—4 times as long. The cells are a little swelled near the upper end.

The pedicellate polysporangia (Fig. 4 a, b) are developed near the base of the erect filaments, as a rule a single one from each of the cells, but it happens that two and in that case oppositely placed sporangia issue from the same cell. As a rule each pedicel carries only one sporangium, but now and then a second one is developed at the side of the first one.

The sporangia are about $100\ \mu$ long and $80\ \mu$ broad and contain a large number of spores.

The plant grows on *Codium adhærens*. It had sporangia in the end of December.

Teneriffe: Orotava (SAUVAGEAU). Gran Canaria: Bahia del Confital (Mlle VICKERS).

Geogr. Distrib. West Indies, Cape Verde Islands, Canary Islands.

4. *Spermothamnion speluncarum* (Collins and Hervey) Howe.

HOWE, M. A.; in BRITTON & MILLSPAUGH. The Bahama Flora, p. 578.

Rhodochorton speluncarum Collins and Herv., Algæ of Bermuda, p. 147.

I have had no original specimens of this plant to compare with mine, but according to the description by COLLINS and HERVEY and especially that by HOWE, there seems to be no doubt about the identity of the Canarian plant with that of the West Indies.

The Canarian plant was found upon rocks near low water mark where it formed a soft low velvety covering together with other small creeping algæ as *Plumaria Schousboei*, *Gelidium* etc. The base of the plant (Fig. 5 a)

consists of creeping filaments fixed to the substratum by means of shorter or longer rhizoids ending in a broader

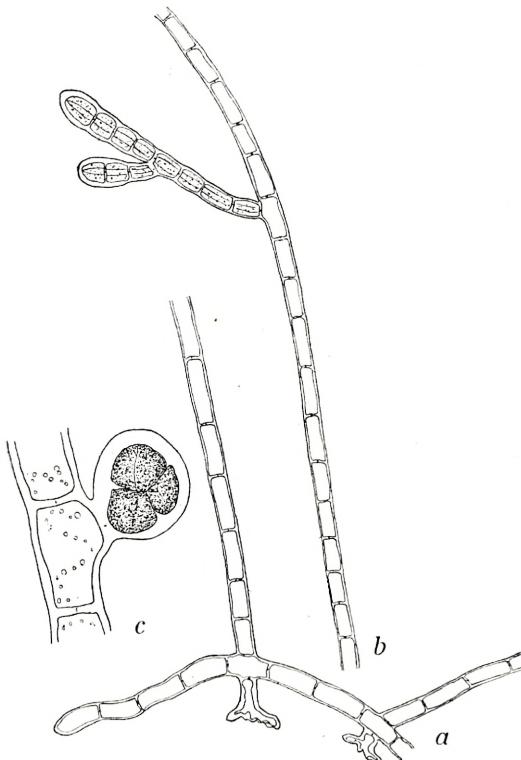


Fig. 5. *Spermothamnion speluncarum* (Collins and Herv.) Howe. *a*, basal part of a plant; *b*, upper end of an erect filament; *c*, a sporangium. (*a*, *b*, about 80 : 1; *c*, about 250 : 1).

disc. The rhizoids have no cross walls; once in a long one I saw a wall, but this is surely quite exceptional.

The prostrate filaments are more or less curved and composed of cells about 2—3 rarely 4 times as long as broad, their breadth reaching about $40\ \mu$.

On the upper side of the creeping filaments erect ones arise; in their lower parts these are about $40\ \mu$ thick, tapering slowly upwards to about $27\ \mu$. The cells in the erect filaments

are cylindrical $1\frac{1}{2}$ —2 times as long as broad, rarely more. The filaments are irregularly ramified (Fig. 6), the branches

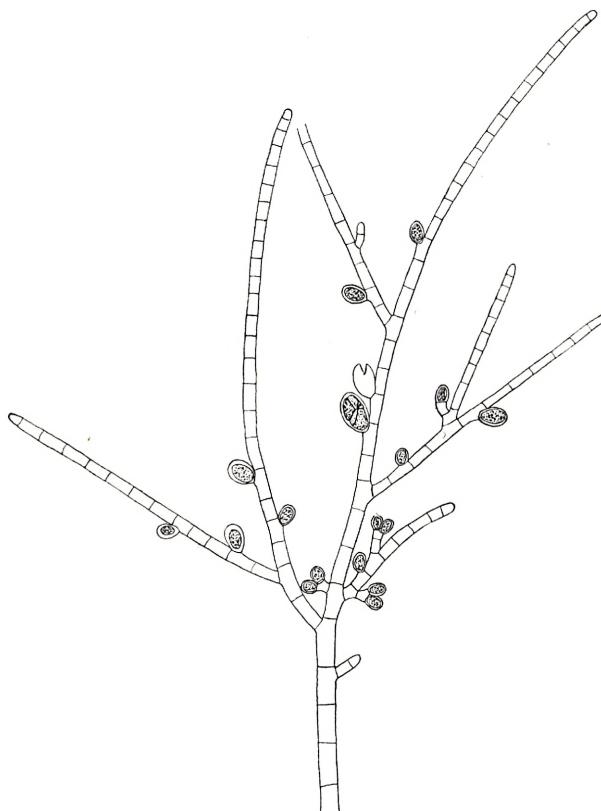


Fig. 6. *Spermothamnion speluncarum* (Coll. and Herv.) Howe. Part of the thallus with sporangia. (about 65 : 1).

issuing in all directions, sometimes in part secund or alternate and with longer or shorter intervals between them.

The wall of the plant is rather thick, from $3-6 \mu$ in material preserved in spirit.

The sporangia (Fig. 5 c, Fig. 6) are commonly sessile, more rarely pedicellate. On the other hand, two sporangia are rather often placed upon a short cell or several sporangia

are found upon a short branch composed of a few cells. The sporangia are divided by irregularly placed walls in several spores. The sporangia are oblique-ovate, about 65μ long and 55μ broad.

As a peculiarity I wish to point out, too, that in many of the young shoots the diameter of the cells was a good deal longer than in the older part of the thallus. For instance the breadth of the uppermost cells reached 57μ in the filaments shown in Fig. 5 b, while those farther down in the filaments had the normal size of about 40μ .

The plant was growing upon rocks near low water mark in an exposed place. It had tetrasporangia in the month of March.

Teneriffe: Orotava.

Geogr. Distrib. Bermuda Islands, Bahama Islands, Canary Islands.

Ptilothamnion Thur.

1. Ptilothamnion Pluma (Dillw.) Thur.

THURET in LE JOLIS, Liste Alg. Cherb., p. 118. BORNET et THURET, Notes algol., p. XII and p. 179, plate 46. KYLIN, H., Entwicklungsgeschichtliche Florideenstudien, p. 77.

Conferva Pluma Dillw., Conf., Introd., No. 119, tab. F.

Callithamnion Pluma Ag., Spec. Alg., vol. II, p. 162. HARVEY, Phycol. Brit., pl. 296. KÜTZING, Tab. Phycol., vol. XI, tab. 82. HAUCK, Meeresalgen, p. 75.

This species is mentioned by MONTAGNE in »Iles Canaries«, p. 176 as found at the Islands. I have not seen any specimen. As to its occurrence MONTAGNE writes: »Super frondes *Gelidii coronopifolii*, cuius radices et imam caulis partem molli roseâque lanugine obducit, plura specimina observavi«. MONTAGNE does not mention any exact locality.

Geogr. Distrib. From the North Sea southwards to the Canary Islands.

2. *Ptilothamnion micropterum* (Mont.) Born.

BORNET in SAUVAGEAU, Sur les Algues du Golfe de Gascogne, p. 18.

Callithamnion micropterum Mont. in Ann. Scienc. Nat., 2. sér., Bot., vol. XVIII, p. 261. BORNET, Algues de Schousboe, p. 331.

Callithamnion Pluma var. *micropterum* Mont., »Iles Canaries«, p. 177.

Ptilothamnion Pluma f. *microptera* (Mont.) Hauck, Meeresalgen, p. 76.

MONTAGNE mentions this species in his list but he gives no locality. He only writes: »Ad frondes *Gelidii coronopifolii* in oris canariensis ab amic. WEBB lecti plura specimina inveni«.

Geogr. Distrib. Atlantic coast of France, Canary Islands.

Vickersia Karsakoff.

Vickersia baccata (J. Ag.) Karsakoff, emend. Børgs.

Vickersia? baccata Karsakoff in Ann. Sc. Natur., 8. Sér., Bot., 1897 (= the female plant).

Vickersia canariensis Karsakoff ibidem (= the tetrasporic plant).

Callithamnion baccatum J. Ag. in Öfvers. k. Vet.-Akad. Förhandl., 1870, p. 360, tab. II; Epicrisis, p. 27.

This genus has been described by M^{lle} KARSAKOFF from material gathered at the Canary Islands by M^{lle} VICKERS. M^{lle} KARSAKOFF called this very elegant small algæ *Vicker-*
sia canariensis. She based her description upon tetrasporic plants, the only fertile organs present in the specimens found by M^{lle} VICKERS. In addition she referred, though with doubt, another species to this genus namely *Vickersia baccata* (J. Ag.) Karsak. = *Callithamnion baccatum* J. Ag. a species which J. AGARDH based upon material from the Azores. The most essential differences between the two species is stated to be that in *Vickersia canariensis* the ramuli in the upper fertile part are clavate-ovate, turned upwards and composed as a rule of at least two cells, while in

Vickertia baccata the ramuli in the erect filaments of the plant are composed of a single nearly globose and horizontally placed vesicle.

When I examined my rather rich material from the Canary Islands it soon appeared to me that the *Callithamnion baccatum* J. Ag. represents the female plant and

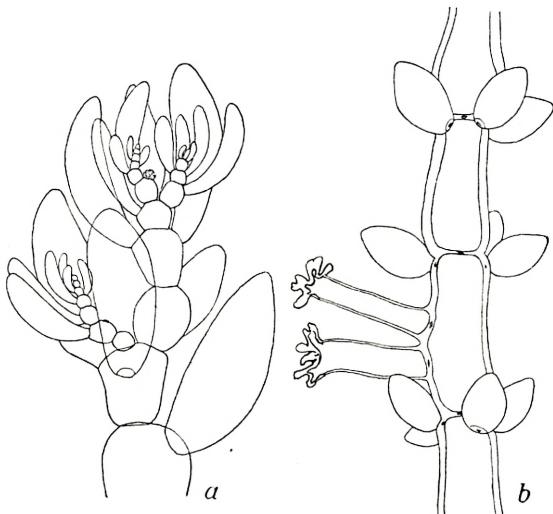


Fig. 7. *Vickertia baccata* (J. Ag.) Karsakoff. *a*, upper part of a female plant with small fertile branchlets. *b*, part of the thallus of a female plant with rhizoids. (*a*, about 80:1; *b*, about 30:1).

the *Vickertia canariensis* Karsak, the tetrasporic plant of the same species, the difference in the number of cells in the ramuli originating quite simply from the fact that in the female plant the ramuli in the fertile part are composed of only one often much inflated cell, while in the tetrasporic and male plants in the fertile part the ramuli are more elongated clavate and composed of two cells, these at their base having a small roundish cell which is the fertile one. With regard to the above statement compare Fig. 8 *b* showing the upper end of a male plant and Fig. 7 *b* in which a part

of a female plant is drawn; when the last mentioned figure is compared with that of J. AGARDH of *Callithamnion baccata*

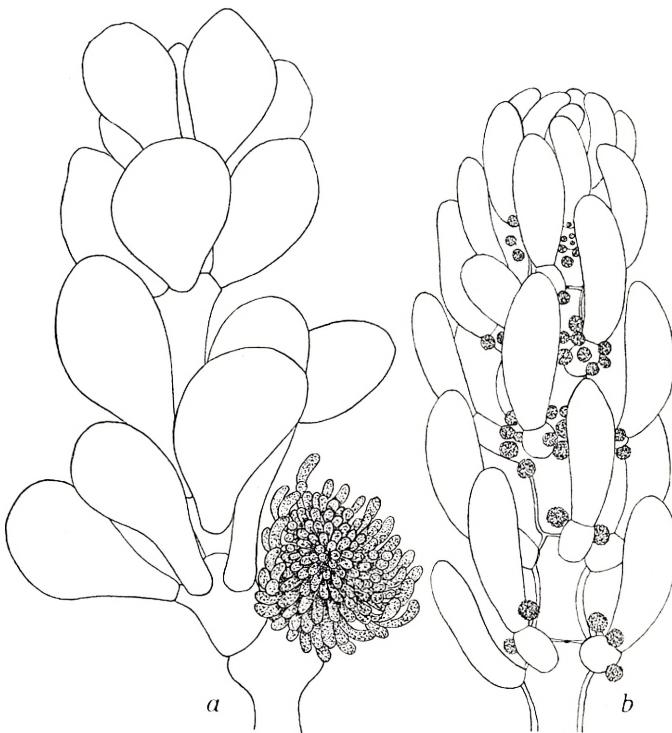


Fig. 8. *Vickersia baccata* (J. Ag.) Karsakoff. *a*, part of a plant with nearly ripe cystocarp. *b*, upper end of a male plant. (about 60:1).

tum it is evident that the two drawings originate from the same species.

Having arrived at this result it was of course of much interest to me to have it proved by comparison with the original material in J. AGARDH's herbarium though it is true that his figure is not a very good one, having been drawn most probably after dried material. As nobody is allowed to borrow from J. AGARDH's herbarium Professor H. KYLIN, Lund, upon my request most kindly undertook the trouble

to compare a preparation of mine containing a female plant with the original plant of J. AGARDH's herbarium and found that the plant from the Canary Islands and that from the Azores are the same. Accordingly the species must have the name given to it by J. AGARDH.

As described by M^{lle} KARSAKOFF *Vickersia* has creeping decumbent filaments from which erect ones, a few cm high here and there grow up. The creeping filaments are fixed to the substratum, rocks or other algae, by rhizoids ending as a rule in a small disc. (Compare M^{lle} KARSAKOFF's beautiful figures).

Any marked difference between the creeping and the erect filaments is not present, the erect filaments being able when near to suitable substratum to fix themselves by rhizoids. The main stem in the filaments is composed of cylindrical or barrel-shaped cells reaching a breadth of about 250—350 μ in the basal part of the plant, tapering slowly upwards in the erect filaments. No cortical layer is present. The decumbent filaments as well as the erect ones are provided with ramuli of very varying size and shape. In the decumbent filaments the ramuli are often composed of several, 3—4 or even more, cells; compare M^{lle} KARSAKOFF's figure 4. In the erect filaments, on the other hand, the ramuli in the vegetative plant consist only of a single cell; this is throughout the case in the female plant (Fig. 7), whereas in the fertile part of the tetrasporic and the male plant (Fig. 8 b) the ramuli are composed of two cells. The shape of the ramuli is rather varying. In the lower part of the erect filaments they are nearly cylindrical or, when the cells of which they are composed are swelled in their middle, moniliform, about 80—100 μ thick, while higher up they gradually get broader, especially in the female plant,

where the ramuli are about 400μ broad and 500μ long. The ramuli are verticillate at the upper end of each cell, as a rule 4 are present, sometimes only 3 in each whirl and they are more or less decussately arranged.

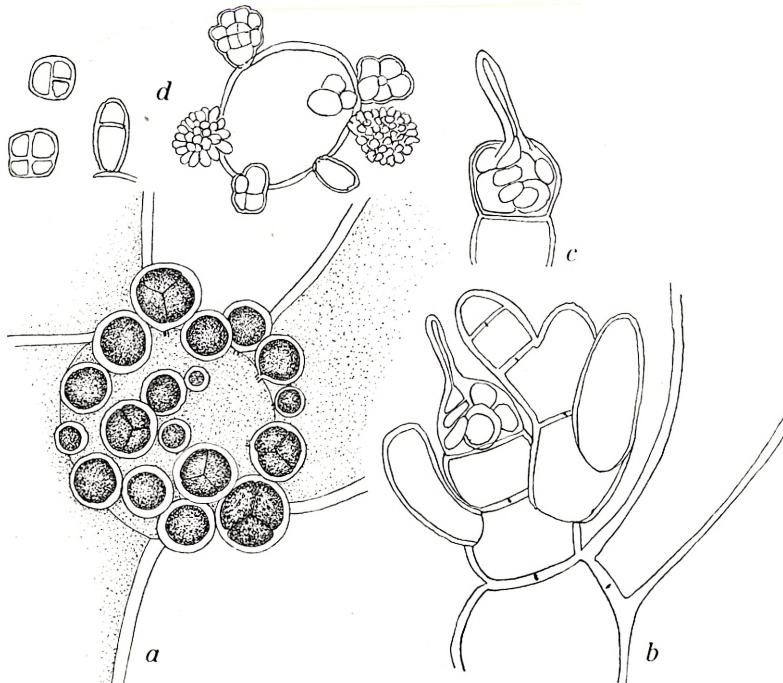


Fig. 9. *Vickseria baccata* (J. Ag.) Karsakoff. *a*, the basal cell of the ramulus with tetrasporangia; *b*, upper end of branchlet with a procarp; *c*, another procarp; *d*, basal cell of a ramulus with young androphores in various stages of development, and some more young androphores. (*a*, about 200 : 1; *b*, *c*, about 350 : 1; *d*, about 250 : 1).

M^{lle} KARSAKOFF has found only tetrasporic plants. In my material I have been fortunate enough to find also antheridial and cystocarpic plants.

As described by M^{lle} KARSAKOFF a short cell is developed at the lower end of the ramuli in the fertile part of the tetrasporic plant and upon this cell the tetrasporangia are

formed round about its surface and in such a number that they often cover the cell densely (Fig. 9 a). The sporangia are globular, about 60μ broad, sessile, naked without any involucre. They are tetrahedrally divided. The number of

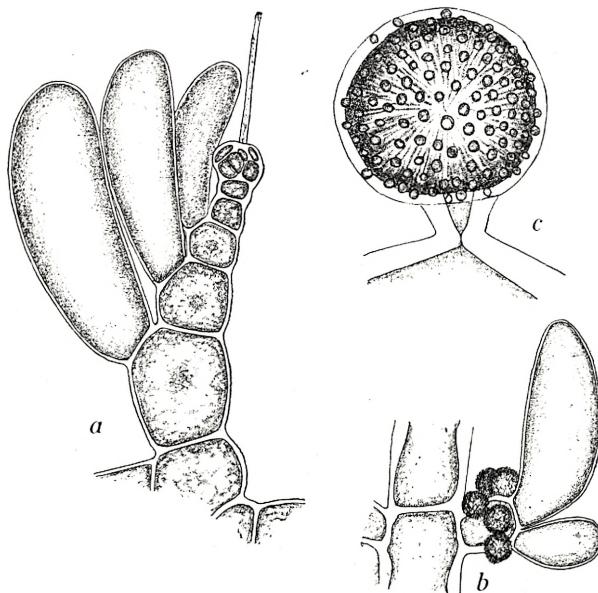


Fig. 10. *Vickersia baccata* (J. Ag.) Karsakoff. *a*, branchlet with procarp; *b*, a ramulus with antheridial bodies showing a rare case with two cells issuing from the basal cell; *c*, antheridial body. (*a*, about 200:1; *b*, about 100:1; *c*, about 500:1).

sporangia upon each fertile cell may be up to 50 or even more.

In the male plant (Fig. 8 *b*) the antheridial bodies are formed upon similar small cells at the base of the ramuli as found in the tetrasporic plant. The antheridial bodies (Fig. 10 *b*, *c*) are globular, about 50μ broad, sessile and like the tetrasporangia naked without any involucre at all. They are gradually developed in great number upon the small fertile cell and cover its surface more or less densely. In a

few cases I have seen a single antheridial body upon the larger cell above. The development of the antheridial bodies (Fig. 9 *d*) takes place by an obovate small cell being developed from the surface of the basal cell. This small cell is divided by transverse and longitudinal walls and later on by walls in all directions; the result being the globular antheridial bodies. The peripheral cells in these are the antheridia in which the spermatia are formed.

While the material of tetrasporic and male plants was rather abundant, that of female plants was very scarce and most of it was sterile. The appearance of the female plant is described above. The development of the procarp takes place from one of the cells in some short dwarfish branchlets issued from the upper end of the big cells in the main stem (Fig. 7 *a*). These small branchlets are composed of 4—5 or more cells; sometimes two procarps are present in the same shoot. The procarps seem most frequently to be developed from one of the lower cells in the branchlets, but I have also found them originating from the upper cells (Fig. 10 *a*). The fertile cell issued from one of the cells in the branchlet is divided by a horizontal wall into two cells the lowermost of which remains undivided. I have not succeeded in finding quite young procarps; the youngest stages I have seen are drawn in fig. 9 *b c* showing procarps nearly ready for fertilization. In structure the procarp seems to show much likeness to those of *Spermothamnion* and *Ptilothamnion* as these are described and drawn by KYLIN¹.

¹ KYLIN, H., Studien über die Entwicklungsgeschichte der Florideen (K. Svenska Vetenskapsak. Handl., Bd. 63, 1923, p. 54). KYLIN, H., Entwicklungsgeschichtliche Florideenstudien (Lunds Universitets Årsskr., N. F., Avd. 2, Bd. 24, 1928, no. 4, p. 78).

There seem to be formed 3 cells from the midmost of which 3 pericentral cells are cut off, one of these being the fertile cell from which the carpogonial branch is developed. This is composed of 3 cells and the carpogone with the trichogyne, which when fully developed is long and slender. No material by means of which the further development after the fertilization could be followed, was available.

The cystocarp (Fig. 8 a) of which I have succeeded in finding a single one only, consists of a roundish cluster of sporogenous filaments with carpospores surrounded by an open involucre composed of long unicellular somewhat curved cells.

A few years ago FUNK¹ made the interesting discovery of this plant in the Mediterranean Sea in the Gulf of Naples, this species being hitherto known only from some of the Macaronesian Islands. FUNK considers his plant as a special variety which he called var. *mediterranea*. According to FUNK this variety differs from the Canarian plant in two respects, namely by more slender and longer ramuli and by the fact that only 2—5 tetrasporangia are developed upon the fruiting cell. As to the first mentioned character, the shape and size of the ramuli, it varies much as we have already described above, as not only those of the female plants are much broader than those found in the tetrasporic and male specimens, but according to my observations the shape of the ramuli, too, alters much according to the different habitats and the external conditions prevailing there. And regarding the number of tetrasporangia upon each of the fruiting cells, I have in my material found that this varies very much. In some cases I have counted

¹ FUNK, G., Über einige Ceramiaceen aus dem Golf von Neapel. Beihete z. Bot. Centralbl., Bd. 39, Abt. II, 1922.

more than 30 on the upward-turned side of the fertile cell, thus many more than 15, which according to FUNK should be the highest number of tetrasporangia found in the typical form. Most probably the different number of tetrasporangia developed upon each fruiting cell is due to the stage of vigour present in the plant. It therefore seems most probable to me that the plant found by FUNK is only to be considered as a local form.

Vickersia baccata seems locally to be rather abundant at the Canary Islands but by reason of its small size and because it generally grows intermingled among other algæ, it may easily escape observation.

The female plants were gathered in the month of January, antheridial plants in March and tetrasporic in the beginning of April.

The plant occurs even in much exposed places but also in more sheltered ones; at Gran Canaria I found it near Las Palmas in places where the water was very much polluted from the town. It grows somewhat above low water mark and is thus uncovered for some hours. It is found as an epiphyte upon *Corallina* or growing upon rocks in crevices or more or less dark places where it forms a characteristic association together with other small creeping algæ, for instance *Griffithsia tenuis*, *Tænioma perpusillum*, *Herposiphonia tenella*, *Dipterosiphonia dendritica*, *Polysiphonia*, *Valonia*, *Caulerpa Webbiana* etc.

Teneriffe: Orotava where SAUVAGEAU also found it.

Gran Canaria: Christoballo and at the shore near Las Palmas, Castillo (M^{lle} VICKERS), Bahia del Confital (M^{lle} Vickers,!).

Geogr. Distrib. Canary Islands, Azores, Mediterranean Sea (Gulf of Naples).

Subfam. 2. **Griffithsieæ.****Griffithsia.** Ag.**1. Griffithsia arachnoidea** Ag.

AGARDH, C., Spec. Alg., II, p. 131. MONTAGNE, Iles Canaries, p. 175.

Griffithsia furcellata J. Ag., Alg. Mediterr., p. 75; Epicrisis, p. 70. KÜTZING, Spec. Alg., p. 601; Tab. phycol., vol. XII, tab. 30, f. e-g. DE-TONI Syll. Alg., vol. IV, p. 1276. FUNK, G. Ueber einige Ceramiaceen aus dem Golf von Neapel in Beih. Bot. Centralblatt., Bd. 39, Abt. 2, 1922, p. 226, tab. V, fig. 3.

As it seems to me that *Griffithsia furcellata* J. Ag. is without doubt identical with *Griffithsia arachnoidea* Ag. I agree with DE-TONI in this respect. And as the name *arachnoidea* Ag. is the oldest name for this species it seems necessary to take this up instead of the newer name *furcellata* of J. AGARDH now generally used.

The plant has prostrate creeping filaments from which the erect ones arise. The basal filaments are about $250\ \mu$ thick or more and composed of cells about 1.2 mm long. The filaments are fastened to the substratum by means of rhizoids.

The erect fastigiate filaments are repeatedly subdichotomously ramified, getting gradually thinner upwards. In the middle of the tuft the cells are about $50\ \mu$ thick and 10—12 times as long; the upper ends of the filaments are often less than $20\ \mu$ thick.

The plant forms dense tufts of a fine carmin-red colour about 6—7 cm high or more. All the specimens I have examined of this plant were sterile, and upon the whole fructifying specimens have been searched for in vain until, a few years ago, FUNK succeeded in finding specimens with tetraspores in the Gulf of Naples. These are placed singly

upon a short pedicel in the upper parts of the thallus, thus deviating very much from the way in which these organs as a rule occur in the genus *Griffithsia*. According to FUNK the plant seems to be able to propagate vegetatively to a great extent. It appeared suddenly in the winter of 1913—14 in great masses in the Gulf of Naples where it had not been observed for a long time. In the beginning all the specimens examined were sterile but easily propagated vegetatively, it was not until the month of May that tetrasporic specimens occurred, but the number of tetraspores was small.

At the Canary Islands the plant grows near low water mark in a rather exposed locality, and as M^{lle} VICKERS mentions, it forms rather extensive tufts upon the rocks.

Gran Canaria. Playa de Santa Catalina north of Las Palmas, Bahia del Confital (M^{lle} VICKERS). Without locality DESPREAUX according to MONTAGNE, »Iles Canaries«, p. 175.

Geogr. Distrib. Mediterranean Sea, Canary Islands.

2. *Griffithsia setacea* (Ellis) Ag.

AGARDH, C., Synop. Alg. Scand., p. 28; Spec. Alg., II, p. 129. HAUCK, Meeresalgen, p. 93. DE-TONI, Syll. Alg., vol. IV, p. 1274, where more litterature is quoted.

Conferva setacea Ellis in Philos. Transact., vol. 59, t. 18, fig. e.

This species is mentioned by MONTAGNE, l. c., p. 175 as occurring at the Islands. According to kind information from Dr. HAMEL no specimens of this species are to be found in Herb. MONTAGNE in Muséum National d'Histoire Naturelle in Paris. As to its occurrence at the Islands MONTAGNE writes: »In rupibus maritimis Canariæ, sed sterilis, lecta«.

BORNET in »Algues de Schousboe«, p. 324 mentions var. *sphærica* as found at the Islands.

Geogr. Distrib. From the English coast down to the Canary Islands, Mediterranean Sea.

3. *Griffithsia tenuis* Ag.

C. AGARDH, Spec. Alg., vol. II, p. 131. J. AGARDH, Spec. Alg., vol. II, p. 84; Epicrisis, p. 70. COLLINS and HERVEY, Alg. Bermuda, p. 135, pl. VI, figs. 38—39. BØRGESEN, F., Mar. Alg. D. W. I., p. 426, fig. 423.

Griffithsia thyrsigera Askenasy, Forschungsreise »Gazelle«, Algen, p. 36, pl. IX, figs. 1 and 4.

Callithamnion tenue Harv., Nereis Bor.-Am., part III, p. 130.

On the whole the Canarian plant agrees quite well with the West Indian ones with the exception that the thallus as a rule is much more slender. In most of the specimens the filaments had a diameter not very much surpassing $100\ \mu$. A few specimens, however, had a thicker thallus up to about $160\ \mu$ broad, and SAUVAGEAU has collected some specimens at Orotava in which the filaments were often more than $200\ \mu$ thick, that is of similar breadth to the West Indian ones. The whirls of hairs at the upper end of the cells in the young part of the filaments were often rather poorly developed; in some collections they were even quite missing.

Also the whirls of the pedicellate tetrasporangia were less vigorously developed, the number of the tetrasporangia being as a rule small. In the West Indian plant 15 sporangia are often present in each whirl (compare my above quoted figure), while in the Canarian plant I have found only up to about 10, which agrees with the number ASKENASY found in his plant. The sporangia were about $50\ \mu$ broad.

The plant occurs near or somewhat above low water mark in sheltered places protected against the sun as well as in more exposed ones.

Tenerife: Orotava (SAUVAGEAU,!);

Gran Canaria: Along the shore from Puerto de Luz and Las Palmas, Castillo (M^{le} VICKERS); Bahia del Confital.

Geogr. Distrib. Mediterranean Sea, West Indies, New Guinea. Ceylon, West Australia, Tonga Tabu.

4. *Griffithsia barbata* (Sm.) Ag.

C. AGARDH, Spec. Alg., vol. II, p. 132. J. AGARDH, Spec. Alg., vol. II, p. 80; Epicrisis, p. 64. HARVEY, Phycol. Brit., tab. 281. KÜTZING, Spec. Alg., p. 660; Tab. Phycol., vol. XII, tab. 24. BØRGESEN, F., Mar. Alg. D. W. I., vol. II, p. 464.

Conferva barbata Smith, Engl. Bot., tab. 1814.

Of this species I have found tetrasporic as well as antheridial and female plants. The tetrasporic and female plants are figured by HARVEY, l. c. and KÜTZING, l. c. and I have also (l. c., fig. 428) given an illustration of a procarp and cystocarp of this species. Of the antheridial plant, on the other hand, we have as far as I know only a rather poor illustration from BUFFHAM¹.

As seen from my figure (Fig. 11) the antheridial bodies, like the tetrasporangia, are formed in the summit of the basal joint (according to the description of THURET et BORNET in Études Phycol., p. 72, two basal joints are sometimes present) of the dichotomously ramified ramuli placed in whirls up along the main filaments. The innermost of the branches of the ramuli are transformed into the antheridial bodies, while the outermost placed at the periphery remain sterile, serving together with the remaining ramuli in the whirl as a kind of protective involucrum for the antheridial bodies. But the sterile parts of the ramuli are very perishable and soon drop off.

¹ BUFFHAM, T. H., On the reproductive Organs, especially the Antheridia, of some of the Florideæ (Journ. Quekett Microscopical Club, vol. IV, ser. 2, 1891, p. 247, pl. XV, figs. 1—2.).

The fertile branch of the ramulus becomes divided into a row of oval-oblong cells (about 5—6), growing smaller

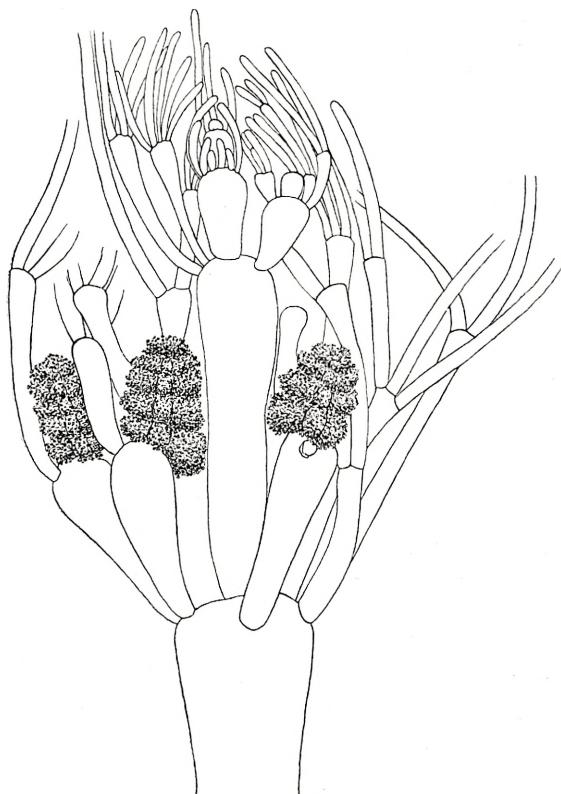


Fig. 11. *Griffithsia barbata* (Sm.) Ag. Summit of a male plant with antheridial bodies. (about 200 : 1).

upwards, and round the surface of these cells the repeatedly divided antheridial bodies are given off.

The antheridial plant I found was complete but small, about $1\frac{1}{2}$ cm high including its base. It was antheridial throughout, having no female organs at all. I mention this because not only BUFFHAM but also BORNET (l. c. p. 73) says that androphores and cystocarps always occur in the same plant.

I gathered this species at the end of March. It was growing upon *Cymodocea nodosa* in a sheltered locality.

Gran. Canaria: Puerto de la Luz at Las Palmas (M^{le} VIC-KERS), Bahia del Confital.

Geogr. Distrib. From the English coast southwards to the Canary Islands, Mediterranean Sea, West Indies.

5. *Griffithsia capitata* nov. spec.

Griffithsia phyllamphora Kütz., Tab. Phycolog., vol. XII, tab. 29?

Frons cæspitosa erectiuscula, ca. 2—3 cm alta et ultra, subdichotome ramosa, ex cellulis in parte inferiori ramorum subcylindricis, ca. 150—250 μ latis, in superiore parte 300 μ et ultra latis composita.

Tetrasporangia circa apicem cellularum fertilium verticillata, nuda, sine involuero.

Antheridia in summis cellulis terminalibus pyriformibus oriuntur discum rotundatum formantia.

The plant I am going to describe here as a new species seems to agree very well with the above quoted figure of KÜTZING's. This figure J. AGARDH in "Epicrisis" p. 67 mentions with a? as belonging to *Griffithsia phyllamphora* while HAUCK in "Meeresalgen", p. 93 says with regard to *Gr. phyllamphora*: "non Kütz., Tab. phycolog., XII, tab. 29". And DE-TONI makes the same statement in "Sylloge Algarum", vol. IV, p. 1281. But it is not said to which species KÜTZING's plant is to be referred. On the other hand FUNK in "Die Algenvegetation des Golfes von Neapel", p. 464, refers KÜTZING's figure without reservation to *Griffithsia phyllamphora*.

The specimens I have found form small tufts 2—3 cm high. The cells differ much in shape (compare Fig. 12); some are oval to cylindrical, others clavate or swelled in the lower part, tapering upwards. In the lower part of the

thallus the cells are often nearly cylindrical about 150—250 μ broad and up to ten times as long, in the upper part the cells become much broader up to about 370 μ ; this applies

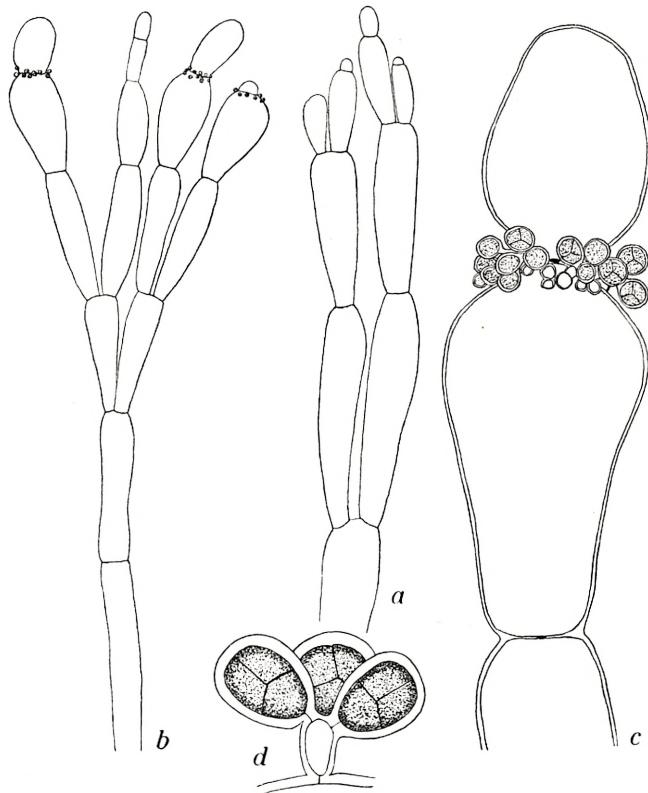


Fig. 12. *Griffithsia capitata* Børgs. a, b, parts of the thallus; c, upper end of a filament with tetrasporangia; d, a pedicel with sporangia. (a, b, about 25 : 1; c, about 80 : 1; d, about 250 : 1).

especially to the fertile ones. The plant is rather regularly subdichotomously ramified. I have never found hairs or dwarf shoots in this plant.

As at first I had found only tetrasporic plants and these did not seem to be referable to any known species, I called the plant *Griffithsia* spec. only. But as I have later found

also an antheridial plant which beyond doubt belongs to this species, I have given it the above mentioned name, referring to the characteristic antheridial bodies (Fig. 13).

In the tetrasporic plant the fertile cells are formed near

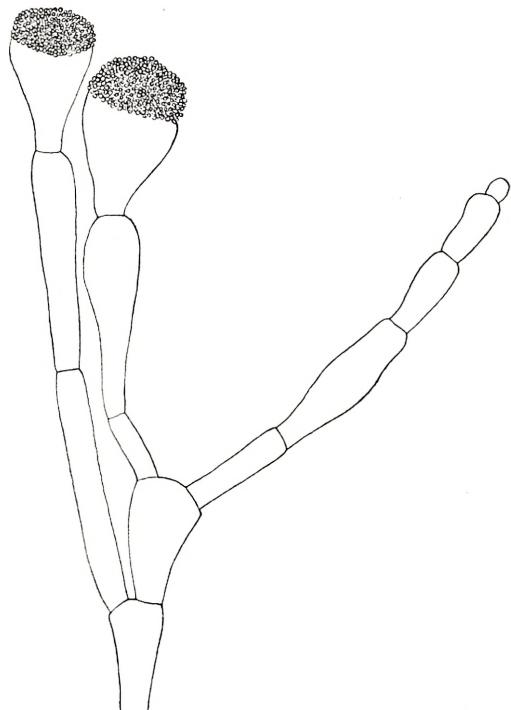


Fig. 13. *Griffithsia capitata* Børgs. Part of a male plant with antheridial bodies. (about 25 : 1).

the upper end of the branches one or two cells below the apex of the filaments (Fig. 12 b, c); the fertile cells are thicker than the other cells in the filaments, often pear-shaped, broadest at their upper end. The tetrasporangia are placed annularly round the upper end of the fertile cells, two or three together upon a short pear-shaped pedicel (Fig. 12 d). The ring of tetrasporangia is naked without involucral cells (Fig. 12 c).

In the male plant the vegetative cells have exactly the same shape as those in the tetrasporic plant. The uppermost cells in the filaments are the fructiferous ones; these become pear-shaped with broadly rounded apices (Fig. 13). They are about $570\ \mu$ long and $420\ \mu$ broad. The antheridial bodies are developed upon the upper end of these cells, forming here a roundish well defined disc about $330\ \mu$ broad.

By the occurrence of the antheridial bodies at the summit of the filaments this plant reminds one much of the West Indian *Griffithsia globifera* (Harv.) J. Ag. where likewise the antheridial bodies occur at the upper end of the uppermost cells in the filaments; but in this species the antheridial bodies are of more irregular shape and often cover more than half of the cells. Then the vegetative cells in *Gr. globifera* are shorter, thicker and as a rule more or less globular, and finally we find in this species both hairs and dwarf shoots of which I have seen no trace in the Canarian species. And it cannot be referred to *Gr. phyllamphora* because of the want of an involucrum round the tetrasporangia and because it lacks the short unilaterally placed branches found in this species; compare HAUCK's description in "Meeresalgen", p. 92. And *Griffithsia Schousboei* differs from this species by its much thicker and differently shaped thallus and by a deviating arrangement of the fertile organs. From *Griffithsia opuntioides* it differs by the want of the unicellular pear-shaped fertile branchlets characteristic of this species. And finally it is easily discernible from *Griffithsia Corallina* by its different shape of cells and, as already mentioned above, by the want of hairs and dwarfish shoots found in this species and by the fact that the involucral

cells are developed from the pedicels of the tetrasporangia in this species¹.

This plant was found near low-water mark in dark places, for instance in crevices of rocks, and near low water mark in somewhat exposed places or more sheltered ones. It was found with tetrasporangia and antheridia in the month of March.

Gran Canaria: Playa de Santa Catalina, Castillo.

6. *Griffithsia phyllamphora* J. Ag.

AGARDH, J., Alg. Mediter., p. 77; Spec. Alg., vol. II, p. 81; Epi-crisis, p. 67; Florideernes Morphologie, tab. I, fig. 8. HAUCK, Meeres-algen, p. 92.

Non *Griffithsia phyllamphora* Kütz., Tab. Phycol., vol. XII, tab. 29.

I have only once found some tetrasporic specimens which I think are referable to this species (Fig. 14). In the lower part of the thallus the cells are more cylindrical to clavate 170—300 μ thick. Higher up the cells become thicker, oval or pear-shaped; the fertile cells reach a breadth of 450 μ or more. The tetrasporangia occur at the upper end of the fertile cells found near the summit of the filaments. They are encircled by a ring of somewhat inwardly curved vesicle-like cells about 120 μ broad and 250 μ long. These cells are developed directly from the main cells and not from the pedicells of the tetrasporangia as in *Griffithsia Corallina* according to KYLIN's description of this plant.

In referring this plant to *Griffithsia phyllamphora* I must point out that I have not had any fertile material of this species with which to compare it.

¹ KYLIN, H. Die Entwicklungsgeschichte von *Griffithsia corallina* (Lightf.) Ag. (Zeitschr. f. Bot., Jahrg. 1916, p. 116).

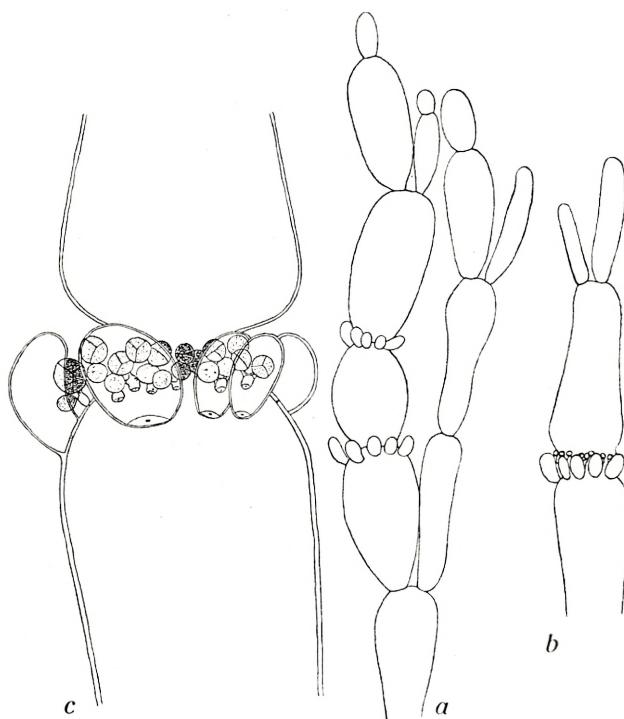


Fig. 14. *Griffithsia phyllamphora* J. Ag. *a*, upper end of a filament; *b*, parts of filaments with tetrasporangia. (*a*, *b*, about 25:1; *c*, about 80:1).

BORNET in "Algues de Schousboe", p. 324 mentions it as occurring at the Canary Islands and M^{lle} VICKERS has it in her list too.

Gran Canaria: Playa de Santa Catalina (M^{lle} VICKERS).

Geogr. Distrib.: Mediterranean Sea, Morocco, Canary Islands.

7. *Griffithsia Schousboei* Mont.

MONTAGNE, in WEBB, *Otia Hispanica*, p. 11, tab. 10, fig. p—q; Iles Canaries, p. 175. AGARDH, J., *Spec. Alg.*, vol. II, p. 78; *Epicr.*, p. 66. HAUCK, *Meeresalgen.*, p. 92.

I have not found this species myself, but it is mentioned from the Islands by various investigators. In *Herb. MON-*

TAGNE in Museum National d'Hist. Nat., Paris, two small Canarian specimens are present. One of them (from Gr. Canaria) has oblong cells reaching a breadth of about 500—600 μ , the other specimen (gathered by WEBB, "Canaries") has narrower cells, but some of them have nevertheless a breadth of up to 600 μ . As both specimens are sterile, the determination is not certain. I am indebted to Dr. HAMEL, Paris for the permission to see the specimens.

M^{lle} VICKERS mentions this species in her list p. 305, but I have not seen her specimens.

At Orotava Prof. SAUVAGEAU has found a small sterile plant which he refers though with a ? either to *Gr. Schousboei* or to *Gr. opuntioides*. Finally it must be pointed out that BORNET in "Algues Schousboe", p. 323 mentions this species as occurring at the Islands.

Regarding the locality M^{lle} VICKERS writes, l. c. p. 305: "A marée très basse, devant l'hôtel Métropole. Assez commun. De décembre à mars".

Gran Canaria: Playa de Santa Catalina (M^{lle} VICKERS), without locality (WEBB). Teneriffe: Orotava (SAUVAGEAU).

Geogr. Distrib. Mediterranean Sea. From the golf de Gasconne southwards to the Canary Islands, West Indies.

8. *Griffithsia opuntioides* J. Ag.

J. AGARDH, Alg. medit., p. 76; Spec. Alg., vol. II, p. 82; Epicrisis, p. 68; Florideernes Morphologie, Tab. 1, fig. 9. KÜTZING, Spec. Alg., p. 664. HAUCK, Meeresalgen., p. 94. ZANARDINI, Icon. phyc. adr., vol. II, p. 97, tab. 64, B.

I have only once found a specimen of this species. It was a male plant. The antheridial bodies (Fig. 15) are developed at the summit of the swelled pear-shaped unilaterally placed branchlets characteristic of this species. This branch is said to be composed of a single cell, but

in the male plant at any rate, besides the involucral cells surrounding the upper end of the big cell, a smaller nearly spherical cell was present at its summit. The antheridial bodies are developed from small globular cells found at the upper end of the big cell and consist as usual of a cluster of very ramified filaments. They are placed densely in great numbers round the upper end of the big cell surrounding the small apical cell and encircled by a ring of involucral cells.

BORNET in "Algues Schousboe" mentions this species as occurring at the Canary Islands and M^{lle} VICKERS also has it in her list p. 305: "A basse mère, sur toute la grève depuis Castillo jusqu' à la jetée de Las Palmas. Assez commun. Novembre à mars".

Gran Canaria: Playa de Santa Catalina (M^{lle} VICKERS,!).

Geogr. Distrib. Mediterranean Sea, Canary Islands.

Griffithsia corallina (Lightf.) Ag. is mentioned by MONTAGNE, "Iles Canaries", p. 175; he writes about it "In conchis marinis ad littora Canariensis, sterilis verò, ut prior, lecta". According to kind information from Dr. HAMEL, Paris, no specimens are found in Herb. MONTAGNE, and as the determination is based upon sterile specimens it is surely not reliable.

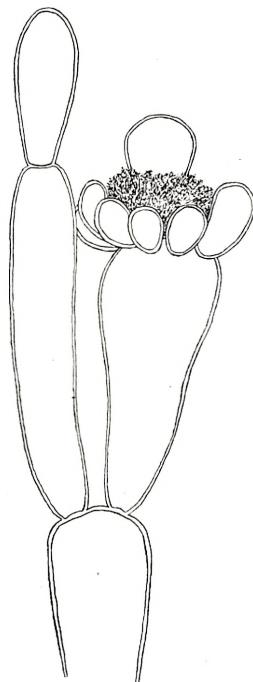


Fig. 15. *Griffithsia opuntioides* J. Ag. Upper end of a filament with a branchlet carrying antheridial bodies. (about 35 : 1).

Subfam. 3. Monosporæ.

Monospora Solier.

1. Monospora pedicellata (Sm.) Solier.

SOLIER in CASTAGNE, L., Catalogue des plantes qui croissent naturellement aux environs de Marseille, p. 242, tab. 7 et Suppl., p. 119 (non vidi). ZANARDINI, Icon. Adriat., vol. II, p. 107, tab. 67. BORNET et THURET, Notes algol., p. 21, pl. 7. HAUCK, Meeresalgen. p. 47.

Conferva pedicellata Smith., Engl. Bot., tab. 1817. For more synonyms etc. compare DE-TONI, Sylloge Alg., vol. IV, Florideæ, p. 1298.

M^{lle} VICKERS mentions this species in her list of Algæ from the Islands, p. 305. She found a single specimen only. I have not seen the specimen.

Gran Canaria. Playa de las Canteras where it was found in March (M^{lle} VICKERS).

Geogr. Distrib. From the English coast southwards to the Canary Islands, Mediterranean Sea.

Subfam. 4. Callithamnieæ.

Callithamnion Lyngb.

1. Callithamnion byssoides Arn.

ARNOTT in HOOKER, English Flora, vol. II, part 1, 1833, p. 342. HARVEY, Manual, 1849, p. 178; Phycol. Brit., pl. 262. BØRGESEN, F., Some new or little known West Indian Florideæ (Bot. Tidsskrift, vol. 30, 1909, p. 11); Mar. Alg. D. W. I., vol. II, p. 218. Cfr. SCHMITZ, FR. in Berichte d. deutsch. bot. Ges., Bd. XI, 1893, p. 280.

Leaving out of consideration some minor differences the Canarian specimens seem to be in good accordance with the West Indian form as described by me. The existing differences may no doubt be ascribed to the different environment in which the Canarian and the West Indian plants were found. The West Indian plant was growing

in the calm stagnant water in the lagoon of Christianssted, while the Canarian plant was found in the open sea in a rather exposed locality.

As such differences, which may be due to the influence of different external conditions, I may point out that the cells in the main stems of the Canarian plant were somewhat shorter than those in the West Indian one and that the walls of the cells in the former were thicker than those of the latter. And the more numerous and more vigorously developed descending filaments growing out from the base of the branches at the lowermost ends of the main stems must no doubt be ascribed to the more exposed locality of the Canarian plant. These filaments seem in most cases to be free, becoming rhizoid-like at their basal end and helping to fix the plant to the substratum. In the West Indian plants only very few and feeble descending filaments are present. Furthermore the more open ramification and in this connection the more lengthened joints in the branches of the West Indian plant in contrast to the more robust shape of the Canarian one must also be referred to the different localities.

The sessile, oblique-ovate to subpyriform sporangia are placed on the inner, upward-turned side of the branches. In the West Indian plant the sporangia are placed at the upper end of the joint near the corner, where the side-branches are given off. In the Canarian plant, on the other hand, the sporangia are not always given off at the upper end of the joint. Often they are formed lower down upon the joints, and furthermore now and then a new sporangium is developed or sometimes even two successively in descending succession upon the same joint (Fig. 16). This I have never seen in the West Indian plant. It has already

been described by NÆGELI in "Beiträge zur Morphologie und Systematik der Ceramiaceæ", p. 308 and ROSENVINGE mentions and figures something similar in *Callithamnion tetragonum* (l. c., p. 323, fig. 236 A) and other species.

As to the shape and size of the sporangia those in the Canarian plant are somewhat more oblong, about $40\text{ }\mu$ broad and $55\text{ }\mu$ long, than those in the West Indian plant which are more spherical, a well developed sporangium here measuring $42\text{ }\mu$ in breadth and $50\text{ }\mu$ in length. The sporangia are tetrahedrally divided, hardly ever more irregularly.

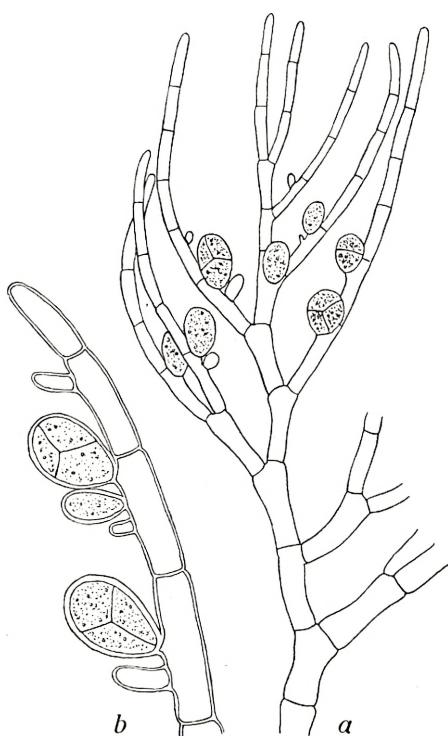


Fig. 16. *Callithamnion byssoides* Arn.
Parts of the thallus with tetrasporangia.
(*a*, about 250 : 1, *b*, about 100 : 1).

like those in the West Indian plant, forming dense cushions on the inner upward-turned side of the joint. Also the female plant agreed very well with the West Indian plant, the cystocarps forming irregular more or less lobed bodies.

The plant was gathered in shallow water near the shore in a moderately exposed place. It had tetrasporangia and antheridia in the month of March.

The antheridial bodies occur in the same place as the tetrasporangia and are built up quite

Gran Canaria: Playa de Santa Catalina, Puerto de la Luz (M^{le} VICKERS, "var. *arachnoidea*").

Geogr. Distrib. Atlantic coast of Europe and North Africa, Mediterranean Sea, Atlantic coast of North America, West Indies etc.

2. *Callithamnion corymbosum* (Engl. Bot.) Lyngb.

LYNGBYE, Hydrophyt. Dan., p. 125. J. AGARDH, Spec. Alg., vol. II, p. 41. THURET, Études Phycol., p. 67, pl. 33—35. ROSENVINGE, L. KOLDERUP, Mar. Alg. Denm., Part III, Rhodophyceae III, p. 325 (where more literature is quoted).

Conferva corymbosa Engl. Bot., pl. 2352.

This species is described and beautifully pictured by THURET et BORNET in "Études phycologiques" and in "The Marine Algae of Denmark" ROSENVINGE has later on given supplementary remarks with references to the literature to which I here refer the reader.

Specimens with tetraspores, antheridia and cystocarps were gathered in the months of March and April. It was found near low water mark and was growing in more open as well as in sheltered localities.

Gran Canaria: Tour Christoballo, Playa de las Canteras, Castillo, Puerto de la Luz (M^{le} VICKERS).

Geogr. Distrib. Atlantic coast of Europe and North-America, Mediterranean Sea, Bermuda.

3. *Callithamnion gallicum* NÄGELI.

NÄGELI, Beitr. z. Morphologie und Systematik der Ceramiaceæ (Sitzungsber. d. k. bayer. Akademie d. Wiss., 1861, p. 371).

Prof. SAUVAGEAU has gathered a few small specimens which he has referred to this species. As pointed out by NÄGELI, compare also SAUVAGEAU, "Sur les Algues marines du Golfe de Gascogne", p. 63, this species has as a type the plant published by the brothers CROUAN in "Algues marines du Finistère", vol. II, no. 154 and there called *Callithamnion Brodiae*.

Also M^{lle} VICKERS collected a plant which she, though with a?, referred to this species.

Teneriffe: Orotava (SAUVAGEAU). Gran Canaria: Playa de Santa Catalina (M^{lle} VICKERS).

Geogr. Distrib. Atlantic coast of France, Canary Islands.

4. *Callithamnion ellipticum* Mont.

MONTAGNE, Algues Canaries, p. 177. KÜTZING, Spec. Alg., p. 658.
J. AGARDH, Spec. Alg., vol. II, p. 68.

Phlebothamnion ellipticum Kütz., Tab. Phycol., vol. XII, tab. 12.

This species is described by MONTAGNE, l. c., p. 177; Dr. HAMEL, Paris, has most kindly allowed me to see an original specimen. It is a very small one scarcely one centimeter high; it is laid upon mica, but the upper part of it is in rather a bad condition.

The main stem is thick, about 200μ broad and composed of short cells about 110 — 150μ long. It is densely covered with rhizoids from which short branchlets are developed. At the base the plant is fixed by numerous rhizoids. The branches issue to all sides. The uppermost cells in the branches are about 12μ thick. The specimen I have seen was sterile.

KÜTZING's figure gives quite a good representation of the plant.

Gran Canaria: No locality is mentioned by MONTAGNE.

Geogr. Distrib. Canary Islands.

5. *Callithamnion tetragonum* (With.) Ag.

C. AGARDH, Spec. Alg., vol. II, p. 176. J. AGARDH, Spec. Alg., vol. II, p. 53. ROSENVINGE, Mar. Alg. Denm., p. 317 (where more literature is quoted).

Confervia tetragona Withering, Arrangement of British Plants, vol. IV, 1796, p. 405.

Callithamnion brachiatum Bonnem., HARVEY, Phyc. Brit., pl. 137.

SAUVAGEAU has gathered a few small specimens which he in his list of species from the Canary Islands ("A propos des Cystoseira", p. 52) refers with a? to *Callithamnion brachiatum* Harv., (HARVEY, Phycol. Britannica, tab. 137). I am of the same opinion as ROSENVINGE, who has made a thorough examination of *Callithamnion tetragonum* and related forms, and earlier investigators like AGARDH, HAUCK and GRAN, in considering *Callithamnion brachiatum* as a form of *Callithamnion tetragonum*.

The specimens I have gathered of this species reach a height of about 4–6 cm. The rather entangled branches and branchlets give the plant a spongy appearance.

My specimens, like SAUVAGEAU's, are referable to the forma *brachiata*. The pinnulae of this form in contrast to the var. *typica* (HARVEY, l. c., pl. 136) are thickest at the base, tapering gradually upwards (Fig. 17); at their base the pinnules are about 30–40 μ thick. The main filaments are about 250 μ thick and densely covered by a cortical layer, from the cells of which short adventitious filaments grow out in great number. As to the branching of this plant I refer the reader to ROSENVINGE's detailed examination of var. *fruticulosa* J. AGARDH. The branches of the main

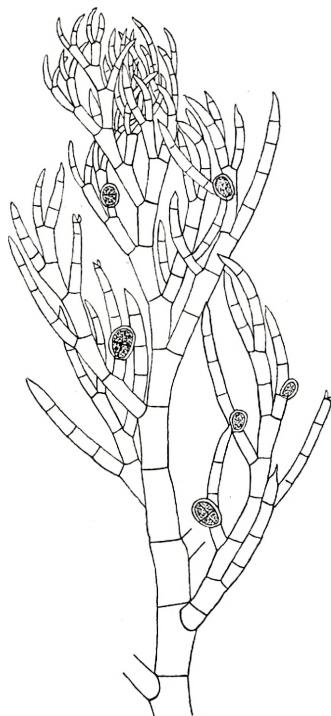


Fig. 17. *Callithamnion tetragonum* (With.) Ag. Upper end of shoot with tetrasporangia. (about 80 : 1).

axis are placed spirally upon it with a divergence of about $\frac{1}{4}$.

I have found only tetrasporic plants. The tetrasporangia are spherical, about $40\ \mu$ long and broad. They are tetrahedrally divided but often the division is rather irregular so the sporangia seem to be cruciately divided.

Teneriffe: Orotava (SAUVAGEAU,!). Gran Canaria: Castillo near Las Palmas.

Geogr. Distrib. Atlantic coast of Europe southwards to the Canary Islands, Mediterranean Sea.

Subfam. 5. **Compsothamnieæ.**

Compsothamnion NÄG.

1. Compsothamnion thuyoides (Sm.) NÄG.

NÄGELI, Ceramiaceæ, p. 344.

Conferva thuyoides Smith in English Botany, tab. 2205.

Callithamnion thuyoides Ag., Spec. Alg., vol. II, p. 172. J. AGARDH, Spec. Alg., vol. II, p. 44. HAUCK, Meeresalgen, p. 78.

This species (forma *breviarticulata*) is mentioned in PICCONE's list, p. 55 as found at Gran Canaria by LIEBETRUTH; I have not seen the specimen.

Geogr. Distrib. The Atlantic coast of England and France, Mediterranean Sea.

Subfam. 6. **Ptiloteæ.**

Plumaria (Stackh.) Schmitz.

1. Plumaria Schousboei (Born.) Schmitz.

SCHMITZ, FR., Kleinere Beitr. z. Kenntn. d. Florideen, VI, p. 7. (La Nuova Notarisia 1896). BORNET, Alg. de Schousboe, p. 330.

Callithamnion elegans Schousboe in C. AGARDH, Spec. Alg., vol. II, p. 162. BORNET et THURET, Notes algolog, p. 32, tab. X. HAUCK, Meeresalgen, p. 76.

Gymnothamnion elegans J. Ag., Analecta Algologica, 1892, p. 27 et p. 178, tab. 1, fig. 11—14.

Ptilota Schousboei Bornet in BORNET et THURET, Notes algolog., p. 34.

As the Canarian specimens I have gathered are sterile with the exception of a few tetrasporangia I have to rely upon the vegetative parts only. But the specimens seem to agree very well with BORNET's and THURET's description and fine figures.

As regards the vegetative thallus the very similar *Ptilothamnion Pluma* differs from *Plumaria Schousboei* by its shorter segments and the broader insertion of the branches, as they are often placed so close as to almost touch each other; compare BORNET's remarks in "Algues de Schousboe", p. 331.

The basal creeping filaments are about $30\ \mu$ thick and fixed to the substratum by means of unicellular rhizoids ending in a coralliform disc. In the erect filaments the oppositely placed undivided branchlets are about $16\ \mu$ thick at the base, tapering upwards to about $10\ \mu$; they are composed of up to about 12 cells or more. The main axis is about 24 — $30\ \mu$ thick.

Nearly all the specimens examined were sterile, only a few sporangia were found. These occur at the summit of the branchlets and are about $60\ \mu$ long and $50\ \mu$ broad.

The plant was found near low water mark upon rocks in an exposed locality where it creeps upon the walls and roofs of small caverns, forming together with other small creeping algae, for instance *Spermothamnion speluncarum*, a low soft covering upon the substratum. It was gathered with tetrasporangia in the month of March.

Teneriffe: Orotava.

Geogr. Distrib. Mediterranean Sea, Morocco.

2. *Plumaria bipinnatum* (Collins & Hervey) De-Toni.

DE-TONI, Sylloge Alg., Vol. VI, Florideae, p. 488.

Gymnothamnion bipinnatum Collins and Hervey, Algae of Bermuda, p. 139.

Ptilothamnion bipinnatum (Collins & Hervey) Howe in BRITTON, Flora of Bermuda, p. 525.

One of SAUVAGEAU's preparations contains a few fragments of a small *Plumaria*-like plant (Fig. 18) which seems

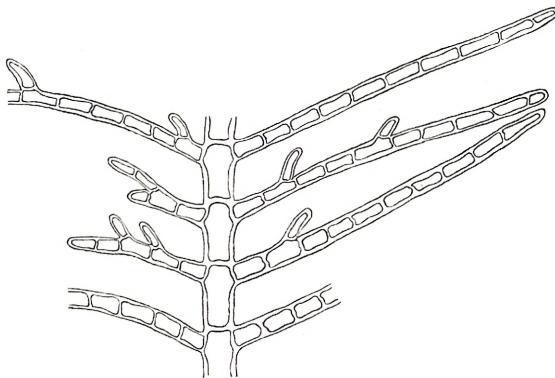


Fig. 18. *Plumaria bipinnata* (Collins & Herv.) De Toni. Part of the thallus.
(about 250 : 1).

to agree with this species described from the Bermuda Islands. As the specimens are sterile, the determination is of course not quite certain, but the shape and size of the plant seem to agree very well with the Bermuda plant. Thus the creeping filaments had a breadth of about 20—22 μ , the erect ones at the base the same breadth, tapering upwards to about 12 μ ; the length of the cells is from about 33 μ down to 22 μ . The branchlets are about 11 μ broad and 9—10 μ at the upper end.

As the plant very much resembles *Plumaria Schousboei* by its shape I refer it to this genus in agreement with DE-TONI.

SAUVAGEAU has found the plant upon *Zonaria variegata*.

Teneriffe: Orotava (SAUVAGEAU).

Geogr. Distrib. Bermuda, Canary Islands.

Ptilota plumosa Ag. is mentioned in MONTAGNE's list ("Iles Canaries", p. 162). But MONTAGNE says: "Nous ne citons cette espèce, qui ne se trouve pas dans notre collection, que d'après l'autorité de M. BORY qui l'énumère parmi les Thalassophytes des Canaries". As *Spyridia aculeata* may show some likeness to this species, and as this species occurs at the Islands, the statement is perhaps due to a confusion of the two plants.

Subfam. 7. Crouanieæ.

Antithamnion Näg.

1. Antithamnion antillanum Børgs.

BØRGESEN, F., Mar. Alg. D. W. I., vol. II, p. 226, figs. 213—216.

When I described this species I based it upon very little material, pointing out that it was no doubt very closely related to *A. cruciatum*, but that on some points it differed essentially from that plant.

I have now found this species in my Canarian collection, and as the Canarian specimens are well developed, I am able to give a supplementary description of the plant.

The decumbent creeping filaments are fastened to the substratum by means of vigorous hapters. The stem in these is of variable length and composed of thick-walled cells more or less doleiformis. The hapters end in a vigorous disc or are sometimes divided into several branches (comp. fig. 213, l. c.).

From the creeping filaments erect ones grow up. They are oppositely ramified (Fig. 19) and the pairs of pinnae are decussately arranged. The main filaments are about

50—60 μ thick. A few of the pinnae may grow out now and then as main branches, but most of them remain short with definite growth.

The pinnae are as a rule alternately ramified, the pin-

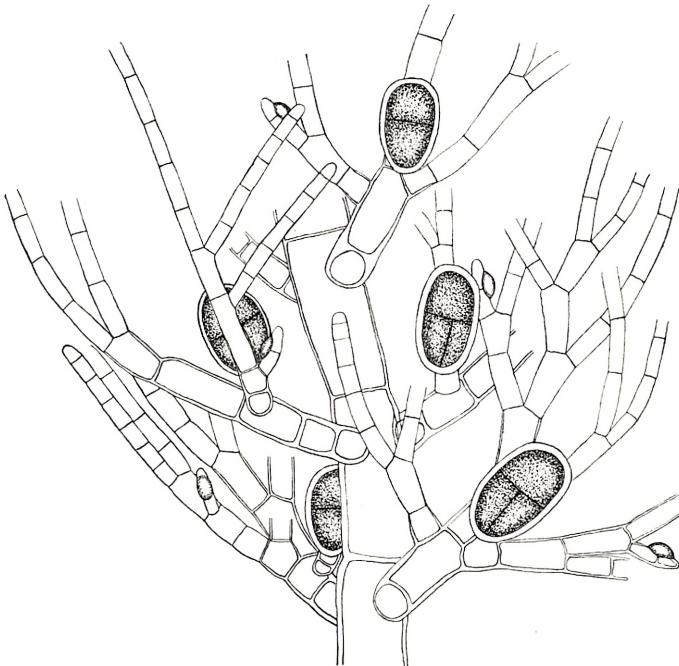


Fig. 19. *Antithamnion antillanum* Børgs. Part of the thallus with tetrasporangia. (about 200 : 1).

nules being placed distichously up along the rachis; in the more vigorous pinnae, however, a single or a few oppositely placed and more vigorously developed pinnules are present at their base (Fig. 20 *a, b*).

As with the West Indian plant so also in the Canarian the lowermost pinnules are ramified, giving off some pinnules of secondary order, while the uppermost are simple. These secondary pinnules as a rule issue unilaterally from the outer distal side of the main axis. The lowermost of

these secondary pinnules which is usually given off from the second basal cell of the rachis is quite small. It nearly

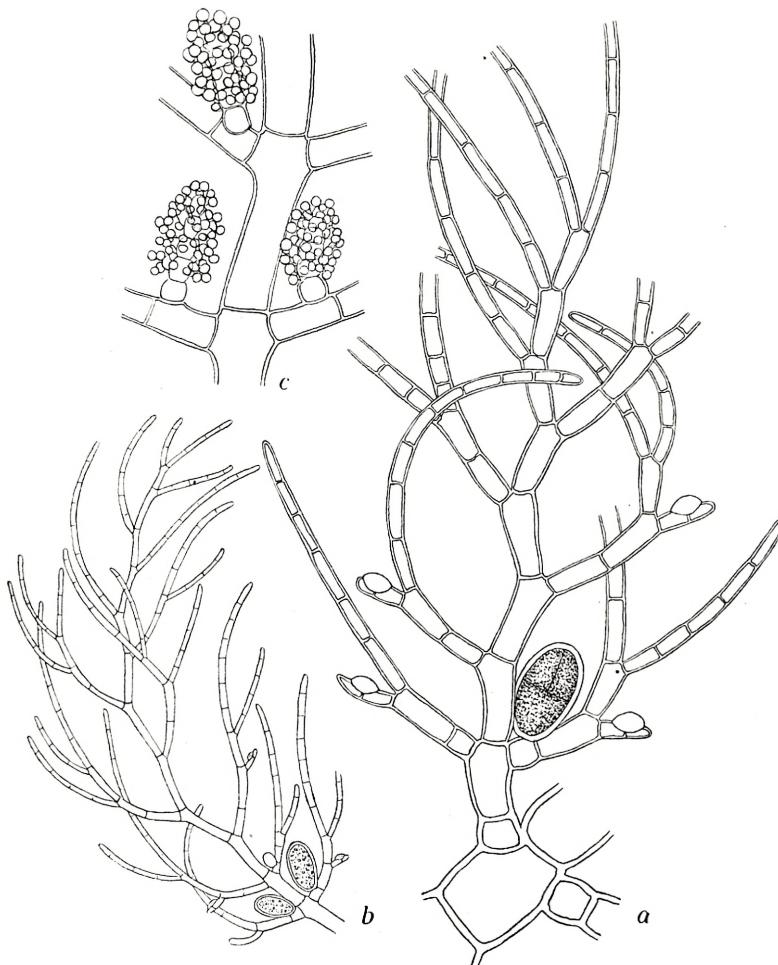


Fig. 20. *Antithamnion antillanum* Börgs. *a* and *b*, pinnæ with tetrasporangia. *c*, antheridial bodies. (*a*, about 200:1, *b*, about 75:1, *c*, about 350:1).

always consists of two cells, only rarely of more, and on the upper side carries a gland cell about $20\ \mu$ long and

15 μ broad (Fig. 20 a). Regarding the development of the glands I refer the reader to my description of the West Indian plant, this agreeing well with NESTLER's¹ description of *Antithamnion cruciatum*. However, while in *A. cruciatum* the gland cells are in contact with 3—4 cells, in *A. antillanum* the gland cells rest only on half of the two cells of which the pinnules in this species are composed.

Tetrasporangia, of which I have seen only very few in the West Indian plant, were found in great number in the Canarian material. The sporangia are placed on the upper side of the rachis in the pinnules near its base. They seem always to be sessile, and rarely more than one is developed in each pinnule. As to their size and shape they quite agreed with my figure and description, having the characteristic, sub-cylindrical appearance with broadly rounded apex and base. The sporangia are about 80—100 μ long and 40—50 μ broad.

Of plants with sexual organs I have found only male plants. The antheridial bodies (Fig. 20 c) have a similar position to that of the tetrasporangia, being placed on the upper side of the lowermost cells in the pinnules and, as is the case with the tetrasporangia, only one or as a rule two antheridial clusters are developed in each pinnule. They are provided with a short unicellular stalk, their shape is ovate-pyramidal and they are up to about 40 μ high and 25—30 μ broad.

As said above, the plant is no doubt nearly related to *Antithamnion cruciatum*. Nevertheless it is easily recognizable from *A. cruciatum*, for instance by means of the two-celled

¹ NESTLER, A., Die Blasenzellen von Antithamnion Plumula (Ellis) Thur. und Antithamnion cruciatum (AG.) Nägl. (Wissenschaftl. Meeresuntersuchungen, III. Bd. I, 1899).

pinnules carrying the gland cells and by means of the sessile and differently shaped tetrasporangia.

The plant was gathered in somewhat sheltered places. It had tetrasporangia in the month of March. It was found as an epiphyte upon *Zonaria variegata*.

Gran Canaria: Bahia del Confital.

Geogr. Distrib. West Indies, Canary Islands.

2. *Antithamnion cruciatum* (Ag.) Näg.

NÄGELI, Neuern Algensysteme, p. 200, tab. VI, fig. 1—6, ROSEN-VINGE, Mar. Alg. Denm., III, p. 359 (where more literature is to be found).

Callithamnion cruciatum C. Ag., in Flora 1827, II, p. 637. HARVEY, Phycol. Brit., pl. 164. J. AGARDH, Spec. Alg., vol. II, p. 27.

Of this species I have found a few small specimens. The erect branches bear opposite branchlets placed decussately upon the main branches and the pinnules are placed oppositely on the rachis of the branchlets with the exception of the uppermost ones which are alternating. The gland cells are found upon small pinnules consisting as a rule of 3 cells, more rarely of two only. The specimens were all sterile. It was found in rather exposed places somewhat above, or when sheltered by rocks, near low water mark.

Teneriffe: Orotava (SAUVAGEAU). Gran Canaria: Playa de Santa Catalina; Castillo.

Geogr. Distrib. Along the North Atlantic coast of Europe and North America, Morocco, Canary Islands, Mediterranean Sea.

3. *Antithamnion pteroton* (Schousb.) Bornet.

BORNET, E., Algues de Schousboe, p. 331, pl. III, figs. 8 and 9.

Callithamnion pteroton Schousb., Icon. ined., t. 389; Descript., p. 319; Alg. Schousb. no. 247.

BORNET, l. c., p. 332 mentions that this fine plant occurs at the Canary Islands. He writes: "Dans l'herbier MON-

TAGNE, sous le nom de *Callithamnion micropterum*, et venant aussi des Canaries, se trouve un très petit échantillon, fixé sur un fragment de Coralline, qui appartient à l'*Antithamnion pteroton*".

Geogr. Distrib. Tanger, Canary Islands.

4. *Antithamnion elegans* Berth.

BERTHOLD, G., Über die Vertheilung der Algen im Golf von Neapel, p. 516. FUNK, G., Über einige Ceramiaceen aus dem Golf von Neapel (Beih. z. Bot. Centralbl., Bd. 39, Abt. II, 1922, p. 241, tab. V, fig. 17.).

BERTHOLD's description of this species is poor. It is said to differ essentially from *Antithamnion cruciatum* on account of its having a more delicate thallus and three pinnae in each of the whorls. As Funk has pointed out, the last character is of no value as *Antithamnion cruciatum* often has three pinnae only in each whirl, and I can add that in the Canarian specimens of *Antithamnion elegans* I have as a rule found four pinnae in each whorl. But FUNK who has had an opportunity to examine the original plant of BERTHOLD has found a character by means of which *Antithamnion elegans* seems easy to diagnosticate, namely the disposition of the gland cells. The material of this species which I first examined, and upon which the following description is especially based, had very few gland cells, but later on I found another gathering in which the gland cells were more numerous and disposed similarly to those seen in FUNK's figure, so I do not hesitate to refer the Canarian plant to BERTHOLD's species.

The plant (Figs. 21, 22) upon which the following description is based, was found as an epiphyte upon *Gelidium corneum* upon the thallus of which the decumbent creeping

filaments are fixed. The erect filaments issuing from these reach a height of about 2 mm, rarely more.

The creeping filaments are fixed to the host by means of vigorous hapters (Fig. 21 *a*); these are as a rule short

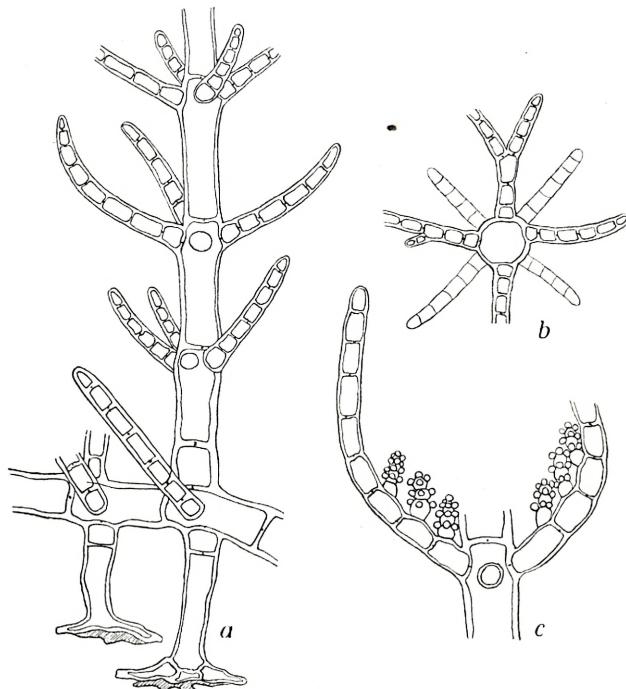


Fig. 21. *Antithamnion elegans* Berth. *a*, part of creeping filament; *b*, transverse section of the thallus showing the decussate arrangement of the pinnæ; *c*, part of a male plant. (*a* and *b*, about 200:1, *c*, about 350:1).

and composed of a short cell at their outgrowth and a single one in the stalk, and end in a broad disk. The creeping filaments are composed of cells about $80\ \mu$ long and $28-40\ \mu$ broad, their wall is about $4\ \mu$ thick. From each joint in the filament as a rule four pinnæ arranged in a whirl are given off; of these the lowermost pinnæ are transformed into the above-mentioned hapters, while

those placed oppositely to these on the upper side of the filaments generally develop into erect shoots; the pinnæ on both sides in most cases remain dwarfish, undeveloped, or

more rarely they get indefinite growth, becoming creeping filaments or, when bending upwards, erect ones.

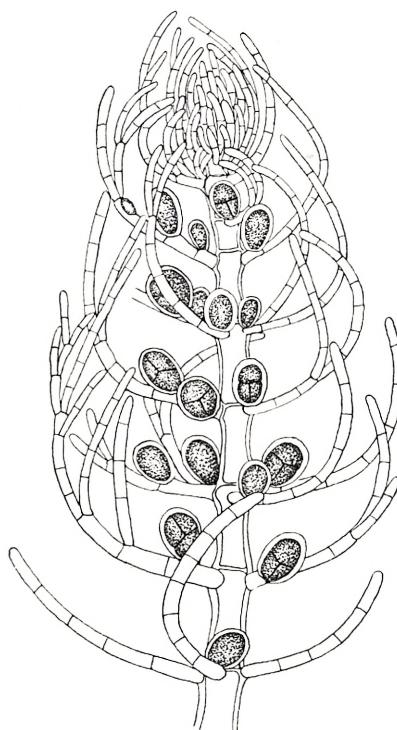


Fig. 22. *Antithamnion elegans* Berth.
Part of a tetrasporic shoot. (about
225 : 1).

The erect filaments issuing from the decumbent filaments have cells about $62-160 \mu$ long and $25-40 \mu$ broad. At the upper end of each joint four pinnæ arranged in a whirl with right angles between them are given off. The pinnæ reach a length of about 150μ when vigorously developed. They are composed of cells about $10-13 \mu$ broad at their base and about $7-8$ at their summits, the cells reaching a length of about

$1\frac{1}{2}-2$ times their breadth. The pinnæ are as a rule placed alternating in whorls in 8 rows, each whorl of pinnæ being placed above the interstice between the pinnæ in the whorl below (Fig. 21 b) but not always quite regularly. In the lower part of the branches the pinnules are as a rule unbranched, higher up ramified, the pinnules being alternate or, in the upper part, unilateral. The distance between the

whorls is rather varying depending on the length of the cells. As in the decumbent filaments every pinna can be transformed into a shoot with indefinite growth, but this seems very rarely to take place in the erect filaments of this plant.

The gland cells (Fig. 23) are rather large, oblong, about $16-20 \mu$ long and $8-12 \mu$ broad. They rest on a single cell, having almost the same length as

this. As a rule they occur near the middle of the pinnæ (Fig. 22, 23 a); so far as I have seen in this gathering the gland and the cell upon which it rests are always formed where a branch is given off. In this

gathering as a rule only one gland cell occurs in each pinna, two are rarely present. The gland cells are most richly developed in the sterile plants; in the tetrasporic and antheridial ones they were rare (Fig. 22).

I have found only tetrasporic and antheridial specimens.

The tetrasporangia (Fig. 22) are developed near the base of the pinnæ, rarely more than one or two from each pinna. The tetrasporangia are placed on the upper side of the branches, they are cruciately divided, sessile, ovate-oblong of shape, about 40μ long and 28μ broad.

The antheridial bodies (Fig. 21 c) like the tetrasporangia are developed on the pinnæ, upon the cells in the lower

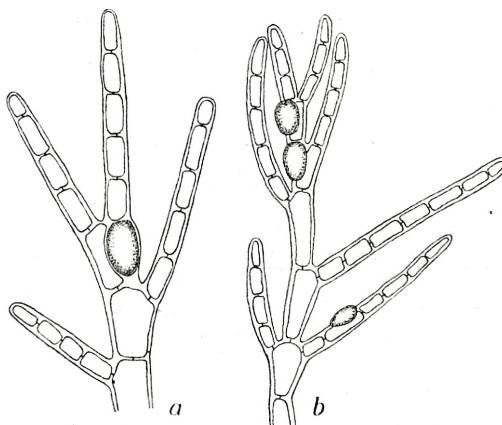


Fig. 23. *Antithamnion elegans* Berth. Pinnae with gland cells. (about 200:1).

part of these and on their upper side. The antheridial bodies can be compared with a diminutive main shoot, the main stem in these being composed of short cells (4—5) each carrying a whorl of four cells from which the antheridia are developed.

In another collection more vigorously developed specimens occurred. The plant was growing upon *Corallina* together with various other algæ e. g. *Polysiphonia breviarticulata*, *Dipterosiphonia dendritica*, *Ceramium* etc. and still it was sterile. But the pinnæ were larger, more richly ramified, and this plant also differed from the above described one by the fact that the erect filaments were much branched, giving out several shoots with indefinite growth. The gland cells were present in greater number, often 3—5 or even more in each pinna (Fig. 23 b) occurred, not only in the same place as described above, but also in accordance with FUNK's figure, upon the cells higher up in the pinnules. In other respects the two plants seem to agree quite well, so I consider the differences pointed out to be due to the more vigorous development of our plant.

Both gatherings were found in exposed places near low water mark. Plants with tetraspores and antheridia were found in the month of March.

Gran Canaria: Christoballo, Playa de las Canteras.

Geogr. Distrib. Hitherto found only in the Gulf of Naples.

Crouania J. Ag.

1. Crouania attenuata (Bonnem.) J. Ag.

AGARDH, J., Alg. mediterr., p. 83. HARVEY, Nereis Bor.-Am., p. 226, pl. 31 D. BØRGESEN, F., Mar. Alg. D. W. I., vol. II, p. 230—233, figs. 219—221.

Batrachospermum attenuatum Bonnem. in Herb. Ag.; comp. J. AGARDH, Spec. Alg., vol. II, p. 105.

(For more synonyms compare DE-TONI, Sylloge. Alg., vol. IV, Florideae, p. 1417).

This species has been found several times intermingled among other algae for instance *Callithamnion tetragonum*, *Lomentaria articulata*, *Chatomorpha* etc. The specimens were sterile. It was gathered in exposed localities near low water mark.

It has not previously been found at the Canary Islands.

Teneriffe: Orotava. Gran Canaria, Christoballo.

Geogr. Distrib. Mediterranean Sea, from the English coast southwards to the Canary Islands, West Indies.

Subfam. 8. **Spyridieæ.**

Spyridia Harv.

1. Spyridia filamentosa (Wulf.) Harv.

HARVEY, W. H., in HOOKER, Brit. Flora, vol. II, 1833, p. 337; Manual Brit. Alg., 1841., p. 101; Phycologia Brit., pl. 46. AGARDH, J., Spec. Alg., vol. II, p. 340; Epicrisis, p. 268. FARLOW, W. G., Mar. Alg. of New England, p. 140, pl. X, fig. 1 and pl. XII, fig. 2. BØRGESEN, F., Mar. Alg. D. W. I., vol. II, p. 233, figs. 222—226. DE-TONI, Sylloge Alg., vol. IV, sect. III, p. 1427 (where more litterature is quoted).

Fucus filamentosus Wulfen, Cryptogama aquatica in ROEMER'S Archiv f. d. Bot., III, 1803—5, p. 64.

In my West Indian algal flora I have pointed out that this plant is very plastic, varying much according to the different localities and external conditions prevailing there. This I have had confirmed, too, when examining the Canarian specimens. Thus the specimens from more open shores were robust with short ramuli, like my Fig. 224 l. c., while the plants I gathered in stagnant calm water in the uppermost part of Bahia del Confital behind the Isleta were flabby with long thin ramuli.

Specimens with tetrasporangia are found in the month of March. The plant prefers rather or quite sheltered places. It grows in shallow water somewhat below low-water mark and is furthermore common in rock pools in which the water is retained during ebbtide. In such places it has a yellow brown colour.

This species is no doubt common at the Islands and is mentioned by most investigators as found there. MONTAGNE writes about it: "Ad rupes maritimas anfractuosas in portu S. Cruz cl. Bory, in orâ australi Teneriffæ circâ Guimar clarr. Webb. et Berthelot, in promontorio tandem Punta de Melenera dicto cl. Despréaux hancee Algam legerunt".

Geogr. Distrib. West Indies, warmer parts of the Atlantic Ocean, Mediterranean Sea, Red Sea, Indian Ocean.

2. *Spyridia aculeata* (Schimp.) Kütz.

KÜTZING, Phycologia generalis, 1843, p. 377; Spec. Alg., 1849, p. 668; Tabulæ phycologicæ, vol. XII, tab. 51, figs. a, b. AGARDH, J., Spec. Alg., vol. II, pars II, p. 342; Epierisis, p. 271. HARVEY, W. H., Nereis Bor.-Am., 1853, part II, p. 205. BØRGESEN, F., Mar. Alg. D. W. I., vol. II, p. 237.

Spyridia armata Kütz., Tab. phycologicæ, vol. XII, pl. 50, figs. c, d.

Spyridia Berkeleyana Mont. in Exploration scient. de l'Algerie, p. 141, pl. 15, fig. 6.

Ceramium aculeatum Schimper in Unio itin., n. 966 (non vidi).

Var. *typica* Børgs., l. c. p. 238, fig. 228.

Var. *disticha* Børgs., l. c. p. 238, fig. 229.

The Canarian specimens are in good accordance with the West Indian plant; at their base the ramuli had a breadth of up to $80\ \mu$, tapering gradually upwards. While tendrils were common in the West Indian plants, I have not found any in my Canarian specimens.

Of the var. *disticha* I only once found a small specimen.

Specimens with tetrasporangia are found in the month of January.

The plant occurs in exposed localities somewhat above low water mark.

Teneriffe: Orotava (SAUVAGEAU,!), without locality (LIEBE-TRUTH). Gran Canaria: Playa de las Canteras.

Geogr. Distrib. West Indies, Southern shores of Europe, Morocco, Mediterranean Sea, Red Sea.

Subfam. 9. Ceramieæ.

Ceramium Lyngb.

1. Ceramium rubrum (Huds.) Ag¹.

AGARDH, C., Synopsis Alg., p. 60; Spec. Alg., vol. II, p. 146
J. AGARDH, Spec. Alg., vol. II, part 1, p. 127.

Conferva rubra Huds., Fl. Anglica, p. 600.

Of this species only very little material is present in my collection. It is found in the littoral zone in not too much exposed localities.

Gran Canaria: Christoballo, Playa de Santa Catalina. MONTAGNE l. c., p. 173 does not give any exact locality, he only writes: "In littore insulæ Canariæ rarissimum".

Geogr. Distrib. Wide-spread.

2. Ceramium diaphanum (Lightf.) Roth.

ROTH, Catal. botan., vol. III, p. 154. HARVEY, Phycologia brit., tab. 193. J. AGARDH, Spec. alg., vol. II, pars 1, p. 125; Epieresis, p. 98.

Conferva diaphana Lightf., Flora scotica, p. 996.

¹ Dr. HENNING E. PETERSEN has most kindly determined my material of the genus *Ceramium*.

This species has been gathered several times in the littoral zone in more or less exposed localities where it often forms felted coverings upon stones together with other small algæ. Specimens found in March had tetrasporangia.

Gran Canaria: Christoballo, Playa de Santa Catalina, Bahia del Confital. MONTAGNE l. c., p. 173 does not give any exact locality: "In conchis marinis *Griffithsiæ arachnoideæ* immixtum; in Canariæ à cl. Despréaux lectum".

Geogr. Distrib. European and American coasts, Morocco, Mediterranean Sea, Cape etc.

3. **Ceramium strictum** Grev. et Harv.

HARVEY, Phycol. brit., pl. 334. J. AGARDH, Spec. alg., vol. II, pars 1, p. 123; Epicrisis, p. 97.

This species has only once been found growing together with other small algæ upon stones in the littoral zone.

Gran Canaria: Las Palmas.

Geogr. Distrib. Warmer parts of the Atlantic Ocean, Mediterranean Sea.

4. **Ceramium transversale** Collins and Hervey.

COLLINS and HERVEY, Alg. of Bermuda, p. 145, pl. V, fig. 29—31. BØRGESEN, Mar. Alg. D. W. I., vol. II, p. 243, fig. 233. H. E. PETERSEN, Algæ in Report on the Danish Oceanogr. Expedit. 1908—10, vol. II K 3, p. 14, figs. 5—7.

This fine little plant was at first described from the Bermudas and was shortly after found in collections of algæ from the Mediterranean Sea by H. E. PETERSEN. At the Canary Islands I have found it several times. It creeps upon larger Algæ, for instance *Laurencia*, near low water mark or somewhat below in more or less exposed places.

Gran Canaria: Christoballo, Bahia del Confital.

Geogr. Distrib.: West Indies, Mediterranean Sea, Canary Islands.

5. *Ceramium ciliatum* (Ellis) Ducl.

DUCLUZEAU, Essai sur l'Hist. Nat. des Conferves des environs de Montpellier, 1805, p. 64. HARVEY, Phyc. Brit., pl. 139. J. AGARDH, Spec. Alg., vol. II, pars 1, p. 133; Epicrisis, p. 103.

Conserva ciliata Ellis in Philos. Transact., 57, p. 425.

Besides typical specimens a peculiar form with very low belts is found (Fig. 24).

This species has been found in the littoral zone in exposed as well as sheltered places and seems to be common at the Islands. It has been found with tetrasporangia in the months of January and March.

Teneriffe: Orotava, St. Andres, Santa Cruz (according to MONTAGNE, l. c. p. 174). Gran Canaria: Bahia del Confital; without locality LIEBETRUTH according to PICCONE, Punta de Telde (DESPRÉAUX).

Geogr. Distrib. From the Færöes southwards to the Canary Islands, Mediterranean Sea.

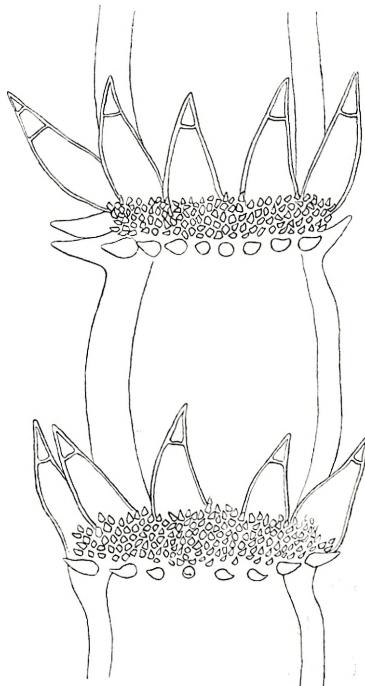


Fig. 24. *Ceramium ciliatum* (Ellis) Ducl. Peculiar form with very low belts. (about 200:1).

6. *Ceramium flabelligerum* J. Ag.

J. AGARDH, In systemata alg. hodierna adversaria, 1844, p. 27; Spec. Alg., vol. II, pars. 1., p. 134. Epicrisis, p. 103. HARVEY, Phycologia Brit., pl. 114.

In some specimens gathered by Professor SAUVAGEAU at Orotava numerous short spinulæ were found scattered over the surface of the thallus (Fig. 25).

This species seems to be common at the Islands where I have found it in the littoral zone even in very exposed localities. It had tetrasporangia in the month of January.

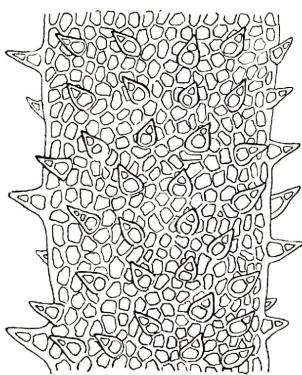


Fig. 25. *Ceramium flabelligerum*. Older part of the thallus with short spinulae scattered over the surface.
(about 200:1).

It had tetrasporangia in March.

Gran Canaria: Cristoballo, Bahia del Confital (M^{lle} VICKERS,!).

Geogr. Distrib. From the English coast southwards to the Canary Islands; Mediterranean Sea.

In "A Propos des *Cystoseira* de Banyuls et de Guéthary" (Bull. de la Station Biologique d'Arcachon, 14^{ième} Anneé, 1911—12) p. 53 SAUVAGEAU mentions *Ceramium acanthonotum* Carm. as found at the Canary Islands. Dr. H. E. PETERSEN has examined the specimens of SAUVAGEAU and has found that these contain partly *Ceramium ciliatum* and partly *Ceramium flabelligerum*.

Centroceras Kütz.

1. Centroceras clavulatum (Ag.) Mont.

MONTAGNE, C., Exploration scientifique de l'Algérie, Algues, Tome I, 1846, p. 140. J. AGARDH, Spec. Alg., vol. II, p. 148; Epicrisis, p. 108. HARVEY, Nercis Bor.-Am., part II, p. 211, tab. 33 C.

Ceramium clavulatum Ag. in Kunth, Synopsis Plantarum, vol. II, 1822, p. 2.

This plant is found in more or less sheltered localities near low water mark or somewhat below, growing together with other small tufted Algæ, for instance *Corallina*.

It was common in the environs of Las Palmas where M^{le} VICKERS has also collected it; on the other hand I have not found it at Teneriffe.

Geogr. Distrib.: Seems to occur in all warmer seas.

Fam. 2. *Rhodomelaceæ*.

Subfam. 1. *Laurencieæ*.

Laurencia Lamx.

My material of this genus is very scarce and consists for the most part of poorly developed specimens. On the other hand the collection of Prof. SAUVAGEAU contains several good specimens.

1. Laurencia obtusa (Huds.) Lamour.

LAMOUROUX, J., Essai Thalassioph., p. 42. J. AGARDH, Spec. Alg., vol. II, pars 3, p. 750; Epicrisis, p. 653. HARVEY, Phycologia Brit., pl. 148.

Fucus obtusus Huds., Fl. Angl., p. 586. TURNER, Fuci, vol. I, tab. 21.

Of this species I have found a form which agrees very well with the one I have found in the West Indies and referred to var. *gelatinosa* (Mar. Alg. D. W. I., vol. II, p. 249, figs. 238—9). The main stems bear short branches on all sides, placed more or less vertically.

The specimens were tetrasporic. *Ricardia Montagnei* Derb. and Sol. was found upon them.

This species is mentioned from the Islands by most investigators and is most probably common there.

Geogr. Distrib. Warmer parts of the Atlantic Ocean, Mediterranean Sea, West Indies, Indian Ocean etc.

In "Crociera", p. 44, PICCONE mentions that "un solo e meschinissimo esemplare" of *Laurencia papillosa* (Forsk.) Grev. has been found at the island *Graciosa* by Capt. d'ALBERTIS. Dr. ACHILLE FORTI has most kindly allowed me to see the small fragment. It was so small that I did not feel inclined to make an anatomical examination of it, but according to its appearance and colour, more reddish than *L. papillosa*, it can most probably be referred to *Laurencia obtusa*.

2. *Laurencia hybrida* (DC.) Lenorm.

LENORMAND in DUBY, Botanicon Gallicum, 1830, pars 2. p. 951. KÜTZING, Spec. Alg., p. 856; Tab. Phycol., vol. XV, pl. 65, b, c. J. AGARDH, Spec. Alg., vol. II, p. 76. LE JOLIS, Alg. Mar. Cherbourg, p. 148. DE-TONI, Sylloge Alg., vol. IV, 3, p. 796. COTTON, Clare Island Survey — Marine Algae (Proceed. Roy. Irish Acad., vol. 31, 1912, p. 136).

Fucus hybridus De Candolle, Flore Française, tome II, 1805, p. 30.

Laurencia cæspitosa Lamx., Essai Thalassiph., 1813, p. 43. MONTAGNE, Iles Canaries, p. 154. BORNET, E., Alg. Schousboe, p. 300.

Laurencia canariensis Mont. in litt., KÜTZING, Spec. Alg., p. 854 et 856.

COTTON has very clearly shown (l. c.) that the name to be used for this species is *Laurencia hybrida* (DC.) Lenorm. as *Fucus hybridus* DC. is the oldest name (1805) while LAMOUROUX' name *L. cæspitosa* is from the year 1813 and a nomen nudum only. As COTTON points out, it was not until 1840 that MONTAGNE took up the name *Laurencia cæspitosa* Lamx. for a Canarian plant in his work on the

Canarian algae, and this name has subsequently been used very much. But later MONTAGNE changed his former determination and gave this plant the new name *Laurencia canariensis* (in KÜTZING, Species Alg. p. 854)¹.

This species is mentioned at the Islands by most investigators and is most probably common there.

Geogr. Distrib. From the English coast southwards to the Canary Islands.

3. *Laurencia pinnatifida* (Gmel.) Lamour.

LAMOUROUX, I., Essai, p. 42; J. AGARDH, Spec. Alg., vol. II, p. 764; Epicrisis, p. 656.

Fucus pinnatifidus Gmelin, Syst. Nat., vol. II, p. 1385. TURNER, Fuci, tab. 20.

SAUVAGEAU has gathered fine specimens of this species at Orotava and I myself have found a small specimen near Las Palmas.

From MONTAGNE's herbarium I have seen a small fragment gathered by WEBB. *Laurencia pinnatifida* is also mentioned by PICCONE, l. c., p. 46.

This species is surely not common at the Islands. MONTAGNE writes p. 154: "In oris Canariensis, si autem ex unico specimine lecto conjicere licet, rara".

Teneriffe: Orotava (SAUVAGEAU). Gran Canaria: Christoballo, without locality (WEBB). Isola Graciosa (d'ALBERTIS).

Geogr. Distrib. From the Færöes southwards to the Canary Islands, Mediterranean Sea.

4. *Laurencia perforata* (Bory) Mont.

MONTAGNE, "Iles Canaries", p. 155. KÜTZING, Spec. Alg., p. 853; Tab. Phycolog., vol. XV, tab. 49, figs. e—g. J. AGARDH, Spec. Alg., p. 748; Epicrisis, p. 648.

¹ On page 856 in the same work KÜTZING mentions another *Laurencia canariensis* with a somewhat different diagnosis. But as *Laurencia caespitosa* Mont., p. 154 is quoted in both places as a synonym, it is most probably the same plant we have to do with.

Fucus perforatus Bory, Essai sur les îles Fortunées, p. 305, pl. 5, fig. 1. B. C. (non vidi).

This species has been described by MONTAGNE upon specimens from the Canary Islands, where I too have found it several times. My specimens seem to agree very well with an original specimen from Herb. MONTAGNE which Dr. HAMEL has most kindly allowed me to see.

This species is no doubt nearly related to *Laurencia papillosa* (Forsk.) Grev. When compared with my figure 236,

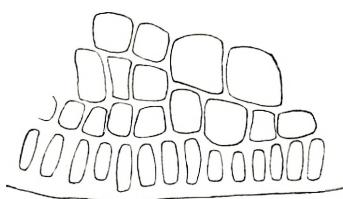


Fig. 26. *Laurencia perforata* Mont. Transverse section of the thallus. (about 175 : 1).

p. 247 in vol. II of "The Mar. Alg. of the D. W. I." showing a transverse section of *Laurencia papillosa*, a similar section of the thallus of this species shows that here also the epidermal cells are narrow, palissade-like (Fig. 26); sometimes, perhaps especially lower down in the thallus, some of the epidermal cells may be somewhat broader.

The Japanese algologist Dr. YUKIO YAMADA, who is working out a monograph of the troublesome genus *Laurencia*, had, during his stay in Paris, made a transverse section of the thallus of *L. perforata* Mont., and during his visit to Copenhagen he allowed me to compare his preparation with those of my specimens and I have thus also been able to establish the anatomical identity of my specimens with that of MONTAGNE.

As to the ramification, the branchlets, when compared with the very short ones in *Laurencia papillosa*, are considerably longer, especially the lower ones upon the bran-

ches; the branchlets are more or less secundly arranged and often curved.

The specimens were found upon a very exposed coast near low water mark. Upon one of the specimens *Ricardia* was rather common.

Gran Canaria: Playa de Santa Catalina, Playa de las Canteras. Teneriffe: Orotava. MONTAGNE, l. c. p. 155 does not give any exact locality, he writes: "In rupibus ad littora Canariensis vulgaris". Palma: (LIEBETRUTH).

Geogr. Distrib. Canary Islands, Madeira. Reported from the Bermudas, but the determination seems to be wrong. Compare M. A. HOWE, Algæ in BRITTON, Flora of Bermuda, p. 519.

Janczewskia Solms.

1. *Janezewska verrucæformis* Solms.

SOLMS-LAUBACH, H., Note sur le JANCZEWSKIA in Mém. Soc. Nat. Sc. Natur. Cherbourg, T. XXI, 1877, p. 209, pl. 3. HAUCK, Meeres-algen, p. 524. FALKENBERG, P., Rhodomelaceen, p. 259, pl. 24, figs., 16—17. SETCHELL, W. A., Parasitic Florideæ, I, in University of California Public. in Bot., vol. 6, no. 1, p. 8.

Upon a small tuft of *Laurencia obtusa* I have once found a few specimens of this plant. As described by SOLMS it forms small roundish bodies upon the thallus of the host plant; the female plant when fully developed has the surface covered by the projecting roundish cystocarps, while the tetrasporic and the male specimens have a less warty surface. When living the parasite had a pale orange-yellow colour. At the place where the parasite is fixed to the host plant the thallus of the latter forms a sharp bend. The parasite sends filaments composed of longer or shorter cells into the thallus of the *Laurencia*. Fig. 27 a shows a transverse section of the thallus of *Janczewskia* and a part of the thallus of the *Laurencia* infected by the parasite.

Referring the reader to SOLMS's and FALKENBERG's descriptions I shall restrict myself to giving a short description

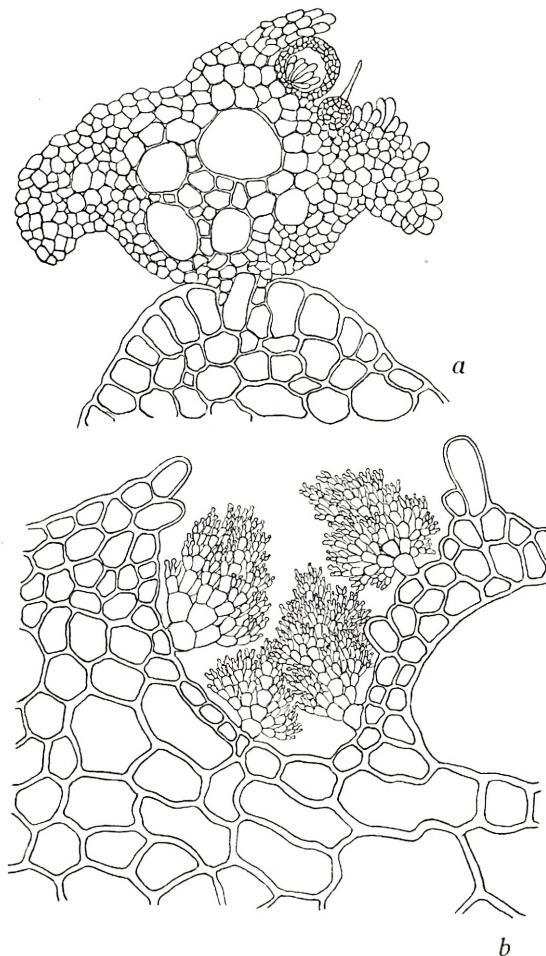


Fig. 27. *Janczewskia verruciformis* Solms. *a*, transverse section of *Laurencia* with a young female thallus of *Janczewskia*. *b*, transverse section of a male plant. (*a*, about 85:1, *b*, about 270:1).

of the plant together with some figures of the tetrasporic and male plant.

The tetrasporangia (Fig. 28) are developed at the bottom

of small roundish depressions found scattered beside each other over the surface of the plant. A transverse section shows that these depressions are urceolate in shape, having

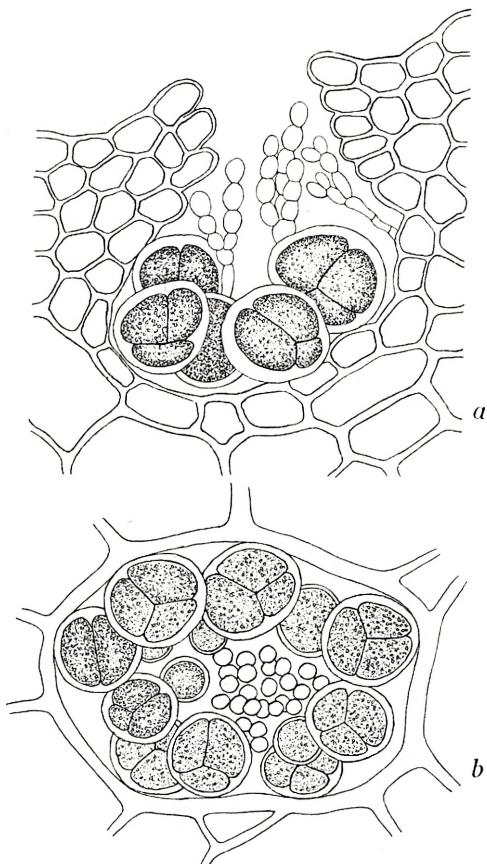


Fig. 28. *Janczewskia verrucosiformis* Solms. *a*, a transverse section of a tetrasporic conceptacle; *b*, the same seen from above. (about 270:1).

a narrow ostiole above. From the bottom of the depressions ramified trichoblasts, composed of oval cells becoming bigger upwards, protrude more or less up to the ostiole. The tetrasporangia are tetrahedrally divided but not always quite regularly.

The antheridial bodies (Fig. 27 b) are likewise developed in depressions in the thallus which occur beside each other all over the surface of the thallus. The antheridial bodies are of pyramidal shape, having a central stem of larger cells from which numerous branches, becoming shorter upwards, issue to all sides; the end cells are the antheridia in which the spermatia are formed. Several antheridial bodies grow out from the bottom and sides of the depressions. SOLMS has drawn an antheridial body (l. c., pl. 3, fig. 15) which ends in moniliform filaments composed of cells increasing upwards. In my material I have looked for these filaments in vain. As according to FALKENBERG the development of the antheridial bodies takes place in a similar way to that in *Laurencia* (compare the figures of FALKENBERG, tab. 23, figs. 23—25) SOLMS has most probably drawn an androphore which was not yet quite developed.

As to the female plant I refer to SOLMS and FALKENBERG's descriptions and to the figures of SOLMS.

The plant was found in rather exposed places near low water mark in the month of January.

Teneriffe: Orotava.

Geogr. Distrib. Hitherto found only in the Mediterranean Sea.

Ricardia Derb. et Sol.

1. Ricardia Montagnei Derb. et Sol.

DERBÈS et SOLIER in Annales Sc. Nat., Bot., IV. sér., t. V. p. 209, tab. 14, figs. 1—7. ZANARDINI, Icon. Adriat., vol. II, tab. LXI. SCHMITZ und HAUPTFLEISCH in ENGLER und PRANTL, Natürl. Pflanzenfam., Teil I, Abt. 2, p. 420. HAUCK, Meeresalgen, p. 203.

This interesting small parasitic plant has been found several times upon *Laurencia obtusa* and *Laurencia perforata*;

and once two specimens were found upon *Chondria tenuissima*.

The genus *Ricardia* was described by DERBÈS et SOLIER in the year 1856 upon the Mediterranean plant, but the larger Californian species *Ricardia saccata* was already described by J. AGARDH in the year 1849¹ upon specimens originating from Herb. GREVILLE and by him referred to the genus *Chylocladia*.

KYLIN² has recently given a detailed description of the Californian plant and points out that the Californian and the Mediterranean plants are very closely related, the different sizes of the two plants being the essential difference between them. As to this question compare also FARLOW's remarks in his paper: "On some new or imperfectly known Algae of the United States", I, 1889, p. 2. (Bull. Torr. Bot. Club, vol. 16, no. 1), and those by SETCHELL in his paper: "Parasitic Florideæ of California", p. 4 (Nuova Notarisia, Serie 16, 1905).

We will leave this as it is, but in one respect at any rate, according to my Canarian material, I am able to add besides the size one more character by which the Canarian specimens, and to judge from the figures of DERBÈS and SOLIER and ZANARDINI, also the Mediterranean ones differ from the Californian plant. The trichoblasts are unramified, while, according to KYLIN's figures, those in the Californian plant are often ramified.

As described by KILLIAN ("Zeitschrift f. Bot.", vol. 6, 1914, p. 230) and later beautifully figured by GRUBER in

¹ J. AGARDH, Algologiska bidrag (Öfversigt K. Vet. Akad. Förhandl., 1849, p. 89); cfr. also J. Agardh, Spec. Alg., vol. II, p. 738.

² KYLIN, H., Entwicklungsgeschichtliche Florideenstudien (Lunds Universitets Årsskrift. N. F. Avd. 2. Bd. 24. Nr. 4. 1928, p. 94).

OLTMANNS "Morphologie und Biologie der Algen", 2nd edit., vol. III, p. 484—5, fig. 775, the plant is fixed to the host

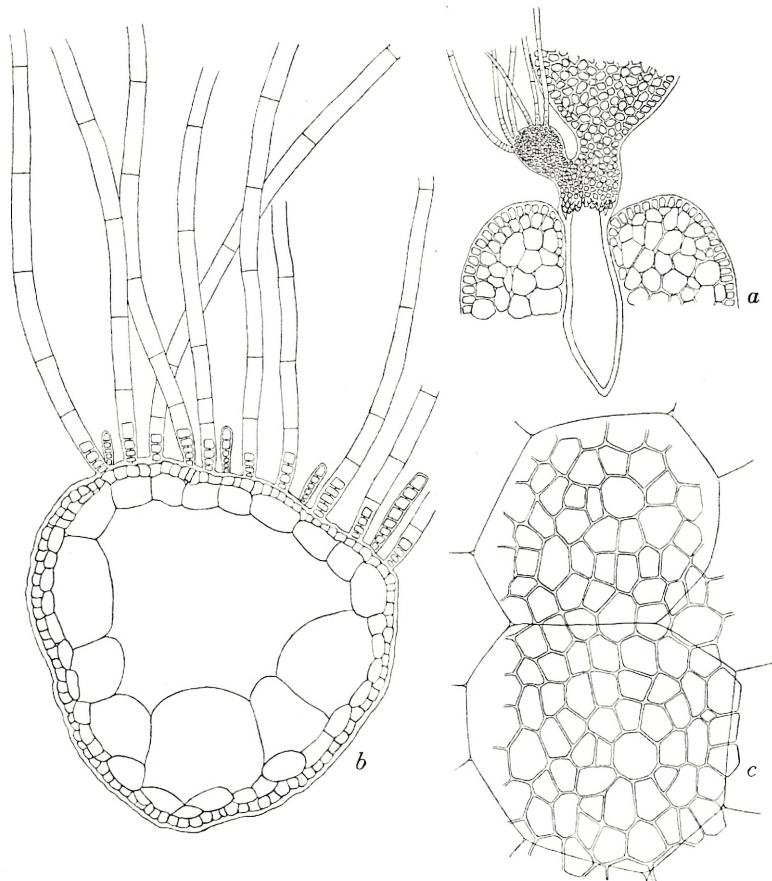


Fig. 29. *Ricardia Montagnei* Derb. et Sol. *a*, base of a plant; *b*, transverse section of a vesicle; *c*, small part of the cortical layer. (*a*, about 60:1, *b*, about 150:1; *c*, about 200:1).

plant by means of a very large thick-walled basal cell; this cell is nearly cylindrical in its upper end and tapers downwards (Fig. 29 *a*). The cell penetrates deeply into the tissue of the host. In the specimen figured by me the cell is about $120\ \mu$ thick and its wall $16\ \mu$. The cortical layer

covering the whole plant is also present at the upper end of the large cell, but is wanting when it penetrates into the tissue of the host. I have not come across young sporelings, but KILLIAN describes and figures these p. 230, and KYLIN gives a detailed description of them and the development of the vesicles accompanied by very fine figures.

As a rule the plants are unramified but now and then I have found branched individuals. Fig. 29 *a* shows such a case; a new vesicle is developed from the cortical layer at the upper end of the stalk. KYLIN has found the same in *R. saccata*.

As mentioned above, the plant is covered by a cortical layer; a glance at this will show that some of the cells of which it is composed are larger than the rest, roundish and rather regularly distributed over the surface; round these larger cells the smaller polygonal ones are arranged. One of these roundish cells lies nearly above the middle of each of the bigger cells inside the cortical layer (Fig. 29 *c*).

Fig. 29 *b* shows a somewhat oblique transverse section of a small young vesicle. The wall of the vesicle is seen to be composed of about 3 layers of cells, the largest facing the cavity; the diameter of these large cells often reaches a length of 150μ or even more. At the upper end of the vesicle, where the trichoblasts are developed, the cells are smaller and, in the specimen examined, the wall consisted only of two layers of cells, namely the cortical layer and below a layer of larger roundish polygonal cells.

The trichoblasts have short coloured cells at their base, upwards the cells in these grow larger, become colourless and die away gradually. So far as I have seen the trichoblasts are, as mentioned above, always unramified composed of a single row of cells only. They are quite like

those I have found in the new genus *Stichothamnion* described below. KYLIN mentions the peculiar fact that older and younger trichoblasts occur mixed together; this is also

the case in *Ricardia Montagnei* (Fig. 29 b). The younger trichoblasts are to be considered as accessory ones, originating from the cells of the cortical layer.

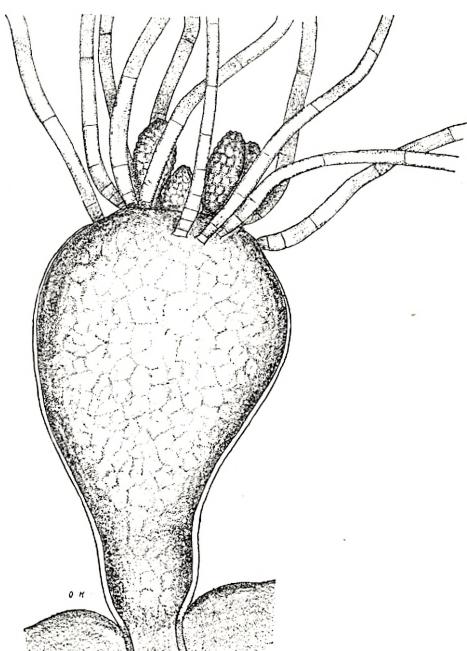


Fig. 30. *Ricardia Montagnei* Derb. et Sol.
A male plant. (About 100 : 1).

Apart from sterile plants nearly all the material was antheridial (Fig. 30); of tetrasporic and female plants I have seen only one or two specimens of each.

The tetrahedrally divided sporangia are developed in the cortical layer. In the specimen I have seen they form a large sorus round the upper end of the vesicles.

The cystocarps are immersed in the thallus of the plant, forming only small roundish not very protruding elevations above it. They likewise occur near the upper end of the thallus. In *Ricardia saccata* KYLIN has followed the development of the procarp and ripe cystocarp and given fine illustrations of them.

The antheridial bodies are developed from the trichoblasts. But while in *Ricardia saccata*, according to KYLIN,

the lowermost or the two lowermost cells in the trichoblasts remain undivided, in the specimens of *Ricardia Montagnei* I have examined 3—4 of the lowermost cells in the trichoblasts remain undivided (Fig. 31). The other cells in the fertile trichoblasts become divided into a central and a number of pericentral cells. The last mentioned are again divided by walls in various directions into antheridia from which the spermatia are developed. Fig. 30 shows a small male plant and Fig. 31 the development of the androphores. The ripe androphores are ellipsoidal-cylindrical bodies about $80-100\ \mu$ long and $40\ \mu$ broad. Quite small male plants are fertile, on the other hand one of the largest plants I have seen was antheridial; it was $2\frac{1}{4}$ mm long and more than $1\frac{1}{2}$ mm broad and had innumerable quantities of androphores in all stages of development.

As to the systematic position of this genus the opinions have varied much, but as KYLIN has pointed out, its proper place is among the *Rhodomelaceæ* since it is nearly allied to the *Laurencieæ*.

That this plant occurs at the Canary Islands has already

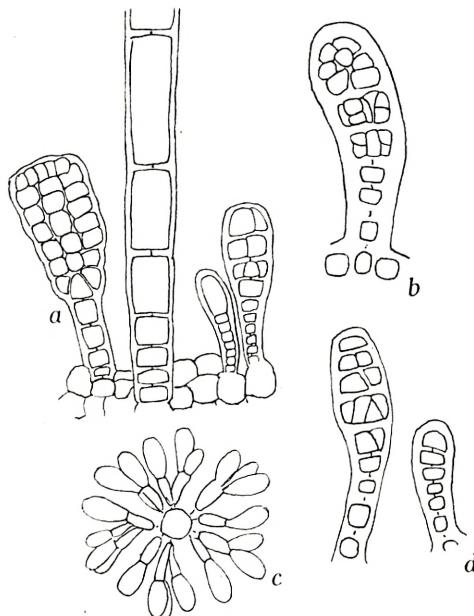


Fig. 31. *Ricardia Montagnei* Derb. et Sol.
a, b, c, development of androphores; d, trans-
verse section of androphore. (about 450 : 1).

been stated by GAIN and MIRANDE¹, who have found it in Herb. BORNET upon specimens of *Laurencia* gathered by DESPRÉAUX at Gran Canaria. Furthermore these investigators found this species in great number upon specimens of *Laurencia obtusa* originating from the Salvages Islands.

The plant is found in rather exposed places upon *Laurencia*, growing near or somewhat above low water mark. Furthermore a few specimens were found upon *Chondria tenuissima* collected in a quite sheltered locality.

Gran Canaria: Playa de Santa Catalina, Bahia del Confital, without locality (DESPRÉAUX).

Geogr. Distrib. Mediterranean Sea, Salvages Islands, Canary Islands.

Subfam. 2. Chondrieæ.

Chondria Harv.

Subgenus I. **Euchondria** Falkenb.

1. **Chondria tenuissima** (Good. et Woodw.) Ag.

AGARDH, C., Spec. Alg., p. 352; Systema, p. 205. THURET et BORNET, Études phycol. p. 88, tab. 43—48. FALKENBERG, Rhodophyceen, p. 195.

Fucus tenuissimus Good. et Woodw. in Linnean Transact., vol. III, 1797, p. 215.

I have twice found this species in different stages of development. One gathering consisted of a creeping form (*forma subtilis* Kütz?) very like a form distributed by SCHILLER in "Alg. Adriat. Exsicc.", no. 10.

It was found together with *Dilophus* etc. upon rocks near low water mark.

The decumbent filaments are fixed to the rocks by

¹ GAIN, L. et R. MIRANDE, Note sur les Algues recueillies par M. L. GARRETA aux îles Salvages et Canaries (Bull. Mus. d'Hist. nat. 1912, no. 7).

means of vigorous hapters. The thallus has a diameter of about 500μ in the more vigorous filaments, tapering to about 100μ or less in the upper ramifications.

These specimens are tetrasporic.

The other time I met with this plant was in a very tranquil bay with stagnant water. I found only a small antheridial plant growing upon an old leaf of *Cymodocea nodosa*. The specimen was only about 2 cm high but it agreed perfectly with THURET and BORNET's excellent figures.

This specimen was gathered in the month of March and the tetrasporic plants mentioned above in the same month.

Upon the small antheridial plant two specimens of *Ricardia Montagnei* were growing; one of these was fixed to the stem of the *Chondria*, while the other one, a small young specimen, was placed, as is the rule with this plant, near the summit of a branch; but because of the pointed apex of this species of *Chondria*, it seemed difficult to the *Ricardia* to penetrate into the tissue of the host, the greater part of the long basal cell being bare. So far as I know, *Ricardia* has previously been found only upon *Laurencia*.

Chondria tenuissima seems not to have been met with at the Canary Islands before, but it is reported from the Salvages Islands by GAIN and MIRANDE (Bull. du Muséum d'Hist. naturelle, 1912, p. 481).

Gran Canaria: Playa de Santa Catalina, Bahia del Confital.

Geogr. Distrib. Warmer parts of the European Atlantic coast, Mediterranean Sea, West Indies etc.

Subgenus 2. *Coelochondria* Falkenb.

1. *Chondria dasypylla* (Woodw.) Ag.

AGARDH, C., Spec. Alg., p. 350; HAUCK, Meeresalgen, p. 210.
FALKENBERG, Rhodomelaceen, p. 197. BØRGESEN, Mar. Alg. D. W. I.,

vol. II, p. 258, figs. 251—2. DE-TONI, Syll. Alg., Vol. IV, p. 842 (where more literature is mentioned).

Fucus dasypylloides Woodw. in Trans. Linn. Soc., t. II, 1794, p. 239, pl. 23, figs. 1—3.

Of this species I have found a small female plant. It was growing upon a leaf of *Cymodocea nodosa* and was found in a quite sheltered locality with stagnant water. The specimen was gathered in the month of March. PICCONE in "Crociera", p. 46 mentions this species as found at the Islands by Capt. D'ALBERTIS.

Gran Canaria: Bahia del Confital. Lanzarote: Arrecife (D'ALBERTIS).

Geogr. Distrib. Warmer Atlantic coast of Europe and North America, Mediterranean Sea, West Indies.

Subfam. 3. Polysiphonieæ.

Polysiphonia Grev.

1. Polysiphonia macrocarpa Harv.

HARVEY, W. H., in MACKAY, Flor. Hibern., part 3, Algæ, p. 206. BORNET, E., Alg. de Schousboe, p. 306. BØRGESSEN, F., Mar. Alg. D. W. I., vol. II, p. 274.

Polysiphonia pulvinata Harv., Phycol. Brit., pl. 102 B.

I have hesitated a little before referring the Canarian plant to *Polysiphonia macrocarpa* as in one respect it differs essentially from the West Indian plant as described by me, l. c. While in the West Indian plant the whole trichoblast is transformed into the androphores, in the Canarian plant only a part of the main stem is transformed, the two lowermost cells and a sidebranch issuing from the second cell remaining sterile (Fig. 32 a). So far as I have been able to see no information exists as to the building up of the antheridial bodies in the European plant. Among the species mentioned by THURET et BORNET in "Études

phyalogiques", p. 86, with reference to the varied development of the antheridial bodies in *Polysiphonia*, this species is not mentioned.

But it is perhaps very likely that some variations as to the development of the androphores are present in the same species¹ and as the plant in other respects agrees well with this species I do not consider it wrong to refer the Canarian plant to it.

As in the West Indian plant, here also the branches issue from the mother branch without any connection with the trichoblasts; compare my figure 274, l. c. The trichoblasts are arranged in a screw to the left with a $\frac{1}{4}$ divergence. The tetrasporangia (Fig. 33) are formed at the upper end of the filaments which may be branched or not, the fertile part is screw formed. The fertile segments have 6 pericentral cells of the length of the segments. The proportionally large cystocarps (Fig. 32 b) have the characteristic shape

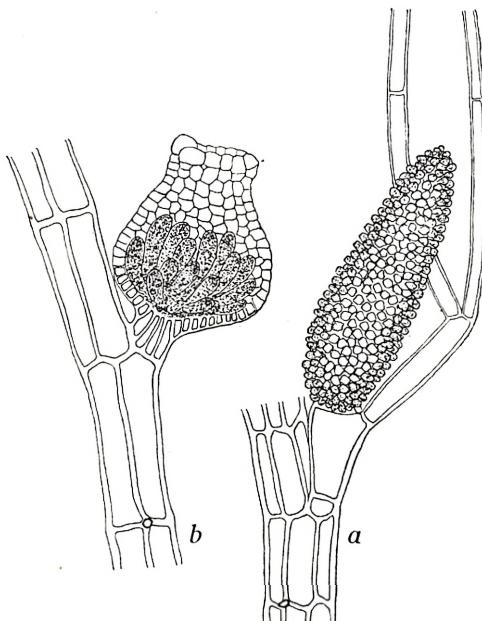


Fig. 32. *Polysiphonia macrocarpa* Harv. a, antheridial body; b, a cystocarp. (a, about 65:1; b, about 120:1).

¹ Compare in this respect ROSENVINGE's remarks regarding the variations of the antheridial bodies of *Polysiphonia* in "The Mar. Algæ of Denmark", Part III, Rhodophyceæ III, f. instance pp. 409, 437.

of this species, being urceolate with a rather long neck above. They are about 300μ long and 280μ broad.

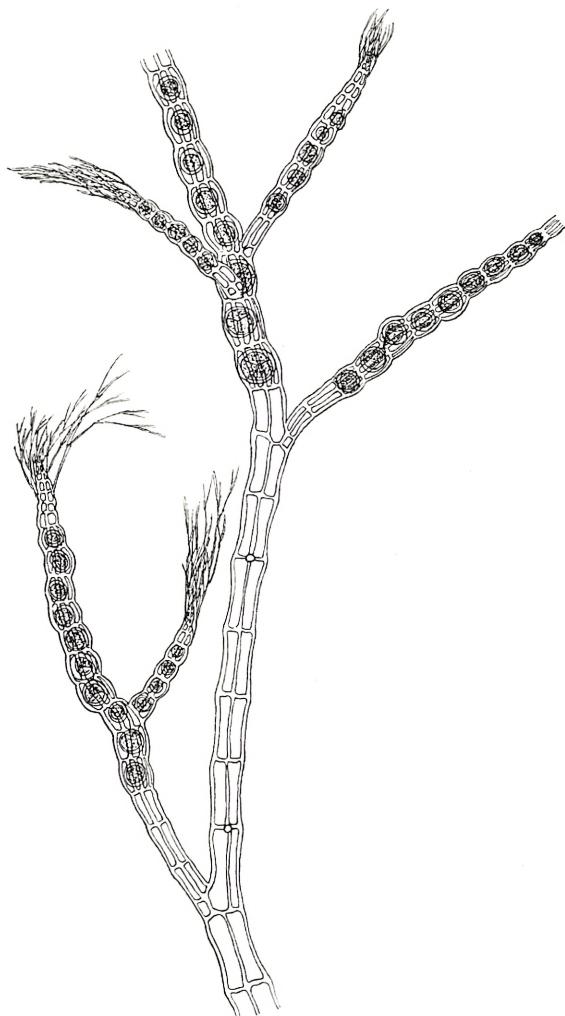


Fig. 33. *Polysiphonia macrocarpa* Harv. Part of tetrasporic plant. (about 50 : 1).

As mentioned above the antheridial bodies (Fig. 32 a) are formed by the main axis of the trichoblast with the excep-

tion of the two lowermost cells and a sterile branch issuing from the uppermost of these on its right side. They are subcylindrical in shape, often a little curved and tapering a little upwards, ending with a broadly rounded apex. In rare cases I have found a small sterile cell at the upper end. The antheridial body is about 180μ long and 60μ broad, the pedicel carrying it about 100μ long and 40μ broad.

At the base of the plant the main filaments had a breadth of up to 300μ , in the middle of the plant about 170μ . The length of the segments is about 250μ .

Most probably the *Polysiphonia pulvinata* Spreng, mentioned by MONTAGNE l. c. p. 172, is referable to this species. The specimen of MONTAGNE which I have been allowed to see by the courtesy of Dr. HAMEL, Paris, is very small (scarcely 2 cm high) and sterile. It has four pericentral cells; it has been of interest to ascertain this, as the *Hutchinsia pulvinata* C. Ag. and most probably also *Conferva pulvinata* Roth both quoted by MONTAGNE, have six pericentral cells as pointed out by BORNET, l. c. p. 306.

The plant occurs in more or less exposed places between tide marks. Fruiting specimens are found from January to March.

Teneriffe: Orotava (SAUVAGEAU).

Gran Canaria: Playa de Santa Catalina, Bahia del Confital, without locality (WEBB). M^{lle} VICKERS mentions this species from Cristoballo with a?

Geogr. Distrib. From south of England to the Canary Islands, West Indies.

2. *Polysiphonia erythraea* (Schousboe) J. Ag.

AGARDH, J., Spec. Alg., vol. II, p. 996. BORNET, Algues de Schousboe, p. 308.

Hutchinsia erythraea Schousb. in herb.

M^{lle} VICKERS mentions this species in her list of Canadian algæ. BORNET too refers to this species as a Canadian one.

PICCONE in "Crociera", p. 56 mentions that LIEBETRUTH has found *Polysiphonia gonathophora* Kütz. at the Islands (Teneriffe). I have not seen the specimen. Under this name KÜTZING has described two different forms, one with 4 pericentral cells (in "Phycologia Generalis", p. 426) and another with 6 pericentral cells (in "Spec. Alg.", p. 826). J. AGARDH in "Species Algarum", vol. II, part III, p. 997 mentions that he has examined an authentic specimen of KÜTZING's with 4 pericentral cells and is of the opinion that this plant comes near to *Polysiphonia erythraea*. Without examination of LIEBETRUTH's specimen it is of course impossible to say which of KÜTZING's species is in question.

As to its occurrence at the Islands M^{lle} VICKERS writes: "Dans des petites flaques à marée haute. Rochers de Confital. Février. Parmi les exemplaires il y en a de magnifiquement fructifiés".

Geogr. Distrib. From the mouth of the Guadalquivir southwards to the Canary Islands.

3. *Polysiphonia flocculosa* (Ag.) Kütz.

KÜTZING, Spec. Alg., p. 832. J. AGARDH, Spec. Alg., vol. II, 3, p. 1008. BORNET, Alg. Schousb. p. 309.

Hutchinsia flocculosa Ag., Syst. Alg., p. 152, Spec. Alg., vol. II, p. 61.

According to J. AGARDH, l. c. and BORNET, l. c., this species occurs at the Canary Islands. BORNET points out that *Polysiphonia subcontinua* J. Ag. cannot be distinguished from *Polysiphonia flocculosa* (Ag.) Kütz.

Geogr. Distrib. Mediterranean Sea, Cadiz, Morocco, Canary Islands, Azores.

4. *Polysiphonia violacea* (Roth) Grev. emd. Rosenv.

ROSENVINGE, L. KOLDERUP, Mar. Alg. Denm., Part III, Rhodophyceæ III, p. 422, figs. 365—375, where literature concerning this species is mentioned.

Ceramium violaceum Roth., Catal. bot., vol. I, p. 150.

The Canarian specimens seem to be in very good accordance with the description and fine figures of ROSENVINGE quoted above¹. The plant was found as an epiphyte upon larger algae to which it was fastened by means of a bundle of rhizoids issuing from the basal cells in the stem and ending in discs; compare ROSENVINGE's Fig. 365. The main stem is more or less covered by a cortical layer while the younger parts of the thallus are uncovered. The plant has four pericentral cells. In the main stems the segments are about as long as broad up to about $200\ \mu$; in the younger branches the segments often reach a length of more than twice the breadth. The trichoblasts are well developed and placed in a screw to the left with about $\frac{1}{4}$ divergence.

The branches issue in the axils of the trichoblasts (Fig. 34 a). They are formed with longer or shorter distance between them. Secondary branches originating from the axils are often present.

In the tetrasporiferous shoots (Fig. 34 b) a sporangium is developed in each segment, often forming a long un-broken row. Of the 6 pericentral cells in the fertile part, one is shorter, having a short cell developed at its base. The fertile shoots become twisted as the sporangia are formed to the left side of the trichoblasts of the same joint.

The antheridial bodies (Fig. 35 a) are developed by the

¹ Comp. also ROSENVINGE: Bidrag til Polysiphonia's Morfologi (Botanisk Tidsskr., vol. 14, 1884, p. 27, tab. 1—2, figs. 33—47).

main axis of the trichoblast with the exception of the two lowermost cells, further the uppermost of these cells is provided with a sterile branch on its right side. As pointed out by ROSENVINGE a torsion takes place with the result

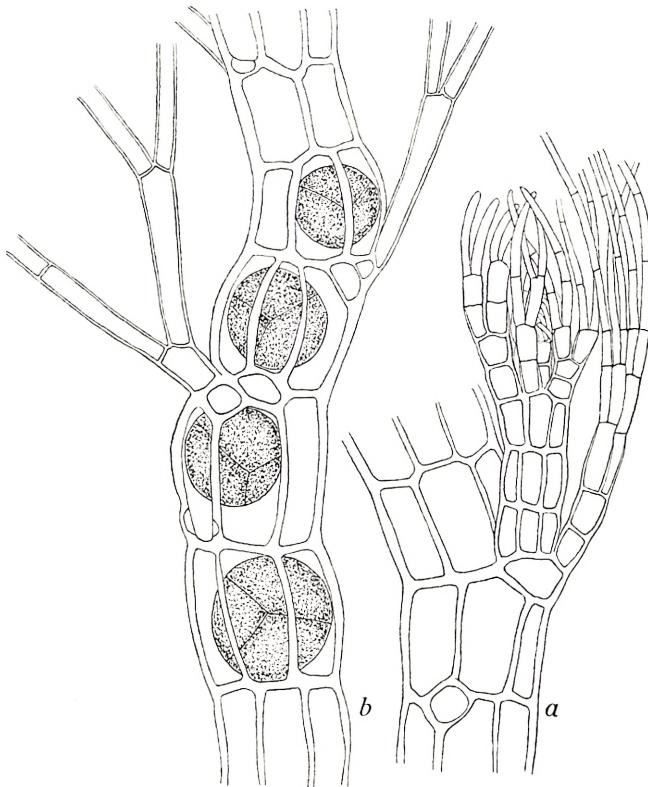


Fig. 34. *Polysiphonia violacea* (Roth) Grev. *a*, trichoblast with axillary shoot. *b*, shoot with tetrasporangia. (about 200 : 1).

that the sterile branch is turned towards the periphery, the trichoblasts in this way forming a protective cover over the androphores. In the Canarian plant the antheridial bodies had as a rule one or two sterile cells at their upper ends; this was not the case in the Danish plants.

The cystocarps (Fig. 35 *b*) are urceolate in shape with

a narrow ostiole surrounded by a ring of somewhat larger cells than those found lower down in the wall of the fruit.

The Canarian form is no doubt most nearly related to the forma *subulata* of this rather variable species; compare in this

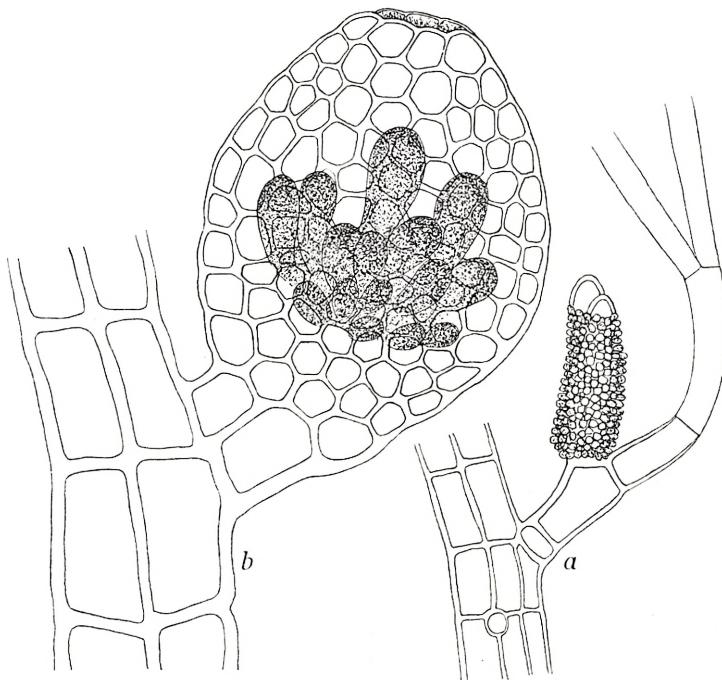


Fig. 35. *Polysiphonia violacea* (Roth) Grev. *a*, trichoblast with androphore. *b*, a nearly ripe cystocarp. (about 200 : 1).

respect FALKENBERG's critical remarks in "Rhodomelaceen", p. 118.

It was found with tetrasporangia, antheridia and cystocarps in the month of March.

It occurred in shallow and rather stagnant water in a sheltered place.

Gran Canaria: Bahia del Confital.

Geogr. Distrib. The Atlantic coast of Europe and North America, Mediterranean Sea.

Polysiphonia stricta Grev. is mentioned by MONTAGNE, l. c., p. 171. According to kind information from Dr. HAMEL, Paris, no specimens of this plant are to be found in Herb. MONTAGNE. As *Polysiphonia urceolata*, to which species *Polysiphonia stricta* is to be referred, has not been found in the Atlantic Ocean further south than at the coast of England and France the determination is doubtful.

5. *Polysiphonia breviarticulata* (Ag.) Zanard.

ZANARDINI, Synopsis alg. adriat., 1841, p. 61 (non vidi). J. AGARDH, Spec. Alg., vol. II, p. 1007. KÜTZING, Spec. Alg., p. 815; Tab. Phycol., vol. XIII, tab. 64. HAUCK, Meeresalgen, p. 233, (where several synonyms are mentioned).

Hutchinsia breviarticulata Ag., Syst., p. 153.

The few specimens found form low dense tufts among *Corallina*. The plant has decumbent filaments fixed to the substratum by means of rhizoids. From these filaments the erect ones grow up. These are much ramified and as the branches are directed upward and issue from the mother branch at acute angles, the system of branches gets a fastigiate appearance. The branches taper much upwards (Fig. 36 a). At the base the main filaments are about $400\ \mu$ thick, while the filaments near the summits are often scarcely $20\ \mu$ thick.

The plant lacks a cortical layer with the exception of the lowermost parts of the filaments where an incipient formation of a cortical layer is found. The length of the segments varies about $100\ \mu$. In the basal part of the filaments the peripheral walls are about $35\ \mu$ thick and the walls between the cells about $20\ \mu$.

The young parts of the thallus are densely enveloped in trichoblasts but these are shed rather early. The tricho-

blasts are as a rule developed from each segment and placed regularly in a screw to the left with a $\frac{1}{4}$ divergence.

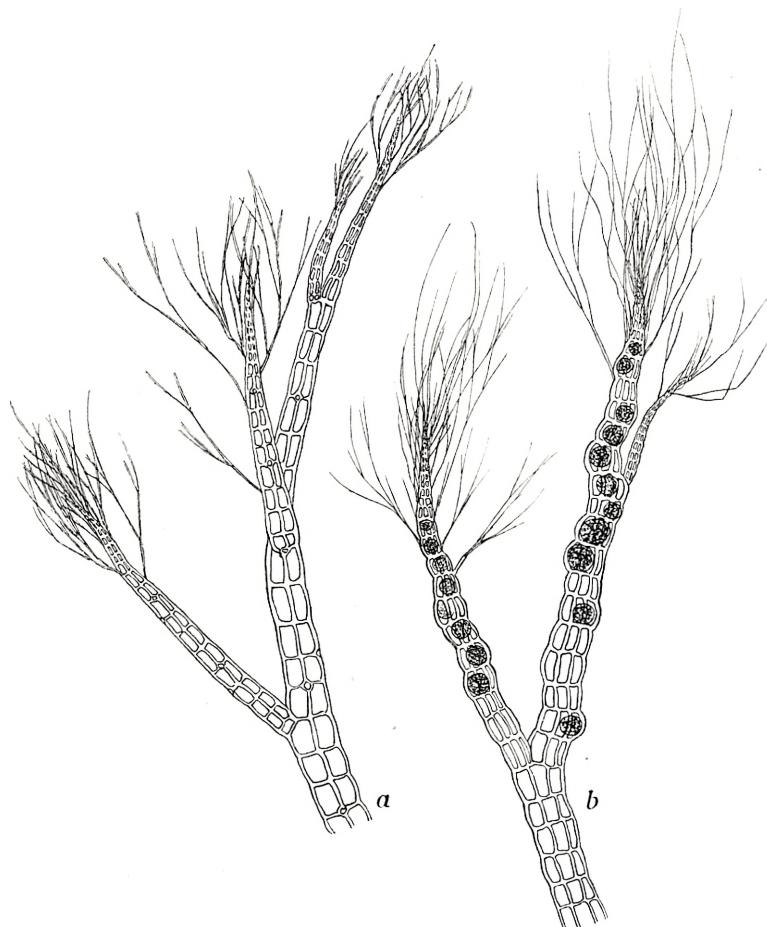


Fig. 36. *Polysiphonia breviarticulata* (Ag.) Zanard. *a*, summit of branch; *b*, branch with tetraspores. (about 80 : 1).

The branches issue in the corner of the trichoblasts (Fig. 37 *a*).

The distance between the branches is very variable. Adventitious branches are often developed especially upon the thicker filaments.

The ripe cystocarp (Fig. 37 *b*) is broadly urceolate, about $500\ \mu$ broad and long; the short broad neck consists of a row of large cells; the shape of the cystocarp comes very near to that of *P. Brodiae* (compare ROSENVINGE's Fig. 382 in Mar. Alg. Denm., Rhodophyceæ, III.). The antheridial bodies (Fig. 38) are formed by the main axis of the trichoblasts with the exception of the two lowermost joints and a sterile branch issuing to the right from the uppermost

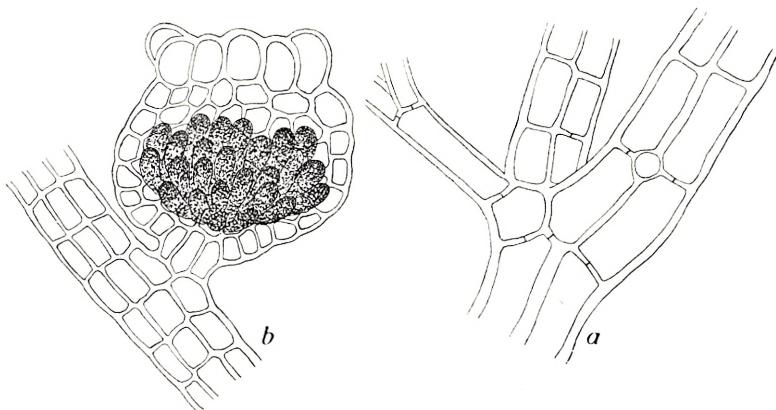


Fig. 37. *Polysiphonia breviarticulata* (Ag.) Zanard. *a*, base of trichoblast with axillary shoot; *b*, a cystocarp. (*a*, about 250 : 1; *b*, about 80 : 1).

of these. The antheridial bodies are proportionally short about $80\ \mu$ long and $32\ \mu$ broad. No sterile cells are present at their summits.

The tetrasporic filaments (Fig. 36 *b*) are screwformed about $75\ \mu$ thick.

The plant was found near low water mark in rather exposed localities; it had tetrasporangia and sexual organs in the month of March.

Gran Canaria: Playa de las Canteras, Christoballo.
Geogr. Distrib. Mediterranean Sea.

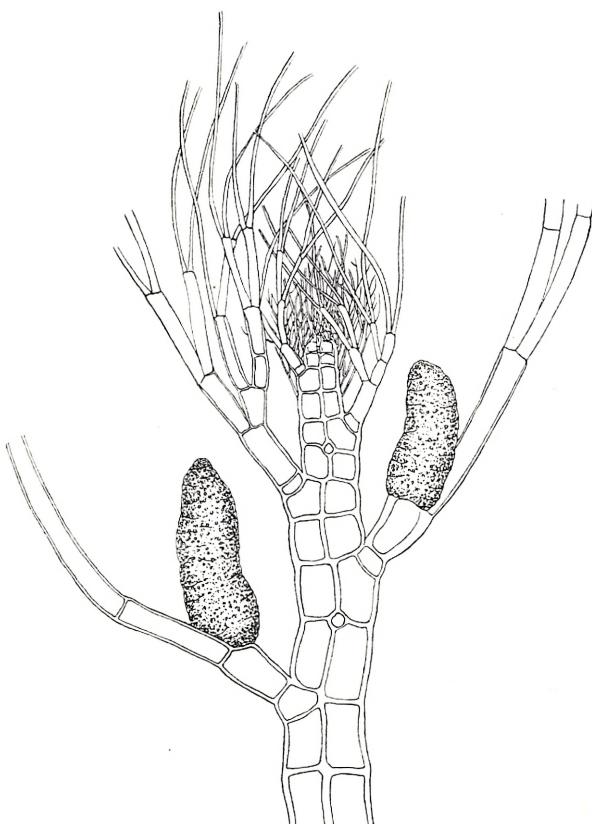


Fig. 38. *Polysiphonia breviarticulata* (Ag.) Zanard. Upper end of a filament with androphytes (about 250 : 1).

6. *Polysiphonia elongata* (Huds.) Harv.

HARVEY in HOOKER, Brit. Flora, 1833, p. 333; Phycol. Brit., pl. 292, 293. FALKENBERG, Rhodomelaceen, p. 126, tab. 21, figs. 6—9. ROSENVINGE, Mar. Alg. Denm., Part III, Rhodophyceæ III, p. 415 (where more literature!).

Confervula elongata Hudson, Fl. angl., II, p. 599.

This species is mentioned by PICCONE, in "Crociera del Corsaro", Alghe, p. 47 as found at the Islands by Capt. D'ALBERTIS. Dr. ACHILLE FORTI has most kindly allowed me to see the specimen found in PICCONE's herbarium. It

consists of 3—4 bare pieces about 5—6 cm long and 1^{mm} broad without branches or trichoblasts. A transverse section shows 4 pericentral cells covered by a dense cortical layer. Judging by this, we have no doubt before us *Polysiphonia elongata*, and its occurrence at the Canary Islands is quite natural as it occurs at the shores of Morocco where it was found by SCHOUSBOE. The Canarian form surely comes near to the forma *Ruchingeri* (*Hutchinsia Ruchingeri* Ag., Spec. Alg., vol. II, p. 86).

Isola Graciosa (D'ALBERTIS).

Geogr. Distrib. Along the European Atlantic coast down to the Canary Islands, Mediterranean Sea.

7. *Polysiphonia flexella* (Ag.) J. Ag.

J. AGARDH, Alg. Medit., p. 140; Spec. Alg., vol. II, p. 1014. KÜTZING, Spec. Alg., p. 833; Tab. Phyc., vol. XIV, tab. 19. HAUCK, Meeresalgen, p. 231.

Hutchinsia flexella Ag., Spec. Alg., vol. II, p. 63.

Polysiphonia acanthothricha Kütz., Spec. Alg., p. 833; Tab. Phycol., vol. XIV, tab. 21.

Polysiphonia Solieri Kütz., Tab. Phycol., vol. XIV, tab. 89.

The plant has decumbent filaments fixed to the substratum by rhizoids; from these filaments branches spring, some erect others more or less decumbent, and when near a suitable substratum, become fixed to it by rhizoids.

The plant has 4 pericentral cells which gradually in the older thallus are covered by a cortical layer.

The upward-directed part of the thallus consists of a system of main branches which carries shorter branches in all directions. These shorter branches are placed in a screw with a $\frac{1}{4}$ divergence, one branch upon each segment. Now and then it happens that such a branch becomes more vigorous and develops into a main branch. From the bran-

ches short, thornlike branchlets are given off, often composed of a few segments only. These dwarfish shoots (Fig. 39)

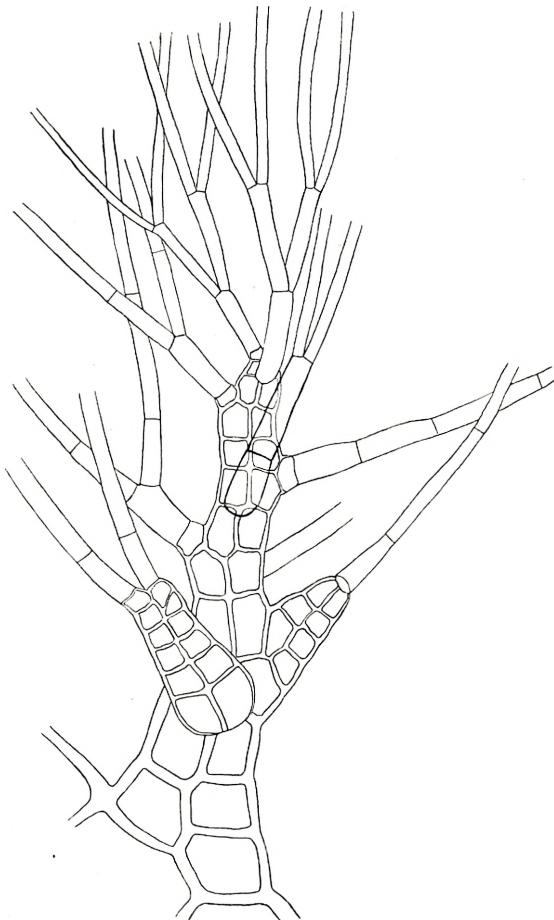


Fig. 39. *Polysiphonia flexella* (Ag.) J. Ag. A thornlike dwarf shoot.
(about 150 : 1).

are placed in a screw like the branches, and give off trichoblasts from each segment; the thornlike branchlets issue only in the basal part of the branches, higher up trichoblasts are developed.

I have found only a few tetrasporangia; these are

formed at the ends of the branches which become screw-formed.

The antheridial bodies are figured by DERBÈS et SOLIER in "Mémoire sur quelques points de la Physiologie des Algues", p. 74, pl. 20, fig. 7.

The *Dasya Solieri* mentioned by MONTAGNE in "Îles Canaries", p. 168 is surely this species. I have not seen any specimen of it, but as *Hutchinsia flexella* is quoted as a synonym by MONTAGNE, and as Dr. HAMEL most kindly informs me that MONTAGNE has written upon the wrapper = *Polysiphonia flexella*, I think there cannot be any doubt about it.

In "Crociera", p. 47 PICCONE mentions *Polysiphonia flexella* Ag. var. *acanthotricha* (Ktz.) as found at the Islands. Dr. ACHILLE FORTI has allowed me to see a specimen of this plant which is in good accordance with the above quoted figure of KÜTZING.

This species was found in somewhat exposed localities near low water mark. It had tetrasporangia in March.

Gran Canaria: Bahia del Confital, Christoballo, Punta de Melenera (DESPRÉAUX). Lanzarote: Isola Graciosa (D'ALBERTIS).

Geogr. Distrib. From the Gulf of Gascogne southwards to the Canary Islands, Mediterranean Sea, Japan.

8. *Polysiphonia* spec.

A *Polysiphonia* characteristic by its rather regularly sub-dichotomous ramification (Fig. 40) has been found several times, but as it was quite sterile I have preferred to let it remain unnamed.

The plant has 7 pericentral cells (Fig. 41 f). The base consists of decumbent filaments fixed to the substratum by means of unicellular rhizoids provided with a coralliform

lobed disc. The thallus is about 120μ thick, tapering upwards to about $40-50 \mu$; the segments are about 60μ long.

The erect filaments are rather regularly repeatedly sub-dichotomously divided. The angles between the branches are often almost right angles.

The trichoblasts are in some parts of the thallus quite

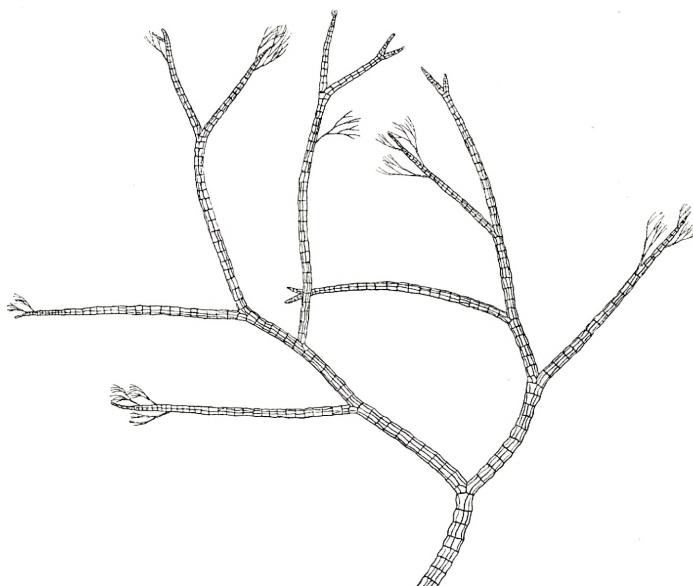


Fig. 40. *Polysiphonia spec.* Part of the thallus showing the characteristic way of ramification. (About 25 : 1).

wanting in others more or less abundantly present; they seem to be given off rather irregularly with varying divergence and with a varying number of segments between them (Fig. 41 c). The branches are issued with no connection to the trichoblast (41 a, e).

This plant is no doubt closely related to *Polysiphonia variegata* but as described by FALKENBERG ("Rhodomelaceen", p. 119.) and also by myself (Mar. Alg. D. W. I., vol. II, p. 270,

fig. 265.) the branches in this species issue from the corner of the trichoblasts.

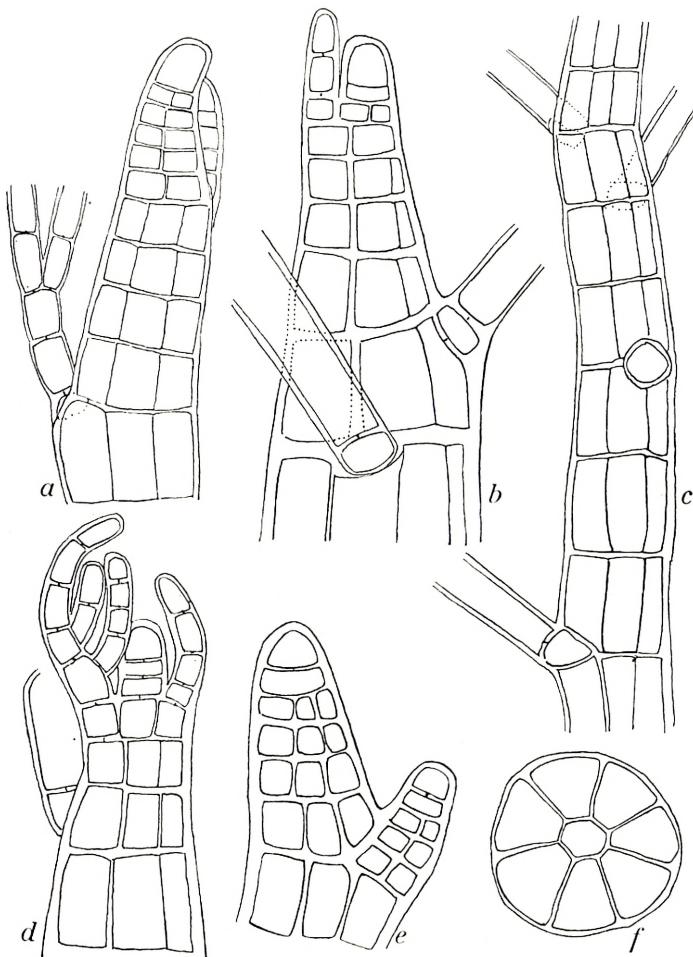


Fig. 41. *Polysiphonia* spec. a, b, d, e, summits of the thallus showing development of trichoblasts and branches; c, part of a filament; f, transverse section of the thallus. (a, c, d, f, about 350 : 1; b, e, about 450 : 1).

The plant was found near low water mark in more or less exposed places.

Gran Canaria: Near Las Palmas at Playa de Santa Catalina, Castillo, etc.

9. Polysiphonia myriococca Mont.

MONTAGNE, Iles Canaries, p. 170. KÜTZING, Tabulæ Phycologicæ, vol. XIII, tab. 94.

Of this plant I have, through the kindness of Dr. HAMEL, Paris, seen two small tetrasporic specimens mounted upon mica and belonging to Herb. MONTAGNE.

The plant has 8 or about 8 pericentral cells; the thicker filaments are about $175\ \mu$ thick. The tetrasporangial branches are much ramified, the broadest are about $150\ \mu$ thick and they taper quickly upwards. In the upper end the branches are richly provided with trichoblasts. The thicker branches have a well developed cortical layer. The branches seem to be placed in the axils of the trichoblasts, but I was not able to ascertain this with certainty from the dried up material, as the trichoblasts are very densely placed in the younger parts of the thallus and adhere firmly to each other and to the thallus.

In the description of this plant MONTAGNE remarks that the cystocarps and tetrasporangia are present in the same specimens; in the tetrasporic specimens I have seen, no cystocarps are found.

KÜTZING's above quoted figure gives a quite good illustration of the tetrasporic plant.

As to its occurrence MONTAGNE writes: "In littore portū La Madera insulae Canariæ, Maio 1839 à cl. DESPRÉAUX inventa". According to PICCONE, "Crociera" p. 56, this species has also been gathered at Teneriffe by LIEBETRUTH.

Geogr. Distrib. Canary Islands.

10. Polysiphonia furcellata (Ag.) Harv.

HARVEY in HOOKER, Brit. Flora, vol. II, p. 332. Phycologia Britannica, tab. VII. J. AGARDH, Spec. Alg., vol. II, p. 1025. MON-

TAGNE, Iles Canaries, p. 172. KÜTZING, Tab. Phycol., vol. XIII, tab. 79.
HAUCK, Meeresalgen, p. 239. BORNET, Algues Schousboe, p. 311.

Hutchinsia furcellata Ag., Spec. Alg., vol. II, p. 91.

Polysiphonia laevigata Kütz., Spec. Alg., p. 822; Tab. Phycol., vol. XIII, tab. 84.

Polysiphonia coarctata Kütz., Spec. Alg., p. 807; Tab. Phyc., vol. XIII, tab. 37.

SAUVAGEAU has gathered several specimens of this species at Orotava. The specimen I have examined had 8 pericentral cells. It was of interest to ascertain this as it agrees with BORNET's statement (l. c.) that the Atlantic form of this plant has 8 pericentral cells while the plant from the Mediterranean Sea has 9. The ramification is subdichotomous and the young branches are in a characteristic way bent towards each other as shown in the figures of HARVEY and KÜTZING quoted above.

The specimens of SAUVAGEAU examined by me were sterile. SAUVAGEAU found the plant "à basse mer en février".

Teneriffe: Orotava (SAUVAGEAU). Gran Canaria: Castillo (Mlle VICKERS), Gando (DESPRÉAUX).

Geogr. Distrib. From the English coast southwards to the Canary Islands, Mediterranean Sea.

11. *Polysiphonia fruticulosa* (Wulf.) Spreng.

SPRENGEL, Systema Vegetabilium, vol. IV, 1827, p. 350, J. AGARDH, Spec. Alg., II, p. 1028. KÜTZING, Spec. Alg., p. 836; Tab. Phycol., vol. XIV, tab. 28, figs. e—h. MONTAGNE, Iles Canaries, p. 170.

Fucus fruticulosus Wulf., in Jaquin Coll., p. 159 (non vidi).

Rytiphlea fruticulosa Harv., Phyc. brit., p. 220.

Polysiphonia Wulfeni J. Ag., Alg. medit., p. 144. KÜTZING, Spec. Alg., p. 836; Tab. phycol., vol. XIV, tab. 28, a—d.

(Comp. DE-TONI, Sylloge Alg., vol. IV, p. 950 for more synonyms).

I have not found this species myself but Dr. HAMEL has most kindly allowed me to see a specimen of MON-

TAGNE's herbarium from the Canary Islands. It is a small tetrasporic plant. All the branches are densely covered by a cortical layer. BORNET (in "Algues de Schousboe", p. 313) has found that in the Mediterranean plant 3 bare segments are between those with a branch, while in the Atlantic 4 or more rarely 5 segments are between those with the branches. In the Canarian specimen I have seen no more than 3 segments between the branches and the Canarian plant thus agrees in this respect with the Mediterranean form; BORNET calls this form var. *Wulfenii*.

Regarding the locality MONTAGNE writes l. c.: "Ad promontorium *Punta de Melenera* dictum, rupibus submarinis, quæ serie inter se connexæ non nisi æstus æquinoctialis recessu nudantur, adnascens a cl. DESPRÉAUX lecta".

Geogr. Distrib. From the English coast southwards to the Canary Islands, Mediterranean Sea.

Polysiphonia nigrescens Harv. is mentioned as found at the Canary Islands by MONTAGNE, "Iles Canaries", p. 170. Through the kindness of Dr. HAMEL I have had the privilege of seeing a small Canarian specimen of this plant originating from MONTAGNE's Herbarium. Having examined this specimen I feel sure that it cannot be *Polysiphonia nigrescens* but most probably *Polysiphonia fruticulosa*.

That it cannot be *P. nigrescens* is easily seen when we compare the Canarian plant with ROSENVINGE's detailed description and fine figures in "Mar. Alg. Denm.", Part III, Rhodophyceæ III, p. 439—45, figs. 392—401. Thus the bases of the branches of *Polysiphonia nigrescens* make this species easily recognizable by the fact that not only the basal joint of the branches, which have only 4—6 pericentral cells, but also nearly half of the next joint in the branches

is in connection with the mother branch. This is not found in the Canarian specimen, and besides, this plant is clad with a dense cortical layer up to the youngest summits of the plant while in *P. nigrescens* it is the older parts of the plant which are covered by a cortical layer. The plant has 8—9 pericentral cells.

The specimen of MONTAGNE showed much likeness to fig. *d* in KÜTZING's Tab. Phycolog., vol. XIV, tab. 29, showing a form of *P. fruticulosa* which he called *Polysiphonia humilis*.

As to its occurrence at the Islands MONTAGNE only writes: "Ad littora Canariensis non infrequens".

12. *Polysiphonia nutans* Mont.

MONTAGNE, Iles Canaries, p. 171. KÜTZING, Spec. Alg., p. 814; Tabulæ Phycol., vol. XIII, tab. 58.

According to Dr. HAMEL, Paris, no specimen of this species is found in Herb. MONTAGNE; but M^{me} Dr. ANNA WEBER van Bosse, Eerbeck, has been so very kind as to allow me to see the specimen which is found in KÜTZING's Herbarium and upon which KÜTZING has based his figure in "Tabulæ Phycologicae".

Because of the very small specimen I have dared only to examine a very little bit of the plant. It is a young tetrasporic plant. It early acquires a cortical layer because of which it is rather difficult to see exactly the number of pericentral cells when no transverse section is at hand, but so far as I have seen the plant seems to have about 12 pericentral cells. MONTAGNE says: "Striis 5—7" but this surely refers only to one side of the thallus. The segments are proportionally short about 40 μ high. As drawn by KÜTZING there are numerous vigorously developed trichoblasts at

the summit of the branches but their arrangement and the formation of the branches in eventual connection with these I have not been able to ascertain.

As to its occurrence at the Islands MONTAGNE writes: "Ad littora *Canariae* insulae à cl. Despréaux detecta".

Geogr. Distrib. Canary Islands.

13. *Polysiphonia subulifera* (Ag.) Harv.

HARVEY in HOOKER, Journ., I, 1834, p. 301; Phycologia Britannica, tab. 227. KÜTZING, Tab. Phycol., vol. XIV., tab. 27. HAUCK, Meeresalgen, p. 244.

Hutchinsia subulifera Ag., in Bot. Zeit., 1827, p. 638.

Polysiphonia ramellosa Kütz., Spec. Alg., p. 835; Tab. Phycol., vol. XIV, tab. 26.

Polysiphonia armata J. Ag., Alg. med., p. 142.

SAUVAGEAU has gathered fine specimens of this plant at Orotava. It occurred upon various species of *Cystoseira* upon which it formed bushes up to a height of more than 10 cm.

In the specimen I have examined I have found about 16 pericentral cells. The plant is characterized by its ramification as generally from about every 5 segments a short spinelike branchlet, branched or not, is given off. Some of these branchlets grow out to main branches.

The branches are developed in the axils of the trichoblasts.

The divergence between the trichoblasts is about $\frac{1}{10}$ of the circumference, but on account of the considerable distance which is present between those standing above each other or remaining basal cells of these, and because the thallus is often a little twined, an exact determination of the divergence cannot be made without examination of undried material.

Some of the specimens had tetrasporangia, these are formed in the branchlets which become swelled and screw-formed. The specimens with tetrasporangia were gathered in the month of February. In a preparation of this species of SAUVEAU's I have once seen two sporangia formed next to each other in the same segment, a peculiarity characteristic e. g. of *Ophidocladus*, *Clenosiphonia* and the group *Amansieæ* but not found in *Polysiphonia*.

In "A Propos des Cystoseira", p. 339 SAUVEAU mentions an interesting observation he has made regarding this *Polysiphonia*; he says: "A la fin de janvier, un *Polysiphonia* muni de 15—16 siphons, ressemblant au *P. subulifera* Harv. prenait un grand développement parmi les *C. canariensis* et *discors* et enchevêtrait leur branches dans un inextricable réseau. J'ai constaté récemment, en pratiquant des coupes pour étudier les cryptes, que ce *Polysiphonia* émet des crampons pénétrant dans l'épaisseur du *Cystoseira*, où il constitue des renflements; le parasitisme de cette Floridée serait intéressant à étudier".

Teneriffe: Orotava (SAUVEAU).

Geogr. Distrib. From the English coast southwards to the Canary Islands, Mediterranean Sea.

14. *Polysiphonia opaca* (Ag.) Zanard.

ZANARDINI, Synopsis alg. Adriat., p. 63 (non vidi). J. AGARDH, Alg. medit., p. 143; Spec. Alg., vol. II, 3, p. 1056. HAUCK, Meeresalgen, p. 246. FALKENBERG, Rhodomelaceen, p. 120, tab. 21, figs. 10—11. DE-TONI, Syll. Alg., vol. IV, sect. 3, where more literature is mentioned.

Hutchinsia opaca Ag., Systema, p. 148; Spec. Alg., vol. II, p. 97.

The few specimens found reach a height of about 3 cm. The decumbent branches are fixed to the substratum by means of unicellular rhizoids several of which often issue from

the same segment; from these decumbent filaments the erect ones grow up. These have nearly the same breadth through their whole length, tapering very little upwards (Fig. 42 a).

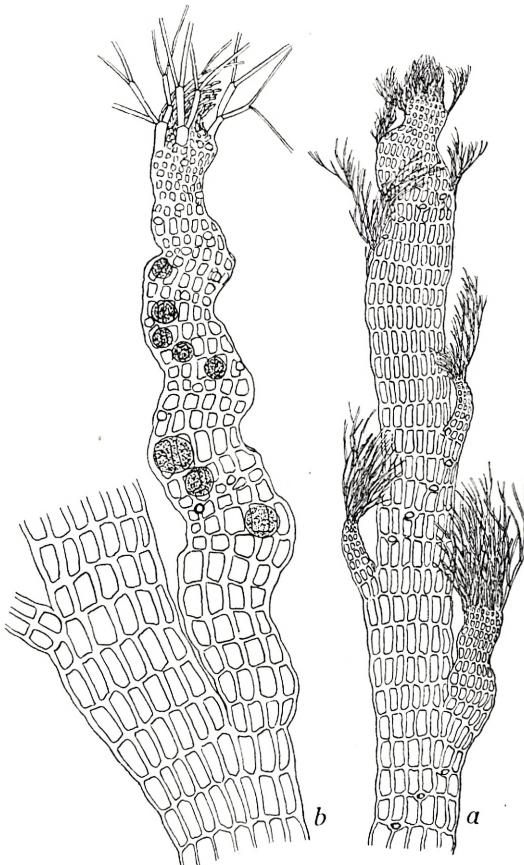


Fig. 42. *Polysiphonia opaca* (Ag.) Zanard. *a*, summit of the thallus showing arrangement of trichoblasts and branches. *b*, branch with tetrasporangia. (*a*, about 35 : 1, *b*, about 70 : 1).

In the lower part of the filaments their breadth is about $400\ \mu$, near their summit 220—250 μ rarely less. By reason of this the erect filaments are rather rigid and straight.

The plant I have examined has 19 (sometimes 20) peri-

central cells; compare Fig. 43 b of a transverse section of the thallus. In the form found the segments are proportionally short, $125-130 \mu$ long, and the walls between the

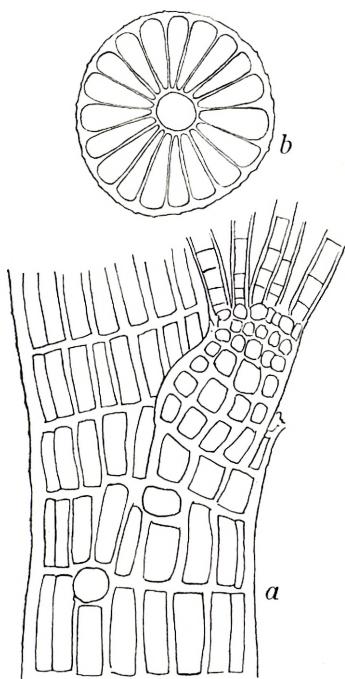
cells are thick. The trichoblasts are well developed, thick and robust, the basal cells reaching a breadth of about 50μ ; they are shed rather early but by means of the remaining large basal cells their place is easily seen even after they have dropped off (Fig. 42 a). In the thick part of the thallus the trichoblasts are placed in a screw to the left with a divergence of about $1/10$ of the circumference, in the thinner ones with about $1/4$ divergence, which divergence FALKENBERG gives for the plant.

By reason of the numerous densely placed trichoblasts at the apex of the filaments it is very difficult to see the origin of the branches; FALKENBERG points this out too and

Fig. 43. *Polysiphonia opaca* (Ag.) Zanard. a, part of the thallus with a branch. b, transverse section of the thallus. (a, b, about 100 : 1).

his result is: "Aber da nach dem Abfallen der dickwandigen Blattzellen die Blattnarbe zunächst deutlich sichtbar bleibt, so steht die Natur der normalen Seitensprosse als seitlich verschobener Achselprodukte der Blätter zweifellos fest".

The branches are formed very irregularly with a rather varying number of bare segments between those carrying a branch, but often 5—6 bare segments occur between those



provided with branches. The branches are often placed nearly alternately with a divergence of about 180° (Fig. 42a) often also with much less divergence. By far most of the branches remain rudimentary as small dwarfish shoots composed only of a few quite short segments (Fig. 42a, 43a). In the young parts of the thallus these small branches are provided with a number of trichoblasts. Now and then one of the branches grows out to a long shoot.

The tetrasporangia (Fig. 42b, 44) are developed in the branches, one in each segment; they are arranged in a spiral to the left, the whole branch becoming screwformed in that way. The sporangia are about $90\ \mu$ long.

Polysiphonia opaca (Ag.) Zanard. is mentioned by PICCONE in "Crociera", p. 48 as found by Capt. d'ALBERTIS at the Islands. Dr. ACHILLE FORTI has most kindly allowed me to see a small specimen found in PICCONE's Herbarium which surely belongs to this species.

I collected this plant in an exposed locality near low water mark. It had tetrasporangia in the month of March.

Gran Canaria. Bahia del Confital.
Geogr. Distrib. Mediterranean Sea.

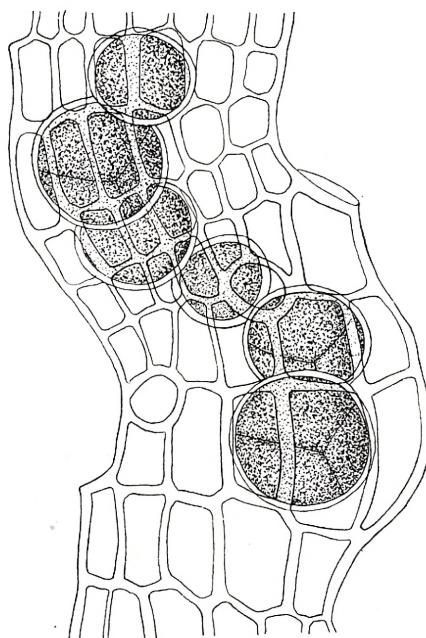


Fig. 44. *Polysiphonia opaca* (Ag.) Zanard.
Part of a tetrasporic branch. (about 200 : 1).

Alsidium C. Ag.**1. Alsidium corallinum C. Ag.**

AGARDH, C., Aufzählung etc. (Flora, II, 1827, p. 639.). MONTAGNE, Iles Canaries, p. 154. HAUCK, Meeresalgen, p. 213.

The few sterile specimens I have found of this species were rather poorly developed; they were found in low-lying rock-pools in which a layer of water a few cm. high was retained during ebb-tide, the specimens reaching only that height too. M^{lle} VICKERS seems to have found her specimens under similar conditions. Those examined were sterile.

FALKENBERG in "Rhodomelaceen", pp. 164—167, following KÜTZING, divides this species into two: *Alsidium lanciferum* Kütz., Tab. Phycol., vol. XV, tab., 33 c, d and *Alsidium corallinum* Kütz., ibd. tab. 33 a, b. Because of my specimens being rather poorly developed and sterile I must point out that I here take the species in the extension of AGARDH, comprising both the forms of KÜTZING. HAUCK in "Meeresalgen" does the same.

Gran Canaria: Cristoballo (M^{lle} VICKERS), Playa de Santa Catalina, Castillo (M^{lle} VICKERS), without locality (DESPRÉAUX). Lanzarote: Arrecife (d'ALBERTIS).

Geogr. Distrib. Mediterranean Sea, Canary Islands.

Subfam. 4. **Pterosiphonieæ.****Pterosiphonia** Falkenb.**1. Pterosiphonia pennata** (Roth) Falkenb.

FALKENBERG, P., Rhodomelaceen, p. 263, tab. 2, fig. 1—2.

Ceramium pennatum Roth, Catalecta botan., vol. II, p. 171.

Hutchinsia pennata Ag., Systema, p. 146.

Polysiphonia pennata J. Ag., Alg. medit., p. 141; Spec. Alg., vol. II, 3, p. 928. KÜTZING, Spec. Alg., p. 803; Tab. Phycol., vol. XIII, tab. 23, fig. e—f. BORNET, E., Algues de Schousboe, p. 317. (Cfr. DE-TONI, Sylloge Alg. for more literature).

FALKENBERG l. c., and before him REINKE and BERTHOLD have described this fine little alga; to their descriptions I refer the reader. It seems to be common at the parts of the shore of Gran Canaria which I have examined. It creeps on rocks and stones fastened to the substratum by means of unicellular rhizoids ending in a small lobed disc. It prefers dark places below the rocks or crevices somewhat above low water mark in more or less exposed places. It grows here together with other small creeping red algae for instance *Griphithsia setacea*, *Herposiphonia*, *Gelidium pusillum*, *Lomentaria articulata* etc.

Gran Canaria: Playa de Santa Catalina (M^{lle} VICKERS,!) Castillo.

Geogr. Distrib. Mediterranean Sea, from the coast of France southwards to the Canary Islands.

Subfam. 5. Herposiphonieæ.

Herposiphonia Nägl.

When working out my West Indian material of this genus I at first came to the conclusion that the two species *Herposiphonia tenella* and *H. secunda* were most probably to be considered as forms only of the same species. But later on, having succeeded in finding two different types of antheridial plants I altered my view, presuming that we had really to do with two different species.

The form I referred to *Herposiphonia secunda* had rather robust antheridial bodies (compare my fig. 428 in "Mar. Alg. D. W. I", vol. II, p. 470) with a single large sterile

cell at their upper end; furthermore the rather few antheridial bodies were present at the upper end of the branchlets. In the other form which I presumed to belong to *Herposiphonia tenella*, the antheridial bodies (compare my figure 420, l. c. p. 473) were found scattered up along the branchlets, and the androphores were more slender, attenuated upwards and terminated by a sterile part composed of a few cells.

At the Canary Islands *Herposiphonia* is a very common plant. I have therefore had a good deal of material to work with and this has only served to confirm my opinion that we have to do with two species. I have several times in the same collection found plants of both species, viz.: some as a rule more slender showing the characteristic ramification of *H. tenella*, and others more robust with the rather irregular and reduced ramification of *Herposiphonia secunda*. In the following I therefore mention both the species.

1. *Herposiphonia tenella* (Ag.) Nägl.

NÄGELI, C., *Herposiphonia* (in SCHLEIDEN und NÄGELI, Zeitschrift für wissenschaftl. Botanik, 3—4 Heft, Zürich 1846, p. 238, tab. VIII). AMBRON, H., in Bot. Zeitung, 1880, p. 197, pl. IV, figs. 9—11, 13—17. FALKENBERG, P., Rhodomelaceen, p. 304. BØRGESEN, F., Mar. Alg. D. W. I., vol. II, pp. 286 and 472.

Hutchinsia tenella Ag., Spec. Alg., vol. II, p. 65.

Polysiphonia tenella J. Ag., Alg. Mediterr., p. 123; Spec. Alg., vol. II, pars. III, p. 919.

To this species I refer all the forms showing the very characteristic and regular ramifications of the species as described by FALKENBERG. The specimens are as a rule slender, but robust specimens with short thick branchlets occur. Of this species I have found only tetrasporic plants gathered in the month of March.

The plant grows in sheltered as well as in exposed places. It is often an epiphyte upon other algae, but it is also found upon rocks together with various small creeping algae.

It grows near low water mark.

The plant is most probably common at the Islands.

Geogr. Distrib. Mediterranean Sea, Morocco, West Indies, Ceylon etc.

2. *Herposiphonia secunda* (Ag.) Nägl.

NÄGELI, *Herposiphonia* (in SCHLEIDEN und NÄGELI, Zeitschr. f. wiss. Bot., 1846, p. 238, tab. VIII). AMBRONN in Bot. Zeitung, 1880, p. 198, tab. IV, figs. 8, 11—12. FALKENBERG, P., Rhodomelaceen, p. 307, tab. 3, figs. 10—12. BØRGESEN, Mar. Alg., D. W. I., vol. II, p. 469.

Hutchinsia secunda Ag. Syst., p. 149; Spec. Alg., vol. II, p. 106.

Polysiphonia secunda Zanard., Synopsis Alg., p. 64. J. AGARDH, Alg. Medit., p. 122.

The specimens referred to this species have as a rule a robust thallus with proportionally short and thick branchlets. The ramification is characteristic by the fact that not all the segments give rise to branchlets or branches and that the ramification upon the whole is more irregular.

Of this species I have found tetrasporic plants (Fig. 45 a) and intermingled between these some antheridial plants which I presume are referable to this species. Fig. 45 b shows a branchlet of one of these male plants. When compared with the male plants I found in the West Indies (compare my Fig. 428) and referred to this species, one difference is conspicuous. In the West Indian plant only a single large sterile cell terminated the antheridial body while in the Canarian specimens 3 sterile cells or therabout were found at their upper end.

The plant is a common epiphyte upon other larger

algæ for instance *Galaxaura*, *Stylocaulon*, *Cymopolia*, *Coralina* etc. and occurs near or somewhat above low water mark. It grows in exposed places but is also found in

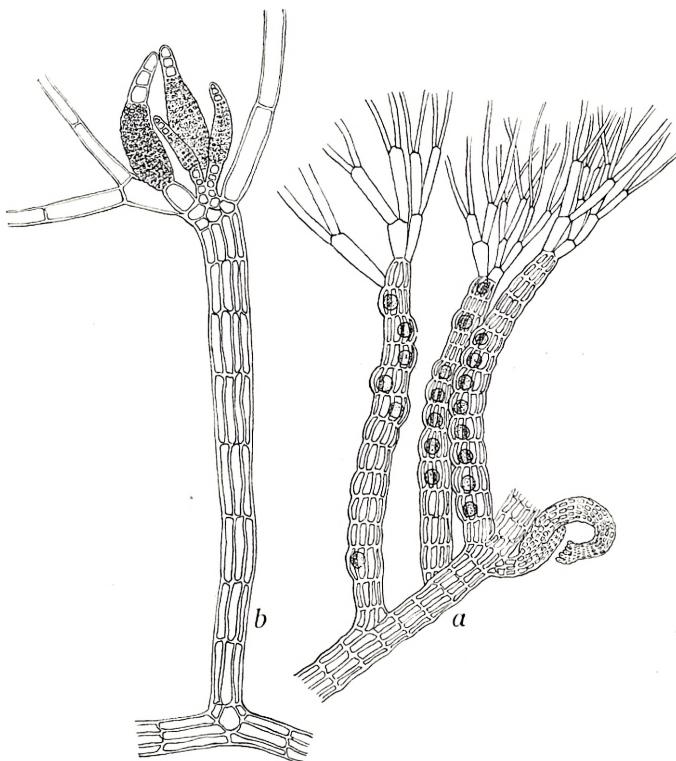


Fig. 45. *Herposiphonia secunda* (Ag.) Nägl. *a*, part of a tetrasporic plant.
b, a branchlet with androphores. (*a*, about 50 : 1; *b*, 80 : 1).

quite sheltered ones. Plants with antheridia and tetrasporangia are found in March.

MONTAGNE, in "Iles Canaries", p. 172 calls it *Polysiphonia secunda*.

This plant seems to be common at the Islands.

Geogr. Distrib. Mediterranean Sea and adjacent warmer parts of the Atlantic, Canary Islands, West Indies, Ceylon. Most probably wide-spread.

Dipterosiphonia Schmitz and Falkenb.

1. *Dipterosiphonia dendritica* (Ag.) Falkenberg.

FALKENBERG, P., Rhodomelaceen, p. 324. BØRGESEN, F., Mar. Alg. D. W. I., vol. II, p. 292.

Hutchinsia dendritica Ag., Systema, p. 146; Spec. Alg., vol. II, p. 104.

Polysiphonia dendritica J. Agardh, Spec. Alg., vol. II, pars. III, p. 916.

Referring the reader to FALKENBERG's and my description of this species I can state here that the Canarian plant

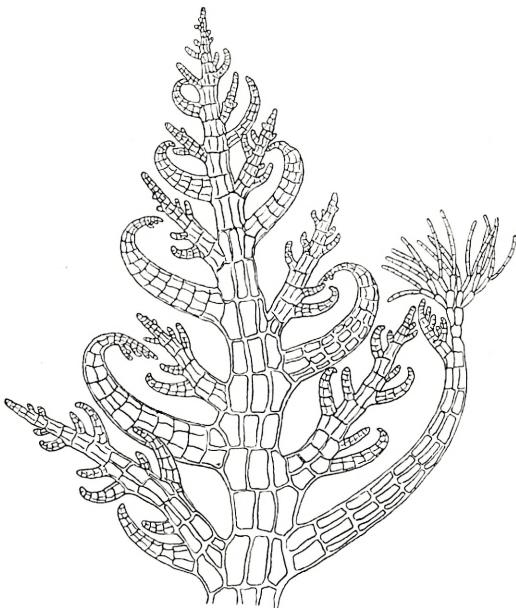


Fig. 46. *Dipterosiphonia dendritica* (Ag.) Falkenb. Part of the thallus with trichoblasts. (About 70 : 1).

of which I have had a good deal of material seems to be in good accordance with the Brazilian as well as the West Indian plant. In the West Indian material I have seen only very few and poorly developed trichoblasts and in the

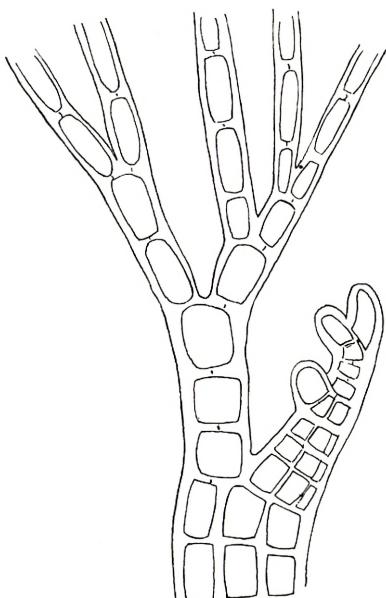
Canarian specimens these were also in most cases quite absent. But in one collection from Gran Canaria: Bahia del Confital specimens occurred in which the trichoblasts were richly developed (Fig. 46). They are formed at the upper end of the branchlets, when these have reached the

necessary degree of development. And the branchlets in this form showed also another peculiarity, the young branchlets becoming much curved during the development. The curving is already seen in the quite young branchlets contrasting with the non curved long shoots. This curving increases more and more during the further growth and when at its height is so strong that the summit of the branchlets almost touch the main axis. But just at this point of development the branchlets gradually straighten out and

Fig. 47. *Dipterosiphonia dendritica* (Ag.) Falkenb. Summit of branchlet with trichoblasts. (about 360:1).

the trichoblasts are thus able to protrude freely upon both sides of the plant. In fig. 46 the oldest branchlets are not yet quite straight. Fig. 47 shows the upper end of a branchlet with the first developed trichoblasts. In most cases only a few, two to four, trichoblasts are developed at the end of the branchlets.

In one of the gatherings tetrasporangia were present. They are formed in the branchlets or in short branches



growing out from these. SAUVAGEAU has also gathered specimens with sporangia; in his specimens the sporangia were formed only in the unbranched branchlets.

The plant occurred upon exposed coasts near or somewhat above low water mark. It creeps upon various algae for instance *Hypnea musciformis*, *Gelidium*, *Corallina* etc. It had tetrasporangia in the month of March.

Teneriffe: Orotava (SAUVAGEAU,!). Gran Canaria: Christoballo, Playa de Santa Catalina, Bahia del Confital, without locality (LIEBETRUTH).

Geogr. Distrib. West Indies, Brazil, Australia, Easter Island, Canary Islands.

2. *Dipterosiphonia rigens* (Schousboe) Falkenb.

FALKENBERG, P., Rhodomelaceen, p. 325.

Ceramium rigens Schousboe, Alg. Schousboe no. 487.

Polysiphonia rigens J. Ag., Alg. medit., p. 122. BORNET, Les Algues de P. K. A. Schousboe, p. 305.

This plant has once been found rather abundantly creeping upon *Chondria* and *Laurencia* which together with several other algae, for instance *Polysiphonia flexella*, *Dilophus Fasciola*, *Herposiphonia secunda*, *Corallina* etc. formed dense low carpets upon the rocks. This plant has quite the same characteristic way of ramification as *Dipterosiphonia dendritica* but nevertheless, as pointed out by FALKENBERG, this is not always so easily observable, as in this species the branches are more dorsally placed while in *Dipterosiphonia dendritica* the branches are placed laterally along the sides of the main stem. And add to this that several of the branches, especially in more poorly developed specimens, remain quite rudimentary, showing the way of ramification still more indistinctly. KÜTZING's quite mistaken figure ("Tab. Phycol.", vol. XIII, tab. 36) reproduced in HAUCK's

"Meeresalgen", p. 98 may also, as pointed out by FALKENBERG, be attributed to this fact.

The specimens I have seen were all sterile. The plant was found in a somewhat exposed place near low water mark.

Gran Canaria: Bahia del Confital. This species is said by PICCONE (in "Crociera", p. 56) to have been found at the Islands (Gran Canaria) by LIEBETRUTH. I have not seen the specimen.

Geogr. Distrib. Mediterranean Sea, Cadiz, Morocco, Canary Islands.

Subfam. 6. Amansieæ.

Vidalia Lamour.

1. Vidalia volubilis (L.) J. Ag.

J. AGARDH, Spec. Alg., vol. II, p. 1121. HAUCK, Meeresalgen, p. 250. FALKENBERG, P., Rhodomelaceen, p. 424, tab. 7, figs. 8—17.

Fucus volubilis L., Systema Naturæ, ed. X, p. 1344.

This species is mentioned by PICCONE in "Crociera", p. 49, as found at the Canary Islands by Capt. D'ALBERTIS.

In "Algues de Schousboe", pp. 301, 2 BORNET also says that it occurs at the Canary Islands.

Lanzarote: Arrecife (D'ALBERTIS). Isola Graciosa (D'ALBERTIS).

Geogr. Distrib. From Cadiz southwards to Senegal, Mediterranean Sea.

Rytiphlaea C. Ag.

1. Rytiphlaea tinctoria (Clemente) C. Ag.

AGARDH, C., Systema, p. 160; Spec. Alg., vol. II, p. 52. FALKENBERG, Rhodomelaceen, p. 438, tab. 8, figs. 28—31.

Fucus tinctorius Clem., Ensayo, Madrid 1807, p. 316.

Regarding synonyms of this multinominal plant comp., DE-TONI, Sylloge Alg., vol. IV, sect. III, p. 1095.

I have gathered this plant in several places in not too exposed localities in the environs of Las Palmas. It forms more or less dense tufts upon stones near low-water mark where it often occurs in low-lying rock pools retaining the water during ebb-tide.

The specimens I have examined were sterile.

It has been found at the Islands by most investigators and is no doubt common. MONTAGNE l. c. p. 152 writes about its occurrence: "Ad littora insulae Canariæ a cl. DESPRÉAUX lecta. Etiam ad Teneriffam fide Ag."

Geogr. Distrib. From Brest to the Canary Islands, Mediterranean Sea.

Halopithys Kütz.

1. Halopithys pinastroides (Gmel.) Kütz.

KÜTZING, Phycologia generalis, p. 433, tab. 52, fig. II; Spec. Alg., p. 840; Tab. Phycol., vol. XV, tab. 27. FALKENBERG, Rhodomelaceen, p. 472, tab. 9., figs. 1—5.

Fucus pinastroides Gmel., Hist. Fuc., p. 127, tab. 11, fig. 1.

In the material brought home of this plant I found a small male tuft. The antheridial bodies have earlier been figured by DERBÈS et SOLIER, "Mém. Physiologie des Algues", p. 74, pl. 21, figs. 3—7. FALKENBERG l. c. p. 474 calls their figures "abenteuerlich", I prefer to call them not very successful, and so I give a new one here.

The antheridial bodies (Fig. 48) are developed upon the young curved tips of the side branches. They are placed in a row upon the dorsal convex side of these. The development seems to take place in good accordance with that found in *Rytiphlea* as this is figured by FALKENBERG, tab. 8, fig. 28—31. But I was not able to follow the development with certainty as the material had dried up in the

glass. The fully developed androphore has the shape of a short clavate body composed of a short two-celled stalk

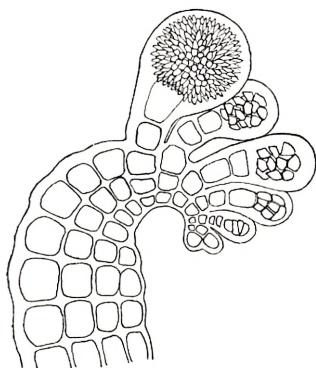


Fig. 48. *Halopithys pinastroides* (Gmel.) Kütz. Summit of a branch with androphores. (about 200 : 1).

with thick walls and an ovate fertile part in which the antheridia radiate to all sides from the central part. The fertile part is about 125μ thick and 170μ long, while the stalk reaches a breadth of about 40μ .

The antheridial plant was a good deal more slender than the sterile and female specimens.

Plants with antheridia and cystocarps were gathered in the month of March.

The plant occurs in rather exposed places near low water mark. Behind the reef in Bahia del Confital it grows at a depth of 1—3 meters at low tide.

MONTAGNE calls the plant *Rhodomela pinastroides* Ag.

The plant is most probably rather common at the Islands and has been found by most investigators.

Geogr. Distrib. From south of England down to the Canary Islands, Mediterranean Sea.

The genera *Ctenosiphonia*, *Ophidocladus*, *Lophosiphonia* and *Stichothamnion*.

Stichothamnion nov. gen.

Frons dorsiventralis, teres, non corticata, cellulas centrales et percentrales continens, composita ex surculo repente incremento infinito et ramulis erectis incremento definito, endogenis, dorsaliter uniseriatim dispositis.

Surculus rhizoideis uniseriatis adfixus, subdichotome ramosus, ramis exogenis ex divisione cellularum apicalium ortis.

Ramuli erecti, plus minusve subdichotome divisi, in superiori parte trichoblastos simplices perlongos gerentes e cellulis cylindricis divisione cellularum apicalium ortos.

Tetrasporangia singula in suo quodque fertili articulo superioris partis ramulorum oriuntur.

Corpuscula antheridiorum subcylindrica, pedicellata, ex trichoblastis mutatis formata.

Cystocarpia urceolata, ostiolo apicali protracto angusto instructa.

Stichothamnion cymatophilum¹ nov. spec.

Frons in thallo *Ralfsiae verrucosa* repens, ad 4^{mm} et ultra alta, surculum ca 60 μ latum, articulis ca 25 μ longis, 8 (7—9) cellulas pericentrales continentibus.

Rhizoidea ca 1^{mm} longa in superiori parte ca 30 μ in inferiori ca 12 μ lata. Ramuli erecti in parte basali ca 30—35 μ , in media parte usque ad 70 μ lati; trichoblasti ca 16—20 μ lati usque ad 2^{mm} longi.

Tetrasporangia ca 50 μ lata, 40 μ longa. Corpuscula antheridiorum ca 200 μ longa, 20 μ lata. Cystocarpia 250 μ longa, 175 μ lata.

This peculiar small alga (Fig. 49) is found on a highly exposed locality on the north-west coast of Gran Canaria where the unbroken Atlantic rollers constantly wash over the rocks. On these rocks a crust of algæ was present mostly consisting of *Ralfsia verrucosa* but also of *Compsonema gracilis*, *Phaeophila floridearum*, several *Cyanophyceæ* etc. though *Ralfsia verrucosa* was the dominant plant covering

¹ Derived from *ζεῦμα*, a wave, and *φίλος*, dear, fond of.

the rocks more or less densely, and it was upon the crusts of this alga that *Stichothamnion cymatophilum* was growing, sending down its very vigorous rhizoids not only through

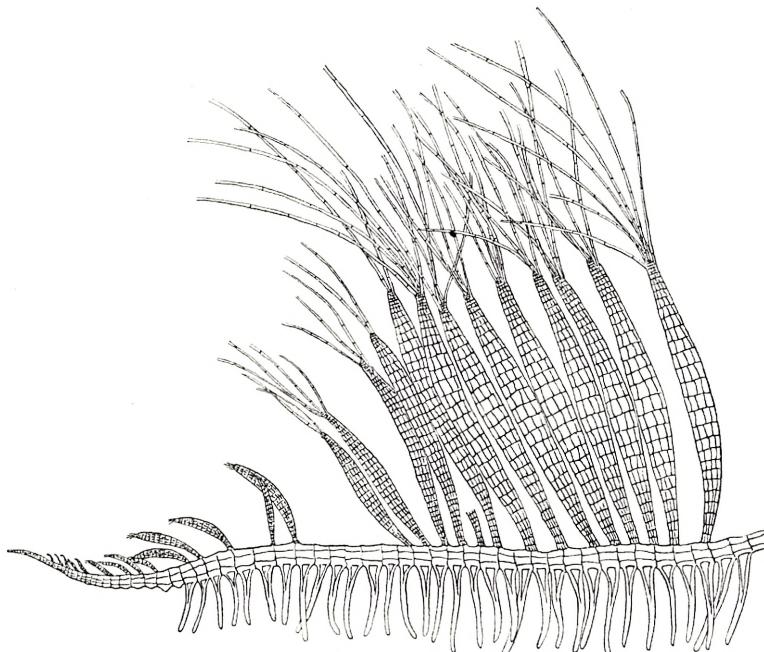


Fig. 49. *Stichothamnion cymatophilum* nov. spec. Part of a young sterile plant. (about 50 : 1).

the assimilating filaments of the *Ralfsia* but far down into its firm tissue below.

Besides I have found some few specimens in a gathering of various algae scraped loose from rocks south of Las Palmas. Whether the plant was here growing on crusts of *Ralfsia* I have not been able to ascertain. The description below is based upon the plant from the first mentioned locality.

The plant consists of a creeping rhizome-like stem with indefinite growth and branchlets with restricted growth

issuing from the dorsal side of the stem. The plant shows marked dorsiventrality. No cortical layer is developed.

The rhizome is fastened to the substratum by means of a row of very vigorous, thickwalled unicellular rhizoids. The rhizoids are as a rule given off one from each segment and are placed in a single continuous row along the ventral side of the rhizome. The rhizoids are about $1000\ \mu$ long and at the upper end about $30\ \mu$ broad, tapering somewhat downwards. Their walls are very thick, about $12\ \mu$, and the lumen of the cells therefore very narrow.

The rhizome grows in length by means of a large conical apical cell with rounded apex (Fig. 50), from the basal end of this cell narrow disc-formed segments are cut off by vertical walls. The segments grow gradually thicker and are divided into a central and about 8 (7—9) pericentral cells. The fully developed rhizome is about $60\ \mu$ thick and the segments about $28\ \mu$ long when fully developed. The rhizome has thick walls about $8\ \mu$ thick. The development of the rhizoids occurs at some distance from the apex of the rhizome.

The branching of the rhizome takes place in the following way; the apical cell is divided by an oblique and curved wall into a smaller top cell uppermost and a large cell below (Compare Fig. 50 b the apical cell below). From the basal end of this large cell a disc-formed segment is cut off by a new somewhat curved wall almost perpendicular upon the first formed wall (Fig. 50 c). The high subconical cell created in this way and lying next to the old apical cell is the top cell of the new branch. From both apical cells segments are cut off at the back ends (Fig. 50 c), and as the filaments arising in this way grow out in somewhat deviating directions, they are soon

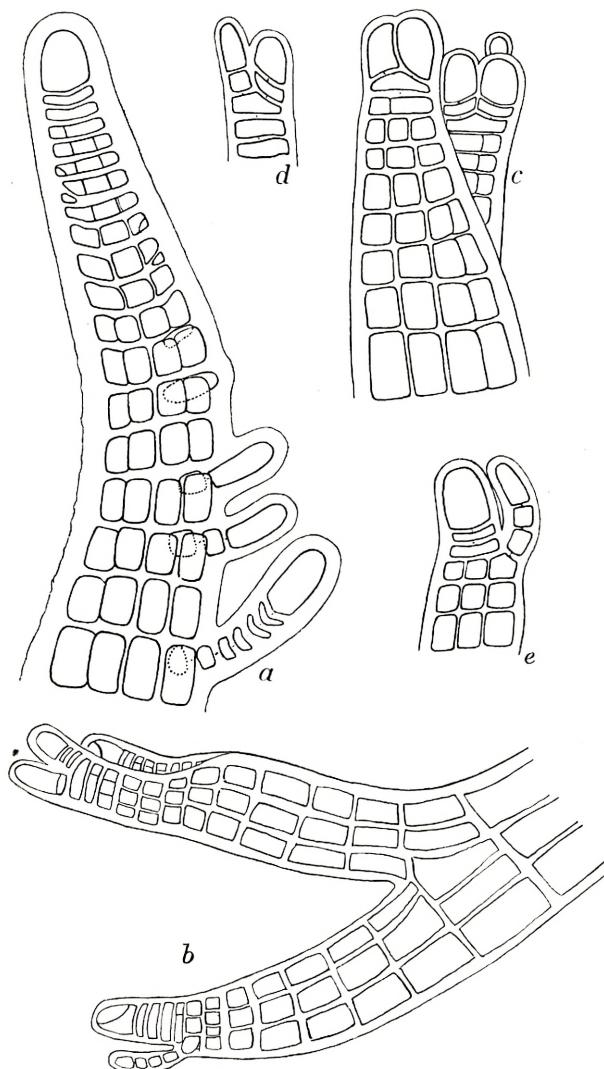


Fig. 50. *Stichothamnion cymatophilum* nov. spec. a, apex of rhizome showing the struture of the young thallus, near the upper end with secondary pore-formation and lower down the development of the branchlets; b, c, show different stages of the branching of the rhizome; d, e, show small dwarfish trichoblasts, such are also seen in figs. b, c. (a, c, d, e, about 450 : 1; b, about 350 : 1).

separated (Fig. 50 b). Ordinarily the branching seems to take place in this way only, but a few times I have seen

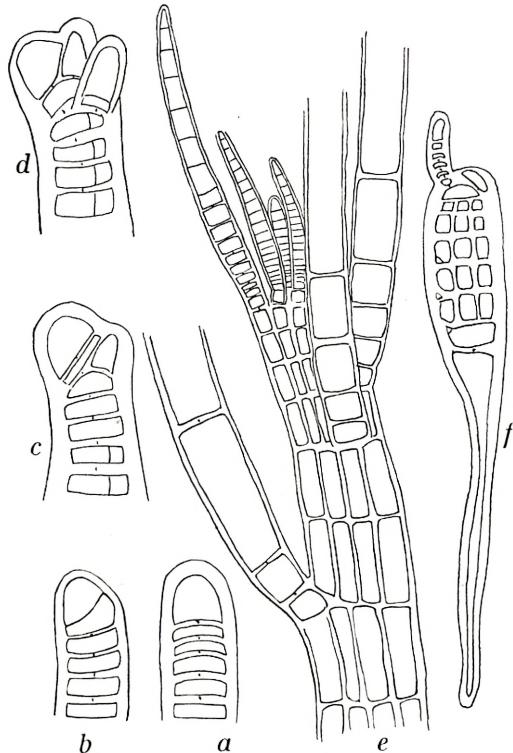


Fig. 51. *Stichothamnion cymatophilum* nov. spec. a—d, summits of young branchlets showing development of trichoblasts; e, upper end of a branchlet with trichoblasts; f, a sporeling. (a—d, about 500:1; e, about 250:1; f, about 360:1).

an adventitious branch issuing from the side of a rhizome in its older part.

As a rule the rhizome is destitute of trichoblasts, but now and then it happens that a small trichoblast is found near the apex (comp. Fig. 50 b, c, d, e). The trichoblasts found here are generally quite dwarfish, consisting only of a few cells; very rarely I have found them more developed.

These trichoblasts are dropped very early, in the older parts of the rhizome I have never seen them.

Opposite to the rhizoids on the upper side of the rhizome the branchlets are developed. As soon as the division of the segments in the central and pericentral cells is accomplished, the development of the branchlets begins (Fig. 50 *a*). The branchlets are endogenous taking their origin from the central cells. From the foremost end of the central cell on its upper side a small cell is cut off, and this beginning of the branchlet forces its way out between the pericentral cells. The branchlets grow in length in the same way as the rhizome by means of a large apical cell from which low disc-formed or somewhat curved segments are cut off below. The segments grow in size and are gradually divided into a central and about 8 pericentral cells; the lowermost segment has a smaller number, about 5—6 (Fig. 52 *e*). The young branchlets are as a rule bent towards the foremost end of the plant (Fig. 49); later on they are straight and directed upwards. The branchlets are generally much more slender at the base than higher up, at the base the breadth varies from about 30—55 μ , while higher up the breadth is about 70 μ .

When the branchlets have reached some length, they begin to form trichoblasts found only in the upper end of these. When a trichoblast is going to be formed, a segment is cut off from the apical cell by an oblique curved wall (Fig. 51 *b*). This segment is divided by an oblique wall, almost perpendicular to the first wall, into a somewhat curved segment below and a smaller cell above, which is the apical cell of the trichoblast (Fig. 51 *c*). From the basal end of this apical cell a great number of short cells richly filled with chromatophores are cut off. When a sufficient

number of cells are formed the apical cell stops dividing, is lengthened and gradually the cells downwards in the

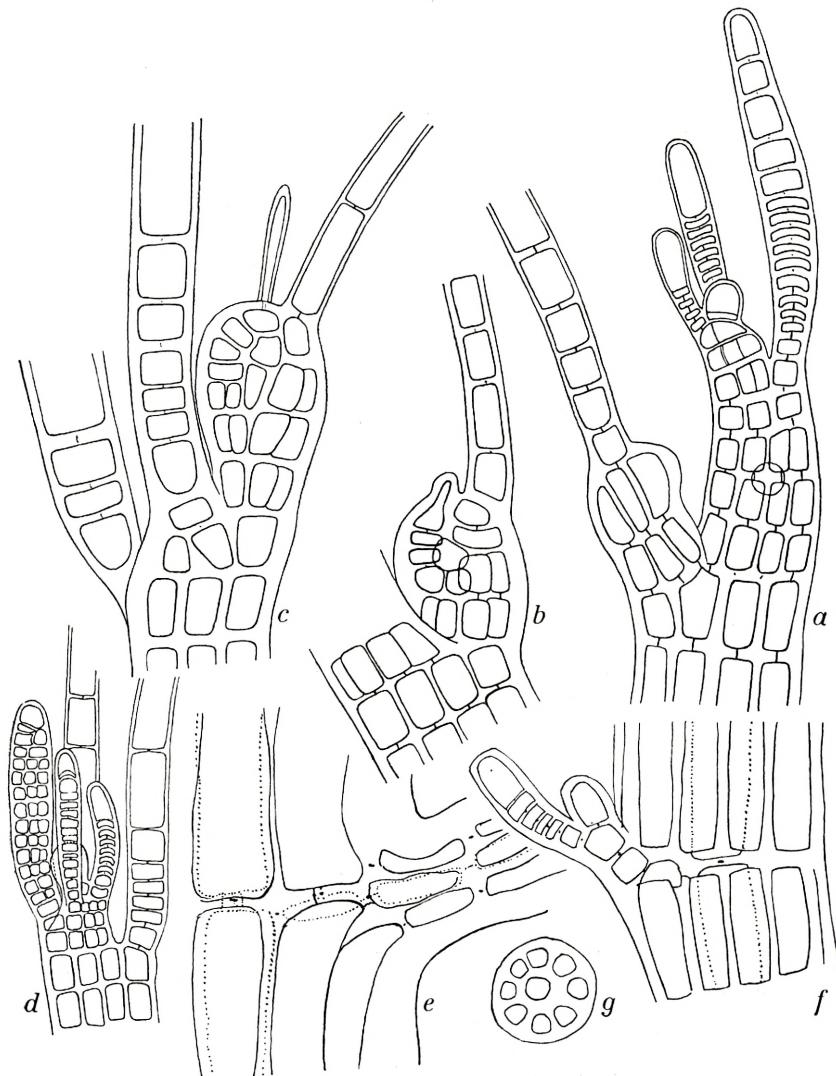


Fig. 52. *Stichothamnion cymatophilum* nov. spec. *a, b, c*, showing development of procarp; *d*, development of androphores; *e*, base of a branchlet; *f*, an adventitious branch; *g*, transverse section of the thallus. (*a, b, c, e, f*, about 450 : 1; *d*, about 360 : 1; *g*, about 250 : 1).

trichoblast become lengthened, colourless and, after a while, die away; this process is carried on until all the cells formed in the young trichoblast have grown out into long colourless cells. The trichoblasts are never branched and form only one long filament. They are about 20μ broad in the basal part, tapering upwards to about 16μ or a little more. The length of the cells in the upper end of the trichoblast is often more than 300μ . The trichoblasts when fully developed are very long, often more than 2 mm, and form a protecting cover above the plant the lowermost part of the trichoblast probably doing assimilating work. The trichoblasts (Fig. 51 e) are placed in a screw-line up along the branchlets, as a rule with about $\frac{1}{4}$ divergence, so the fifth trichoblast is placed above the first one. They are not always developed from each segment, often in between one or two segments are bare.

Tetrasporic as well as male and female plants were found. The various kinds of organs of fructification are present in different plants.

The tetrasporic and female plants are by far the most vigorously developed, reaching a height of up to about 4 mm without the trichoblasts, while the male plants do not reach more than half that size. The branchlets in the tetrasporic and female plants are often repeatedly subdichotomously ramified (Fig. 53), while the male plants are less divided. The division is no doubt performed like that of the rhizome, but on account of the densely placed trichoblasts which cover the apical cell I have not succeeded in observing the division itself. The branches grow straight upwards, issuing at a very acute angle from the main branch. From the older part of the branches it may happen that an adventitious branch is given off. These are endogenous

and take their origin from the central cell. But such branches are rare and surely of less significance (Fig. 52 f).

The tetrasporangia (Fig. 54 a) are formed one in each segment in a row upwards and, when trichoblasts are present, placed in a not very marked screw. The sporangia are somewhat broader than long, about 50μ broad and 40μ long.

Also the male plant (Fig. 54 b) is subdichotomously divided but not so much as the tetrasporic plants; it is also much smaller. The antheridial bodies are formed by the trichoblasts and occupy these completely with the exception of the two lowermost cells, the upper one of these forming a short stalk (Fig. 54 c). Very rarely a sterile cell is found at the upper end of the androphore. The quite young trichoblast destined to be transformed into an antheridial body is in the beginning very like the sterile trichoblast, being composed of a large number of short segments above each other, but these are soon divided into a central and some pericentral cells from which after several divisions the antheridia are formed (Fig. 52 d). The fully developed anthe-



Fig. 53. *Stichothamnion cymatophilum* nov. spec. a, part of a tetrasporic and b of a cystocarpic branchlet. (a, about 30 : 1, b, about 40 : 1).

ridial body is subcylindrical in shape, tapering a little at the upper and lower end. It is often a little curved. The

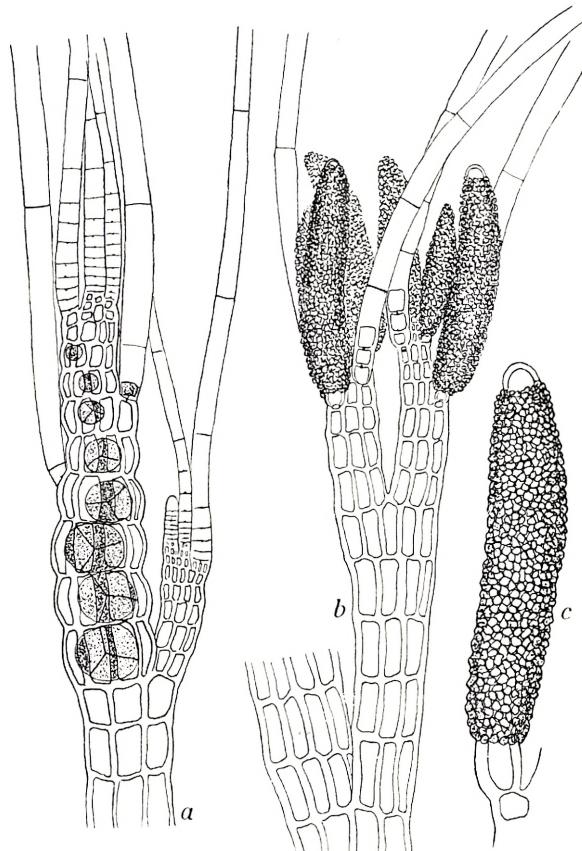


Fig. 54. *Stichothamnion cymatophilum* nov. spec. *a*, part of a tetrasporic branchlet. *b*, upper end of a branchlet with androphores. (*a*, *b*, about 200 : 1; *c*, about 400 : 1).

androphores reach a length of about $200\ \mu$ and a breadth of about $20\ \mu$.

As mentioned above, the branchlets in the well developed female plant are branched. The cystocarps are formed near the upper end of the branchlets (Fig. 53 *b*).

Fig. 52 *a* shows the basal part of a carpogoniferous trichoblast in which in accordance with what is commonly the case in the *Rhodomelaceæ*, the two lowermost segments in the trichoblast have become plurisiphonous, the uppermost of these, the most vigorously developed, being the fertile one from which the procarp originates. In Fig. 52 *b* a further stage of development is demonstrated, the carpogonial branch is formed and the trichogyne begins to grow out. Fig. 52 *c* shows a still more developed young cystocarp. The trichogyne has grown out to some length, and the non-fertile part of the trichoblast from which the procarp is developed has got long colourless cells and will soon be dropped.

The ripe cystocarp (Fig. 55) is oval-urceolate with a thick short stalk; upwards the cystocarp tapers to a rather long neck ending in a small ostiole. The cystocarp is about 250μ long and 175μ broad.

Once a few sporelings of this plant were found (Fig. 51 *f*). They consisted of a long rhizoid pierced in the *Ralfsia* crust and above it first an undivided segment and then some divided ones forming together a clavate body. In one of the young plants a trichoblast was developed. But none of the sporelings showed the slightest trace of the development of the rhizome, which would have been of much interest. In this respect I refer the reader to FALKENBERG's remarks on *Herposiphonia* in "Rhodomelaceen", p. 302.

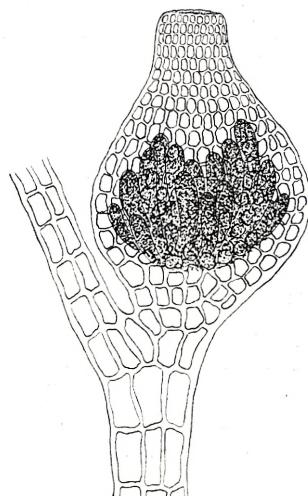


Fig. 55. *Stichothamnion cymatophilum* nov. spec. A nearly ripe cystocarp. (about 70 : 1).

If now we ask to which group of the *Rhodomelaceæ* our plant is most nearly related, then the nearest forms are to be looked for in the small dorsiventral creeping forms described by FALKENBERG in his monograph of the *Rhodomelaceæ*.

By its marked dorsiventrality and sharply differentiated main branches with indefinite growth and branchlets with definite growth our plant reminds one much of the *Herposiphonieæ*, but it is sharply separated from these by the fact that all the branches in the *Herposiphonieæ* are formed exogenously. In the *Polyzonieæ* the branches with definite growth are formed exogenously while the branches with indefinite growth are endogenous and formed later. In some respects our plant may also remind one of some forms of *Lophosiphonia*¹ in which creeping filaments with erect branches are found, but here all ramification is endogenous and there is no sharp differentiation between long and short branches. By the dorsal branches placed in one row on the rhizome *Stichothamnion* also reminds one very much of *Ophidocladus*, but besides other differences our plant differs in a very essential way from this plant, because *Ophidocladus* has two sporangia in each segment.

And finally *Stichothamnion* differs from most of the *Rhodomelaceæ* by its monosiphonous trichoblasts. Very similar trichoblasts are present in *Richardia Montagnei* (compare p. 77) and according to FALKENBERG ("Rhodomelaceen", p. 177) such are also found for instance in *Roschera (Tolyptiocladia) glomerulata*. This I am able to confirm by means of a specimen I collected in India. Small dwarfish trichoblasts composed of a single row of cells may appear now

¹ This seems especially to be applicable to *Lophosiphonia*? *Calothrix* (Harv.) DE-TONI, *Polysiphonia Calothrix* Harv., "Phycol. Austral", tab. 185 C; compare also KÜTZING's figure in "Tab. Phycol.", vol. XIV, tab. 38.

and then in the *Rhodomelaceæ*, ROSENVINGE, for instance, mentions (in "Sur les organes piliformes des Rhodomélacées", Oversigt over d. kgl. danske Vidensk. Selsk. Forhandl., 1903, no. 4, p. 456, fig. 6) some small trichoblasts found in *Polysiphonia fastigiata*.

As already mentioned above, this plant is found in a very exposed locality; it grows there somewhat below high water mark upon more or less perpendicular rocks constantly washed by the sea even during ebb tide; and furthermore it is found in a somewhat more sheltered locality south of Las Palmas. In fertile condition it was gathered at the end of March.

Gran Canaria: The Arrecife reef in Bahia del Confital near Las Palmas, near Christoballo south of Las Palmas.

Ctenosiphonia Falkenb.

Ctenosiphonia hypnoides (Welw.) Falkenb.

FALKENBERG, Rhodomelaceen, p. 485, tab. 9, figs. 11—15.

Polysiphonia hypnoides Welw. in J. AGARDH, Spec. Alg., vol. II, 3, p. 933. BORNET et THURET, Notes algolog., fasc. I, pl. XXIV.

Of this species known from Spain, Portugal and Morocco and recently found also at Guernsey¹, I have twice come across some quite small fragments.

The specimens had 16—17 pericentral cells in each of the rather short segments. The branches are placed in two rows on both side of the creeping basal stem, as a rule one from each segment and mutually alternating. Most of the branches have limited growth, their summits are curved, turning the concave side towards the apex of the main stem; on the convex side a single row of trichoblasts is

¹ LYLE, LILIAN, The marine Algae of Guernsey (Journ. of Bot., vol. 58, 1920, Suppt. II, p. 20).

present. As described by FALKENBERG the branches originate endogenously from the central cell. From the undermost side of the creeping stem unicellular rhizoids are developed, ending in a small disc.

The specimens were sterile.

The plant was found in very exposed localities; at Orotava it occurred together with *Nemoderma tingitana*, growing upon rocks.

Teneriffe: Orotava. Gran Canaria: Playa de Santa Catalina.
Geogr. Distrib. From the English Channel southwards to the Canary Islands.

Ophidocladus Falkb.

Ophidocladus simpliciusculus (Crouan) Falkenb.

FALKENBERG, P., Rhodomelaceen, p. 488, tab. 9, figs. 16—20.
Polysiphonia simpliciuscula Crouan, Fl. Finistère, p. 157, tab. 31, no. 199.

Mlle VICKERS mentions this species in her list of algæ p. 304 as found on some rocks near Las Palmas in the month of March. But she adds: "Exemplaires très jeunes".

Geogr. Distrib. From the coast of France southwards to the Canary Islands, Mediterranean Sea, Australia.

Lophosiphonia Falkenberg.

Lophosiphonia obscura auct., Howe.

HOWE in BRITTON, Flora of Bermuda, Algæ, p. 521¹.
Lophosiphonia obscura (Ag.) Falkenb., Rhodomelaceen, p. 500.
BØRGESEN, Mar. Alg. D. W. I., vol. II, p. 294, figs. 292—294.

¹ HOWE having examined the type specimen of C. AGARDH's *Hutchinsia obscura* points out here that this plant is not the *Lophosiphonia obscura* of recent writers but *Lophosiphonia subadunca* (Kütz.) Falkenb.

Polysiphonia obscura J. Ag., Alg. Mediterr., p. 123; Spec. Alg., vol. II, p. 943. KÜTZING, Spec. Alg., p. 808; Tab. Phycol., vol. XIII, pl. 40 *a, b*.

Polysiphonia reptabunda Suhr, KÜTZING, Tab. Phycol., vol. XIII, pl. 34 *b*.

Polysiphonia adunca Kütz., Tab. Phycol., vol. XIII, pl. 40 *c, d, e*.

Referring the reader to FALKENBERG's detailed description and my remarks and figures in the above quoted paper I shall shortly mention here that the plant has a creeping, rhizome-like stem fixed to the rocks by means of unicellular rhizoids ending in a lobed disc. Two, three or more rhizoids are given off from each segment. The apex of the creeping stem is often a little curved, turning the concave side to the substratum. The ramification is rather irregular; most of the branches are placed in a row upon the dorsal side of the creeping stem, but now and then branches are also given off from the sides of the rhizome. Furthermore the distance between the branches is very variable as sometimes only one sometimes two or more segments are left bare between those giving off branches. Some of the branches get continual growth, others are short. The young branchlets have the apex curved against that of the mother branch, in their upper end trichoblasts are formed, as a rule regularly from each segment, and placed with a divergence of about $\frac{1}{4}$. The branchlets may remain short but later on they often become ramified.

Specimens with tetraspores were found in the month of March.

The plant was found near low water mark in more or less exposed localities, creeping among other algae.

Gran Canaria: Playa de Santa Catalina, Christoballo.

Teneriffe: Orotava. REINBOLD in "Die Meeresalgen der deut-

schen Tiefsee-Expedition" 1898—1899, p. 27 mentions this species as occurring at the Canary Islands, though with a?

Geogr. Distrib. Mediterranean Sea, warmer parts of the Atlantic Ocean, West Indies.

Subfam. 7. *Lophothalieæ*.

Lophocladia Schmitz.

1. ***Lophocladia trichoclados*** (Mert., C. Ag.) Schmitz.

SCHMITZ, FR., Die Gattung *Lophothalia* (Ber. d. deutsch. bot. Ges., Bd. XI, 1893, p. 222). FALKENBERG, P., Rhodomelaceen, p. 553. BØRGESEN, F., Mar. Alg. D. W. I., vol. II, p. 302, figs. 304—312.

Conferva trichoclados Mert. msr.

Griffithsia trichoclados Ag., Spec. Alg., vol. II, 1828, p. 132.

Dasya lophoclados Mont. in Ann. Sc. Nat., Bot., II. sér., 1842, p. 254. Harvey, Nereis Bor.-Am. II, p. 65.

Polysiphonia lophoclados Kütz., Spec. Alg., p. 834; Tab. Phycol., vol. XIV, tab. 22, figs. a, b.

Dasya trichoclados J. Ag., In Historiam Algarum Symbolæ Linnaea, vol. 15, 1841, p. 32; Spec. Alg., vol. II, pars 3, p. 1229. VICKERS, Fl. Alg. Canar., p. 304.

Lophothalia (*Lophocladia*) *trichoclados* J. Ag., Till Algernes Systematik, XI, Florideæ, p. 64.

All the specimens I have gathered were sterile. But M^{lle} VICKERS has found many plants with stichidia. These fructiferous organs seem to be the commonest. Nearly all my West Indian material was tetrasporic, of male and female plants I have only once found some small bits. M^{lle} VICKERS gathered tetrasporic plants in Nov.—April. In the West Indies I gathered tetrasporic plants in Jan.—March and antheridial and cystocarpic plants in March.

The plant occurred on a rather exposed coast. It is a sublittoral alga most probably growing in deep water. Like M^{lle} VICKERS, I have found it cast ashore only. For instance

it was very common upon the Playa de la Canteras at Gran Canaria. On the other hand I have not found it at Teneriffe.

Gran Canaria: Playa de Santa Catalina; Playa de las Canteras (M^{lle} VICKERS,!).

Geogr. Distrib: West Indies, Canary Islands.

Subfam. 8. **Dasyeæ.**

Dasya C. Ag.

1. Dasya Arbuseula (Dillw.) Ag.

AGARDH, C., Spec. Alg., vol. II, p. 121. J. AGARDH, Spec. Alg., vol. II, 3, p. 1221. HARVEY, Phycol. Brit., tab. 224. KÜTZING, Tab. Phycol., vol. XIV, tab. 83. FALKENBERG, Rhodomelaceen, p. 622.

Confervaria Arbuscula Dillw., Brit. Conf., pl. G (nec tab. 85).

The few specimens I have gathered of this species were sterile with the exception of a single tetrasporic plant; this specimen was found in the month of March. SAUVAGEAU has gathered it with tetrasporangia in December.

This species grows near low water mark in rather exposed places.

Teneriffe: Orotava (SAUVAGEAU).

Gran Canaria: Playa de Santa Catalina (GELERT,!), Bahia del Confital, Boñadero (M^{lle} VICKERS). MONTAGNE mentions this species, l. c. p. 168, but he gives no locality for it. Lanzarote: Arrecife (D'ALBERTIS).

Geogr. Distrib. From the English coast southwards to the Canary Islands, Mediterranean Sea, Guadeloupe (?).

2. Dasya ocellata (Gratel.) Harv.

HARVEY in HOOKER, Brit. Flora, vol. II, part 1, p. 335; Phycologia Brit., pl. 40. KÜTZING, Fr., Spec. Alg., p. 796; Tabulae Phycol., vol. XIV, pl. 61. J. AGARDH, Spec. Alg., vol. II, pars 3, p. 1207. ZANAR-

DINI, Icones Phyc. Adriat., pl. 42 A. FALKENBERG, Rhodomelaceen, p. 622, tab. 18, figs. 1—4.

Ceramium ocellatum Gratel., Diss. no. 2, fig. 11 (non vidi).

Dasya simpliciuscula Ag., Spec. Alg., vol. II, p. 122.

I have found only a few specimens of this plant. They were met with in the very same locality where M^{lle} VICKERS was the first to find this species at the Islands. It occurs near low-water mark in a somewhat sheltered place. Specimens with stichidia were found in the month of March.

Gran Canaria: Playa de Santa Catalina (M^{lle} VICKERS,!).

Geogr. Distrib. Warmer parts of the European Atlantic coast, Morocco, Mediterranean Sea, West Indies.

3. *Dasya corymbifera* J. Ag.

AGARDH, J., In Hist. Alg. Symbolae (Linnaea, vol. XV, 1841, p. 31); Spec. Alg., vol. II, p. 1219. HAUCK, Meeresalgen, p. 253. Compare DE-TONI, Syll. Alg., p. 1199 where several synonyms are to be found.

This species is mentioned by BORNET in "Algues de Schousboe", p. 320 as occurring at the shores of the Canary Islands.

Geogr. Distrib. From the English coast southwards to the Canary Islands, Mediterranean Sea, West Indies etc.

4. *Dasya pedicellata* Ag.

AGARDH, C., Systema Alg., p. 211. COLLINS & HERVEY, Alg. Bermuda, p. 130.

Dasya elegans (Mart.) Ag., Spec. Alg., vol. II, p. 117. KÜTZING, Phycol. gener., p. 414, pl. 51; Tab. Phycol., vol. XIV, tab. 59. FALKENBERG, Rhodomelaceen, p. 618.

Dasya Baillowiana Montagne, Iles Canaries, p. 165.

For more synonyms see DE-TONI, Syll. Alg., vol. IV, p. 1201.

According to MONTAGNE, "Iles Canaries", p. 165 this species has been found at the Islands by DESPRÉAUX

and by Capt. D'ALBERTIS as mentioned by PICCONE in his list, p. 50. The specimen of MONTAGNE's herbarium which Dr. HAMEL has allowed me to see is part of a cystocarpic plant, while that of PICCONE's herbarium which Dr. ACHILLE FORTI has most kindly given me an opportunity of seeing is a small sterile plant.

As to its occurrence at the Islands MONTAGNE writes: "Ad littora insulæ Canariæ, imprimis loco *Cuesta de Silva* dicto à cl. DESPRÉAUX lecta. A mari profunda cum rete extracta".

Gran Canaria: *Cuesta de Silva* (DESPRÉAUX), Lanzarote: Arrecife (D'ALBERTIS).

Geogr. Distrib. Mediterranean Sea, the warmer Atlantic shores of Europe and North America, West Indies.

Dasyopsis Zanard.

1. Dasyopsis plana (Ag.) Zanard.

ZANARDINI, Saggio class. Ficee (1843), p. 52 (non vidi). FALKENBERG, Rhodomelaceen, p. 662.

Dasya plana Ag. in Bot. Zeit. 1827, p. 645. ZANARDINI, Iconographia Adriat., vol. II, p. 79, tab. 60 A. HAUCK, Meeresthalen, p. 255.

Eupogon planus Kütz., Tab. Phycol., vol. XIV, tab. 88, figs. a, b.

Eupogon cervicornis Kütz., Tab. Phycol., tab. 87, figs. b, d.

According to PICCONE, "Crociera del Corsaro", p. 50, this species has been found at the Islands by Capt. D'ALBERTIS. Dr. ACHILLE FORTI, Verona, has most kindly allowed me to see a specimen.

Lanzarote: Arrecife (D'ALBERTIS).

Geogr. Distrib. Mediterranean Sea, Canary Islands.

Heterosiphonia Mont.

Heterosiphonia Wurdemanni (Bail.) Falkenb.

FALKENBERG, P., Rhodomelaceen, p. 638, pl. 16, fig. 11. BØRGESSEN, F., Mar. Alg. D. W. I., vol. II, p. 324, figs. 326—8.

Dasya Wurdemani Bailey, HARVEY, Nereis Bor. Am., vol. II, p. 64, tab. XV, C. KÜTZING, Tab. Phycol., vol. XIV, pl. 81. J. AGARDH, Spec. Alg., vol. II, p. III, p. 1191. ZANARDINI, Icon. Phycol. Adriat., vol. II, pl. 53 A.

Var. *typica* Børgs., l. c. p. 325, fig. 326.

Var. *laxa* Børgs., l. c. p. 326, fig. 327.

FALKENBERG has pointed out that in the Mediterranean Sea two different forms of this species are found, namely a more robust and very squarrose form which is like the original specimen from Key West (compare HARVEY, l. c.) and a slender and not so squarrose form. These forms both of which I have found in the West Indies, I have proposed to call respectively var. *typica* and. var. *laxa*. These forms also occur at the Canary Islands. The var. *typica* is the common form occurring as an epiphyte on various algae on the predominantly exposed shores of the Canary Islands. The var. *laxa* on the other hand has been found only in one locality, namely the quite sheltered locality in the innermost tranquil bay of Confital between the Isleta and Gran Canaria.

FALKENBERG, having made no exact observations himself as to the occurrence of these two varieties, has suggested that they are due to different external life conditions, var. *typica* should be a low water form, while var. *laxa* was supposed to be a deep sea form. This supposition of FALKENBERG has in so far been confirmed by the occurrence of these forms at the Canary Islands as var. *typica* is found at the open coast, while var. *laxa* is found only in a sheltered locality where, with the exception of the light, conditions prevail almost similar to those in deep water.

Nearly all the specimens I have examined were sterile,

only a few times I have found tetrasporic plants; they were gathered at the end of March.

This plant seems to be common at the Islands and is mentioned by most investigators.

Geogr. Distrib. Mediterranean Sea and adjacent parts of the Atlantic Ocean, West Indies, Key West.

Genera incertæ sedis.

Falkenbergia Schmitz.

1. Falkenbergia Hillebrandii (Bornet) Falkenberg.

FALKENBERG, P., Rhodomelaceen, p. 689. BØRGESEN, F., Some new or little known W. I. Florideæ, II (Bot. Tidsskr., vol. 30, 1910, p. 199); Mar. Alg. D. W. I., vol. II, p. 331, figs. 332, 333. COLLINS and HERVEY, Alg. Bermuda, p. 122. KYLIN, H., Über Falkenbergia Hillebrandii etc. (in Bot. Notiser, 1928, p. 233).

Polysiphonia Hillebrandii Bornet in ARDISSONE, Phycologia Mediterranea, vol. I, p. 376.

Polysiphonia Doubletii Sauv. Sur une Floridée (*Polysiphonia Doubletii* mscr.) renfermant de l'iode à l'état libre (C. R. de l'Acad. des Sciences, t. 181. Paris 1925).

Falkenbergia Doubletii Sauv. mscr. in Bulletin de la Station biologique d'Arcachon, 22ième Année, 1925.

The Canarian specimens quite agree with the West Indian plant as described by me in the papers quoted above. The breadth of the more vigorous filaments was as much as $50\ \mu$. All the specimens were sterile.

At the shores of France SAUVAGEAU found a plant which he at first called *Polysiphonia Doubletii*, but shortly afterwards referred to *Falkenbergia*, a plant which according to my view cannot be separated from *Falkenbergia Hillebrandii*, and KYLIN (l. c.) has arrived at the same opinion.

In my paper (1910) I have mentioned some peculiar large bodies found in the pericentral cells and which I at

that time wrongly presumed to be the nuclei. According to the later observations of SAUVAGEAU (l. c. p. 17) these bodies are what SAUVAGEAU calls ioduques, and according to him iodine in free condition is present in them. KYLIN, l. c., does not think that the iodine is found here in free condition. As to this interesting question I refer the reader to the papers quoted where more literature is mentioned.

This species is found near low-water mark fixed to and felted among larger algæ, for instance especially *Halopteris scoparia*, between the branches of which SAUVAGEAU also found the *Falkenbergia Doubletii* to be very common.

Gran Canaria: Playa de Santa Catalina (M^{lle} VICKERS,!) Bahia del Confital (M^{lle} VICKERS,!). Its occurrence at the Islands has already been stated by FALKENBERG (l. c. p. 690), who found it among exsiccata of the late Mr. FRANC COLLINS.

Geogr. Distrib. Atlantic coast of France, Canary Islands, Mediterranean Sea, West Indies.

Halodictyon Zanard.

1. Halodictyon mirabile Zanard.

ZANARDINI, G., Saggio di classificazione natur. etc., 1843 (non vidi); Icones Phyc. adriat., vol. I, p. 17, tab. V. KÜTZING, Spec. Alg., p. 662; Tab. Phycolog., vol. XII, tab. 36. HAUCK, Meeresalgæn, p. 258. FALKENBERG, Rhodomelaceen, p. 692, tab. 15, figs. 1—20.

Of this plant which, so far as I know, has not earlier been met with at the Canary Islands, I have found a few specimens, a quite small, young tetrasporic specimen and an old specimen loaded with mature and emptied stichidia. They were both found intermingled among other algæ.

As is well known, the thallus is composed of filaments of cells forming together an irregular network. The cells in the old part of the thallus have a diameter of up to about $170\ \mu$, and the walls are thick; the length of the cells is

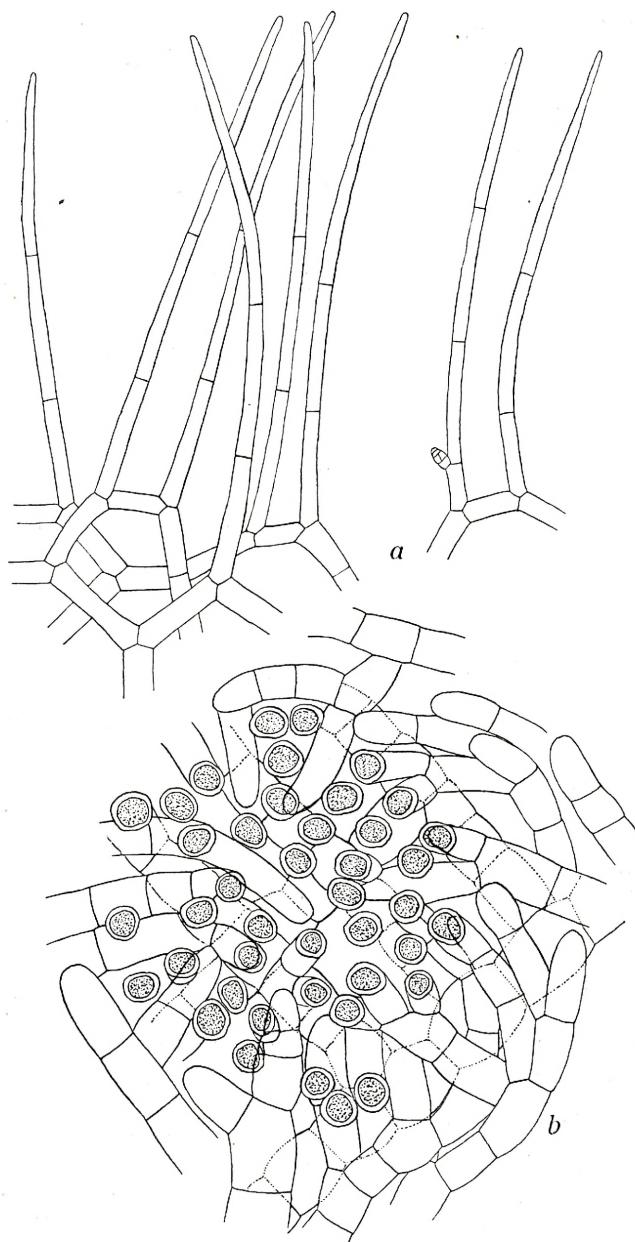


Fig. 56. *Halodictyon mirabile* Zanard. *a*, peripheral filaments of the thallus. *b*, meristem seen from above with numerous upward directed tips of filaments and, from lower adjustment, filaments with short cells arranged in squares are seen. (*a*, about 60:1, *b*, about 270:1).

about 400—500 μ . The cells are nearly cylindrical tapering just a little at the transverse walls. At the periphery of the thallus the ends of the filaments are free (Fig. 56 a).

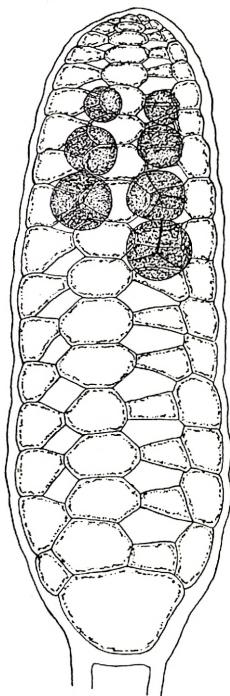


Fig. 57. *Halodictyon mirabile* Zanard. A ripe, half emptied stichidium. (about 170 : 1).

These free ends are composed of very thin and long cells; in the young specimen the cells taper to a breadth of about 25 μ ; their apex is obtuse.

In the small specimen I have found the meristem (Fig. 56 b); FALKENBERG did not succeed in finding it in *Halodictyon mirabile*, but he gives a description of it in the Australian species *H. robustum* and *H. arachnoideum*. That of *Halodictyon mirabile* seems to be in good accordance with that of the Australian plants. FALKENBERG describes it in this way (p. 693): "An der Spitze des cylindrischen Pflanzenkörpers, von Kreisen der immer kürzer werdenden freien peripherischen Sprösschen umgeben, liegt eingesenkt der äussert kleinzellige flache Vegetationspunkt, dessen Zellen bisweilen so dicht gedrängt liegen, dass man den Eindruck einer zusammenhängenden Zellplatte bekommt". The

figure shows what I have been able to see in my very scarce material. Judging from this it seems to me that FALKENBERG is right in his supposition that in the beginning we have to do with a nearly parenchymatic tissue composed of very short cells which are gradually lengthened and at the same time separated.

FALKENBERG has found that the plant is fixed to the

substratum by means of hapters ending in a small disc; compare his fig. 2. I could not find such hapters in my plant; on the other hand I have several times seen the uppermost ends of the still free filaments become rhizoid-like.

Fig. 57 shows a ripe stichidium. As observed by FALKENBERG two sporangia are developed in each segment, and they are covered by three cells each. The sporangia form two longitudinal rows in the stichidia. When the tetrasporangia have escaped, a large open polygonal hole is found just above the place where the sporangia occurred. In this way the wall of the stichidia get a reticular appearance reminding one for instance of that of *Tænioma*.

While in my material I have found only tetrasporangia, FALKENBERG has also found antheridia and cystocarps.

As is pointed out by FALKENBERG, this plant is surely closely related to the *Delesseriaceæ*.

It was found with ripe stichidia at the end of March. It occurred near low water mark as an epiphyte upon other algæ in a rather exposed place.

Gran Canaria: Bahia del Confital.

Geogr. Distrib. Mediterranean Sea, Morocco(?), Canary Islands, Barbados (according to M^{le} VICKERS).

Fam. 3. *Delesseriaceæ*.

Subfam. 1. *Sarcomenieæ*.

Tænioma J. Ag.

1. *Tænioma perpusillum* J. Ag.

AGARDH, J., Nya alger från Mexico (Öfvers. k. sv. Vet.-Akad. Förhandl., 1847); Spec. Alg., vol. II, p. 3, p. 1257. BORNET, E., Algues de Schousboe, p. 297. BØRGESEN, F., Mar. Alg. D. W. I., vol. II, p. 338, fig. 337.

Tænioma macrourum Thuret in BORNET et THURET, Notes algolog., fasc. I, p. 69, pl. XXV. FALKENBERG, P., Rhodomelaceen, p. 709, pl. 15, figs. 21—29¹.

This small creeping plant has been found several times intermingled among other small algae and forming together with them low dense carpets upon the rocks. All the specimens I have seen were sterile. It grows near low-water mark or somewhat above in more or less protected places.

Gran Canaria: Near Las Palmas in several places: Christoballo, Playa de Santa Catalina etc.

Geogr. Distrib. Morocco, Mediterranean Sea, Cape West Indies, Pacific Ocean etc. Seems to be wide-spread in warmer seas.

Cottoniella Børgs.

Cottoniella fusiformis nov. spec.

Frons rosea, usque ad 12 cm alta et ultra, corticata, irregulariter ramosa, ramis fusiformibus in superiori parte plus minus arcuatis. Segmenta ex cellula centrali et quatuor cellulis pericentralibus et duobus marginalibus composita. Filamentis monosiphoneis sæpe binis ex eodem segmento in latere ventrali concavo ramorum ortis. Rami adulti ca 700 μ et ultra crassi. Filamenta usque ad 1^{mm} longa ex cellulis cylindraceis ca 16 μ latis composita.

The plant (Fig. 58) forms soft rosy-red tufts up to a height of about 12 cm or more. All the specimens I have gathered were plants torn loose and wanting the base except one in which the base was preserved. It consists of several small more or less coherent discs from which the main stem arises.

¹ Compare also: THOMPSON, ELISABETH ILSLEY, The morphology of *Tænioma*. (Bull. Torr. Bot. Club, vol. 37, 1910, p. 97).

In the lowermost part of the specimens I have examined, the filaments are more than 1 mm thick, decreasing evenly up-

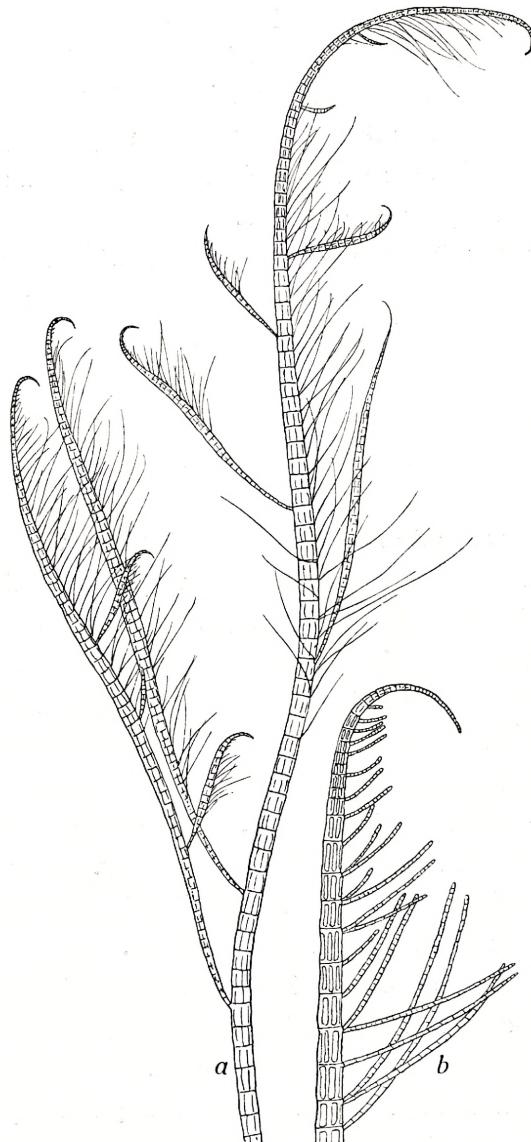


Fig. 58. *Cottoniella fusiformis* nov. spec. *a*, part of the thallus; *b*, upper end of a branch. (*a*, about 60:1; *b*, about 90:1).

wards. The plant is irregularly ramified, the branches issuing at varying distances from each other. In the upper end the branches are usually more or less curved, often so much that they remind one of the horns of chamois. The young branches are markedly fusiform, being much slenderer at their base than in the middle whence they slowly decrease upwards. For instance a branch was $45\ \mu$ broad at its base and about $120\ \mu$ in the middle.

The young branches are provided with long monosiphonic filaments emerging secundly from the ventral, usually more or less concave, side of these. Two filaments next to each other are often, but far from always, given off from the upper end of each segment (Fig. 58 b); in this case the filaments form a double series up along the branches. In many segments, however, we find only one filament issuing from each joint, and it may happen, though rarely, that 3 filaments are developed from the same joint. Many segments have no filaments at all.

The monosiphonic filaments consist of cells about $16\ \mu$ broad. The basal cell in these is short, almost as long as broad and more or less immersed in the branches. Higher up in the filaments the cells get longer, cylindrical, up to about 5—6 times their breadth. In the older parts of the thallus the filaments gradually drop away. As to the anatomical development of the thallus it agrees well with that of *Cottoniella filamentosa* and *C. arcuata*.

In the summit of the branches we find a large subcylindrical-conical apical cell (Fig. 59 a, b, c) with rounded apex about $30\ \mu$ long and $16\ \mu$ broad. From the base of this cell disc-shaped short cells are gradually cut off. These cells slowly increase in size and are then divided at first by one longitudinal wall on one side of the thallus

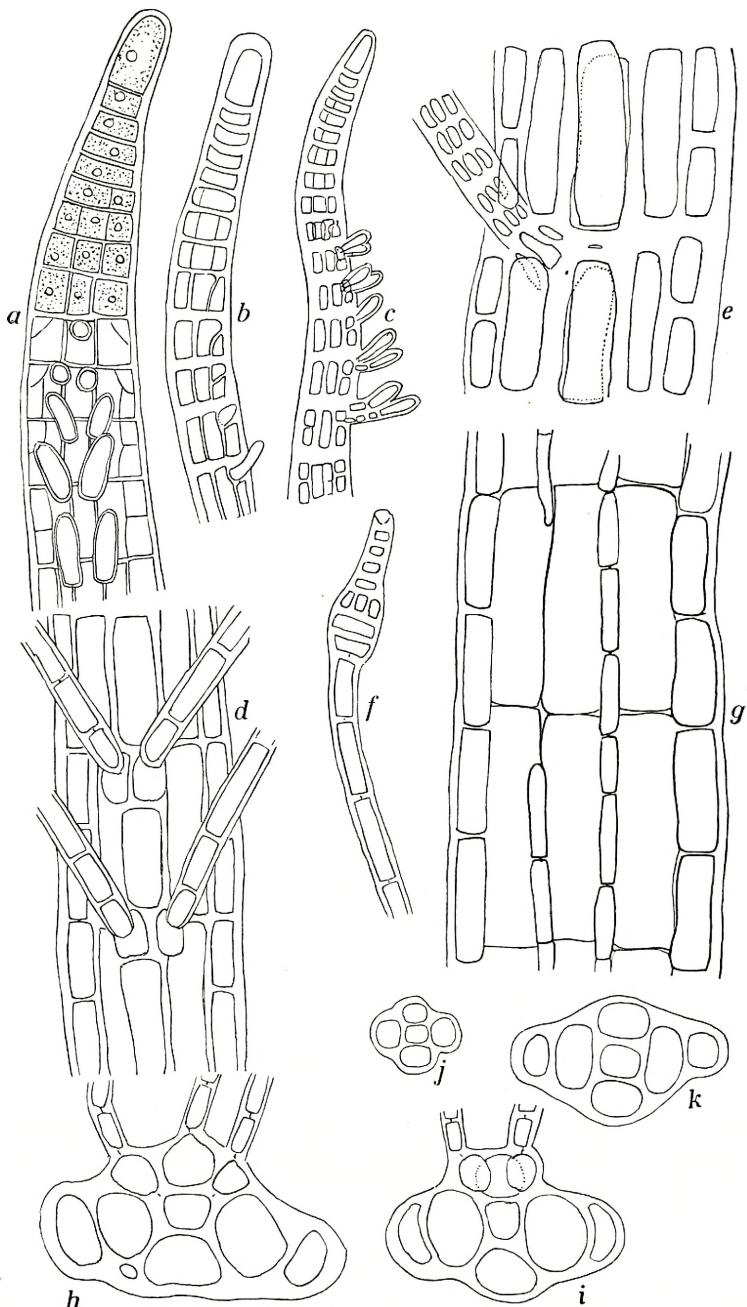


Fig. 59. *Cottoniella fusiformis* nov. spec. a, b, c, summits of the thallus; d, part of thallus with pairs of filaments; e, base of a branch; f, a filament with a polysiphonous segment; g, development of the cortical layer; h, i, transverse sections of the thallus with filaments; j, k, transverse section of young thallus. (a, about 450:1; b, about 370:1; c, about 300:1; d, e, f, g, about 200:1; h, i, j, k, about 250:1).

and just afterwards by another longitudinal wall on the opposite side; thus the thallus is composed of three cells, a larger broader cell in the middle and two smaller ones on both sides. Presently the broad cell in the middle is divided by two longitudinal walls almost at right angles with the two earlier walls into three cells, the thallus now consisting of a central and four pericentral cells, the two first developed pericentral cells being the larger ones. Compare Fig. 59*j* showing a transverse section of the thallus in this stage of development. From this figure it will be seen too that the thallus in transverse section is oval. During further growth the thallus increases gradually in size and soon the upper outmost corners of the two pericentral cells developed first are cut off by oblique walls and just afterwards the nethermost corners are cut off by longitudinal walls (Fig. 55*a*). These two cells grow in length and gradually get cylindrical, each having half the length of the other cells in the segment. The transverse section of the thallus is now as shown in Fig. 59*k*. Thus the building up of the thallus is accomplished, setting apart the cortical layer found in the older thallus.

But already long before the above described division of the thallus has taken place some small cupola-like outgrowths are seen protruding from the upper ends of the segments in the young thallus (Fig. 59 *a, b, c*). These outgrowths are the beginning of the monosiphonic filaments characteristic of *Cottoniella*.

In case only one filament is developed from each segment, a single short cell is cut off from the apical end of the central cell. From this cell the monosiphonic filament is developed. When two filaments issue from the same segment, two cells are cut off from both sides of the apical

end of the central cell (compare Fig. 59 *a, c, d, i*). In case, and this is very rare, 3 filaments are present, the third filament seems to be developed from the pericentral cell (Fig. 59 *h*), but I have only once succeeded in getting a transverse section of the thallus showing this. The morphological value of the filaments I shall not discuss as long as fertile specimens are still unknown. I shall only point out here that I have once come across a filament (comp. Fig. 59 *f*) in which longitudinal division had taken place. It is of interest as it reminds one of similar cases found by ROSENVINGE in the trichoblasts of *Polysiphonia*¹.

As in *Cottoniella arcuata* adventitious branches with continuous growth are developed at some distance from the summit of the thallus and without any definite distance between them (Fig. 58). These branches are as a rule placed laterally on one of the sides of the monosiphonic filaments. They are formed endogenously from the upper end of the central cell and subserve the ramification of the plant.

The older parts of the thallus get covered by a more or less coherent cortical layer. Fig. 59 *g* shows the development of it. The more vigorous rows of cells on both sides of this figure are the cells cut off by peripheral walls from the pericentral cells as mentioned above; the thinner rows of cells covering the intervals between the pericentral cells originate from rhizoid-like filaments growing out from these. Gradually, as more rhizoids are developed, and the cells in these increase in size and grow together, a continuous cortical layer is formed.

As the previously found species of *Cottoniella* are sterile,

¹ ROSENVINGE, L. KOLDERUP, Sur les organes piliformes des Rhodophylacées (in *Oversigt k. danske Vidensk. Selsk. Forhandl.*, 1903, p. 457).

it is very regrettable that the Canarian species is not fertile either.

As to the anatomical building up of the thallus the Canarian plant agrees very well with *Cottoniella filamentosa* as described by HOWE and with my description of *Cottoniella arcuata*. The most essential differences between these 3 forms are the following. While in *Cottoniella filamentosa* the summits of the thallus are not much curved and the monosiphonous filaments form only a single row, in *Cottoniella arcuata* the summits of the filaments are more or less arch-shaped and provided as a rule with two rows of filaments, these being placed in a zig-zag line, one on each segment, and generally on the convex side of the thallus. In *Cottoniella fusiformis* the upper ends of the thallus too are rather often curved, but the monosiphonous filaments are here as a rule placed on the concave ventral side of the filaments, and often in two rows, as two filaments usually issue from each segment in this species¹.

But I will not deny that it may possibly be difficult to maintain all these forms when more material can be examined. Should it be possible later on to find these plants

¹ A fourth species *Cottoniella sanguinea* from Brazil has recently been described by HOWE, (HOWE, M. A., Notes on some marine Algae from Brazil and Barbados, p. 192 in Journ. Washington Acad. Sc., vol. 18, 1928). As no figures are published of its anatomical structure, I know it only from Howe's description and from a dried specimen which Dr. Howe most kindly has sent me. But on account of its very soft, mucous consistency, it is very difficult to examine it, as it adheres firmly to the paper. This species has often, according to Howe, five pericentral cells, the summits of the branches are nearly straight and the branches are provided with secund monosiphonous filaments the arrangements of which I have not been able to see. Furthermore the marginal cells do not seem to be very much developed. Because of its dark purple carmine colour it differs also from the other hitherto known rosa red coloured *Cottoniella* species.

in a fertile state, it might perhaps contribute to a better understanding of these species.

The anatomical building up of the thallus, too, is in good agreement with that of *Sarcomenia miniata* as described and figured by Madame WEBER (Journ. of Bot. vol. 34, 1896, p. 281, pl. 359) but besides other differences this plant entirely lacks the monosiphonous filaments, so characteristic of *Cottoniella*.

M^{lle} VICKERS mentions in her list *Sarcomenia miniata*. As her specimens are gathered in the same locality where I found *Cottoniella fusiformis*, I had some doubts as to the correctness of this determination. Upon my request Professor É. DE WILDEMAN, Musée botanique de l'État, Bruxelles, has most kindly allowed me to see M^{lle} VICKERS' specimens, and the examination of these has proved that they all belong to *Cottoniella*, as they are all provided with the long unilaterally placed monosiphonic filaments characteristic of this genus, established, it is true, several years after M^{lle} VICKERS published her list. Upon dried material the determination of these plants is rather difficult on account of their softness and delicacy, adhering strongly to the paper as they do. As they were found in the same place as *Cottoniella fusiformis*, one would naturally expect them to be of this species, and in one of the specimens examined I have also found cases in which two monosiphonic filaments were given off from the same segment; but in another specimen I found only a single filament issuing from the same joint, which would seem to indicate that it is *C. filamentosa* we have to do with.

M^{lle} VICKERS dredged her specimens at a depth of 6—10 meters in the somewhat sheltered bay near the harbour of Las Palmas. My specimens were cast ashore on the

beach of this bay or found in the net of fishermen dredging here.

Gran Canaria: Playa de Santa Catalina (M^{lle} VICKERS,!).

2. *Cottoniella filamentosa* (Howe) Børgs.

BØRGESEN, F., Mar. Alg. D. W. I., vol. II, pp. 477—9.

Sarcomenia filamentosa Howe, Phycological Studies, II (Bull. Torrey Bot. Club, vol. 32, 1905, p. 571, pl. 27 and 29, figs. 1—11).

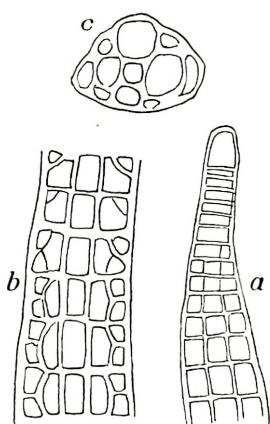


Fig. 60. *Cottoniella filamentosa* (Howe) Børgs.
a, apex of a filament;
b, part of the thallus showing the formation of the marginal cell;
c, transverse section of the thallus showing 4 pericentral cells, 2 marginal cells and cortical cells.
(a, b, about 350:1; c, about 80:1).

On a specimen of *Stylocaulon scorpiarium* I have found a small epiphyte which I think is referable to this species, described by HOWE. I have also been able to compare it with an original specimen of HOWE's in my herbarium. The species is especially to be distinguished by the fact that the monosiphonic unbranched filaments, so characteristic of the genus *Cottoniella*, in this species, as described by HOWE, are placed in a single row up along the middle of the ventral side of the branches. The summits of the branches in this species are not much curved, often nearly straight. And finally the development of the marginal cells is, on both sides of the thallus, proportionally more vigorous and earlier than in *Cottoniella arcuata* and in *Cottoniella fusiformis*.

Fig. 60 shows the apex of a branch; uppermost the large apical cell is seen, lower down the formation of the peri-

central and central cells begins to take place. Fig. 60 b shows the formation of the rather vigorous marginal cells. A cross-section (Fig. 60 c) shows that the plant has four pericentral cells. In the older parts of the thallus the branches are covered by a more or less continuous cortical layer, having the same origin as described above for *Cottoniella fusiformis*.

In the young monosiphonic filaments the cells are rather short, in the fully developed filaments about 3—4 times as long as broad. The breadth of the filaments is about 16μ . As with all formerly found plants of this genus the specimens were sterile.

This species has been described upon specimens found at Florida, the only place where it was known, so it is interesting that it has now been found at the Canary Islands.

M^{lle} VICKERS has also gathered this species at the Islands, as at any rate one of the specimens in her herbarium, here referred to *Sarcomenia*, is this species. I am much indebted to Professor É. DE WILDEMANN, Bruxelles for the allowance to see M^{lle} VICKERS' specimens.

The plant was found near low water mark in a somewhat sheltered place.

Gran Canaria: Playa de Santa Catalina near Las Palmas (M^{lle} VICKERS,!).

Geogr. Distrib. Florida, Canary Islands.

Subfam. 2. Delesserieæ.

Hypoglossum Kütz.

1. Hypoglossum Woodwardi Kütz.

KÜTZING, Phycol. gen., p. 444, tab. 65, fig. 1; Spec. Alg., p. 875; Tab. Phycol., vol. XVI, tab. 11, figs. a—c.

Fucus Hypoglossum Woodw. in Linn. Transact., vol. II, London 1794, p. 30, tab. 7.

Delesseria Hypoglossum Lamx., Essai... Thalassioiph., p. 36.
 HARVEY, Phycol. Brit., tab. II. J. AGARDH, Spe. Alg., vol. II, p. 693;
 Epicr., p. 489, MONTAGNE, Iles Canaries, p. 150.

This species occurs near low water mark upon rocks, where it grows among other small algae, for instance *Pterosiphonia pennata*, *Gelidium* etc. It is found in rather exposed places. Tetrasporic plants are found in March.

Gran Canaria: Playa de Santa Catalina (Mlle VICKERS,!), Castillo, Boñadero (Mlle VICKERS). MONTAGNE does not mention any locality.

Geogr. Distrib. From the English coast southwards to the Canary Islands, Mediterranean Sea, Bermuda.

Subfam. 3. Nitophylleæ.

Acrosorium Zanard.

Acrosorium uneinatum (J. Ag.) Kylin.

KYLIN, H., Studien über die Delesseriaceen (Lunds Universitets Årsskrift. N. F., Avd. 2, Bd. 20, 1924, Nr. 6, p. 78).

Nitophyllum uncinatum (Turn.) J. Ag., Species Alg., vol. II, p. 654; Epicrisis, p. 465.

Fucus laceratus var. *uncinatus* Turner, Fuci, tab. 68, figs. c. d.

Aglaophyllum laceratum Mont., var. *uncinatum* Turner, MONTAGNE l. c., p. 151.

This species occurs near low water mark in rather exposed places or sublitorally. Specimens with tetrasporangia have been found in March.

It seems to be common at the Islands and has been found there by most investigators.

Geogr. Distrib. From the English coast southwards to the Canary Islands, Mediterranean Sea.

Additional remark to *Trailliella intricata* Batt.

When mentioning this species at p. 9 I said that I had seen sterile material only. On looking through some preparations of Canarian algae I have found one containing this species with sporangia. As these organs have so far only been found a few times, namely in England by BATTERS and in Denmark by ROSENVINGE, it seems to me of interest to note that fructiferous specimens also occur at the Canary Islands. As said in the descriptions (compare the literature quoted p. 9), the tetrasporangia occur in the erect filaments near their upper ends, as a rule two to four sometimes up to six together in a row. BATTERS has figured the tetrasporangia (l. c. 1900) and KYLIN has made a drawing of them after a slide from BATTERS preserved in Herb. AGARDH, Lund, and finally ROSENVINGE has l. c. given an illustration of them. The plant with tetrasporangia was gathered at the end of March.

INDEX OF SPECIES

together with more essential synonyms, the last mentioned printed in Italics

	Page
<i>Acrosorium uncinatum</i> (J. Ag.) Kylin.....	154
<i>Alsidium corallinum</i> Ag.	108
<i>Antithamnion antillanum</i> Börgs.	51
— <i>cruciatum</i> (Ag.) Näg.	55
— <i>elegans</i> Berth.	56
— <i>pteroton</i> (Schousb.) Bornet.	55
<i>Callithamnion baccatum</i> J. Ag.	20
— <i>brachiatum</i> Bonn.	46
<i>Callithamnion byssoides</i> Arn.	42
— <i>corymbosum</i> (Engl. Bot.) Lyngb.	45
— <i>ellipticum</i> Mont.	46
— <i>gallicum</i> Nägl.	45
<i>Callithamnion Pluma</i> Ag.	19
— <i>elegans</i> Schousboe	48
<i>Callithamnion tetragonum</i> (With.) Ag.	46
<i>Callithamnion thuyoides</i> Ag.	48
<i>Centroceras clavulatum</i> (Ag.) Mont.	66
<i>Ceramium acanthonotum</i> Carm.	66
— <i>ciliatum</i> (Ellis) Ducl.	65
— <i>diaphanum</i> (Lightf.) Roth	63
— <i>echionotum</i> J. Ag.	66
— <i>flabelligerum</i> J. Ag.	65
<i>Ceramium pennatum</i> Roth.	108
<i>Ceramium rubrum</i> (Huds.) Ag.	63
— <i>strictum</i> Grev. et Harv.	64
— <i>transversale</i> Collins and Herv.	64
<i>Chondria dasypHYLLA</i> (Woodw.) Ag.	81
— <i>tenuissima</i> (Good. et Woodw.) Ag.	80
<i>Compsothamnion thuyoides</i> (Sm.) Nägl.	48
<i>Cottoniella filamentosa</i> (Howe) Börgs.	152
— <i>fusiformis</i> Börgs.	144
<i>Crouania attenuata</i> (Bonnem.) J. Ag.	60
<i>Ctenosiphonia hypnoides</i> (Welw.) Falkenb.	131
<i>Dasya Arbuscula</i> (Dillw.) Ag.	135
<i>Dasya Baillowiana</i> Mont.	136

	Page
<i>Dasya corymbifera</i> J. Ag.	136
<i>Dasya elegans</i> (Mart.) Ag.	136
<i>Dasya ocellata</i> (Gratel.) Harv.	135
— <i>pedicellata</i> Ag.	136
<i>Dasya plana</i> Ag.	137
— <i>simpliciuscula</i> Ag.	136
— <i>Solieri</i> J. Ag.	96
— <i>Wurdemanni</i> Bail.	138
<i>Dasyopsis plana</i> (Ag.) Zanard.	137
<i>Dipterosiphonia dendritica</i> (Ag.) Falkenb.	113
— <i>rigena</i> (Schousboe) Falkenb.	115
<i>Falkenbergia Doubletii</i> Sauvag.	139
<i>Falkenbergia Hillebrandii</i> (Born.) Falkenb.	139
<i>Fucus pinastroides</i> Gmel.	117
— <i>tinctarius</i> Clem.	116
<i>Griffithsia arachnoidea</i> Ag.	29
— <i>barbata</i> (Sm.) Ag.	32
— <i>capitata</i> Børgs.	34
— <i>corallina</i> (Lightf.) Ag.	41
<i>Griffithsia furcellata</i> J. Ag.	29
<i>Griffithsia opuntioides</i> J. Ag.	40
— <i>phyllamphora</i> J. Ag.	38
<i>Griffithsia phyllamphora</i> Kütz.	34
<i>Griffithsia Schousboei</i> Mont.	39
— <i>setacea</i> (Ellis) Ag.	30
— <i>tenuis</i> Ag.	31
<i>Griffithsia thyrsigera</i> Asken.	31
<i>Gymnothamnion bipinnatum</i> Collins and Herv.	50
— <i>elegans</i> J. Ag.	49
<i>Halodictyon mirabile</i> Zanard.	140
<i>Halopithys pinastroides</i> (Gmel.) Kütz.	117
<i>Herposiphonia secunda</i> (Ag.) Näg.	111
— <i>tenella</i> (Ag.) Näg.	110
<i>Heterosiphonia Wurdemanni</i> (Bail.) Falkenb.	137
<i>Hypoglossum Woodwardi</i> Kütz.	153
<i>Janczewskia verrucæformis</i> Solms.	71
<i>Laurencia cæspitosa</i> Lamx.	68
— <i>canariensis</i> Mont.	68
<i>Laurencia hybrida</i> (DC.) Lenorm.	68
— <i>obtusa</i> (Huds.) Lamour.	67
— <i>papillosa</i> (Forsk.) Grev.	68
— <i>perforata</i> (Bory) Mont.	69
— <i>pinnatifida</i> (Gmel.) Lamour.	69
<i>Lophocladia trichoclados</i> (Mert., C. Ag.) Schmitz	134
<i>Lophosiphonia obscura</i> auct., Howe	132

	Page
<i>Monospora pedicellata</i> (Sm.) Solier.....	42
<i>Nitophyllum uncinatum</i> J. Ag.	154
<i>Ophidocladus simpliciusculus</i> (Crouan) Falkenb.	132
<i>Phlebothamnion ellipticum</i> Kütz.	46
<i>Plumaria bipinnatnm</i> (Collins & Herv.) De-Toni	50
— <i>Schousboei</i> (Born.) Schmitz	48
<i>Polysiphonia acanthothrica</i> Kütz.	94
— <i>armata</i> J. Ag.	103
<i>Polysiphonia breviarticulata</i> (Ag.) Zanard.	90
<i>Polysiphonia coarctata</i> Kütz.	100
— <i>dendritica</i> J. Ag.	113
— <i>Doubletii</i> Sauvag.	139
<i>Polysiphonia elongata</i> (Huds.) Harv.	93
— <i>erythrœa</i> (Schousb.) J. Ag.	85
— <i>flexella</i> (Ag.) J. Ag.	94
— <i>flocculosa</i> (Ag.) Kütz.	86
— <i>fruticulosa</i> (Wulf.) Spreng.	100
— <i>furcellata</i> (Ag.) Harv.	99
<i>Polysiphonia gonathophora</i> Kütz.	86
— <i>Hillebrandii</i> Born.	139
— <i>hypnoides</i> (Welw.) Falkenb.	131
— <i>lævigata</i> Kütz.	100
<i>Polysiphonia macrocarpa</i> Harv.	82
— <i>myriococca</i> Mont.	99
— <i>nigrescens</i> Harv.	101
— <i>nutans</i> Mont.	102
<i>Polysiphonia obscura</i> J. Ag.	133
<i>Polysiphonia opaca</i> (Ag.) Zanard.	104
<i>Polysiphonia pennata</i> J. Ag.	109
— <i>pulvinata</i> Harv.	82
— <i>pulvinata</i> Spreng.	85
— <i>ramellosa</i> Kütz.	103
— <i>rigens</i> J. Ag.	115
— <i>secunda</i> (Ag.) Zanard.	111
— <i>simpliciuscula</i> Crouan.	132
— <i>Solieri</i> Kütz.	94
<i>Polysiphonia</i> spec.	96
<i>Polysiphonia stricta</i> Grev.	90
— <i>subcontinua</i> J. Ag.	86
<i>Polysiphonia subulifera</i> (Ag.) Harv.	103
<i>Polysiphonia tenella</i> J. Ag.	110
<i>Polysiphonia violacea</i> (Roth.) Grev.	87
<i>Polysiphonia Wulfeni</i> J. Ag.	100
<i>Pterosiphonia pennata</i> (Roth.) Falkenb.	108
<i>Ptilota plumosa</i> Ag.	51

<i>Ptilota Schousboei</i> Bornet	49
<i>Ptilothamnion bipinnatum</i> (Collins and Herv.) Howe	50
<i>Ptilothamnion micropterum</i> (Mont.) Born.	20
— <i>Pluma</i> (Dillw.) Thur.	19
<i>Rhodomela pinastroides</i> Ag.	118
<i>Ricardia Montagnei</i> Derb. et Sol.	74
<i>Rytiphlæa fruticulosa</i> Harv.	100
<i>Rytiphlæa tinctoria</i> (Clem.) C. Ag.	116
<i>Spermothamnion capitatum</i> (Schousb.) Born.	13
— <i>gorgoneum</i> (Mont.) Born.	14
— <i>repens</i> (Dillw.) K. Rosenv.	11
— <i>speluncarum</i> (Collins and Herv.) Howe.	16
<i>Spermothamnion Turneri</i> (Mert.) Aresch.	11
<i>Sphondylothamnion multifidum</i> (Huds.) Nägl.	11
<i>Spyridia aculeata</i> (Schimp.) Kütz.	62
<i>Spyridia armata</i> Kütz.	62
— <i>Berkeleyana</i> Mont.	62
<i>Spyridia filamentosa</i> (Wulf.) Harv.	61
<i>Stictothamnion cymatophilum</i> Børgs.	119
<i>Tænioma macrourum</i> Thur.	144
<i>Toenioma perpusillum</i> J. Ag.	143
<i>Trailliella intricata</i> Batt.	9, 155
<i>Vickersia baccata</i> (J. Ag.) Karsak., emend. Børgs.	20
<i>Vickersia canariensis</i> Karsak.	20
<i>Vidalia volubilis</i> (L.) J. Ag.	116

BIOLOGISKE MEDDELELSER

UDGIVNE AF

DET KGL. DANSKE VIDENSKABERNES SELSKAB

5. BIND (Kr. 19,25):

	Kr. Ø.
1. RAUNKIÆR, C.: Eremitageslettens Tjørne. Isoreagentstudier. I. 1925.....	2.50
2. PETERSEN, C. G. JOH.: Hvorledes Hvalerne bærer sig ad med at svømme. 1925.....	0.50
3. BØRGESSEN, F.: Marine Algæ from the Canary Islands, especially from Teneriffe and Gran Canaria. I. Chlorophyceæ. 1925.....	7.35
4. KRABBE, KNUD H.: L'organe sous-commissural du cerveau chez les mammifères. Avec XVII planches. 1925	5.70
5. RAUNKIER, C.: Nitratindholdet hos Anemone nemerosa paa forskellige Standpladser. 1926	1.80
6. BOAS, J. E. V.: Zur Kenntnis symmetrischer Paguriden. 1926	3.40
7. BOAS, J. E. V.: Zur Kenntnis des Einsiedlerkrebses Paguopsis. 1926.....	1.60
8. SCHMIDT, S.: Om reaktionen mellem toksin og antitoksin (difteri). 1926	1.75
9. MADSEN, TH. og SCHMIDT, S.: Om »Aviditeten« af Difteriserum. 1926	1.10

6. BIND (Kr. 18,10):

1. LUNDBLAD, O.: Zur Kenntnis der Quellenhydracarinen auf Møens Klint nebst einigen Bemerkungen über die Hydracarinen der dortigen stehenden Gewässer. Mit 7 Tafeln und 5 Textfiguren. 1926	5.00
2. BØRGESSEN, F.: Marine Algæ from the Canary Islands, especially from Teneriffe and Gran Canaria. II. Phæophyceæ. 1926	6.00
3. OSTENFELD, C. H.: The Flora of Greenland and its Origin. 1926	3.35
4. FIBIGER, JOHANNES and MØLLER, POUL: Investigations upon Immunisation against Metastasis Formation in Experimental Cancer. With 5 plates. 1927	2.75
5. LIND, J.: The Geographical Distribution of some Arctic Micromycetes. 1927	1.50
6. BØRGESSEN, F.: Marine Algæ from the Canary Islands, especially from Teneriffe and Gran Canaria. III. Rhodophyceæ. Part 1. Bangiales and Nemalionales. 1927	4.50
7. LINDHARD, J.: Nogle Undersøgelser over den respiratoriske Kvotient under kortvarigt Muskelarbejde. 1927	1.00

7. BIND (Kr. 14,85):

1. RAUNKIÆR, C.: Dominansareal, Artstæthed og Formations-dominanter. 1928	1.75
2. PETERSEN, C. G. JOH.: On some Biological Principles. 1928	2.00

Kr. Ø.

3. VIMTRUP, BJ.: Undersøgelser over Antal, Form, Bygning og Overflade af Glomeruli i Nyren hos Mennesker og nogle Patte-dyr. 1928	1.30
4. BENSLEY, R. R. og VIMTRUP, BJ.: Undersøgelser over de Rouget'ske Cellers Funktion og Struktur. En Metode til elektiv Farvning af Myofibriller. 1928	1.00
5. THOMSEN, OLUF: Die Erblichkeit der vier Blutgruppen des Menschen; beleuchtet durch 275 Nachkommenschaftsindividuen in 100 AB (IV)-Ehen (nebst 78 Kindern, von denen nur der eine (AB)-Elter bekannt ist). 1928	1.00
6. KROGH, A. and HEMMINGSEN, A. M.: The Assay of Insulin on Rabbits and Mice. 1928	0.70
7. JOHANSSON, J. W. S.: L'Anatomie mandchoue et les Figures de Th. Bartholin, étude d'iconographie comparée. 1928	2.00
8. KEMP, TAGE: Om Kromosomernes Forhold i Menneskets somatiske Celler. 1929	1.75
9. WEIS, FR.: Fysiske og kemiske Undersøgelser over danske Hedejorder. Med særligt Henblik paa deres Indhold af Kolloider og Kvælstof. With a Resumé in English. 1929	8.25

8. BIND (KR. 14,95):

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 ^{me} Paul Lemoine. Avec 4 planches. 1929 ..	4.50
2. THOMSEN, OLUF og KETTEL, KARSTEN: De menneskelige Isoagglutininers og tilsvarende Blodlegemerceptørers Styrke i forskellige Levealder. 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 Brodiae and Actinococcus subcutaneus. With one plate. 1929	2.40
5. THOMSEN, OLUF og KETTEL, KARSTEN: Kvæntitative Undersøgelser over de menneskelige Isoagglutininer Anti-A og Anti-B. 1929	0.65
6. MADSEN, TH. et SCHMIDT, S.: Toxine et antitoxine diptériques. 1930	2.00
7. LUNDBLAD, O.: Die Hydracarinen 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

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab.

Biologiske Meddelelser. **IX**, 2.

THE SPECIES OF THE GENUS
LARIX AND THEIR GEOGRAPHICAL
DISTRIBUTION

BY

C. H. OSTENFELD AND C. SYRACH LARSEN

WITH 35 ILLUSTRATIONS AND 8 MAPS



KØBENHAVN

HOVEDKOMMISSIONÆR: ANDR. FRED. HØST & SØN, KGL. HOF-BOGHANDEL
BIANCO LUNOS BOGTRYKKERI A/S

1930

Pris: Kr. 5,00.

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskabs videnskabelige Meddelelser udkommer fra 1917 indtil videre i følgende Rækker:

Historisk-filologiske Meddelelser,
Filosofiske Meddelelser,
Mathematisk-fysiske Meddelelser,
Biologiske Meddelelser.

Hele Bind af disse Rækker sælges 25 pCt. billigere end Sammen af Bogladepriserne for de enkelte Hefter.

Selskabets Hovedkommissionær er *Andr. Fred. Høst & Søn*,
Kgl. Hof-Boghandel, København.

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab.

Biologiske Meddelelser. **IX**, 2.

THE SPECIES OF THE GENUS
LARIX AND THEIR GEOGRAPHICAL
DISTRIBUTION

BY

C. H. OSTENFELD AND C. SYRACH LARSEN

WITH 35 ILLUSTRATIONS AND 8 MAPS



KØBENHAVN

HOVEDKOMMISSIONÆR: ANDR. FRED. HØST & SØN, KGL. HOF-BOGHANDEL
BIANCO LUNOS BOGTRYKKERI A/S

1930



I. Introduction.

In the course of an excursion undertaken in 1922, the eldest among us saw some larch plantations in Roden Forest, in the south-east of the Danish island of Lolland; in most respects they resembled the Japanese Larch (*Larix Kaempferi*), but differed, nevertheless, from it in several respects, and therefore aroused my interest¹. This was the cause of my endeavouring to obtain information regarding, and material from, various larch plantations in this country, for the purpose of ascertaining which forms and species we had taken into culture during the course of the past decades. Arising out of these enquiries, my interest became extended to embrace the whole genus Larix, one result being the present treatise, which considers only the larch in the wild state, and its geographical distribution. It is founded upon a comprehensive study of material from various parts of the globe, as well as of the very copious literature extant upon the subject. Duties of many kinds make heavy demands upon my time, and I have taken as collaborator Mr. C. SYRACH LARSEN, Graduate of Forestry, to whose interest and industry I am indebted, that this paper could be presented in such detail.

We have received assistance from many different quarters; we have had material on loan from the Arnold Arboretum in Massachusetts, where the East-Asiatic species are very well represented. Moreover, the Larix material in the museums at Washington, New York, Ottawa, Kew and London, as well as that in the Gray Herbarium of Cambridge, Mass.,

¹ It is *L. Gmelini*, var. *olgensis*. See p. 55.

has been examined by OSTENFELD on the occasion of his visits to those cities; and the collection of the late Professor HENRY in Dublin has been studied by SYRACH LARSEN, as well as those at Kew and the British Museum. Material has further been placed at our disposal by the kindness of Professor SZAFER in Krakow, Professor B. FEDTSCHENKO and Professor SUKATSCHEW in Leningrad, and, finally, we have, of course, made use of the museum-collection at the Botanical Gardens here in Copenhagen. OSTENFELD has personally seen *L. laricina* and *L. Lyallii* on the spot in Canada, and *L. decidua* in the Alps, while SYRACH LARSEN has studied the various forms of larch cultivated in England from early times, as well as MAYR's cultures in Grafrath. We have been fortunate in having been able to make use of the original material of most of the species or varieties described in recent times, namely: *L. Mastersiana*, *L. sinensis* (=*L. Potanini*), *L. olgensis* (=*L. Gmelini* var. *olgensis*), *L. Griffithiana*, *L. occidentalis*, *L. Lyallii*, *L. coreensis* (=*L. Gmelini* var. *olgensis*), as well as *L. pendula* (=*L. decidua* × *laricina*), and specimens from the original localities of *L. Principis Rupprechtii* (=*L. Gmelini* var. *Principis Rupprechtii*), and *L. alaskensis* (*L. laricina*), so that we have been enabled to arrive at very fairly definite conclusions with regard to the conception of the species and their more important varieties.

In addition, we have received support from various quarters connected with forestry in this country, numerous owners of woods, and foresters having sent us material; similarly, the director of the Danish Experimental Forestry Service, Professor Dr. A. OPPERMANN, has kindly allowed us to make use of his valuable collection of larches in the Nursery Gardens at Egelund, and has, moreover, evinced warm interest in our work. We have also received

great assistance from the Scottish Department of Forestry, Mr. J. M. MURRAY having on several occasions sent us important material of the Larix species cultivated in Scotland. In this paper, however, as said above, we have restricted ourselves to laying particular stress upon the wild-growing larches, that is to say, the genus Larix as it occurs in nature, and have in most cases deferred the treatment of the cultivated forms.

We take this opportunity of expressing our gratitude to all those who, in one way or another, have assisted us in our labours.

Two maps and a very short summary of some of the results of the results of the present paper were published by us in "Die Pflanzenreale 2. Rh. Heft 7. 1930", as Karte 62—64.

II. *Larix*, Miller.

Larix, Miller, is a very well-defined genus. It differs from all the other genera of *Pinaceae* in being deciduous, and in the dwarf as well as the long shoots being provided with green leaves. Only its near relative, *Pseudolarix*, also has deciduous leaves, but the latter differs in possessing cones, which drop their scales at maturity.

The genus is only found in the northern hemisphere, in the southern part of which it only occurs spontaneously in mountainous regions, while towards the north, and particularly in the Arctic regions, it goes down to the lowlands, where it forms extensive forests.

The genus is divided into 10 species and three varieties, some of which are but little known even to-day.

They may be classified as follows: —

Key to the Species and Varieties of *Larix*.

I. Bracts longer than the cone-scales. Leaves slightly or strongly keeled on both sides; the upper-side may, in exceptional cases, be without keel.

A. Bracts reflexed.

a) Bracts much longer than the cone-scales.

The cone 5—11 cms. long..... 1. *L. Griffithiana*.

b) Bracts only slightly longer than the cone-scales. The cone 3—5 cms. long. 2. *L. Mastersiana*.

B. Bracts straight or slightly recurved.

a) The cone long and narrow; length to breadth 1,4—1,7; Bracts 0—2 mm. longer than the cone-scales. Leaves deeply keeled on the under-side; slightly less keeled on the upper-side, 1,5—3 cms. long..... 3. *L. Potanini*.

b) The cone short and broad. Length to breadth 1—1,5, leaves 2,5—4 cms.

1. The leaves are more strongly keeled on the upper- and under-sides than in the case of any other species. The young shoots are particularly densely pilose. The cone 3,5—5 cms. long. Bracts straight 4. *L. Lyallii*.

2. The leaves keeled on the under-side only. The young shoots at first somewhat pilose, finally smooth. The cone 2,5—3 cms. long. The bracts straight or slightly recurved..... 5. *L. occidentalis*.

II. Bracts shorter than the cone-scales. Leaves not keeled on the upper-side and frequently flat.

A. The cone-scales reflexed. The leaves broad, deeply keeled on the under-side. Both sides provided

- with stomata. The young shoots stout, and of reddish-brown colour..... 6. *L. Kaempferi*.
- B. The cone-scales straight or somewhat concave.
- The leaves flat, or slightly keeled on the under-side.
- a) The cone-scales distinctly concave.
1. Cones 1,5—2 cms. long. The cone-scales smooth, often shining..... 10. *L. laricina*.
 2. Cones narrow, 3—4 cms. long. The scales pilose, most frequently strongly so on the outer-side of the basal portion; dull.....
8. *L. sibirica*.
- b) The cone-scales straight.
1. Cones 2,5—4 cms. long, narrow. The scales dull, the free edges evenly rounded or slightly emarginate. The bracts are of the same light colour as the cone-scales, which are smooth or pilose on the outer side. The cone is compact. The scales open only slightly when ripe .. 9. *L. decidua*.
var. *polonica*. The cone is more frequently smaller, shorter, and thicker. The free edges of the cone-scales are more rounded, and often pilose on the outer-side.
 2. The cones up to 2 cms. long; broad. The free edges of the cone-scales are truncate or emarginate. The bracts are darker in colour than the light-coloured, shining, cone-scales. The cone-scales are most frequently smooth on the outer-side, but may be slightly pilose. The cones as a whole

are of an open, characteristically light construction. The cone-scales open widely when ripe 7. *L. Gmelini*.

var. *olgensis*. The cone longer and more cylindrical. The free edges of the cone-scales are rounded or truncate. The usually straight cone-scales may also be slightly concave or slightly recurved. The first year's shoots are more frequently pilose, very often extremely so.

var. *Principis Rupprechti*. The cone is still longer and more cylindrical than in the case of the former variety; length up to about 4 cms.

The areas of distribution for the various species differ very considerably in extent; the species with restricted areas of occurrence being indigenous towards the south, particularly in Asia, and appear at the same time to be the oldest forms. Some of the other species have very large areas of occurrence.

III. The Species of *Larix*.

1. ***L. Griffithiana*** (Lindl. & Gordon, 1850), CARRIÈRE:
Traït. Conif. 1855, p. 278. —

GORDON: Pin. 1858, p. 126. — WILLKOMM: Forstl. Fl. 1887, p. 157. — REHDER: Man. Trees and Shrubs, 1927, p. 51. —

Syn:

Abies Griffithiana, LINDLEY & GORDON, in Journ. Hort. Soc. V. 1850, p. 214. —

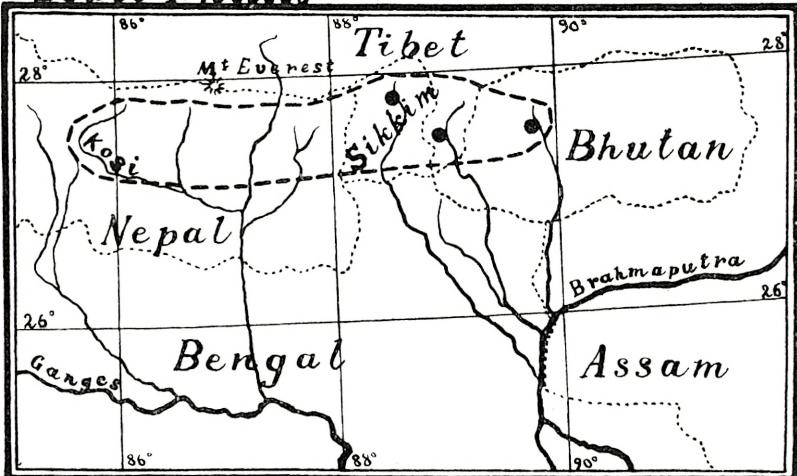
L. Griffithii, I. D. HOOKER & THOMSON in Cathcart, Ill. Himal. Pl. 1855, t. 21. — HENKEL & HOCHSTETTER: Syn. Nadelh. 1865,

p. 136. — REGEL, in Gartenfl. XX, 1871, p. 106. — Id. in Act. Hort. Petrop. I, 1871, p. 161. — K. KOCH: Dendrol. 1873, p. 264. — I. D. HOOKER: Fl. Brit. Ind. V, 1890, p. 655. — SARGENT: Silva N. Am. XII, 1898, p. 4, Note. — MASTERS, in Journ. Linn. Soc. XXVI, 1902 p. 558. — ELWES & HENRY: Trees. Gr. Brit. and Irel. II, 1907. p. 388. — Bot. Mag. 4th Ser. IV, 1908, t. 8181. — BEISSNER: Nadelholzk. 1909, p. 305. — PATSCHKE in Engl. Bot. Jahrb. XLVIII. 1913, p. 651 (p. p.). — REHDER & WILSON: 1914, in Sargent: Pl. Wilson. II. p. 20. — DALLIMORE & JACKSON: Handb. Conif. 1913, p. 286. — *Pinus Griffithii*, PARLATORE, in De Candolle: Prodr. XVI, 2', 1868, p. 411. —

The English physician and traveller, WILLIAM GRIFFITH, discovered this larch in 1838 in Bhutan, near the village of Woolakoo, a little S. W. of Punakha in the Himalayas; this has subsequently been shown to be one of the most easterly localities within the inconsiderable zone of distribution, which extends from this spot in a westerly direction, and is assumed to reach about as far as the source of the Kosi river. The whole extent of the area within the bounds of which it is known is hardly 500 km. at its greatest length (from east to west) and 100—150 km. broad from north to south, and the only specimens seen by us are derived from the easterly section, that is to say, from the most westerly portion of Bhutan, extending a short distance into Nepal, together with the interlying Sikkim, and the southern point of Tibet, which extends between Bhutan and Sikkim. More recent discoveries of this larch have been made in localities situated between the most westerly regions of Bhutan, where GRIFFITH found it, and the Nango Mountains, where it was found by I. D. HOOKER in 1848; the only foundation for the report that its zone of distribution extends to the source of the Kosi is the statements of the natives. The whole zone is situated within the Himalayas, where it was first found at a height of from 1800 m.

to 2900 m. above sea-level. Specimens were subsequently found in the Chumbi valley, in the extreme south of Tibet, at an altitude of 3000 m., and in Sikkim it is stated to grow at elevations ranging from 2400 to 3600 m. above sea-level. These facts show it to be indigenous to the

Scale 1:7500000



Map I.

Larix Griffithiana (L. & G.) Carr.

highest tree-clad regions of the eastern Himalayas in the neighbourhood of the forest line, and only in the heart of vallies leading from north and south to the mighty peaks, the final and only mantle of which is the eternal snow. HOOKER found it growing over ancient moraines at a height of 3600 m. above sea-level, where it attained its best development. He also found it upon grass-clad or thicket-strewn mountain slopes, but only where the soil was stony and the drainage good. It is thus shown to be a pronounced mountain tree, choosing the fresh, light soil for its abode. It represents the most southerly species of the genus, lat. 27° — 28° N. (Map. I.).

L. Griffithiana was discovered in 1838, but it was not described in detail until its re-discovery by HOOKER in 1848, who thereupon introduced it into England. HOOKER found it only as a small tree, 6—18 m. in height, in the west of Nepal, and it never becomes a tall tree, even although a rather greater height, 19,5 m., has subsequently been reported for specimens in Sikkim, and those found in the Chumbi valley, one of the most recently discovered localities, are possibly a trifle taller still. A tree cultivated at Coldrennick in Cornwall is quoted as being 23,5 m. high, and as such is taller than any noted in their natural haunts. (Gard. Chron. XLI. 1907, p. 130; DALLIMORE & JACKSON, 1923, p. 287).

According to I. D. HOOKER's drawing of a tree in its native habitat in Sikkim (Fig. 1), the crown is broader, the branches differently arranged, and the branchlets longer and more pendulous than in the case of *L. decidua*, and HOOKER also compares it with *L. decidua* var. *pendula* (Gard. Chron. XXV. 1886, p. 719). It differs from most of the other members of the genus Larix in possessing cones of great size, reported by HOOKER as being 5—7,5 cms. long (Fl. Brit. Ind. V. 1890, p. 655). REGEL (1871; fig. 2 in present paper; same fig. in BEISSNER, 1909) has an illustration of a cone nearly 9 cms. long, and three cones from the already-mentioned tree in Cornwall are between 10 and 11 cms. in length. It is probable that the cones from cultivated specimens have a tendency to become larger than they would be in nature, and when DALLIMORE & JACKSON (1923, p. 286) state the size as being 5—10 cms. long, these figures perhaps include specimens from both cultivated and wild individuals.

The bracts are longer than the cone-scales, the same being the case with *L. Mastersiana*, *L. Potanini*, *L. Lyallii*,

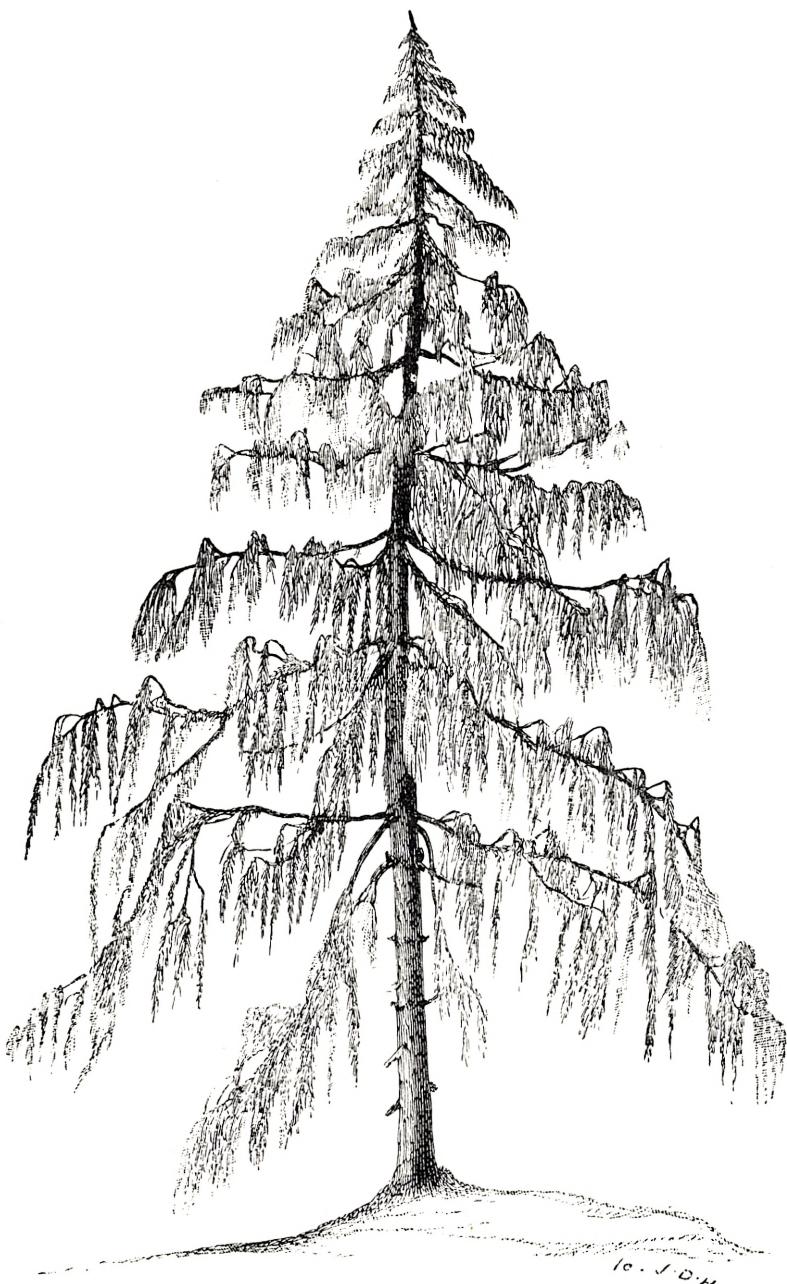


Fig. 1. *Larix Griffithiana* (Lindl. & Gord.) Carr. Habit of a tree, from a drawing by Sir Joseph Hooker (Gardener's Chronicle June 5, 1886).

and *L. occidentalis*, but the difference is greatest in the case of *L. Griffithiana*; similarly, the free tips of the bracts are reflexed in a manner peculiar to this species and to *L. Mastersiana* only, which latter, together with *L. Potanini*, may be said to resemble it most closely. The beautiful dark violet scales of the immature cone are also characteristic (Bot. Mag. t. 8181).

Material of *L. Griffithiana* collected by I. D. HOOKER in Sikkim at an altitude of 2700—3300 m. above sea-level is to be found in the »Herb. Ind. Or. Hook. fil. & Thomson«, which gives the following further characteristics. The leaves are placed in bundles containing up to 50, 1.5—3 cms. in length, the under-side being distinctly keeled between the rows of stomata. The first-year's shoots are very slightly pilose, of a shiny reddish-brown colour, with perhaps a slight, glaucous tinge. The material has been collected shortly after leafing, the leaves having attained their full length, but a few $\frac{3}{4}$ —1 cm. long [male flowers still being present. Pollination has taken place, the pollen-sacs being empty. A female inflorescence has also passed the flowering stage. It is $3\frac{1}{2}$ cms. long, and the bracts are so strongly recurved as entirely to cover the remaining portion of the young cone. It is strongly coloured, and was probably dark purple-red, when fresh.

Further original material, No. 4989 of »Herbarium of



Fig. 2. *L. Griffithiana* (Lindl. & Gord.) Carr. Cone. From E. Regel, in Gartenflora 1871.

the late East India Company« in »Herb. Bot. Haun«, is part of GRIFFITH's private collection. It has been collected at a rather earlier stage than the preceding, but the female inflorescence in this case also has probably passed the flowering stage, and its length of 2 cms. is almost certainly rather greater than that of the immature female flower. The colour appears to have been the same as that in HOOKER's material, and the specimens show the same long, strongly recurved bracts, which, presumably, are already found before the flowering stage has been reached. The one-year's shoots have the same colour and the same faint downy covering as in the case of the previously-mentioned specimens. There are only a few leaves attached, which resemble the preceding specimens; the main bulk of loose leaves does not belong to *L. Griffithiana* at all, but apparently to *Cedrus deodora*. The same is true in the case of some of the unattached female flowers. This confusion need not be attributed to GRIFFITH himself, but to subsequent mistreatment of his material (Vide Bot. Mag. 1908).

It is not known with any certainty, whether this species has been introduced into Denmark, as there are no existing specimens of cones from trees grown in this country under the name of *L. Griffithiana*.

Herb. Mat. examined:

E. HIMALAYA: Bootan, Herb. GRIFFITH No. 4989 (Type, Kew) (Hort. Bot. Haun.); Sikkim reg. temp. 8—12000 Feet, Herb. I. D. HOOKER (Kew; Hort. Bot. Haun); Sikkim, J. S. GAMBLE 1880 (Kew); Sikkim, SIPUKUNG, RILU & RHOMOO, 1911, (Kew); SMITH & CARE, Jeune Valley, No. 2771, Fl. of Sikkim 1909 (Brit. Mus.); SMITH & CARE, Laching, No. 2600, Fl. of Sikkim, 1909, (Brit. Mus.); LACHEN, (= Laching) Sikkim, 1885, J. D. HOOKER (Brit. Mus.); Fl. of Chumbi Phari, leg. DUNGBOO, 1879 (Brit. Mus.). Also seen in U. S. Nat. Mus. and in Arn. Arb. from the same localities.

2. *Larix Mastersiana*, REHDER & WILSON, 1914, in Sargent:
Pl. Wilson, II, p. 19. —

DALLIMORE & JACKSON: Handb. Conif. 1923, p. 292. — REHDER: Man. Trees and Shrubs, 1927, p. 51. —

In the west of China, two species of larch are to be found, *L. Potanini* and *L. Mastersiana*, of which the former is the commonest, the later having only a very limited area of distribution.

L. Mastersiana occurs only inside the zone of distribution of *L. Potanini*: all in all, it is only known from three localities, lying north and south in the mountains west of the Min river. In 1908—1910, when WILSON discovered it, it was quite common in this restricted area, and being greatly in demand on account of its valuable timber, has decreased rapidly, but the inaccessibility of its habitat prevents its extermination for the present.

It is a small tree, only some 10—20 m. in height. Its branches of the 2nd order are pendulous, although not so strongly as in the case of *L. Potanini* or *L. Griffithiana*, which generally resemble one another in this particular. The one-year's shoots are smooth, or very slightly pilose; the bark has a fresh, yellowish-brown colour. The leaves are placed in bundles of up to forty in number on the dwarf shoots, and are 1,2—3,5 cms. in length, light green in colour, with two light bands of stomata on the under-side. They present no appreciable difference from those of *L. Potanini*, being distinctly keeled on the under-side in similarity with the latter, the keel being less distinct on the upper-side, and only really apparent at the base. The 3—4 cms. long cone is brown, the bracts, which are longer than the cone-scales, are red and recurved. The length is described as being from 3—4 cms., but a cone from an original specimen lying before us (WILSON No. 906) has nevertheless attained a length of 4,5 cms.

L. Mastersiana is the link between *L. Griffithiana* and *L. Potanini*. It differs from the former in the size of the cones, which in the case of *L. Mastersiana* are not more than about half as



Fig. 3. *L. Mastersiana* Rehd. & Wils. Cones from China Western Szechuan. (leg. E. H. Wilson 1908) (Nat. size, upper row dry, lower row wet, the same two cones).

L. Mastersiana, are very distinctive.

Following upon his discovery of *L. Mastersiana* in 1908, WILSON sent seeds to the ARNOLD Arboretum, but the tree is not yet in culture in Denmark.

Herb. Mat. examined:

W. SZECHUAN No. 906, E. H. WILSON 1908, Type, in Arn. Arb.; also in U. S. Nat. Herb.; Brit. Mus.; Kew Herb.; Hort. Bot. Haun. —

long as those of the Himalayan larch. The difference in length between the bracts and the cone-scales is also much more marked in the case of *L. Griffithiana* than of *L. Mastersiana*. The two species differ in point of habitus, the branches of the second order of *L. Griffithiana* being considerably more pendulous than is the case with *L. Mastersiana*.

Compared with *L. Potanini*, the difference is most pronounced with regard to the orange or reddish-brown bark on the one-year's shoots of the latter, together with the comparatively short, straight, bracts, and the purple-red colour of the cones; in comparison, the bright, yellowish-brown shoots, and the longer, strongly recurved bracts, and the red and brown cones of

**3. *Larix Potanini*, A. BATALIN, in Act. hort. Petrop. XIII,
1894, p. 385. —**

MASTERS, in Journ. Linn. Soc. Bot. XXVI, 1902, p. 558. — Gard. Chron. 3. Ser. XXXIX, 1906, p. 178 (cum icon.). — ELWES & HENRY: Trees. Gr. Brit. and Irel. II, 1907, p. 391. — BEISSNER: Nadelholzk. 1909, p. 307, (cum icon.). — PATSCHKE, in Engl. Bot. Jahrb. XLVIII, 1913, p. 651. — REHDER & WILSON, 1914, in Sargent: Pl. Wilson, II, p. 18. — REHDER, in Journ. Arnold Arb. IV, 1923, p. 121. — DALLIMORE & JACKSON: Handb. Conif. 1923, p. 297. — WILSON in Journ. Arn. Arb. VII, 1926, p. 46, — HSEN-HSU-HU & WOON-YOUNG-CHUN: Icon. Plant. Sinicarum, 1927, Pl. 2 — REHDER: Man. Trees and Shrubs, 1927, p. 50. —

Syn:

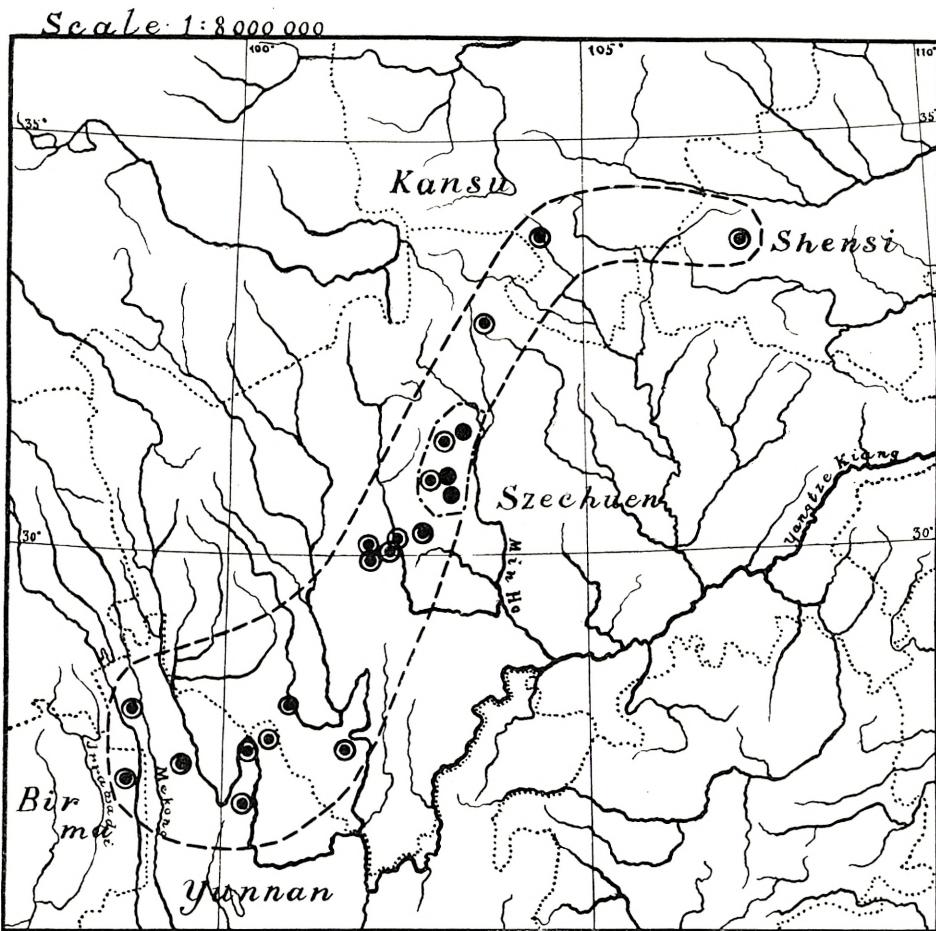
L. chinensis BEISSNER in Mittl. d. dendr. Gesellsch. 1896, p. 68. — DIELS, in Engl. Botan. Jahrb. XXIX, 1901, p. 216. — MASTERS, in Journ. Linn. Soc. Bot. XXVI, 1902, p. 558. — ELWES & HENRY: Trees. Gr. Brit. and Irel. II, 1907, p. 346. — BEISSNER: Nadelholzk. 1909, p. 303, (cum icon.). — PATSCHKE, in Engl. Bot. Jahrb. XLVIII, 1913, p. 651. —

L. tibetica, FRANCHET, in Journ. de Bot. XIII, 1899, p. 262. — DIELS, in Engl. Bot. Jahrb. XXIX, 1901, p. 216. — MASTERS, in Journ. Linn. Soc. Bot. XXVI, 1902, p. 559. —

L. Griffithii, MASTERS, in Journ. Linn. Soc. Bot. XXVI, 1902, p. 558. — PATSCHKE, in Engl. Bot. Jahrb. XLVIII, 1913, p. 746. — Non: HOOK. f. & THOMSON. —

L. Potanini occurs in a belt extending from the north-west of Yunnan, where it is broadest, northwards through Szechuan to a short distance into the interior of Kansu. Thence it follows the great mountain chain of Tsinling-shan eastwards to the extreme south-west corner of Shensi. The majority of finds has been made in Szechuan and in the north-west of Yunnan, where, generally speaking, it is common, and is a valuable forest tree. It is to be found there from an altitude of 2500 m. above sea-level and higher, until it finally disappears at the forest-line. WILSON

(No. 903) found it in 1908 north-east of Ta-tsien-lu at an altitude of 3300—4800 m. above sea-level, and no higher-lying locality has as yet been reported.



Map. II.

● ----- *Larix Potanini*, Batalin

● ----- " *Mastersiana*, Rehd. & Wils.

The first material was discovered by ARMAND DAVID at Shensi, and was described by FRANCHET in 1884 as

Larix spec. POTANIN found the material for BATALIN's type in the neighbourhood of Ta-tsien-lu in 1893, and the majority of the subsequent finds originate from this locality. Specimens were found by PURDOM in 1910—1911 in Kansu and Shensi, and by Rock in 1922 and 1924 as far south as the mountains around Yangtsze in the north-west of Yunnan (Journ. Arnold Arb. VII. 1926, p. 46). Several other finds had already been made in the north-west of Yunnan by HANDEL-MAZZETTI in 1914—18, but they were first reported in 1929 (HANDEL-MAZZETTI; Symbolae Sinicae, VII, 1, 1929). HANDEL-MAZZETTI also reports its occurrence from the south of Szechuan, and as far west as the mountains between Salween and the Irrawaddy in the extreme north-east of Burma. It is found in the greatest abundance, forming forests, at an altitude of about 3000 and 3400 m. above sea-level, and in scattered groups down to 2700 m. above sea-level.

The material for BEISSNER's *L. chinensis* was found in 1893—94 by Father GIUSEPPE GIRALDI at Tai-pei-shan in Shensi, and PURDOM's discovery originates from the same locality. This, together with the fact that the original material of *L. Potanini* agrees with BEISSNER's illustration (Fig. 70 in Nadelholzk. 1909), proves that the two species are identical. FRANCHET's *L. tibetica*, which was found by Prince Henry d'Orleans near Ta-tsien-lu, where so many finds of *L. Potanini* have subsequently been made, also coincides in every respect with the latter.

The length of the cone varies from 2,5—7,5 cms. Two cones from the already-mentioned highest known locality, north-east of Ta-tsien-lu, 3300 to 4800 m. above sea-level (WILSON No. 903) measure 2,5—3 cms. Two other cones from WILSON's material collected from about the same district,

west and south-west of Ta-tsien-lu, from 3300—4000 m. above sea-level, are 3,5—3,7 cms. long. WILLIAM PURDOM's No. 760 from the south of Kansu, 3000—3300 m. above

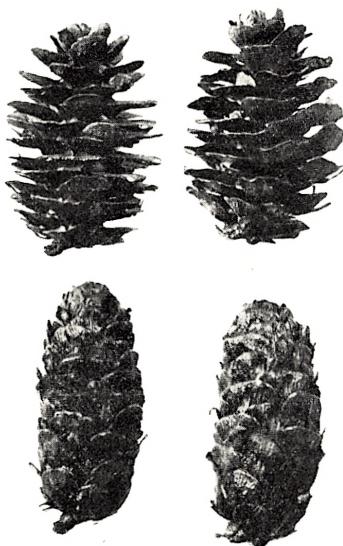


Fig. 4. *L. Potanini* Batal. Cones from China, Northern part. (W. Purdom No. 760). (Nat. size, upper row dry, lower row wet, the same two cones).

sea-level, should be mentioned as representing material from a northern locality; six cones from this collection vary from 3 to 3,5 cms. in length. REHDER & WILSON estimate the average length of the cones taken from the intermediate and most northern localities to be 3—4,5 cms. (Pl. Wils. 1916, p. 19), but specimens from more southerly regions show that it can be considerably greater. Among GEORGE FORREST's material from the Likiang Range in the extreme north of Yunnan (GEORGE FORREST: No. 6745, 1910, lat. 27° 35' N.), there are cones up to

5 cms. in length (Kew Herb.), and ROCK's specimens from the same neighbourhood (1922—24) are, according to REHDER, 6—7 cms. long (Journ. Arnold Arb. VII, 1926, p. 46. See also f. *australis* HENRY apud Handel-Mazzetti, 1929, l. c.). In this connection it should be stated, that FRANCHET had already described this species from Yunnan, and this accounts for his quoting a length as great as 5 cms. for ordinary cones (R. P. DELAWAY). The large cones, which demonstrably exist, give it a point of similarity with *L. Griffithiana*, and explain the reason for MASTERS and PATSCHKE attributing this species to Szechuan on the

basis of PRATT's discovery (Journ. Linn. Soc. Bot. XXVI. 1902, p. 558; Engl. Bot. Jahrb. XLVIII, 1913 p. 746). FRANCHET, however (Journ. de Bot. XIII, 1899, p. 262), correctly identified PRATT's discovery with *L. tibetica* (= *L. Potanini* Bat.).

The distinguishing characteristics of *L. Potanini* from *L. Griffithiana* and *L. Mastersiana* are best demonstrated by an examination of the cones. In the case of the former, the bracts of the mature cone are not more than 2 mms. longer than the cone-scales, and are straight, while, in the case of the other two latter species, they are relatively longer, and strongly reflexed. The cone is violet with red bracts, that of *L. Mastersiana* being brown with red bracts.

The first-year's shoots are of a deep reddish-brown colour (WILSON, No. 903), or orange-brown (WILSON, No. 910), with prominent, lighter-coloured stigmata. The leaves are placed in bundles of up to fifty on the dwarf branchlets, 1.5—3 cms. in length, and are similar to *L. Mastersiana* in being distinctly keeled on the under-side, the keel on the upper-side being only noticeable at the base.

All three south-asiatic larches (*L. Griffithiana*, *L. Mastersiana* and *L. Potanini*) have a prominent keel on the under-side of the leaf, and are also partly keeled on the upper-side; but none of them can be compared to *L. Lyallii*, the leaves of which are prominently keeled on both sides.

The leaves of *L. Potanini* have been described as four-sided when seen in tranverse section, being keeled on the upper as well as the under-side (DALLIMORE & JACKSON: Handb. Conif. 1923, p. 297); but we have been unable to observe this dissimilarity from *L. Mastersiana* and *L. Griffithiana* in the specimens we have examined.

In the localities where the tree attains its best growth,

it reaches a height of 25—30 m., according to REHDER & WILSON, but A. E. PRATT observed specimens west of Tatsien-lu as high as 40 m. (Engl. Bot. Jahrb. XLVIII, 1913, p. 746). The crown is more slender in shape than that of *L. Griffithiana*, the branches of the first order being described as rather short. Branches of the second order are, on the contrary, pendulous in both species.

Single individuals of the species attain their best growth in the fertile, lower-lying, forest districts, but it only occurs scattered among other conifers and deciduous-leaved trees, and is more specially found along the sides of water-courses. It becomes more and more common as the ground rises, and in the highest-lying districts whole forests are composed of it.

It was introduced into Germany in 1899 under the name of *L. chinensis*. Seeds of it were sent to BEISSNER, and plants were successfully raised (BEISSNER: Nadelholzk. 1909, p. 305; vide ELWES & HENRY: Trees Gr. Brit. and Irel. II, 1907, pp. 346—347). It was subsequently introduced into England, when WILSON in 1904 sent seeds from Szechuan to Veitch's Nursery Gardens. It is not found under cultivation in Denmark.

Herb. Mat. examined:

W. SZECHUAN, No. 910, E. H. WILSON 1908 (Arn. Arb.; U. S. Nat. Mus.; Kew.; Brit. Mus.; Hort. Bot. Haun.). — Lichiang Range lat. $27^{\circ} 35'$, 1910, FORREST No. 6745 (Brit. Mus.; Kew). — W. China, Hung-Sha, No. 3009, E. H. WILSON, 1904 (Brit. Mus.; Kew). — N. China, No. 760, Arn. Arb. Exp. Wm. PURDOM (Kew; Brit. Mus.; U. S. Nat. Mus.; Arn. Arb.; Hort. Bot. Haun.). — Cam. SCHNEIDER, Iter chinense 1914, SZECHUAN austr., Kapala-Linku, 3800—4000 m. (Kew). — Kansu, Tao River basin, 10—11000 ft. I. F. ROCK, 1925, No. 12803. — SHENSI sept., monte Kuon-tan-san 1894, ded. BEISSNER (Part of Type collection of *L. chinensis*; Kew). —

4. *L. occidentalis*, NUTTALL: North Am. Silv. III, 1849, p. 143, t. 120. —

SARGENT: Silv. N. Am. XII, 1898, . 11, t. DXCIV. — REHDER: Man. Trees and Shrubs, 1927, p. 51. —

Syn:

Pinus Nuttallii, PARLATORE in De Candolle, Prodr. XVI, 2. part, 1868, p. 412.

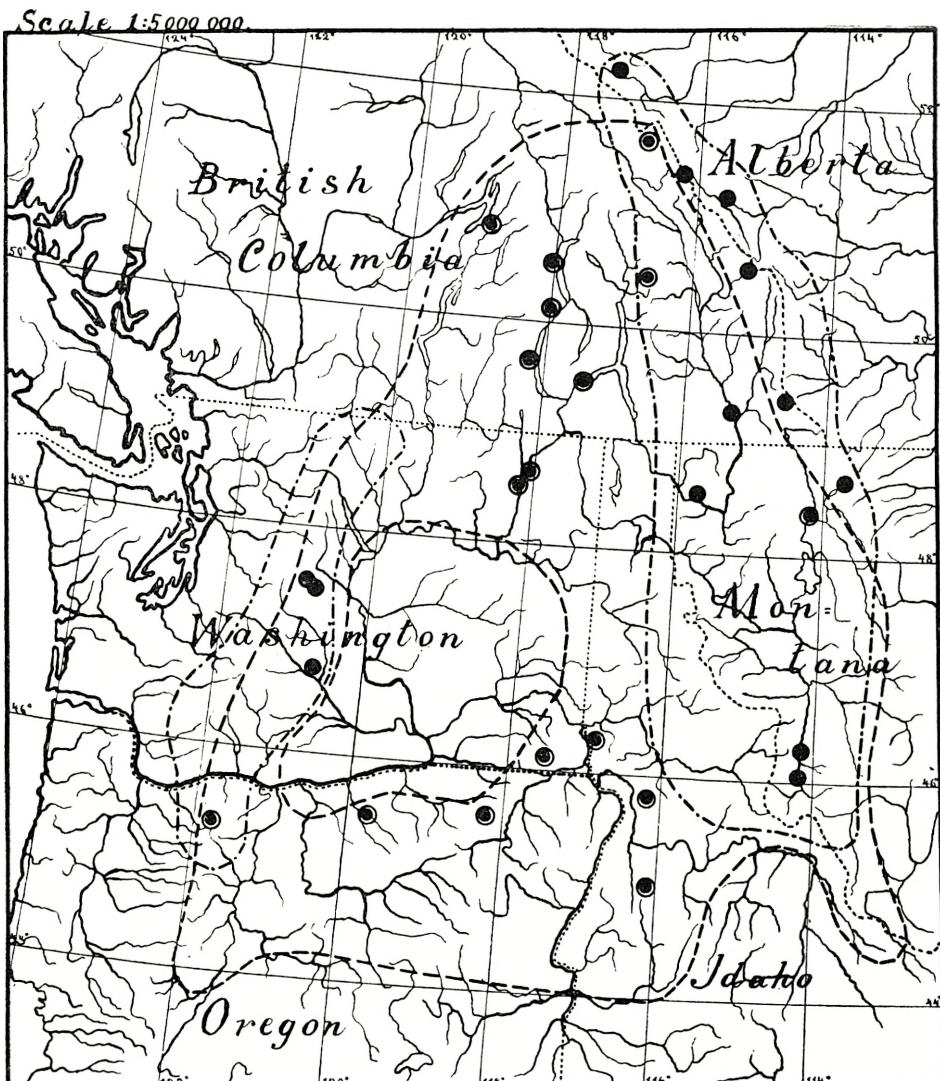
L. occidentalis together with *L. Lyallii* are representatives in North America of the type of larch characterised by possessing cones, the bracts of which are longer than the cone-scales, even when the cones attain maturity. Both species are indigenous to the most westerly parts of North America, where they are vicarious, *L. occidentalis* being a native of the mountains at an altitude of between 600 and 2100 meters, while *L. Lyallii* is an alpine tree, holding itself to the neighbourhood of the forest line between 1200 and 2400 m. above sea-level.

L. occidentalis is a valuable tree, which can attain very considerable dimensions under suitable conditions, namely, on fertile, deep soil in vallies. It occurs in Western Canada (British Columbia), and reaches its highest pitch of development in a section of the most north-easterly part of the State of Washington, the extreme west of Montana, and the northern parts of Idaho, where whole forests of it are often to be met with; while it is often found growing among *Thuja plicata*, *Pseudotsuga mucronata*, *Tsuga Alber-tiana*, *Picea Engelmannii*, and *Abies grandis*. In the most suitable localities, it can attain a height of 50—80 m. (SARGENT: Silv. N. Am. XII, 1898, p. 11; REHDER, 1927, p. 51), but as a rule it is less than 50 m. high. The girth may also be considerable, and trunks are mentioned having a diameter of up to 2 m. (HENRY & ELWES: 1907, p. 394), and about 2,5 m. (SARGENT: 1898, p. 11). Such girths are, of course, considerable, but not so enormous in relation

to the great height, and *L. occidentalis* in its habitat also grows slender, regular trunks with short lateral branches, and slender, pyramid-shaped crowns.

In April 1826, DAVID DOUGLAS made a journey up the Columbia River, and in the district lying in the fork made by the junction of the River Spokon and the Columbia, on his way to Fort Colville, he entered the great, fertile pine-forests, where *L. occidentalis* attains its greatest development. He did not differentiate it from *L. decidua*, which is later described, but he admired its imposing dimensions and the excellence of its timber, writing in his journal: »I measured some thirty feet in circumference; and several which had been levelled to the ground by the late storms, were one hundred and forty-five feet long, with wood perfectly clean and strong«, and he also states that they were the commonest conifers met with in the district (Companion to the Bot. Mag. II, 1836, p. 109). The tree is a splendid one, surpassing all the other species of larch in height and girth where it attains its best development, and possesses a shape and timber as valuable as the best of the other species.

Its area of distribution lies like a ring around the lowland, formed by the central part of Washington and the northern of the Oregon up to the northern side of the Blue Mountains. This is the Great Plain of the Columbia River. It is most extensively distributed towards the north-east in the Rocky Mountains; the line then takes a north-westerly direction towards the Cascade Mountains, which it follows southwards until a little south of the Columbia River, where it bends eastwards and continues — in somewhat straggling groups, it must be confessed — until it again reaches the Rockies.



Map. III.

- ----- *Larix occidentalis*, Nutt.
- ----- *Larix lyallii*, Parl.

Its cone is 2,5—3,5 cms. in length, and the open form with the long, visible bracts, which are straight or only slightly recurved, make it easily recognisable. The scales



Fig. 5. *L. occidentalis* Nutt. Branch and cone from Montana, Glacier National Park, Lake Mac Donald, ca. 1000 m (leg. I. G. Jack, Sept. 1921). (Nat. size, left wet, right dry, the same branch).

are thin, and their free tips are straight, or slightly recurved. The basal portion of the outer side is finely pilose. The female inflorescence are deep red with green mid-rib and muero (U. S. Nat. Herb.), and the male flowers are rather long. The young shoots are brown and pilose, becoming smooth at a later period, the leaves 2,5—4,5 cms. long; they are green, and not blueish-green. Vigorous

shoots of young trees are provided with particularly long leaves, giving them the characteristic appearance, which by itself alone renders them distinguishable from the other



Fig. 6. *L. occidentalis* Nutt. Cones from cultivated trees. Botanical Gardens, Copenhagen 1928. (Nat. size, upper row dry, lower row wet, the same two cones).

cultivated species. It was introduced into Europe (Kew) in 1881, and thrives well under cultivation in Great Britain, developing the same fine form of growth as when found in its native surroundings, but is attacked by *Dasytescyptha Willkommii*, with which it has also been badly beset in Denmark (Hæsede Nursery at Gissel Feld, Dr. BØRGESEN's garden in Hellebæk, the Nurseries of the Danish Experi-

mental Forestry Service at Egelund; vide A. OPPERMANN: Cultivation of the Larch in Denmark in Det forstlige Forsøgsvæsen i Danmark, VII, p. 276). In forests and gardens its occurrence is as yet rare.

Herb. Mat. examined:

Brit. Columbia.: Deer Park, Lower Arrow Lake, 1890, MACOUN (Gray Herb.). — Upper Arrow Lakes, 1889, DAWSON (Ottawa Herb.). — Between Lower and Upper Arrow Lakes, 1890, MACOUN (Ottawa Herb.) — Sicamous, 1889, MACOUN (Ottawa Herb.). — Colombia Slope, 1834, Herb. Nuttall, Type collection (Brit. Mus.). — Columbia River from lat. 48° — 49° N., several specimens, Dr. LYALL, 1860 (Kew; Gray Herb.), — Columbia River 1890, JOHN MACOUN, (Brit. Mus.). — Selkirk Flora, 1905. CHAS H. SHAW, a) Wood W. of Nelson, b) Hills near Howser Lake (Brit. Mus.; U. S. Nat. Herb.; Gray Herb.). — Washington: Blue Mts. Columbia Co. 1897 (Gray Herb.). — Swank River, 750—1800 m., SHARPLES, 1913, (Gray Herb.). — Near Kettle Falls and in the Rocky Mountains, 1826, DAVID DOUGLAS (Kew). — Cascade Mts., T. S. BRANDEGEE, 1882, Ex Herb. Univ. Calif. (Hort. Bot. Haun.). — Suksdorf, Fl. of Washington, Mt. Paddo, ADAMS 1883 (Brit. Mus.; Gray Herb.). — Oregon: Union, Col. CASICK 1882 (Kew). — Petty's Canon, 1880, S. WATSON (Gray Herb.). — Big Fork, 1908, J. CLEMENTS (Gray Herb.). — Clear water (Gray Herb.). — Near Mt. Hood, WALPOLE, 1898 (U. S. Nat. Herb.). — Montana: Columbia Falls, 1893, WILLIAMS (U. S. Nat. Herb.). — Lower valley of Clarks Fork, 650 m. J. B. LEIBERG, 1895 (Gray Herb.; U. S. Nat. Herb.). — Fl. of Idaho, Craig Mts. near Lake Waka, 1892 (Brit. Mus.; Gray Herb.). — Fl. of Idaho, Payette Lake, 1899. Marcus Gray Jones (Brit. Mus.). —

5. *L. Lyallii*, Parlatore, in Enum. Sem. Hort. Reg. Mus. Flor. 1863.

Journ. Bot. I, 1863, B. 35, and, in Gard. Chron. 1863, p. 916. — SARGENT: Silv. N. Am. XII, p. 15, t. DXCV. — REHDER: Man. Trees and Shrubs, 1927, p. 51.

Syn:

Pinus Lyallii, PARLATORE in De Candolle Prodr. XVI. 2. 1868, p. 412.

L. Lyallii, has for its area of distribution two regions divided from one another, one towards the east in the Rockies, and one to the west in the Cascade Mountains.

Within both areas, it goes southwards to about lat. 45° N., that is to say, as regards the western area, a trifle south of the Columbia River, and north again to about the



Fig. 7. Group of *L. lyallii*, forming forest line above Lake Louise, Alberta, Canada. Ca. 2000 m. (Aug. 1924. C. H. Ostf. phot.).

boundary line between Washington and British Columbia; in the eastern area, it follows the boundary between British Columbia and Alberta northwards to the neighbourhood of Mount Hooker. On the west, it runs a little nearer to the coast than, and on the north-east, a little beyond the

limits of, *L. occidentalis*. This area of distribution corresponds with the more alpine character of *L. Lyallii*, which is therefore found at higher altitudes than the latter on the great mountain chains bounding their mutual domains. (See Maps III & VIII).

L. Lyallii, in contrast to *L. occidentalis*, is of very small importance as a forest tree. Under favourable conditions, it succeeds in reaching a height of 20—25 m., but is frequently lower. It grows but slowly in the harsh climate of the upper forest-line, where it has its home; BRANDEGEE counted as many as 562 annual rings in a trunk about 50 cms. in diameter.

From the taxonomic point of view, *L. Lyallii* and *L. occidentalis* resemble one another closely, and it is also probable that their characteristics can vary to such an extent, that they overlap. Even so, they are, nevertheless, so dissimilar, that they must be regarded as two different species.

The cone is larger than that of *L. occidentalis* (3,5—5 cms. in length), but has the same open form, and the long, visible bracts which characterise the latter. The scales are more pilose, and become a little more recurved at maturity. The cone at the flowering-stage has dark red, rarely green, scales, while the bracts are of more pronounced red shade. The long mucro of the bract is also deep red, in contrast with *L. occidentalis* (U. S. Nat. Mus.). The male flower is long, the young shoots are strongly pilose, the hairs light brown; the leaves are 2,5—4 cms. in length, and blueish-green; the transverse section shows them to be rhomboid, and considerably thicker than those of *L. occidentalis*. The leaves, which may be as long as those of *L. occidentalis*, are more quadrangular than those of any other species, which fact, together with the densely pilose young shoots,

makes *L. Lyallii* easily recognisable, even without the cones. The wings of the seeds are stated to be of a faint red colour in contradistinction to those of *L. occidentalis*,



Fig. 8. *L. Lyallii* Parl. One year's shoot showing dense pilosity. Montana, Glacier National Park, Piegan Purs, 2100 m. No. 2204 (leg. J. G. Jack, Sept. 1921).



Fig. 9. *L. Lyallii* Parl. Cone from British Columbia, Tecamores (leg. John Macoun, July 1889). (Nat. size, upper dry, lower wet)

where they are brown; but the material of *L. Lyallii* from Glacier National Park (2100 m. above sea-level) in Montana, and from Tecamores in British Columbia, presents this difference to a slight degree only, and it can, no doubt, be entirely absent.

In recent times (1893 and later), trials have been made

in England with the cultivation of *L. Lyallii*, but it thrives very poorly; the attempts have only resulted in raising a few isolated specimens, which, however, only grew for a short time. In Denmark no attempts at cultivation have been made.

Herb. Mat. examined:

Alberta: Silver City 1885, JOHN MACOUN (Brit. Mus.). — Near Banff, W. C. CALLA, 1899 (Kew). — Selkirk Mt. 1904, Summit of Burgess Trail, H. PETERSEN (Brit. Mus.; Gray Herb.). — Lake Louise, 1905, EDITH M. FARR (Brit. Mus.; Gray Herb.). — Above Lake Louise, 1924, C. H. OSTENFELD (Hort. Bot. Haun.). — Lake Agnes & Mt. Piron, FRANCES C. PRINCES 1900 (Gray Herb.). — Lake Agnes, 6800 ft., C. S. SARGENT, 1897 (Gray Herb.; U. S. Nat. Herb.). — Near Lake Agnes, 7400 ft., MACOUN, 1904 (Ottawa Herb.). — Pipestone Valley S. of Summit, Headwaters of the Saskatchewan and Athabasca River, STEWART & BROWN, 1908 (Gray Herb.). — Sheep Mt., MACOUN, 1895 (Ottawa Herb.). — Brit. Columbia, Tecamores, JOHN MACOUN, 1889, Ex. Herb. Geol. & Nat. Hist. Surv. Canada (Hort. Bot. Haun.). — Kicking Horse Lake, JOHN MACOUN, 1890 (Brit. Mus.). — Kootanie Pass., DAWSON AUG. 1881, and MACOUN 1890 (Ottawa Herb.). Kootanie Valley, DAWSON July (Gray Herb.). — Kanashir Summit, R. M., 7000 ft. DAWSON, July, 1884 (Ottawa Herb.). — Washington: Cascade Mt. to Fort Colville, Dr. LYALL, 1860 Type collection (Kew, also in Gray Herb.). — Fort Colville to Rocky Mountains, Galton Range, Dr. LYALL 1861, (Kew). — Near Mt. Stewart, T. S. BRANDEGEE, 1883, Ex. Herb. Univ. Calif.; (Hort. Bot. Haun.; Kew; Brit. Mus.; Gray Herb.), — Yokima Region, 6200 ft. 1883. — Forest Reserve, 5700—5800 ft., 1897. Mt. Stuart, 1898; Wanalschee Mt. 1901 (U. S. Nat. Herb.). — Fl. of Montana, MARCUS E. JONES: a) Hamilton, Bitter Root Valley 1905 (U. S. Nat. Herb.); b) Darby 1909 (Brit. Mus.). — Glacier Nat. Park, 2100 m., Arn. Arb. Journey to Montana, No. 2204 (Hort. Bot. Haun.). — Horse Pass, Montana, 200 m. (U. S. Nat. Herb.). —

6. *Larix Kaempferi*, (LAMBERT, 1824), SARGENT: Silv. N. Am. XII, 1898, p. 2. Note.

WILSON: Conif. and Tax. Jap. 1916, p. 30. — REHDER: Man. Trees and Shrubs, 1927, p. 51. —

Syn:

Larix conifera nucleis pyramidatis, foliis deciduis, Engelbertus, Kaempferus: Amoenitarum exoticarum, 1712, p. 883. —

Pinus Larix, CAROLUS PETRUS THUNBERG: Flora Japonica, 1784, p. 275. — Non L. 1753. —

Pinus Kaempferi, LAMBERT: Genus Pinus, II, 1824, p. V. —

Abies leptolepis, SIEBOLD & ZUCCARINI: Fl. Jap. II, 1842, p. 12, t. 105. —

Larix japonica, CARRIÈRE: Traît. Conif. 1855, p. 272. — Non MURRAY, 1863. —

L. leptolepis, GORDON: Pinetum, 1858, p. 128. — MURRAY: Pines and Firs, Jap. 1863, p. 89. — BEISSNER: Nadelholzk, 1909, p. 307. — O. G. PETERSEN: Forstb. 1920, p. 247. — A. OPPERMANN, in Det forstl. Forsøgsv. i Danmark, VII, 1923, p. 266. — DALLIMORE & JACKSON: Handb. Conif. 1923, p. 288. —

The Japanese Larch is only found in the wild state in the interior of Hondo at about the same latitude as Tokio, while it is cultivated in the north and south, and also upon the large islands of Hokkaido, Schikoku, and Kiuschii. Its area of distribution runs roughly east and west across Hondo from the province of Kaga in the west, through Shinano to the district around Nikko in the province of Shimotsuke, where it reaches its most easterly and most northerly point of occurrence. The area forms a belt 80—100 km. wide, and 250—300 km. long (see Map V). It is common within these limits, and grows at an altitude of between 500 and 2300 m. above sea-level, keeping to the volcanic soil. On Fuji-Yama it occurs right up to an altitude of 2900 m., but, at the extreme limit, only as a stunted bush hardly 1 m. high (MURRAY: 1863, p. 97). I. G. VEITCH was the first to draw attention to this form, which MURRAY in 1863 described as a separate species, *L. japonica* (non Carrière). After its subsequent introduction to the Arnold Arboretum in 1892, it has been demonstrated that it does not retain its dwarf growth, and does not deviate from the species in any important characteristic.

WILSON has given a detailed description of its occurrence

upon the basis of his own observations (WILSON: 1916, pp. 30—31), and he states that it has a tendency to form pure growths of considerable extent, otherwise occurring only in company with other conifers such as *Pinus densiflora*, *Abies homolepis*, *A. Veitchii*, *Picea jezoensis*, *Tsuga diversifolia*, and deciduous foliage trees, such as oak, birch, hornbeam and beech. SIRASAWA, however, states that it most frequently occurs in mixed forests (SIRASAWA: 1910, p. 307). As a rule, it attains a height of 25—26 m. with a girth of 2—3 m.; but it can, under exceptional circumstances, reach 33 m. with a girth of 4 m. In speaking of its occurrence upon Fuji-Yama, WILSON remarks, that *Pinus pumila* as a rule is not found here, and consequently the light-loving *L. Kaempferi* is allowed to dominate in these greater altitudes, where otherwise *Pinus pumila* is the only ruling tree or shrub.

The recurved cone-scales, which are generally very distinctive, make *L. Kaempferi* an easily recognisable larch. It varies in size, and large cones are common in cultivated specimens. MAYR, who may be supposed to have been intimately acquainted with the species in its native country, states that the cones only attain a length of 1,5—3 cms. in their natural habitat, becoming as long as 3,5 cms. under cultivation (MAYR: 1890, p. 65). He mentions the illustrations in SIEBOLD & ZUCCHARINI: Fl. Jap. II, 1842 (Plate 105), which reproduce two cones 3,5 cms. in length, as an example of a cultivated specimen with large cones. Under culture in Denmark, this tree has produced cones as long as 4 cms. (Strødam near Hillerød, and Tinning Forest near Frijsenborg).

The female cone in the flowering stage is violet; the bracts have a green mid-rib; the species seems to vary

very little. Pale flowers are not mentioned, and flowers only a trifle lighter in shade are found in cultivated spec-

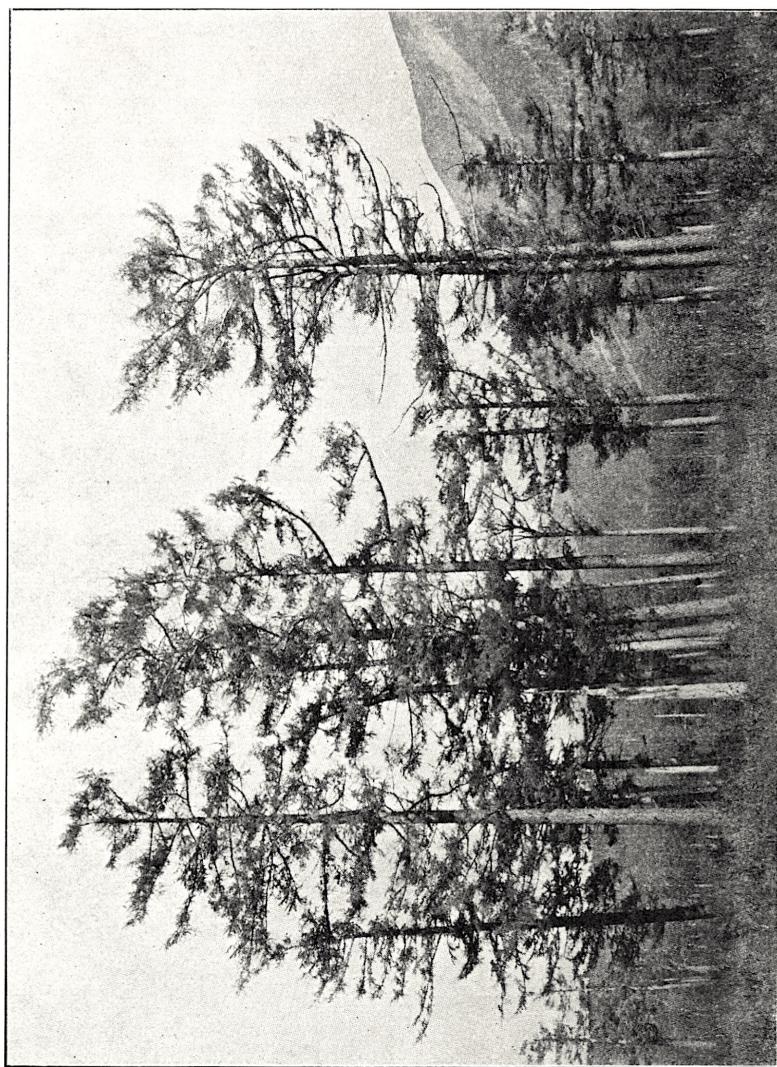


Fig. 10. *Larix Kaempferi* (Lamb.) Sargent. (From E. H. Wilson, Conifers and Taxads of Japan, 1916).

imens (Egelund Nurseries under the Danish Experimental Forestry Service). The first-year's shoots are stout, yellow

to reddish-brown, most frequently a fresh chestnut-brown, and may be smooth or pilose. The leaves are 3—3,5 cms. long, blueish green in colour, with stomata on both sides, and have a prominent keel on the under-side.

WILSON describes the crown as narrow and somewhat pyramidal, the branches numerous, thin, and short. Usually



Fig. 11. *L. Kaempferi* (Lamb.) Sarg. Cones from cultivated trees. Denmark, the Garden of Forest Botany, Charlottenlund, 1922 ($\frac{3}{4}$ nat. size, upper row dry, lower row wet).

they project horizontally from the trunk, but are sometimes bent upwards or downwards; this description is confirmed by an illustration of a group of older trees (WILSON: 1916, Plate XV). (Fig 10). Under culture in Europe, *L. Kaempferi* seems to have a tendency towards developing a broader crown with stouter, longer branches, than those of *L. decidua*, but as there are at present only young trees up to 60 years of age in culture, there is some hope that, as time goes on, they will adopt a — from the forestry point of view — more satisfactory form, and one more in keeping

with WILSON's description of them from their home. Although the Japanese Larch was mentioned by KAEMPFER already in 1712, it was first described by LAMBERT in 1824, and first introduced into Europe in 1861, when JOHN GOULD VEITCH sent seeds to the Nursery Gardens near London. It came to Denmark in 1889 (The Garden of Forest Botany at Charlottenlund), and is now, thanks to its vigorous early growth, and stout, picturesque appearance, a tree in common use in forests and gardens.

Herb. Mat. examined:

Yokohama, 1862, MAXIMOWICZ (Brit. Mus.). — Chinsenji, Nikko, BINET, 1877 (Brit. Mus.). — Nippon, Jizogatake 1903, FAURIE, No. 5344 (Brit. Mus.). — Nippon, Asamayana, 1904, FAURIE (Brit. Mus.). — Aomori, culta, 1905, FAURIE (Brit. Mus.). — Also seen in Kew etc. — Numerous cultivated specimens from Denmark, etc.

7. *Larix Gmelini* (RUPRECHT 1845), GORDON: Pinetum 1858, p. 123. —

Herb. Fl. Ross., Mus. Bot. Acad. Imp. Petropol. edit. 1912. — Conf. MIDDENDORFF in Middf. Reise, IV, 1. 1867 p. 527, Note. —

Syn:

Abies Gmelini, RUPRECHT, in Beitr. Pflanz. Russ. Reich. 2. Lief. 1845, p. 56. —

Abies kamtschatica, RUPRECHT 1845, l. c. p. 57. —

Pinus dahurica, FISCHER, in Schtschagl. Anz. f. Entd. in d. Phys. Chem. Natur. u. Techn. VIII, 3'. 1831 (nomen nudum). — TURCZANINOW, in Bull. de la Soc. Imp. Natur. de Mosc. XI, 1838, p. 101 (nomen nudum). — Id., Fl. Baical. Dahir. I. 1842—45. p. 14, (nomen nudum). — ENDLICHER: Syn: Conif. 1847, p. 128. — LEDEBOUR: Fl. Ross. III, 1846—51. — TRAUTVETTER in Act. Hort. Petrop. V, 1877, p. 111.

Pinus Kamtschatica, ENDLICHER: Syn: Conif. 1847, p. 135. (Species inquirenda). — LEDEBOUR: Fl. Ross. III, 1846—51, p. 673. —

Larix dahurica, TRAUTVETTER: Pl. Imag. Descrip. Fl. Russ. III. Fasc. 7, 1846. p. 48, Tab. 32. — TURCZANINOW, in Bull. de la Soc. Imp. des Natur. de Mosc. 1838, p. 101 (nomen nudum). — TRAUT-

VETTER in Middf. Reise, I, II, 4', 1847, p. 148. — CARRIÈRE: Trait. Conif. 1855, p. 270. — TRAUTVETTER & MEYER in Middf. Reise, I, II', 2', 1856, p. 88. — MAXIM.: Prim. Fl. Amur. 1859, p. 262. — RADDE, in BAER & HELMERSEN: Beitr. Kennt. Russ. Reich. XXIII, 1861, p. 608, — HENKEL & HOCHSTETTER: Syn: Nadelh. 1865, p. 138. — MIDENDORFF, in Middf. Reise, V, 1', 1867, p. 527. — FR. SCHMIDT, in Mém. Acad. Imp. Sci. St. Petersbourg, Sér. 7, XII, No. 2. 1868, p. 63. — REGEL, in Gartenfl. XX, 1871, p. 104, et in Act. Hort. Petrop. I. 1871, p. 159. — K. KOCH: Dendrol. 1873, p. 261. — MASTERS, in Journ. Linn. Soc. Bot. XVIII, 1880, p. 522. — WILLKOMM: Forst. Fl. 1887, P. 155. — HERDER, in Act. Hort. Petrop. XII, 1892, p. 98. — SARGENT: Silv. N. Am. XII, 1898, p. 4. Note. — CAJANDER, in Act. Soc. Sci. Fennicæ, XXXII, No. 3. 1904, p. 8. — MAYR: Fremdl. Wald- und Parkb. 1906, p. 299. — ELWES & HENRY: Trees, Gr. Brit. and Ireland II, 1907, p. 379. — BEISSNER: Nadelholzk. 1906, p. 319. — PATSCHKE, in Engl. Bot. Jahrb. XLVIII, 1913, p. 651. — A. OPPERMANN, in Det forstl. Forsøgsv. i Danmark VII, 1923, p. 271. — OKADA, in Bot. Mag. Tokio XXXVIII, 1924. — KOMAROW, in Acad. Sci. Publ. Foederat. Soviet. Social. 1927, p. 101. — HULTÉN, in Kungl. Sv. Vetensk. Handl. Ser. 3, V. 1928, p. 68. —

Larix Kamtschatica, CARRIÈRE: Trait. Conif. 1855, p. 279. — MIDDENDORFF, in Middf. Reise, IV, 1. 1867, p. 529. — ELWES & HENRY: Trees, Gr. Brit. and Irel. II, 1907, p. 343. —

L. sibirica, MAXIMOWICZ, apud REGEL: Veget. Skitz. Amur. 1856, p. 495. — Id. in Bull. Acad. St. Petersbourg XV, 1857, p. 226. — HERDER, in Act. Hort. Petrop. XII, 1892, p. 102 (p.p.). — MASTERS, in Bull. Herb. Boiss. VI, 1898, p. 272. — PATSCHKE, in Engl. Bot. Jahrb. XLVIII, 1913, p. 651 (p.p.). — Non LEDEBOUR. —

L. decidua var. rossica, HENKEL & HOCHSTETTER: Syn: Nadelh. 1865, p. 133, (p.p.). — Non REGEL. —

L. dahurica var. japonica, MAXIM., apud REGEL, in Gartenfl. XX, 1871, p. 105, cum icon. — MIYABE, in Mem. Boston Soc. Nat. Hist. IV, 1890, p. 261. — PATSCHKE, in Engl. Bot. Jahrb. XLVIII, 1913, p. 651. — WILSON: Conif. and Tax. Jap. 1916, p. 33. — MIYABE & KUDO: Icon. Ess. For. Hokkaido 1920, p. 23. — REHDER: Man. Trees and Shrubs, 1927. p. 52. —

L. intermedia, K. KOCH: Dendrologie, 1873, p. 260 et 261 (pp.). —

L. kurilensis, MAYR: Monogr. Abiet. Jap. 1890, p. 66. Pl. V. — ELWES & HENRY: Trees, Gr. Brit. and Irel. II. 1907, p. 383. — BEISSNER: Nadelholzk. 1906, p. 321. — DALL. & JACKSON: Handb. Conif.

1923, p. 287. — A. OPPERMANN, in Det forstl. Forsøgsv. i Danmark VII, 1923, p. 275. —

L. dahurica var. kurilensis, SARGENT: Silv. N. Am. XII, 1898, p. 4, Note. —

L. Cajanderi, MAYR: Fremdl. Wald- und Parkb. 1906, p. 297. — ELWES & HENRY: Trees, Gr. Brit. and Irel. II, 1907, p. 346. — DALL. & JACKSON: Handb. Conif. 1923, p. 279. —

L. dahurica var. pubescens, PATSCHKE, in Engl. Bot. Jahrb. XLVIII, 1913, p. 651. —

L. dahurica var. kamtschatica, MIYABE & KUDO: Icon Ess. For. Hokkaido, 1920, p. 26. — KUDO, in Jap. Journ. Bot. II, 1925, p. 52 et 217. —

L. Gmelini (*L. dahurica*) is a very common tree throughout the entire forest-clad regions of Eastern Siberia, vast tracts being often entirely composed of it, especially in the north, where it alone forms the forest line (See Map V). Its most northerly point of occurrence is near the Chatanga and its tributary, the Novaja, at lat. 72° — $72\frac{1}{2}^{\circ}$ N. (Middf. Reise IV, 1867, pp. 595 and 604), and further eastwards, at the mouth of the Lena, it reaches nearly as far north as lat. 72° N. (CAJANDER in Act. Soc. Sci. Fennicae, XXXII, No. 3, 1904, p. 32). From these outposts in the extreme north, it extends southwards through the whole of Eastern Siberia, and reaches its most southerly point of occurrence at about the same latitude as Vladivostok, where it goes over to *var. olgensis*, which carries the area of occurrence further southwards. In the southern parts of the area of distribution, it goes westwards to Lake Baikal, the northerly part reaching as far west as the district around the mouth of the Jenisej. Near Lake Baikal, and along the banks of the Lena from Kirensk to Oleminsk, forms are found intermediate between the typical *L. Gmelini* and *L. sibirica*; the same phenomenon might also conceivably be observed

further north in a belt, where the two species meet one another (CAJANDER; *ibid* p. 8). Similar forms probably occur in the extreme north near the mouth of the Jenisej, contradictory reports existing regarding the larch species in these districts. SCHEUTZ states that *L. sibirica* is the only larch near the Jenisej, also attributing the most northerly, stunted specimens between Dudino (Lat. 69° N.) and the Arctic Sea to this species (*Kgl. Sv. Vet. Handl.* XXII, No. 10, p. 41). MIDDENDORFF, who devoted special attention to the relation between the two larches, and endeavoured to fix the boundary between them during his sojourn near the Jenisej, came, on the other hand, to the result, that the dividing line between *L. Gmelini* and *L. sibirica* must be looked for between lat. $67\frac{1}{2}^{\circ}$ and lat. $68\frac{1}{2}^{\circ}$ N., and that only *L. Gmelini* at any rate was to be found at lat. $69\frac{1}{2}^{\circ}$ N. He also suggested the possibility of the existence of a transition belt with intermediate forms between the two species (l. c. pp. 530 and 595). MIDDENDORFF supposed that *L. Gmelini* formed the forest line as far west as about the spot where the Ob empties itself into the Arctic Sea (l. c. p. 538). His statements here are not based on personal observation, and *L. Gmelini* has never subsequently been found so far west; SCHEUTZ too (l. c. p. 47) only found *L. sibirica* there. The relation between the two species will be seen from the foregoing to be still insufficiently illuminated, but as already stated, it appears reasonable to suppose that a transitional zone lies in this district as well, and that in all probability the boundary lies somewhere in the neighbourhood of the mouth of the Jenisej.

Eastwards, *L. Gmelini* is found as far as the coast bordering the Sea of Ochot, the only localities where it does not occur being the coast of Kamtschatka and the northern

section of the gulf between Kamtschatka and the mainland. It extends further to the small islands along the coast, passes over to Sachalin and to the most southerly of the Kurile Islands, viz., Shikotan and Etorofu. On the north-east, it reaches its extreme limit near the Anadyr River, which, however, it only follows for a short distance south of lat. 65° N., never overstepping lat. 65° N. and long. 172° E. Finally to its area of distribution must be added the isolated occurrence in the interior of Kamtschatka.

The limit for its occurrence on the north-east towards the Sea of Ochot, as well as the northern boundary, is given on our map in accordance with MIDDENDORFF's detailed accounts (l. c. pp. 530—535). The occurrence in Kamtschatka is reproduced from the map of HULTÉN (Kgl. Sv. Vet. Handl. V, No. 1, p. 284), and KOMAROV (Acad. Sci. Phil. Foederat. Soviet Social., 1927, p. 101), and with regard to the localities on Sachalin and the southern Kurile Islands, several detailed notes exist, the most exhaustive of which has been supplied by MIDDENDORFF (1867), FR. SCHMIDT (1868), MAYR (1890), and MIYABE & KUDO (1920).

Within this extensive area of distribution, between lat. 43° N. and lat. $72\frac{1}{2}^{\circ}$ N., and between long. 85° and 172° E., the species undergoes considerable variations in habit. It is found in every possible form, from low, stunted specimens in the most northerly localities, to shapely trees in the southern vallies 80 to 100 feet high. MIDDENDORFF, who has given the, hitherto, most detailed description of this species on the basis of his own observations, has supplied several sketches of types varying from the fine, single-trunked tree near the Aldan River at lat. $61\frac{1}{2}^{\circ}$ N., to the century-and-a-half old stunted, zig-zag bent specimens from the River Novaja at lat. $72\frac{1}{2}^{\circ}$ N. (Fig. 12).

A little to the south of the most northerly localities with the quite dwarf, stunted specimens, more or less open forest is found, becoming denser and better formed the further south it approaches. The growth everywhere in the northern localities is slow, and the average size small. Thus, the larch in the Arctic circle seldom exceeds 12 m. in height at the Lena, and the trees are all more or less stunted. The forest is so open, that the branches hardly touch one another, and rejuvenation is very slow. CAJAN-
DER, who described the forest there also, examined a number of trees in the neighbourhood of Shigansk on the Lena, close to the Artic circle, and as the measurements give a good impression of the slowness of growth, they are given here: —

	Height	Girth	Age
I.....	190 cms.	—	about 85 years
II.....	295 —	26 cms.	90 —
III.....	310 —	—	95 —
IV.....	640 —	—	110 —
V.....	700 —	—	136 —
VI.....	710 —	—	130 —
VII.....	750 —	—	120 —
VIII.....	940 —	41 cms.	150 —
IX.....	990 —	—	160 —
X.....	1100 —	—	150 —

The following three younger trees, however, were measured at the same time and in the same locality:

	Height	Girth	Age
I.....	350 cms.	13 cms.	17 years
II.....	570 —	24 —	38 —
III.....	755 —	34 —	51 —

These three trees as well as those in the first table show that the rate of growth can vary considerably, even within the same area, but, taken as a whole, the figures indicate only a slow rate of growth, agreeing well with the descriptions (CAJANDER: 1904, l. c. p. 23).

MIDDENDORFF supplies information with regard to the appearance of the larch near the Aldan River and its tri-



Fig. 12. *L. Gmelini* (Rupr.) Gordon. very old, stunted specimen, from lat. $72\frac{1}{2}^{\circ}$ N., river Novaja. From Middendorff, Reise, 4. Vol. p. 605.

butary, the Milja, from about lat. 60° N. His illustration (Vol. IV, 1867, p. 538 reproduced here as Fig. 13) of a tree near the Aldan River, bears witness to good shape, and his measurements of trees on the Milja at lat. 60° N. (l. c. p. 539) indicate considerable size as well. One of the tallest trees found was 80 ft. high, the girth of the trunk $3\frac{3}{4}$ ft. above the level of the ground being 6 ft. 4 inch., and at a height of 56 ft., 2 ft. 4 inch.; from the district around Jakutsk eastwards through the Stanowoj Range, the East-Siberian larch also develops into a valuable forest tree. The tallest trees mentioned by MIDDENDORFF were found on the west slope of the Stanowoj Range, and were 80—100 ft. high. In a more southerly direction, in the neighbourhood

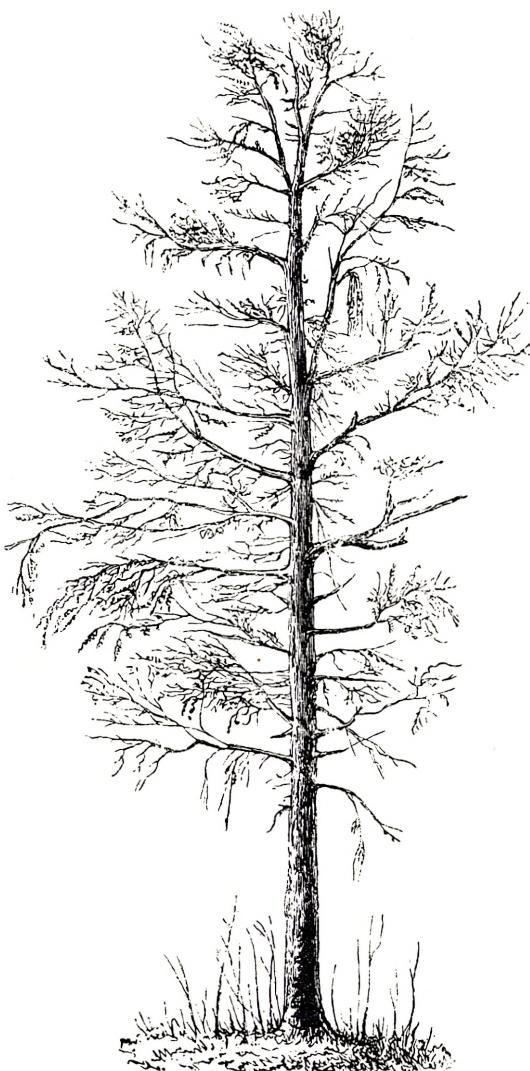


Fig. 13. *L. Gmelini* (Rupr.) Gordon. Tall tree at the river Aldan, lat. $60^{\frac{1}{2}}\text{ N}$.
From Middendorff, Reise, vol. 4. p. 538 (Abt. 80 feet high).

of the Amur River and its tributaries, it probably attains an even greater height, both FR. SCHMIDT and MAXIMOWICZ describing the occurrence of large, fine specimens with a diameter of up to 4 ft. (MAXIM. 1859, pp. 393—394).

It appears to be an extremely common tree in all districts within its extensive area of distribution, and in the localities in the extreme north, it predominates over all other kinds of trees. Thus CAJANDER, on his journey down the Lena, noticed that the spruce disappeared a little to the north of Jakutsk, the fir being still found a few degrees further north, while the larch was supreme from about lat. 64° N. right up to the forest-line at the mouth of the Lena at lat. 72° N. (CAJANDER: 1904). A good impression of how dominating, nay, supreme, it becomes in comparison with other trees in wet, tundra-like districts, may be gained from OKADA's description of its occurrence on Sachalin (OKADA: 1914), where the larch is able to form whole forests on tracts that are so wet, that the undergrowth is composed, *inter alia*, of *Ledum*, *Myrica*, *Vaccinium*, *Andromeda*, and *Oxycoccus*. Finally, it is met with in the „high moor formation”, although certainly only as small individuals (*vide* SCHMIDT, 1868, p. 14; BEISSNER, 1909, p. 320, and REGEL in *Gartenfl.* XX, 1871, p. 105).

We have seen that *L. Gmelini* reaches farther north and farther out on the flat, wet areas than other coniferous trees; it possesses also a marked propensity for withstanding the foggy, inclement climatic conditions prevailing in the regions abutting the Sea of Ochot, which it closely approaches on the Kurile Islands, as well as on Sachalin and the mainland, from about lat. 61° N.; further southwards, it goes out on the many small islands along the coast.

It not only contrives to exist under the inclement conditions, high winds and a cold, damp atmosphere, to which it is exposed, but can also develop into a tree of considerable dimensions. Thus WILSON gives its height on Sacha-

lin as being 20—30 m., while MAYR found it at its best on Etorofu in the Kurile Islands, and measured specimens as high as 22 m. with a girth up to 1 m. breast-high above the level of the ground; in the exposed localities on Shikotan it only occurred as small, stunted specimens, 10 ft. high. While its growth and outward form suffer under exposure, the influence of the damp atmosphere endows it with fine, luxuriant foliage, and the transition between the normal, well-developed larch forest, and the stunted, wind-swept, but luxuriantly green shrub of the coast localities, may be exceedingly abrupt (MIDDENDORFF: 1867, p. 606).

Departing from the coastal districts inland into the mountain ranges, *L. Gmelini* is again found growing in the most inaccessible spots and in the very highest tree-clad regions. In the north this fact is very pronounced, the only other tree accompanying it to its highest points of growth being the low, creeping *Pinus pumila*; MIDDENDORFF has supplied an exhaustive description of this circumstance in the Stanowoj Range, especially in the district around the source of the little Ujan River, 1200 m. above sea-level (l. c. 1867, p. 616).

Further south, indeed, the larch contrives to force its way high up among the mountains, but only occurs scattered among *Abies sibirica* and *Pinus cembra* var. *sibirica* at the extreme limit, which, on Sokondo, south-east of Lake Baikal, reaches 2000 m. above sea-level (RADDE in BAER & HELMERSEN: Beitr. Kennt. Russ. Reich. XXIII, 1861, pp. 468—472. Vide MIDDF. 1867, p. 622).

L. Gmelini is thus the dominant tree, outnumbering all others far northwards out upon the flat, wet tracts, and in part also, upon the upper tree-clad mountain regions, and, finally, outwards to the coast, but it by no means

attains its best development in these localities. The protected spots on the slopes of vallies with the fresh, well-drained soil are those where the finest examples are found, even though they appear to demand a greater degree of humidity on the more southerly than the more northerly situated localities (MAXIM. 1859, pp. 393—394, and MIDDF. 1867, p. 540). The fact that *L. Gmelini* is most common in localities shunned by other trees, is in agreement with its light-loving characteristic. It may be expressed as follows: it is excluded from richer soil by coniferous trees more tolerant of shadow (*Abies sibirica*, *A. sachalinensis*, *Picea obovata*, *P. jezoensis*, *P. Glehnii*, *Pinus silvestris*, *P. cembra* var. *sibirica*, and *P. pumila*), and is only deserted by them under the most unfavourable growing conditions, which the larch has greater capabilities of withstanding than the other species. *Pinus pumila* is its closest competitor, and may perhaps even be said to surpass it with regard to the elevations at which it can exist.

TRAUTVETTER's first detailed description of *L. Gmelini* with illustrations is based upon specimens collected by MIDDENDORFF near Novaja at lat. $72\frac{1}{2}^{\circ}$ N., and thus originates from „Die an der äussersten Baumgränse stehende Lärche des Taimyrlandes”, as MIDDENDORFF himself expresses it (l. c. p. 748, Note), that is to say, from the same region as MIDDENDORFF's illustration (reproduced here) of the most stunted specimen. A just estimation of *L. Gmelini* as a valuable forest tree widely distributed in Eastern Siberia, and not merely as a dwarf growth on the forest-line towards the Polar Sea, as MAYR still regarded it when he described the larch on the Kurile Islands (MAYR: 1890, p. 99), has been arrived at from the descriptions given by MIDDENDORFF himself, and from the accounts of

MAXIMOWICZ, FR. SCHMIDT, WILSON, MIYABE & KUDO, OKADA, and others. Beyond varying in its form of growth, *L. Gmelini* evinces certain modifications in other particulars, but never to such an extent as to warrant their not being included under one species within the limits adopted in the present paper; it must, nevertheless, be regarded as

one of the most variable species of the genus *Larix*.

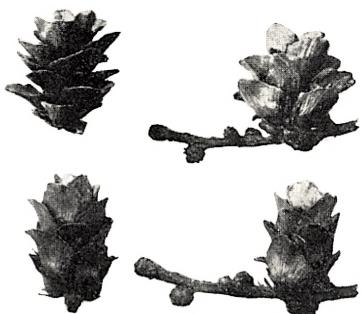


Fig. 14. *L. Gmelini*. (Rupr.) Gordon, small coned (so-called *L. kurilensis* Mayr). Cones from cultivated tree. Denmark, Egelund plantation 1923. (Nat. size, upper row dry, lower row wet.)

The cones may vary in size from quite short (1 cm. or less Fig. 14—15) to almost double the size (2 cms.), but all possess the characteristic straight cone-scales, not incurved, but rather slightly recurved, truncate or emarginate at the free edge. The straight cone-scales give the cone a characteristic appearance of lightness, specially pronounced in the case of dried specimens.

The one-year's shoots vary from reddish-brown to light coloured, and their degree of pilosity, often very pronounced, varies likewise, and may be completely absent. Reddish-brown and distinctly pilose shoots are stated by MAYR as being characteristic for the larch on the Kurile Islands, and this was generally accepted, until the exhaustive investigations of MIYABE & KUDO (1920, p. 24) showed that this fact alone did not warrant the differentiation between the larch on the Kurile Islands and that on Sachalin. MAYR also described the larch on the Kurile Islands as possessing purple-red female cones when flowering, but MIYABE & KUDO, in common with WILSON, have shown that the flowers of

the Larix on the Kurile Islands and Sachalin were not constant in colour, but that the bright, green colour could also occur (MIYABE & KUDO: Plate 7; and *f. ochrocarpa*; WILSON 1916). It is possible that the one-year's shoots of the larch in Kamtschatka, the Kurile Islands, Sachalin,

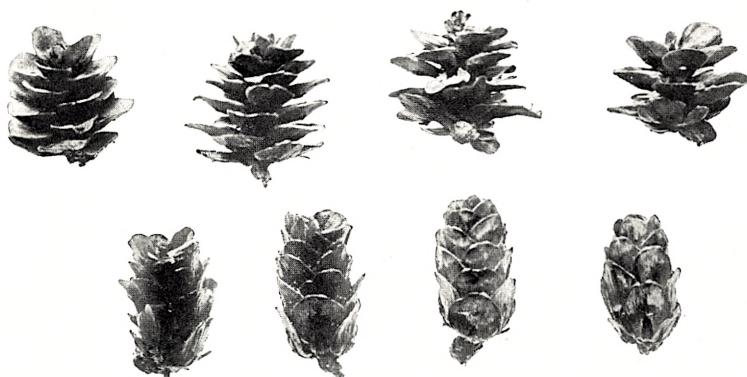


Fig. 15. *L. Gmelini* (Rupr.) Gordon. Cones from cultivated specimens. Denmark, Forestry Botanical Gardens, Charlottenlund, 1922. ($\frac{3}{4}$ nat. size, upper row dry, lower row wet).

Skantar, other lesser islands, and tracts of coast of the mainland, are rather more reddish-brown, and that the colour of the female cone is more often red there than in other localities, but there is not sufficient basis to warrant this larch being classed as a separate variety, and still less for the retention of a distinct species, viz., *L. kurilensis* MAYR.

There is likewise no reason for separating MAYR's *L. Cajanderi* from *L. Gmelini*. The "dichter weissgelber, lockiger Haarschopf", which appears simultaneously with the new leaves, has the same form as that described for the cone-scales of *L. Gmelini*, and there is no deviation in other particulars. MAYR stated that it was found scattered among *L. Gmelini*, along the course of the Lena, from the outlet

of its tributary, the Aldan River, and still farther northwards, *L. Gmelini* occurring alone to the south of it. MAYR based his opinion upon material collected by CAJANDER in the course of his journey along the Lena from its source to its estuary; but CAJANDER himself described all the larches along the lower course of the Lena as *L. Gmelini*. Comparing MAYR's illustration of *L. Cajanderi* (Fremdl. Wald und Parkb. 1906, Fig. 88) with TRAUTVETTER's *L. dahurica* (Pl. Imag. Descrip. Fl. Russ. Ill. Fasc. 7, 1846, Plate 32), one may well go so far as to say that MAYR's specimens represent a very typical *L. Gmelini*; it originates, moreover, from a northerly locality (North of lat. 63° N.) similar to that from which TRAUTVETTER derived his material (lat. $72\frac{1}{2}^{\circ}$ N.).

L. Gmelini is stated to have been introduced into Europe in 1827, and put into culture in Denmark in 1889 (or earlier), where attempts have been made to utilise it in the forests (A. OPPERMANN: 1923, p. 271). To judge by its occurrence on the cold, foggy coasts of the sea of Ochot, it is reasonable to suppose that it possesses forest-forming capabilities in other unfavourable localities, of which we have a pronounced example in the Faeroe Islands.

Besides the variations which we do not think are worth keeping as special varieties (*L. kurilensis* and *L. Cajanderi*), the species-complex *L. Gmelini* has two geographical varieties of more systematic value, viz., *var. olgensis* and *var. Principis Rupprechti*, both of which occur south of the area of occurrence of the real *L. Gmelini*.

Herb. Mat. examined:

Ad. fluv. Boganida $72\frac{1}{2}^{\circ}$, MIDDENDORFF (Hort. Bot. Haun.); type collection to *L. dahurica*. — Sib. Orient. Udkoi, Exp. Acad. 1844 (Kew). — Ochotsk Sea, C. WRIGHT, Coll. U. S. Explor. Exp. 1853—56 (Kew). — Amur, MAXIMOWICZ, ex Herb. Hort. Petropol. — MAXIMOWICZ, Iter secund, 1860. Manchuria austro-orient. ad. fontes fluv. Fundim (Kew). — Manschur.

austr. orient. ad Usuri sup., c. 1860, MAXIMOWICZ (Brit. Mus.). — Jap. Hakodate, cult. MAXIMOWICZ, Iter secund. 1861. — (Kew) Dr. ALBRECHT, Jap. Ins. Jezo circa Hakodate, 1861 (Kew). — Sachalin, FR. SCHMIDT (Kew). — Ad. flum. Kolyma, leg. AUGUSTIMOWICZ (Kew). — Sibiria, SCHOCKLEY, 1900, a) Cape Suffein b) Turumcha Crest (Brit. Mus.). — Kaborowsk, C. S. SARGENT, 1903 (Kew). — Border of swamps near Srychensk, C. S. SARGENT, Aug. 1903 (Arn. Arb.). — SACHALIN, 1907, FAURIE (Brit. Mus.; Arn. Arb.). — V. KOMAROW, Iter Kamtschatic. secund. leg. V. KOMAROW, No. 247, 1909 (Kew). — Kamtschatka, V. KOMAROW, Iter Kamtsch. secund. 1909 (Kew). — Prov. Transbaicalia, sept. lacus Baical. Herb. Fl. Ross. 1912 (Hort. Bot. Haun.). — Sachalin, 1914, E. H. WILSON, No. 7364 (Brit. Mus.). — Sachalin, 1914, E. H. WILSON No. 7331: *L. dahurica* var. *japonica* f. *ochrocarpa*, WILSON (Brit. Mus.). — Tschapina, Nikolkii, Kamtschatka, leg. R. MALAISE, 1921, Svenska Kamtschatkaexp. No. 3468 (Hort. Bot. Haun). — Open country near Togoliara shrine, Sachalin, 1914, E. H. WILSON, No. 7333 (Arn. Arb.). — Cult. HEINRICH MAYR, Grafrath, Bayern, 1927, C. SYRACH LARSEN (Hort. Bot. Haun.). — Det forstlige Forsøgsvæsen, Egelund Planteskole, Denmark. — Copenhagen, Bot. Gardens. — Forestry Botan. Gardens, Charlottenlund, Denmark.

7 b. *Larix Gmelini*, var. *olgensis* (Henry 1915) OSTF. & SYRACH L., in Pflanzenareale. II. 7. 1930.

Syn.:

Larix sibirica, MAXIMOWICZ, 1860, in herb. et apud KOMAROW, in Act. Hort. Petrop. XX, 1901, p. 194. — PATSCHKE in Engl. Bot. Jahrb. XLVIII, 1913, p. 692. — Non LEDEB.

Larix dahurica, KOMAROW, in Act. Hort. Petrop. XX, 1901, p. 190. — NAKAI, in Journ. Coll. Sci. Imp. Tokio, 1911, p. 382. — Non TRAUTV. —

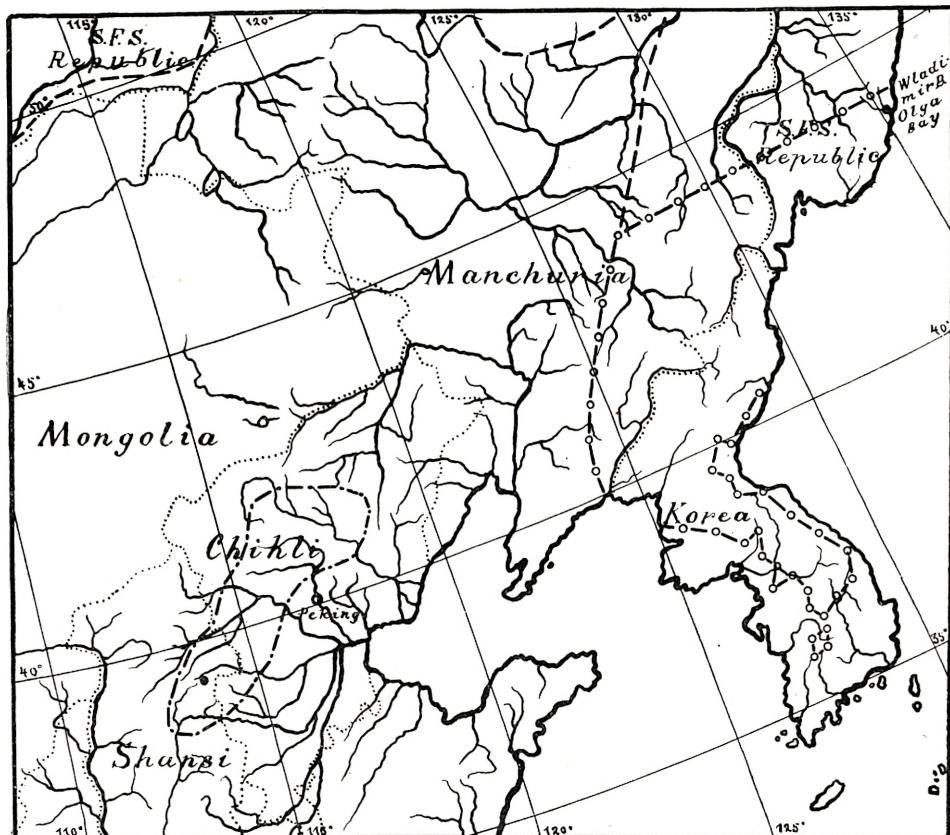
Larix olgensis, HENRY, in Gard. Chron. 27. Febr. 1915, and in Trans. Roy. Scot. Arb. Soc. 1915, p. 147. — KOMAROW, in Act. Hort. Petrop. XXXIX, 1923, p. 23 et 126. — DALLIMORE & JACKSON: Handb. Conif. 1923, p. 295. —

Larix koreensis, RAFN, nomen nudum, in Tidsk. f. Skovv. XXVII, 1915. — O. G. PETERSEN: Forstb. 1920, p. 247. — A. OPPERMANN in Det forstl. Forsøgsv. i Danmark, VII, 1923, p. 273. —

Larix dahurica, var. *koreana*, NAKAI, in TOZAWA & NAKAI, Atlas ill. geogr. Distrib. of Korean woody Plants & Bamboos. I. 1. 1929.

In 1860, MAXIMOWICZ found a larch near Olga Bay on the coast of the Amur district, which he classified as *L.*

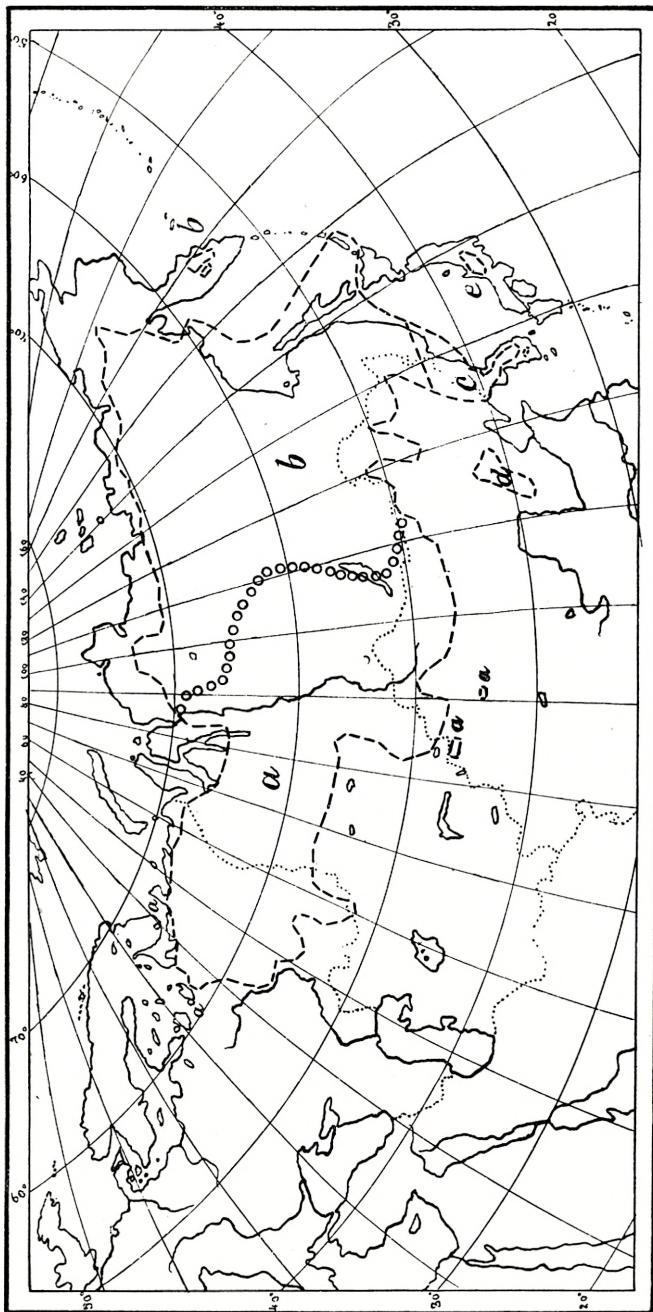
sibirica. It was subsequently described by HENRY in 1915 on the basis of the same specimens together with fresh ones from Olga Bay as a new species, *L. olgensis*.



Map IV.

- Latix *Omelini*, (Rupr.) Gord.
 ○ L.G. var. *olgensis*, (Henry) nob.
 — " " " *Principis Rupprechtii*, (Mayr) nob.
 ° Type Locality.

When constituting the new species, HENRY specially relied upon the strongly pilose one-year's shoots, and the shape of the cone. As regards the first character, MIYABE



Map V.

- | | | | |
|-----------|--|-----------|---|
| a. | <i>Larix sibirica</i> , Ledb. | c. | <i>L. G. var. olgensis</i> , (Henry) nob. |
| b. | .. <i>Gmelini</i> , (Kupr.) Gord. | d. | .. " <i>Principis Ruprechtii</i> (May) nob. |
| ooooo | .. <i>Gmelini</i> \times <i>sibirica</i> | e. | .. <i>Kaempferi</i> , (Lamb.) Sargent. |

& KUDO have shown that this pilosity of the shoots cannot be used as characteristic for the larch at Olga Bay as opposed to *L. Gmelini*, having found on Etorofu examples of the latter just as pilose. The cone is long with well-rounded cone-scales, giving it a certain superficial resemblance



Fig. 16. *Larix Gmelini*. Rupr. var. *olgensis* (Henry) Ostf. & Syrach L. Cone in natural size. (from HENRY in The Gardener's Chronicle, Febr. 27, 1915).

to that of small-coned *L. decidua* or *L. sibirica*, also to *L. Kaempferi*; it deviates to such a marked extent from the hitherto-known type of *L. Gmelini*, that there is warrant for supposing it to be a variety of the latter. It is found over a tract of country extending from Olga Bay and Vladimir Bay southwards through Kirin and the north of Korea, continuing further on the peninsula, as shown on the map (NAKAI, 1911, p. 382, TOZAWA & NAKAI, 1929). On the north it passes over to typical *L. Gmelini*,

the transition zone presumably lying in the neighbourhood of Vladivostok, but in such a manner, that *L. Gmelini* extends furthest to the south inland, while *var. olgensis* reaches furthest north along the coast. There is even a possibility that some of the large-coned Larix found on the coast around the Bay de Castries and the mouth of the Amur by MAXIMOWICZ in 1854 ought to be classified under this variety. MAXIMOWICZ first classified it as *L. sibirica*, but subsequently altered his classification to *L. Gmelini* (MAXIMOWICZ: in Bull. Acad. St. Petersburg, XV, 1857, p. 226; Id., Prim. Fl. Amur., 1859, pp. 393—394).

L. G. var. olgensis has been cultivated in Denmark under the name of *L. koreensis*, Rafn, nom. nud., and has been shown to possess such good qualities, that the stock is being steadily increased (A. OPPERMANN, 1923, p. 273). The

cultivated trees show the same characteristic type of cone, the colour of the cone when flowering varying from tree to tree from red through pale pink to green; the shoots vary

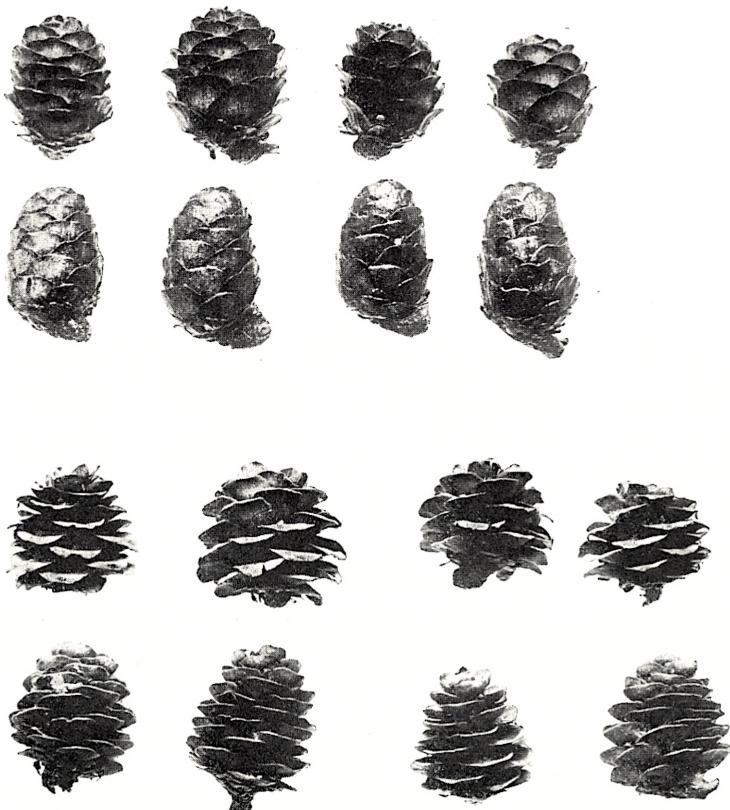


Fig. 17. *L. Gmelini* var. *olgensis* (Henry) Ostf. & Syrach L. Cones from cultivated specimens¹. Roden forest in Denmark 1922 ($\frac{3}{4}$ nat. size, two upper rows wet, two lower rows dry).

from pale to a light chestnut-brown, the majority at all events appearing to be smooth. The oldest examples known in Denmark are to be found in a plantation, Roden Forest, near Aalholm (Lolland), already mentioned in the preface.

¹ The method of photography in this illustration differs from that adopted in most of the others, and the specimens are, therefore, not well suited for comparison with figs. 16 and 18.

They were planted out in 1902 as three-year-old plants, and can be traced back to a seed-merchant in Yokohama.

Herb. Mat. examined:

Manschuriæ austr.-orient. St. Olga, MAXIMOWICZ, 1860, Type (Kew); Co-type (Brit. Mus.). — V. KOMAROW: Fl. *Manschuriæ*, No. 80, 1897, Distr. Musang, trajectus Pzao-sieng, Korea sept. (Kew). — Korea, Ma-Mihint, F. N. MEYER, 1906, No. 169 (Kew). — Arnold Arb. Exp. 1917—18: Korea, Prov. N. Kankyo, 1917, Nos. 8948, 8962, 8977 and 9044 (Snow Mt.).

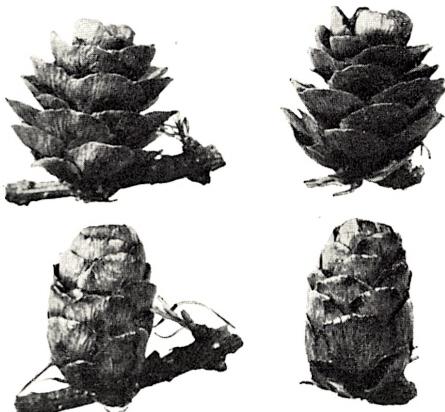


Fig. 18. *L. Gmelini* var. *olgensis* (Henry) Ostf. & Syrach L. Cultivated in Denmark, Egelund Plantation, 1923. (Nat. size, upper row dry, lower row wet).

Prov. S. Kankyo 1917, Nos. 9151 and 9152 (all in Kew and Brit. Mus.). Prov. N. Kankyo, No. 8893 and 9037 (Arn. Arb.) — Culta in Dania, ins. Lolland, Roden Skov (seeds sown 1899, plants coll. 1922); ins. Sjælland, Egelund (seeds sown 1914, plants coll. 1923).

7 c. *Larix Gmelini*, var. *Principis Rupprechtii* (MAYR 1906)
Ostf. & Syrach L., in Pflanzenareale II. 7. 1930.

Syn:

L. dahurica, HANCE, in Journ. Bot. IV, 1875, p. 138. — BRETSCHNEIDER, in Peterm. Mittl. 1876, No. 46, p. 37—39. — MASTERS, in Journ. Linn. Soc. Bot. XVIII, p. 522. — PATSCHKE, in Engl. Bot. Jarhb. XLVIII, 1913, p. 706. — Non: TRAUTVETTER.

L. sibirica, FRANCHET: Pl. David I, 1884, p. 97. — PATSCHKE, in Engl. Bot. Jarhb. XLVIII, 1913, p. 706. — Non: LEDEBOUR.

L. Principis Rupprechtii, MAYR: Fremdl. Wald- und Parkb.

1906, p. 309. — ELWES & HENRY: Trees. Gr. Brit. and Irel. II, 1907, p. 346. — DALLIMORE & JACKSON: Handb. Conif. 1923, p. 298. —

L. dahurica var. *Principis Rupprechtii*, (MAYR) REHDER & WILSON, 1914, in SARGENT: Pl. WILSON II, p. 21 (p.p.). — REHDER, in Journ. Arnold Arb. IV, 1923, p. 121. — REHDER: Man. Trees and Shrubs, 1927, p. 52. — HSEN-HSU HU & WOON-YOUNG CHUN: Icon. Plant. Sinicarum, 1927, Pl. 1.

Inhabiting an area which is now completely separated from that of *L. Gmelini* and *var. olgensis*, another variety of *L. Gmelini* is found, namely, var. *Principis Rupprechtii*. Its area of distribution extends over the mountains west and north of Peking through the provinces of Shensi and Chili. No forest is found north of the Yellow Sea. (Maps IV og V).

The province of Shonking, north of the Yellow Sea, was once rich in forests, which in earlier times probably formed the link between the two now widely separated forest tracts, containing respectively *L. Gmelini* var. *olgensis* and var. *Principis Rupprechtii*. The separation has taken place partly in recent times, and has been caused by extensive afforestation, which in that district has produced a wide extent of country devoid of forest (W. PATSCHKE in Engl. Bot. Jahrb. XLVIII, 1913, p. 705).

In 1903, HEINRICH MAYR discovered in Wutaishan, one of the most southerly localities in its area of distribution, the material on the basis of which he put forward the species *L. Principis Rupprechtii*. MAYR's cones (Fig. 94 in Fremdl. Wald- und Parkb.) are very large, and present many points of difference from those of *L. Gmelini*. The larch which WM. PURDOM found in 1909 in the same district — near some temples in the village of Wutai — has rather smaller, or much smaller, cones (Arnold Arbor- etum Expedition to the north-west of China, 1909, No.

161 a and 161 b), and together with other specimens, shows modifications towards *var. olgensis*.

The types of the two varieties have been taken from localities lying as far apart as possible, and for this reason it is only natural that careful investigation within the

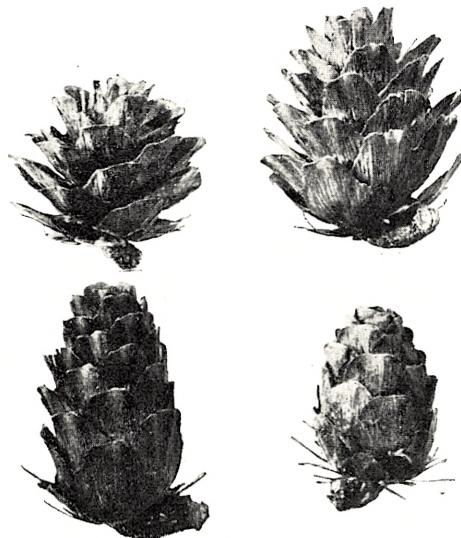


Fig. 19. *L. Gmelini* var. *Principis Rupprechtii* (Mayr) Ostf. & Syrach L. China, Shansi, Wutai village (leg. W. Purdon, 1909), (large-coned). (Nat. size, upper row dry, lower row wet).

radius of distribution has led to the discovery of material showing less pronounced differences than the types, but which, on the other hand, illustrate the transitional stages from the one to the other.

BREITSCHNEIDER found *var. Principis Rupprechtii* during his ascent of the mountain Po-hua-shan on the west of Peking, where, apart from its having been planted near the temple on the summit of the mountain at a height of about 2200 m. above sea-level, it was also found scattered on the slopes of the mountain (Peterm. Mittl. 1876, No. 46, pp. 37—

39). MAYR's account of its occurrence in 1903 includes an isolated specimen near a temple, and some old trees on a slope of a neighbouring mountain. Together with these, the oldest, accounts, PURDOM's observations, showing that the tree has now become very rare on the mountains west of Peking (Pl. Wils. II, p. 21), give the impression of a rapidly declining tree, and one which, at any rate, is now found for the most part scattered in the higher mountain regions, 2000—3000 m. above sea-level.

Neither does it appear to be a particularly tall tree, the greatest dimensions given being 20—25 m. high with a girth of 2 m. The cone is cylindrical, being longer, and possessing considerably more cone-scales, than either *L. Gmelini* or *L. G. var. olgensis*. The shape and number of the cone-scales are reminiscent of *L. sibirica*, with which FRANCHET also classified it on the basis of DAVID's specimens. It differs, however, quite distinctly from *L. sibirica* in its smooth, thinner cone-scales, which are not incurved along the free margin, and are more openly arranged, thus giving the cone that appearance of lightness and openness characteristic of *L. Gmelini* and its varieties, and which is especially apparent when dry. MAYR's cones, which seem to be of unusual size, are 4,2—4,3 cms. in length; cones from 2400 m. above sea-level in Wutai-shan (PURDOM, No. 161 b) are 2—3 cms. long, while others from 2550 m. above sea-level in the same district are only $1\frac{1}{2}$ — $2\frac{1}{4}$ cms. in length, but they are all more slender and narrower in comparison with the length than the cone of *L. Gmelini*. The, relatively, still larger size of the cone is the only point of difference between it and *var. olgensis*. The cone when flowering is red with a pale midrib in the bracts, according to WM. PURDOM's specimens in the U. S. National

Herbarium, but other information with respect to the colour is lacking. This larch is not found in cultivation in Denmark, where everything bearing a resemblance to it almost certainly has its origin in Korea, and belongs to *var. olgensis*.

DALLIMORE & JACKSON (Handb. Conif. 1923, p. 298) are incorrect in citing REHDER & WILSON as the authors of the species *L. Principis Rupprechtii*; REHDER & WILSON were the first to classify it as a variety of *L. dahurica*, while MAYR must still be accounted the author of the species, if it is to be maintained as such.

On the occasion of the Arnold Arboretum Expedition to the East in 1917—1918, WILSON discovered a larch with a peculiar cone, which he has named *L. dahurica var. Principis Rupprechtii f. viridis*. Two trees of unknown origin have been planted near the monastery of Yutingi in Kongsan in the province of Kogan in Korea. The cones of the specimen lying before us (No. 10508) vary in length from 2,5 to 3,5 cms., and in breadth from 2,3 to 2,6 cms. (open and dry). The cone-scales are faintly emarginate, of a reddish-brown colour, with a distinct blue bloom. The bracts are blue-black, and are visible between the cone-scales. The light, open structure of the cone characteristic of *L. Gmelini* and its varieties is absent; in its place there is a close, solid structure which, together with the long, cylindrical cone, is reminiscent of *L. decidua*. It is impossible to come to any definite conclusion with regard to this form; further researches on the spot and cultivation are necessary.

Herb. Mat. examined:

Po hua shan, China bor. 1876, BRETSCHNEIDER No. 14480 (Kew; Brit. Mus.). — Wutai shan, Wutai village, temple grounds, Shansi prov. 1909,

W.M. PURDOM, Arn. Arb. Exp. N. China, No. 161 a and 161 b (Arn. Arb.; U. S. Nat. Mus.; Brit. Mus.; Hort. Bot. Haun.). — Hsiae, Wutai shan, Chili, China, 1913, F. N. MEYER (Kew). — Chili, Arn. Arb. Herb. J. HERZ, Nos. 2018 and 2116 (Kew). — West-Weichang, North Chili, 1909, W.M. PURDOM (Arn. Arb.).

8. *L. sibirica*, LEDEBOUR, Flora Altaica, IV, 1833 p. 204.

CARRIÈRE: Trait. Conif. 1855, p. 274. — TRAUTVETTER, in Middf. Reise, I, 2'. 1. 1847, p. 170. — TRAUTVETTER & MEYER, in Middf. Reise, I, 2'. 2. 1856, p. 88. — HERDER, in Act. Hort. Petrop. XII, 1892, p. 101. — SARGENT: Silv. N. Am. XII, 1898, p. 3. Note. — KÖPPEN: Geogr. Verbr. Holzg. europ. Russl. II. 1889, p. 489. — PRINTZ: Veget. Sib. Mong. Front. 1921, p. 112. — ELWES & HENRY: Trees, Gr. Brit. and Ire. II, 1907, p. 374. — REHDER: Man. Trees and Shrubs, 1927, p. 51.

Syn:

Pinus Larix Europææ, PALLAS, Fl. Ross. I, 1784, p. 1, Tab. 1, Fig. A, B, & C. —

Pinus intermedia, FISCHER, in Schtschagl. Anz. f. Entdeck. 1831 (nomen nudum). — TURCZANINOW, in Bull. Soc. Imp. Nat. Mosc. XI, 1838, p. 101 (nomen nudum). —

L. europaea var. *sibirica*, LOUDON: Arb. & Frut. Brit. IV, 1838, p. 2352.

L. intermedia, TURCZANINOW, in Bull. Soc. Imp. Nat. Mosc. XI, 1838, p. 101. (nomen nudum). — K. KOCH: Dendrol. 1873, p. 260. —

Abies Ledebourii, RUPRECHT in Beitr. Pflanz. Russ. Reiches, 2' Lief. 1845, p. 56. —

Pinus Ledebourii, ENDLICHER: Syn. Conif. 1847, p. 131. —

L. decidua var. *Rossica*, HENKEL & HOCHSTETTER: Syn. Nadellh. 1865, p. 132. — REGEL in Gartenfl. XX, 1871, p. 101, and in Act. Hort. Petrop. I, 1871, p. 157. —

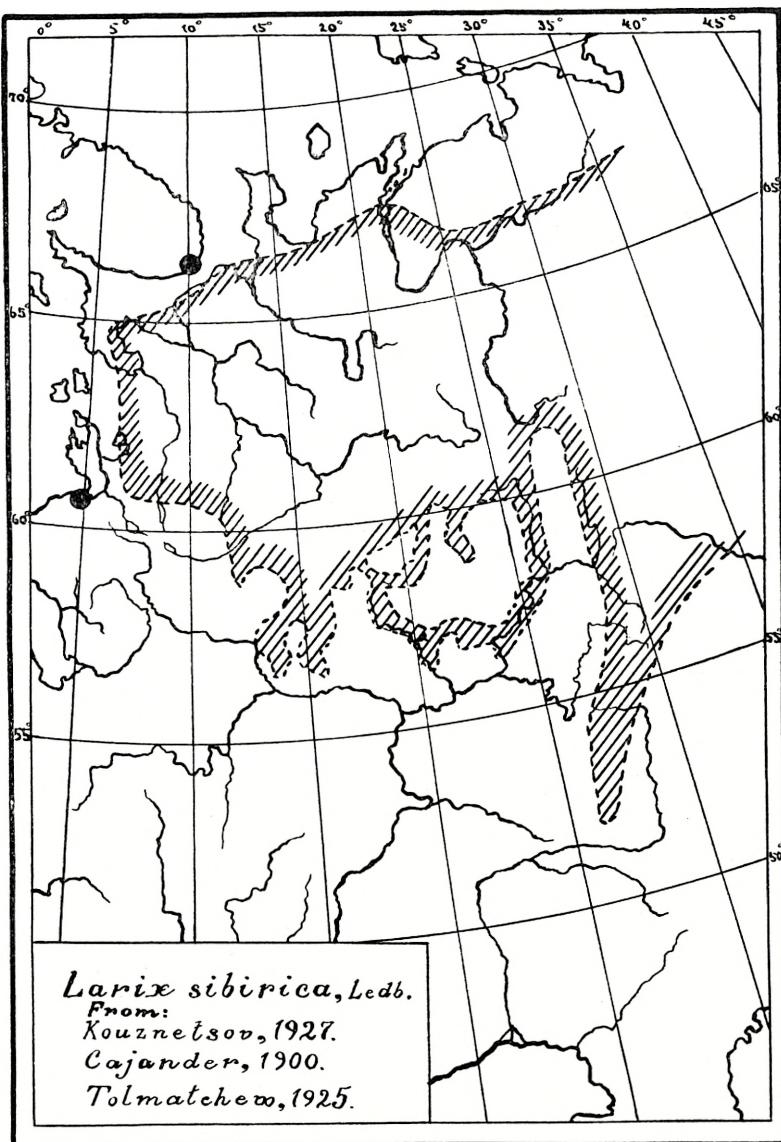
L. decidua, var. *sibirica*, REGEL, in Gartenfl. XX, 1871, p. 101, and in Act. Hort. Petrop. I, 1871, p. 156. — KORSHINSKY, in Mém. Acad. Imp. Sci. Mosc. 8' Ser., VII, 1898, p. 493. —

L. Rossica, TRAUTVETTER, in Act. Hort. Petrop. IX. 1884, p. 212.

We have seen the manner in which *L. Gmelini* occurs in Eastern Siberia; *L. sibirica* presents the parallel in Western Siberia and the north-east of Russia, where it is a common forest tree. Its area of distribution extends unbroken from Lake Baikal in the east to the White Sea,

terminating in the west quite near to Lake Onega (CAJANDER). Its most northerly point reaches Jenisej, where, according to SCHEUTZ (1888, p. 41), it is to be found right up to the Arctic Sea (see under *L. Gmelini* in this paper, p. 40). From this point, lat. 69° — 70° N., it may be found growing everywhere southwards to the Altai Mountains, and the area reaches its southern extremity in two isolated localities a little more to the south on the southern slopes of the Sair Mountains at lat. 46° — $46\frac{1}{2}^{\circ}$ N. and near lat. 45° N. (PRICE & SIMPSON in Journ. Linn. Soc. Bot. XLI, 1913, p. 444). On the south-east point of the Kola peninsula there is an isolated, presumably wild, specimen. It is about $3\frac{1}{2}$ m. in height, and is supposed to be more than 150 years old. It is situated 3 km. from the sea, and 2 km. from Ssosnowka (TOLMATCHEW in Sv. Bot. Tidskrift, 1925, p. 523). (See Map V).

The border-line of its occurrence has been drawn on the map according to several different sources. In European Russia, KOUZNETSOV's revision of KÖPPEN's map has been adhered to in the main (KÖPPEN; Geogr. Verb. Holz. 1889, Map IV, and KOUZNETSOV in "vol. jubil. à I. P. BORODIN" 1927) (see our Map VI), and also BLOMQVIST (Finsk Forstf. Medd. 1887, pp. 152 and 153). Towards the east, more particularly north of the Urals, the line has been extended farther out towards the Arctic Sea in agreement with MIDDENDORFF (Midd. Reise, IV, Part I, p. 531), who gives the most northerly point of occurrence in Europe as being about the source of the Kara in the extreme north of the Urals at lat. 68° N. Further eastwards, the boundary is likewise MIDDENDORFF's (l. c. pp. 531—532), and has only been moved close to lat. 70° N. near Jenisej, as already stated, in conformity with SCHEUTZ, MIDDENDORFF having placed it a little more to the south, attributing the occur-



Map VI.

rences of larch in the extreme north to *L. Gmelini* (for which we refer to *L. Gmelini*). Towards the east, it is bounded by the belt of intermediate forms, also mentioned under

L. Gmelini (*L. Czekanowskii*, SZAFTER), and we find the reports of the most easterly occurrence of *L. sibirica* within this belt, where CAJANDER found it on the Lena almost as far east as Oleminsk (Act. Soc. Sci. Fen. XXXII, No. 3, p. 8). In a southerly direction, it has been collected in the forest east of Urga and north of the river Tola (C. W. CAMPBELL, 1902, Kew Herb.). In determining the borderline towards the south, we have the exhaustive reports of PRINTZ (Veget. Sib. Mong. Front. 1921), and the already-mentioned observations of PRICE & SIMPSON for the eastern section; but from this point, where we are without their observations in the south of Russian Siberia, and until we reach European Russia, special investigations regarding the larch are lacking. The most probable boundary is the one given here (according to ZON & SPARHAWK: Forest Resources of the World, 1923, p. 286), as it undoubtedly everywhere constitutes one of the farthest-reaching forest outposts. Its occurrence in the Urals has been investigated by both KÖPPEN and KORSHINSKY, and their observations, have been followed here. Their statement, that *L. sibirica* is not to be found on the western side of the Urals towards the north right up to the source of the Petschora, has, nevertheless, been somewhat modified, the boundary having been fixed at a rather less northerly point. KÖPPEN also mentions a more southerly line than KORSHINSKY. The boundary line in the southern outposts of the Urals has been drawn according to KORSHINSKY's and KOUZNETZOV's maps, which are the most detailed; the two isolated occurrences on the south-east of the Urals are included in the general are of distribution.

In the north of Russia and in Siberia, the West-Siberian larch is, as a rule, only a small tree, but along the sides

of the rivers, where it is protected, and where the soil is fresher, it may develop better; in the extreme north, however, where it occurs on the forest-line, only stunted individuals are met with (MIDDE. I. c.; GOREDKOV, 1926, Ref. in Bot. Centralbl. XX, 1927, p. 246).

In northern European Russia, the larch does not reach the forest-line, which chiefly consists of *Picea obovata*, but the situation changes as it approaches the Urals, where it becomes the only tree among the forest outposts, and this continues to be the case farther east (RIKLI in Vierteljahrsschrift, Nat. Gesell. Zürich, XLIX, 1904, p. 132; vide CAJANDER, 1903).

The tree is of common occurrence and one of value in the entire southern area; it is seen at its best in the Urals and the mountains towards the south-east in the western part of Altai. KRASSNOFF (1886, Ref. in Engl. Bot. Jahrb. IX, 1888, pp. 53—67) has investigated the occurrence of the larch in the western part of Altai, and particularly discussed the problem of its natural regeneration, which only takes place with difficulty in these regions. Further towards the east in Altai, in Tannu-ola, and other portions of the extreme north-west of Mongolia, its occurrence has been described by PRICE & SIMPSON (I. c. pp. 391—398). The best and most recent description of the West-Siberian Larch in its natural surroundings is PRINTZ's detailed account of its occurrence and development in Tannu-ola and the Sajan Mountains and the adjacent steppes. The area is an interesting one, the larch being described in all its forms, from the highest development in the fertile, fresh mountain-soil, to its isolated, decrepit appearance on the steppes.

Under the most favourable circumstances, it may attain a height of over 40 m. with a diameter of about

1,5 m. A warm, fresh soil is especially favourable to its growth, and in such localities it forms more or less pure groups, while it is otherwise met with in forests scattered among *Pinus silvestris*, *Picea obovata*, *Abies sibirica*, and *Pinus cembra var. sibirica*.

On the forest steppes the larch is the dominating tree. On the steppe between the Sajan Mountains and Tannu-ola, small sporadic specimens of the larch are found along the upper course of the River Jenisej. West of the Sajan Mountains, on the Abakan steppes, it is found where the ground rises in low ridges, and it also occurs along the courses of the rivers and on the small islands lying in their beds. Here it is often mingled with *Pinus silvestris*, birch (*B. pendula*), and poplar (*P. laurifolia*, *P. tremula*, and *P. nigra*) (PRINTZ, 1921, p. 112). Good illustrations of *L. sibirica* are to be found in PRINTZ's book, and in B. A. KELLER's paper: Im Berg und Tal des Altai I, 1914, Plate 5 (see Fig. 20).

Of the other species of larch, *L. sibirica* most resembles *L. decidua*, of which it has sometimes been regarded as a variety (LOUDON, REGEL, and KORSHINSKY).

In the absence of flowers or cones, they are also difficult to distinguish; their leaves are similar, although those of *L. sibirica* are somewhat longer than those of the latter; the light-coloured bark is another point of resemblance.

Under cultivation, the young tree of *L. sibirica* is characterised by its crown, which is remarkably narrow, but the young tree is perhaps most easily recognised by the sweet, pleasant scent which becomes apparent under dry conditions, and which is not found in the European larch.

The cone of *L. sibirica* is, when flowering, green, or

faintly rose-coloured, varying to a deeper red, in which case the colour approaches that of *L. decidua*. Material taken from the province of Irkutsk (Herb. Fl. Russ, 1907,

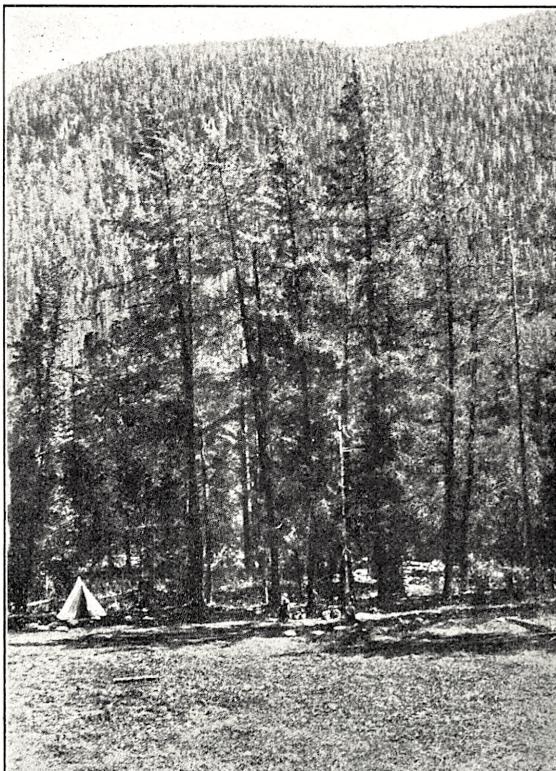


Fig. 20. *Larix sibirica* Ledeb. Trees of good size from Altai. (From KELLER, Altai I. 1914).

No. 2545), and from a forest east of Urga and north of the river Tola in Manchuria (C. W. CAMPBELL, 1902, Brit. Mus.) shows flowering cones of just such a colour, but, as a rule, they are of a lighter red, or almost green. The cone is 3—4,5 cms. long, composed of numerous scales, 30—40 in number, and is in this particular reminiscent

of the cone of *L. decidua* or *L. Gmelini* var. *olgensis*. Its incurved cone-scales, with their inflexed free margins nevertheless constitute *L. sibirica* a well-defined species, and its characteristics do not appear to vary much,

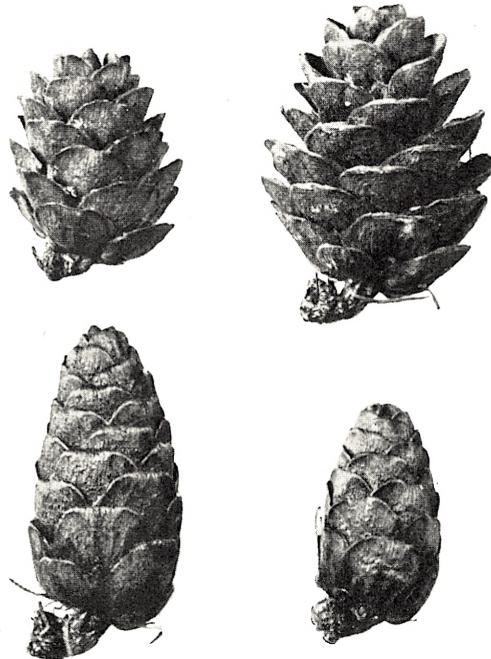


Fig. 21. *L. sibirica* Ledeb. Kuretj on the western side of Lake Baikal, in mixed forest, leg. Sukatschew, 1928. (Nat. size, upper row dry, lower row wet).

although it shows some transition into *L. decidua* in the most westerly area of occurrence, *L. decidua* var. *polonica* being a stage approaching *L. sibirica*. The outer-side of the cone-scale is, moreover, faintly pilose to closely matted, chiefly at the base. At maturity, the cone-scales open more than is the case with *L. decidua*, but not so much as *L. Gmelini*, and the wing of the seed does not reach quite as far as the free margin of the cone-scale.

L. sibirica was introduced into Denmark by SCHÄFFER, and it was planted in the Castle Garden at Hørsholm in 1796 (A. OPPERMANN, 1923, p. 257), but it has never become common, although it is to be found in several dendrological collections, and experiments are still being made with it in forestry, but on the whole it does not seem to grow well with us, and is usually strongly attacked by *Dasyscypha Wilkommii*.

Herb. Mat. examined:

Altai, LEDEBOUR (Kew). — Altai (Brit. Mus.). — Sasan Gebirge, Chonna Engate, STUBENDORFF 44. (Brit. Mus.). — Little Atlim and Jumbemjol, Siberia, c. 1880, CH. HAGE (Hort. Bot. Haun.). — East Mongolia, forest E. of Urga and N. of Tola River 1902, C. W. CAMPBELL (Brit. Mus.). — Prov. Irkutsk, distr. Balagansk, in insula fl. Angara pr. Szczerbaczewa, 1907, Herb. Fl. Ross., Mus. Bot. Acad. Imp. Petropol. edit. (Hort. Bot. Haun.). — Mongol & Turkestan Exp. 1910, M. P. PRICE, Gloucester. Kobdo River, Mongol.; several other specimens from the same Expedition without locality (Kew). — KASNEZKY, Alatau reg. flum. Tom. 1909, B. KLOPOTOV (Kew). — Pl. of Siberia, F. N. MEYER. Near Sajansk, S. W. Siberia, 1911 (Kew). — Pl. of Siberia, F. N. MEYER. Near Ak-selan, Altai 1911, (Kew). — St. Irkutsk, W. SUKATSCHEW, 1928 (Hort. Bot. Haun.). — The Bays Kurkut and Koty, Mt. Chargana and at the village Kuretj, all on the western side of Baikal lake, W. SUKATSCHEW, 1928 (Hort. Bot. Haun.).

9. *L. decidua*, MILLER: Gard. Dict. 8'. 1768.

K. KOCH: Dendrol. 1873, p. 258. — KIRCHNER, LOEW & SCHRÖTER: Lebensgesch. Blütenpfl. Mitteleuropas I, 1906, p. 155. — REHDER: Man. Trees and Shrubs, 1927, p. 51. —

Syn:

Pinus Larix, LINNÉ: Spec. Pl. 1753, p. 1001. — LEDEBOUR: Fl. Ross. III, 1846—51, p. 672. —

Abies Larix, POIRET in LAMARCK: Dict. VI, 1804, p. 511. —

L. europaea, DE CANDOLLE in LAMARCK: Fl. Franc. III, 1805, p. 277¹. — CARRIÈRE: Traît. Conif. 1855, p. 276. — ELWES & HENRY: Trees, Gr. Brit. and Irel. II, 1907, p. 349. — BEISSNER: Nadelholzk. 1909, p. 311. — DALLIMORE & JACKSON: Handb. Conif. 1923, p. 281.

¹ On the title page is given 1815, but it should be 1805; according to a note from A. DE CANDOLLE. Conf. ELWES & HENRY, II, 1907, p. 349. Note. —

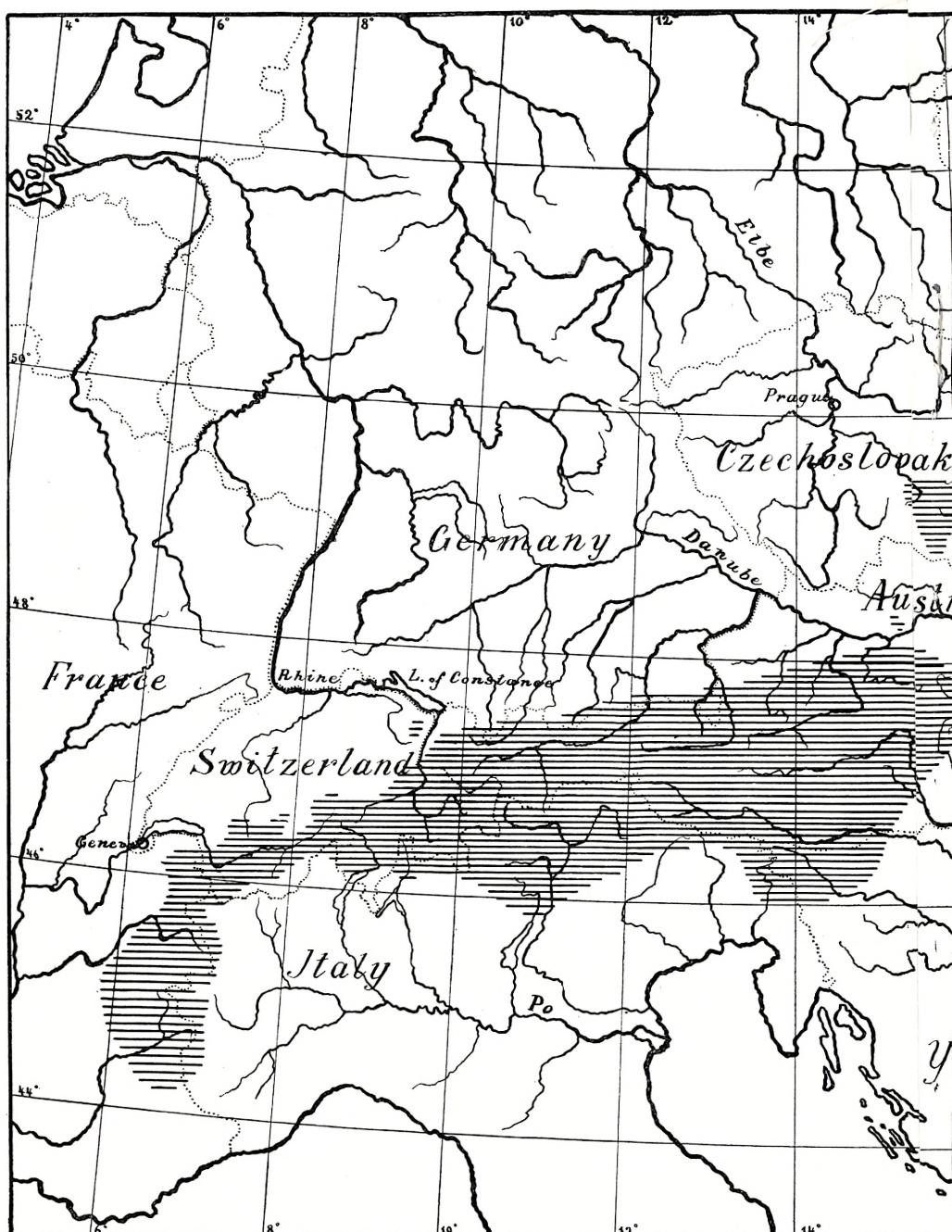
Larix larix, KARSTEN: Pharm. med. Bot. 1882, p. 326. — SARGENT: Silv. N. Am. XII, 1898, p. 3. Note. — ASCHERSON & GRAEBNER: Synop. 2'. I, 1913, p. 313.

The European Larch, *L. decidua*, extends from Dauphiné and Provence northwards and eastwards through the Alps to a point 40—50 km. south-west of Vienna, where its main area of occurrence reaches the most extreme northwesterly point. In the north-west corner of Yugoslavia and the north-east corner of Italy it reaches southwards to lat. 46° N., extending to lat. $44\frac{1}{2}^{\circ}$ N. in the west (WILLKOMM: Forstliche Flora, 1887, p. 144), and probably even a trifle further southwards to between lat. $44\frac{1}{2}^{\circ}$ — 44° N. It also occurs spontaneously towards the north-east in the southern district of the Sudetic Mountains and Tatra, and there may be two isolated localities in the Transylvanian Alps.

The occurrence of the larch in the French Alps has been mentioned sufficiently frequently (GRENIER & GODRON: Fl. France, III, 1855, p. 156; HONORÉ ARDOINE: Fl. Alp. Maritim, 1867, p. 346; ROUY: Fl. France, XIV, 1913, p. 359), but a detailed description, such as, for example, CHRIST's account of the species in Switzerland, is wanting. It is found in Savoy, Dauphiné, and in the Provincial Alps and no doubt extends somewhat into the Maritime Alps, its southern limit being probably, as already stated, between lat. 44° and $44\frac{1}{2}^{\circ}$ N. BRIQUET's account of the larch in the French Alps which approach the Lake of Geneva (BRIQUET in Ann. Conserv. & Jard. Génève, III, 1889, pp. 46—146), indicates an occurrence in larger or smaller quantities at an elevation of 600—1800 m. above sea-level, and points to the fact that the natural forests have been greatly over-exploited, and finally, that it is

partly being superseded by other kinds of trees. In all probability, a similar state of affairs holds good for its distribution in a southerly direction, where it is nevertheless found growing higher up in the mountains. Thus it is found forming dense woods at an elevation of 2300 m., and can be seen in small groups as high as 2400—2500 m. above sea-level (FLAHAULT in COSTE: Fl. France, I, 1901, and in Rev. Eaux et Forêts, 1901).

The border-line of distribution in the present paper has been drawn in accordance with CHRIST's map of the occurrence of the larch in Switzerland (CHRIST: Pflanzenl. Schweiz, 1879, Map II), and is continued in an easterly direction in conformity with the statements of KERNER and CIESLAR (KERNER: Pflanz. Donauländer, 1863, and CIESLAR in Centralbl. Forstw. 1904, pp. 2—9). Of these the latter is one of the most recent and detailed descriptions of the geographical distribution of the European Larch, and is the work which has been most closely adhered to here. The small area of occurrence north of the Danube near Pöggstall and Jaurling has, nevertheless, been included on the authority of KERNER'S positive statement that it grows wild in this locality (KERNER: l. c. p. 158). The area of distribution in Czecho-Slovakia on the south-easterly frontier of Bohemia, and the south-easterly portion of the Sudetic Mountains, is drawn according to CIESLAR and HAYEK (HAYEK: Die Pflanzendecke Österr. Ung. I, 1916). HAYEK remarks, that it is hardly possible to define with any degree of certainty the area of distribution where the larch grows wild, and the same is undoubtedly the case with regard to the other area on the Bohemian frontier. There appears, however, to be no doubt that the larch exists in the wild



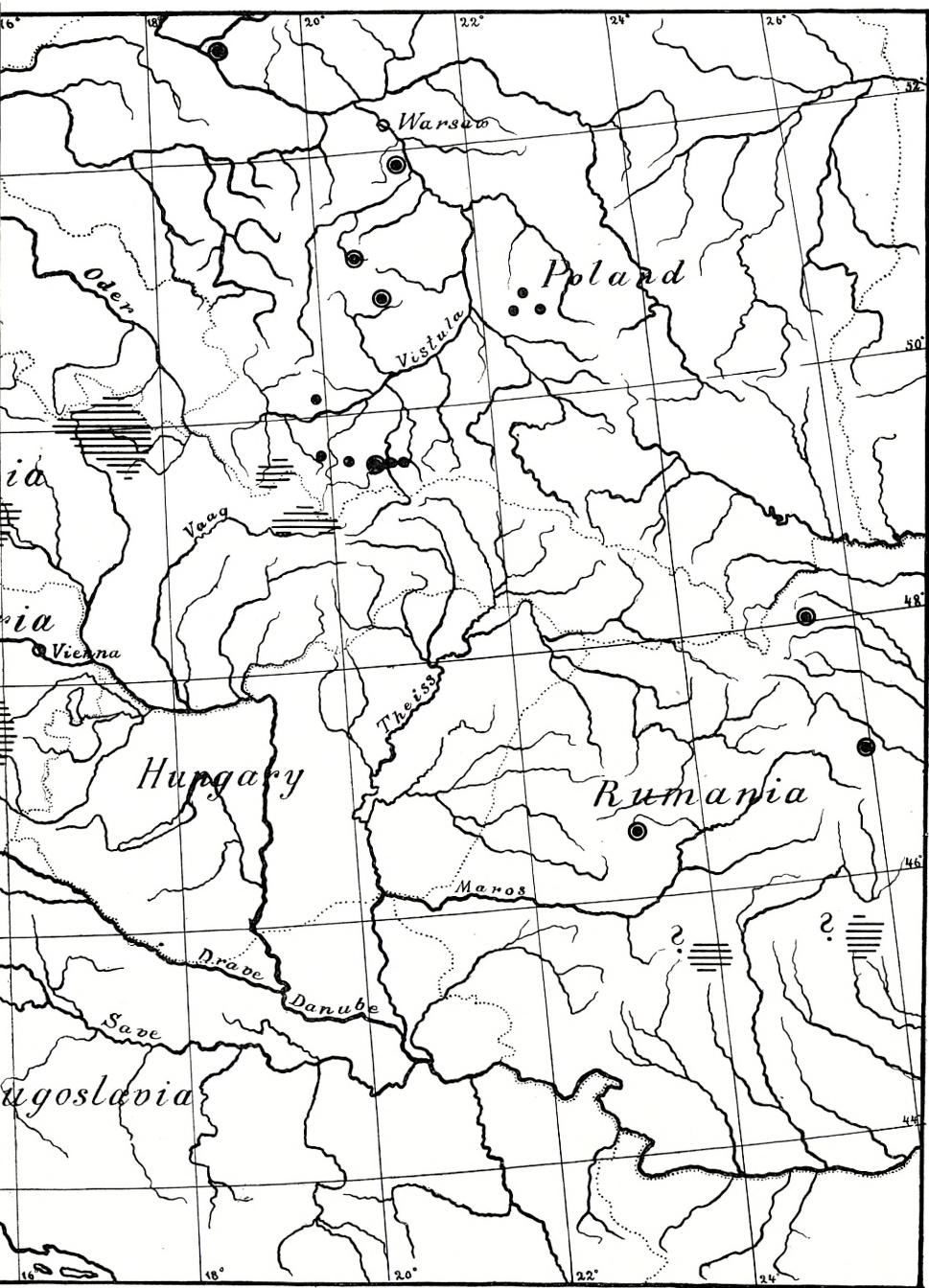
≡ *Larix decidua, Mill.*

L. d. var. polonica, (Raeib.) nob.

◎ *Natural Forest.*

● *Single Specimens.*

Map



state in both these areas; the only point of uncertainty is the extent of the two localities in question.

Of the two smaller localities still further eastwards, the most southerly lies in Tatra, where the larch occurs scattered on the slopes towards the valley of the Waag (CIESLAR: l. c. p. 4; HAYEK: l. c. pp 343 and 395; and SAGORSKI and SCHNEIDER: Fl. Centralkarpathen, I, 1891, p. 569). The forest-line here is formed of stunted larches, which in the highest parts grow at an elevation as high as 2000 m. above sea-level. The other locality north-west of Tatra lies in Babia góra on the frontier between Czecho-Slovakia and Poland (VIERHAPPER in Öster. Bot. Zeitschr. LXI, 1911, p. 229. Vide CIESLAR in Centralb. ges. Forstw. XL, 1914. p. 182, Note).

Beyond the area of distribution mentioned here, *L. decidua* has also been reported far out towards the south-east in the Transylvanian Alps, where HAYEK cites two localities, one to the south (see Map VII), and the other to the west of Kronstadt, in the Cibin Mountains, where it is found in the neighbourhood of the Zood valley at an elevation of 1400 m. above sea-level and upwards. The first-mentioned locality has also been described by MAACK (Zeitschr. Forst. Jagdw. XXXVI, 1904, p. 644), who gives a detailed account of forest remains, including specimens of considerable dimensions in the mountains, growing at altitudes from 1300—1600 m. above sea-level, and mentions that timber for the castle at Sinai was fetched from this spot. The larch in both these localities is undoubtedly the original species; the only point not decided being whether the tree is the typical *L. decidua*, as there seem to be reasonable grounds for believing that it may be *L. d. var. polonica*.

The colour of the young shoots and the colour of the

leaves is reminiscent of the West-Siberian Larch, which, in the coneless state, is most easily distinguishable from *L. decidua* by the scent of dried specimens, absent in the case of the latter, as mentioned under *L. sibirica*. The young shoots are smooth and yellowish, the leaves 2—3 cms. long, of a fresh, green colour. The bracts, which are of a deep purple-red are, during the flowering season, much longer than the green, or faintly red, cone-scales, which they entirely cover. This purple-red colour is absent from the bracts only in exceptional cases, the whole female cone being then green or whitish instead. The last-mentioned form (*flore albo*, Loudon, 1838) is found in Wallis, the Engadine, and in the neighbourhood of Flühelen in Switzerland (CHRIST: l. c. p. 225; ASCH. & GRAEB. l. c. p. 314). The cone is long and cylindrical, consisting of a large number of scales — 30 to 40 — and is generally 2,5—4 cms. long, but specimens as long as 6 cms. have been collected by COAZ in the Münster valley at Graubünden (BEISSNER: 1909, p. 312, Note). The cone-scales are straight and thin at the free margin, which is broad and rounded, or slightly incurved. The seed-wings are as long as the cone-scales, and reach their extreme edges, so that they are, relatively, a trifle longer than in the case of *L. sibirica*. The exterior of the cone-scales is smooth or pilose, but seldom so pronounced as in the case of *L. sibirica*, and the bracts of the mature cone are visible at the extreme base of the cone, being wholly covered on the other parts.

During the younger period of growth, the tree is pyramidal in shape, but the appearance becomes less pronounced the older it becomes. The bark of old trees becomes furrowed, and sheds in larger or smaller plates, thus exposing portions of the reddish-brown inner bark. The heart-wood is

handsome, strong, and of great durability; its value is further increased by the trunk being frequently straight,



Fig. 22. *L. decidua* Mill. Cones of cultivated specimens from Denmark,
8 different collections ($\frac{3}{4}$ nat. size, all wet).

and often attaining considerable dimensions. The greatest height observed is presumably 53,7 m., or perhaps a trifle higher (OPPERMANN: 1923, p. 216; vide ELWES & HENRY: II, 1907, p. 349). The corresponding diameter was 1,1 m.,

which indicates a well-formed tree, but far greater girths combined with less height have been observed.



Fig. 23. *L. decidua* Mill. Cones of cultivated specimens from Denmark, 8 different collections. ($\frac{3}{4}$ nat. size, the same cones, all dry).

L. decidua often varies in its growth, and several well-pronounced forms have been found — pendulous, globular, and so on —. CIESLAR has differentiated the larch found in the Sudetis as a separate form with more slender trunk

and crown, thinner branches, later leafing, and earlier fall (CIESLAR: l. c. 1914, pp. 171—174; vide SCHREIBER in Centralsb. ges. Forstw. 1921, p.p. 1—30 and pp. 76—99), and the larch which has been grown in Scotch forests for the last two hundred years is also regarded as a separate form with good qualities from the forestry point of view (G. SCHOTTE, 1917; A. OPPERMANN, 1923). The height of 53,7 m. with a corresponding diameter of 1,1 m. was found at Jägerndorf in the south of the Sudetic Range, which shows it to have been discovered within the area indicated by CIESLAR as being the district for the good Sudetic Larch.

The European Larch is one which has been cultivated for a long period; it was introduced into Danish forests by v. LANGEN in 1763, or even perhaps in 1745, and is now a common forest tree. One of the finest plantations is to be found in Tinghus Plantation in Grib Forest. It originates from 1777, and in 1923 the largest tree had attained a height of 34,5 m. with a girth of 85,5 cms. 1,3 m. above the level of the ground, this and other trees in the plantation being of particularly good shape (A. OPPERMANN, 1923).

Herb. Mat. examined:

Numerous cultivated specimens from Denmark, Sweden, Norway, Scotland, North America etc., in different herbaria.

9 b. *L. decidua*, var. *polonica* (RACIBORSKI 1890) OSTF. & SYRACH L., in Pflanzenareale II. 7 1930.

Syn: *L. polonica*, RACIBORSKI: Kilka slow omdrzewiu w Polsce, (Einiges über die Lärche in Polen) 1890, and in Z. WOYCICKI: Obrazy reslinoisci Królestwa Polskiego (Vegetationsbilder aus dem Königreich Polen) 1912. — SZAFAŘEK, in Kosmos XXXVIII, 1913, p. 1298. — SUKATSCHEW: Entwicklungsgeschichte der Gattung Larix in Lesnoje Djebo 1924 (Ref. in Bot. Centralb. V, 1925, p. 297).

L. europaea, KÖPPEN, Geogr. Verb. Holzgw. europ. Rusl. II, 1889, p. 484—487. — ASCHERSON & GRAEBNER: Synop. mitteleurop. Fl. 1, I, 1897, p. 203. — ELWES & HENRY: Trees, Gr. Brit. and Irel. II, 1907, p. 352—353. — Non D. C.

L. sibirica, CZIHAK & SZABO in Flora, 1863, p. 278. — JANKA, in Oestr. Bot. Zeitschr. 1868, p. 665. — KANITZ: Pl. Roman. 1879—81, p. 139. — BRANDZA: Prod. Fl. Roman 1879—83, p. 433. — GRECESCU: Consp. Fl. Roman. 1898, p. 539. — PANTU & PROCOPIANU-PROCOPOVICI, in Bull. Herb. Inst. Bot. Bucarest, 1901, p. 131. — HORNUZAKI, in Oestr. Bot. Zeitschr. LXI, 1911, p. 407. — VIERHAPPER, ibid, 1911, p. 228—231. — ASCHERSON & GRAEBNER: Synop. mitteleurop. Fl. 2'. I, 1913, p. 314. — PRODAN: Fl. Roman. I, 1923, p. 29. — Non Ledeb.

Outside the area of distribution hitherto treated of, the European Larch appears also in Poland as a special race. KÖPPEN has given a detailed description of its distribution (KÖPPEN: l. c. II, 1889, pp. 484—487), and has also cited some

localities where fossil remains are found, north and east of the existing remnants of the primitive larch forests in Poland, thereby proving that the larch enjoyed a wider distribution in prehistoric as well as early historic times than it does at the present day. All these forests of wild larch, however, were classified by KÖPPEN as well as by all other botanists of an earlier date as *L. decidua*, until RACIBORSKI in 1890 showed that the larch from the old Polish stock differed morphologically from the typical European Larch, and bore a close resemblance to *L. sibirica*, for which reason he classified it as an independent species, *L. polonica*.

SZAFER in 1913 went closely into the question regarding the justification of its being regarded as an independent species, and gave the first detailed description of its characteristics, at the same time examining it on the spot. The result of his observations convinced him, that the classification was justified, and that its systematic characteristics

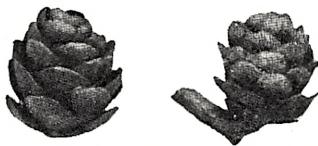


Fig. 24. *Larix decidua* Mill. var. *polonica* (Racib.) Ostf. & Syrach L. Cones of the typical form. Nat. size. (From Szafer 1913).

gave it a place between *L. decidua* and *L. sibirica*. With regard to its distribution, he showed that the larch in Tatra and Babia góra (West Beskiden) in reality is true *L. decidua*, while on the contrary, the larches found in the wild state on the north-east of this locality in Poland all belong to the Polish Larch. Its intermediate position between the other two European representatives of larch is clearly shown by material from its natural habitat, and from SZAFTER's analysis of the flowers and cones (SZAFTER: I. c. Plates I and III). The shape of the cone is strongly reminiscent of a small-coned specimen of *L. decidua*, but the cone-scales are more rounded, resembling those of *L. sibirica*, and less emarginate at the free margins than those of *L. decidua*. The cone is truncate like that of *L. sibirica*, and not so pointed as that of *L. decidua*. The reason for the cones being, as a rule, small, may possibly be, that they are taken from very old trees. It seems to be a fact that the cone of *var. polonica* is smaller than that of either *L. sibirica* or *L. decidua*. SZAFTER differentiates two types, *f. typica*, and *f. pienina*, the former of which has completely rounded cone-scales, those of the latter having a slight emargination, thus resembling *L. decidua*. He further differentiates between two forms according to the colour of the flowering cone, namely, *f. rubriflora* and *f. viridiflora*, so that both colours can occur here just as in the case of the European Larch: but the green colour, which is the exception with *L. decidua*, is described as common in the case of the Polish Larch.

As far as it is possible to judge from well preserved material and SZAFTER's detailed treatment, there do not appear, however, to be sufficient grounds for maintaining it as an independent species, as its close resemblance to



Fig. 25. *L. decidua* var. *polonica* (Racib.) Ostf. & Syrach L. A very old tree in Chedmowa Góra reservation in Poland (photo. by W. Szafer).

L. decidua makes it more natural to consider it as a variety of the latter.

L. d. var. polonica is only found in the remains of forests, and then as a rule only in small groves. Most of

the specimens are old individuals, and young trees are not common. The photographs kindly sent by SZAFER certainly bear witness to trees of considerable size, but unattractive in shape (Figs. 25 and 26). The first plantations visited by RACIBORSKI are said to have been very beautiful, and CIESLAR was



Fig. 26. *L. decidua* var. *polonica* (Racib.) Ostf. & Syrach L. Natural forest, Chedmowa Góra reservation, Poland. (photo. by W. Szafer).

thus induced to suggest a trial with the Polish Larch in forest culture, as he thought it would prove to have the same valuable properties as the larch in the Sudetics (CIESLAR l. c. 1914, pp. 182 and 183).

The systematic position of the Polish Larch having been demonstrated, as an intermediate form between the European Larch and the West-Siberian species, a possibility is obtained of being able to explain the systematic position of the larch in its spontaneous occurrences in Rumania, where it has been classified alternately as *L. decidua* and *L. sibirica*, but the question is still incapable of a full explanation.

In Rumania as it is at present, the larch is cited as occurring spontaneously in five different localities; WILLKOMM has mentioned a sixth near Bistritz (l. c. 1887, p. 144), but



Fig. 27. *Larix decidua* var. *polonica* (Racib.) Ostf. & Syrach L. Poland, Chelm at Nowa Slupia. (From Szafer 1913).

this has never subsequently been confirmed, and is therefore not taken into account here. WILLKOMM thought it probable that the European Larch reached its extreme south-easterly limit in the districts round Kronstadt, but CIESLAR did not consider that sufficiently reliable evidence of its occur-

rence east of Tatra had been produced. Our own opinion is that the five localities mentioned here can be relied upon.

As already mentioned (p. 74), the two most southerly localities are those cited by HAYEK, and classified as *L. decidua*, namely, the Cibin Mountains and the mountains to the south of Kronstadt, and as we have no material at our disposal regarding these two localities, they must for the present be regarded as *L. decidua*, even though their geographical position renders it probable that they may belong to *L. decidua var. polonica*; the three localities in the north must, in fact, be classified with this variety (see Map VII).

The facts regarding these three localities are as follows: CZIHAK & SZABO make a reference to *L. sibirica* in Rumania in 1863 (Flora 1863, p. 278), and in 1868 JANKA gave a detailed description of his discovery of *L. sibirica* at Ceahlau (Östr. Bot. Zeitschr. 1868, pp. 365, 366). These statements as well as others of still older date (1835 and 1842) are quoted by KANITZ in support of the discovery of *L. sibirica* in Moldavia (KANITZ: Plantas Romaniae, 1879—81, p. 139). Later Rumanian botanists as well as others are agreed that the tree is *L. sibirica* (BRANDZA, GRECESCU, PANTU & PROCOPIANU-PROCOPOVICI, HORNUZAKI, VIERHAPPER, and PRODAN).

Other botanists have had doubts as to its being *L. sibirica* (ASCHS. & GRAEBN. 1897, and ELWES & HENRY, 1907). ASCHERSON & GRAEBNER, having in their first edition adopted a sceptical attitude, state in the second edition, that they are now satisfied that the tree in question was the true *L. sibirica*.

The light-coloured flowering cones and their pilosity have been specially quoted as being an indication that the tree found at Ceahlau in Moldavia (the most south-easterly

of the three Transylvanian localities where *var. polonica* occurs), and in Bukovina near Krasna-Ilska (the most north-easterly), is *L. sibirica*, but this is insufficient for classifying them as such. Specimens in the Fl. Roman. exsicc. No. 331 b (Kew.; Brit. Mus.; Hort. Bot. Haun.) show that the larch at Ceahlau belongs to the intermediate type between *L. decidua* and *L. sibirica*, and the same is the case with the specimens (No. 331 a) from the Transylvanian district, Turda-Aries, Trascau, 1924. The last-mentioned locality lies a little to the south-west of Klausenberg (the most south-westerly of the three Transylvanian localities for *var. polonica*).

The larches at Ceahlau and near Turda must accordingly be classified as *L. decidua var. polonica*, and the third locality just to the north of them in Bukovina should undoubtedly receive the same classification, while the classification of the two southern localities remains an open question until material comes to hand.

Herb. Mat. examined:

Fl. Roman. exsicc. Nos. 331 a and 331 b (Kew; Brit. Mus.; Hort. Bot. Haun.). — Forest of Maijouv, near Kielce, Poland, 1921, A. HENRY (Herb. A. HENRY, Dublin).

10. **L. laricina** (Du Roi, 1771) K. KOCH: Dendrol. 1873, p. 263. —

BRITTON & BROWN: Ill. Fl. U. S. & Canada, I, 1913, p. 60. — SUDWORTH in Bull. Agric. No. 680, 1918, p. 3. — SARGENT: Man. Trees. N. Am. 2^{ed}. 1921, p. 31. — REHDER: Man. Trees and Shrubs, 1927, p. 52. —

Syn:

Pinus laricina, Du Roi, Observationes Botanicae, 1771, p. XLIX.

— WANGENHEIM: Beytr. Nordam. Holz. 1787, p. 42, cum icon. — *P. Larix Americanæ*, PALLAS: Fl. Ross. I, 1784, p. 2. Tab. 1, Fig. E. —

P. intermedia, DU ROI: Harbk. Baumz. II, 1800, p. 114. —

Larix americana, MICHaux: Fl. Bor. Am. II, 1803, p. 203. — REGEL in Gartenfl. XX, 1871, p. 105 et in Act. Hort. Petrop. I, 1871, p. 160. — SARGENT: Silv. N. Am. XII, 1898, p. 7, cum icon. —

Pinus microcarpa, LAMBERT: Genus Pinus, I, 1803, p. 58, cum icon. — PURSH: Fl. Am. Sept. II, 1814, p. 645. —

Larix microcarpa, DESFONTAINES: Hist. Arb. II, 1809, p. 597 — CARRIÈRE: Traît. Conif. 1855, p. 275. — GORDON: Pinetum, 1858, p. 129. —

Pinus pendula, PURSH: Fl. Am. Sept. 1814, II, p. 645. — HOOKER: Fl. Bor. Am. II, 1840. — DE CANDOLLE: Prodr. 1848. — Non SOLANDER. —

Larix pendula, MACNAB, in Quart. Journ. Agric. V, 1834—35, p. 601. — HOOKER: Fl. Bor. Am. II, 1840. — Non SALISBURY. —

L. intermedia, LAWSON & SON, in Agric. Man. 1836, p. 389. —

L. decidua var. americana, HENKEL & HOCHSTETTER: Syn. Nadelholz. 1865, p. 133. —

L. alaskensis, W. F. WIGHT, in Smiths. Misc. Coll. L. 1907, p. 174, Tab. XVII. —

The small-coned American Larch has a very wide area of distribution. The boundary-line extends unbroken from the extreme east of Newfoundland westwards over Canada and the northern U. S. A. to the Rockies, and north-west to the mouth of the Mackenzie River. From this point there is a gap in the line from the water-shed in the northern spur of the Rockies to the interior of Alaska, where it reappears along the banks of the Yukon River, its tributaries, and lesser streams. The most northerly point is situated at the mouth of the Mackenzie, and a little to the east at the Anderson River; it nearly, but never quite, reaches lat. 70° N. (see Map VIII). The most southerly localities lie to the south of the Great Lakes, reaching lat. 40° N. south of Lake Michigan, and a trifle more southerly nearer east (about lat. 39° N.). SUDWORTH's statements regarding its occurrence on the extreme north of the coast of Labrador right up to Baffin Land (U. S. Bull.

Agrie. No. 680, 1918, Map 7) are very improbable, and we have been unable to discover any evidence in support of them, either in the shape of other records or specimens from Baffin Land.

Within such wide bounds, it is only natural that the tree should vary somewhat in growth from the good to the poor localities, and from south to north, but it seems otherwise to be a very uniform species, varying but little morphologically. It attains its best development on well-drained ground around the Great Lakes, but here, just as elsewhere within the wide bounds of its occurrence, it is not the dominating tree where the soil is richer and also appeals to other more shadow-enduring species. Most frequently it will be found relegated to low-lying, damp soil, where other trees cannot follow it, and also in the extreme north it becomes the dominating tree. It succeeds in thriving and forming extensive, dense forests even in the very damp areas. In the north it reaches the extreme forest-line together with *Picea mariana*, *P. canadensis*, and other species of trees, or it is found forming the forest-line alone. In the most northerly localities, where it grows together with others, it is the most vigorous species, succeeding in developing as a small tree when other kinds only manage to exist as creeping, stunted individuals. With regard to temperature and humidity, *L. laricina* is capable of growing under very widely differing conditions. HUTCHINSON states its powers of existing with or without water to be three times as great as those of *Alnus incana* (HUTCHINSON, 1918, p. 482).

On marshy ground and in the extreme north, it certainly does not grow as large as in the best localities, but on the marshes in the southern portion of the area it can still



Map VI

- a. *Larix laricina*,
- b. .. *occidentalis*
- c. .. *Lyallii*, P.



II.

(Du Roi), K. Koch
is, Nutt.
arl.

attain a height of 12—15 m. (SARGENT: 1918, p. 9), and in Alaska a height of about 10 m. is reached (KELLOGG in Forest Serv. Bull. No. 81, 1910). Statements from Minnesota are extant of its attaining a height of 35—40 m. in the districts around the Great Lakes, where, as already stated, it grows best; HENRY has there measured a specimen 24,3 m. in height with a girth of about 1,4 m. (HENRY & ELWES, II, 1907, p. 393), but as a rule, its extreme height is given as being only 18—20 m. (SARGENT: 1921, p. 31; REHDER: 1927, p. 52).

The tree possesses both in its earlier and its later years a pyramidal crown, owing to the shortness of its lateral branches. Branches of the second order are generally pendulous, and contribute towards giving the tree its characteristic appearance. The bark presents a peculiarity in peeling off in small, thin flakes in a manner somewhat similar to that of *Picea abies*. The leaves are green, or a light blueish-green, narrow, and 2,5—3,5 cms. in length. The pronounced keel on the under-side gives them a triangular appearance, seen in transverse section. The young shoots are light-coloured, smooth, or with a slight down, the cones when flowering varying in colour from light red to green.

The mature cone presents the most pronounced characteristic of the species, and varies only to a very slight degree. The cone-scales are thick, bright, smooth, and distinctly arcuate, 12—15 of them together forming the 1,5 cms. long cone. The bracts are $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{2}$ as long as the cone-scales, and vary somewhat in shape, the mucro being either rather shorter or rather longer, and the angle between it and the rest of the free margin of the bract more or less pronounced; the angle is often a distinct right-angle.

On the basis of specimens from Tanana on the Yukon River, WIGHT has distinguished the larch in Alaska as a separate species, *Larix alaskensis* (W. F. WIGHT: A new



Fig. 28. Marsh with *L. laricina* and some *Picea*. Canada, Ont. Holland River near Toronto. Aug 1924. (C. H. Ostf. phot.).

Larch from Alaska. SMITHSON. Misc. Coll. L., 1907, p. 174, Table XVII). Of the characteristics which are said to distinguish it from *L. laricina*, the following are the most important. The bracts are more evenly pointed than in the case of *L. laricina*, where they are described as „more

broad-shouldered" — alluding to the right-angle between the „mucro“ and the remaining free margin of the bracts. The cone-scales are fewer in number, longer, and narrower in the case of the Alaskan Larch, and, finally, the shorter

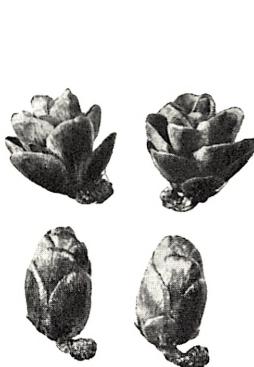


Fig. 29. *L. laricina* (Du Roi) Koch. Cones from Canada, Ontario, Lake Superior (leg. K. Heimbürger, 1928). (Nat. size, upper row dry, lower row wet).



Fig. 30. *L. laricina* (Du Roi) Koch. Cones from cultivated tree; Denmark, Bellevue near Beldringe, Præstø. (Nat. size, upper row dry, lower row wet).

leaves and slower growth are stated to be characteristic for the latter.

An investigation of the material from Fort Gibbon (lat. 65° N., long. 152° W.) which lies on the Yukon River, and is very close to Tanana, from which WIGHT's type came, confirms WIGHT's description, and there is no doubt that it fits the larch in Alaska. But this is not sufficient to separate it from *L. laricina*. In a large collection of cones from Lake Superior kindly sent us by Mr. K. HEIMBÜRGER 1927, several cones are to be found which exactly correspond to those from Fort Gibbon, and this will probably always be the case whenever there is abundant

material to hand. It must finally be stated, that in the analysis of the cone-scales and bracts of *L. laricina*, as given by BRITTON & BROWN, the bracts have exactly the form described by WIGHT for *L. alaskensis* (BRITTON & BROWN: Ill. Fl. 2nd. Ed. I. 1913, p. 60). Therefore *L. alaskensis*, WIGHT, cannot be maintained, either as a species or variety; it can only be regarded as a form of growth, influenced by inclement external conditions; a similar form will presumably be found further eastwards on the extreme northerly limit for the area of *L. laricina*. We have material from Fort Churchill, Hudson Bay, which supports this supposition.

Finally, it should be adduced for the sake of completeness, that HENRY (Gard. Chron. LVIII, 1915, p. 179, Note) wrongly classifies *L. alaskensis*, with *L. Gmelini*, supposing that it does not deviate from the small-coned *L. Gmelini* from Eastern Asia.

Larix laricina is found in a few old Arborets in England, where it has long been cultivated, but has never become common. In Denmark it is stated as planted in the Arboretum at Aalholm in 1832 (WEILBACH: Notes, Bibl. Hort. Bot. Haun.). A tree at Bellevue near Præstø which still exist probably dates from the same time and was in 1924 24,5 m. high with a girth of 1,5 m. (1,3 m. above the ground). The oldest mention of American Larch in forest culture in Denmark from about the year 1800 (OPPERMANN, 1923) we regard as not applying to *L. laricina*, but to



Fig. 31. *L. laricina* (Du Roi) Koch. Cones of *L. alaskensis* from Fort Gibbon, Alaska. U. S. Nat. Mus. No. 866498. (Nat. size, upper row dry, lower row wet.)

the supposed hybrid, *L. pendula*, our opinion being based upon still-existing specimens from that period. (See below under Hybrids).

Herb. Mat. examined:

In uligin. Am. Sept. (Brit. Mus.). — Labrador: Geol. & Nat. Surv. of Can. No. 24990, Fords Harbour, R. BELL, 1884 (Ottawa Herb.); Anatotak SECOUND 1928, 364 (Hort. Bot. Haun.). Ungava River, Fort Chino, SPREADBOROUGH, 1876 (red coned), (Ottawa Herb.), Ungava Bay, L. M. TURNER, 1884 (Gray Herb.); Sandwich Bay, White Bear River, 29. July 1926 (red coned) (Gray Herb.); Fl. of the Labrador Peninsula, Saguenay Co.; Archipel Quapitagone, H. ST. JOHN, July 1915 (Ottawa Herb.). — Canada, Miss. BRENTON (Kew). — Forêt ou nord du Fort Carlton, BOUGEAU, 28. Maj 1858 (Kew). — Brouagne, H. ST. JOHN, Aug. 1915 (red coned) (O. H.); also colls. from Labrador in U. S. Nat. Herb. — New Foundland: Bay of Islands, North Arm, FOGG, 1926 (Gray Herb.). — Strait of Belle Isle, 1924, FERNALD etc. (Gray. Herb.). — In the Gray Herb. 8 other colls. of New Foundland. Colls. also seen in U. S. Nat. Herb. — Flora des Iles St. Pierre et Miguelon (Gray Herb.). Fl. of Newfoundland no. 157, St. Johns, 1894, ROBINSON & SCHRENK (Ottawa Herb.; Kew; Hort. Bot. Haun.). — Fl. of W. Newfoundland, Bay of Island, 1910, FERNALD & WIEGAND, no. 2408 (Brit. Mus.). — Fl. of Newfoundland, Valley of Exploits River, Grand Falls, 1911, FERNALD & WIEGAND, no. 4417 (Kew; Hort. Bot. Haun.). — Interior Newfoundland, ED. BRENTON, 1912. (Kew). — Prince Edward Island, Brackley Point, MACOUN, June 28, 1887 (Very small coned, the new cones red) (Ottawa Herb.). Magdalen Isles, FR. JOHANSEN, July 1917 (Ottawa Herb.). — Fl. of Prince Edward Island, Queens County, Brackley, Point Road, 1912, FERNALD, LAND & JOHN (Ottawa Herb.; Brit. Mus.; Hort. Bot. Haun.). — Fl. of Magdalene Island, Quebec, 1912, FERNALD & WIEGAND, no. 6716, Grindstone Isl. — (Further Fragm. from N. B. Maine, Mass. Michigan), (Brit. Mus., Gray Herb. and U. S. Nat. Herb.). — New Brunswick, CAMPBELLTON, 1876 (Ottawa Herb.). — Gaspé Co., Mt. Albert, FERNALD & COLLINS, July 1906 (red coned), (Ottawa Herb.). — Montmorency Falls, MACOUN, June 1915 (red coned) (Ottawa Herb.). — 7 colls. from Quebec (Gray Herb.). — Quebec, Flamand, leg. K. HEIMBURGER, 1926, C. H. OSTENFELD: Canadian Plants, no. 626 (Hort. Bot. Haun.). — Ontario: 3 colls. in Ottawa Herb. — Massachusetts, 1 coll. (Gray Herb.). — Rhode Island: 1 coll. (Gray. Herb.). — Newport, Nova Scotia, June 18, 1918, J. G. JACK. (Arn. Arb.). — Arctic Canada, Churchill, Hudson Bay 16-7-1923., Hort. Bot. Haun.; BIRKET SMITH (5. Thule Expedition 1921 —24, red cones). — St. Thomas, Ontario, 1906, Geo. L. FISCHER (Arn. Arb.). — Churchill, Hudson Bay, 1910. J. M. MACOUN (red coned, rather few scales in the cone). (Ottawa Herb.). — Manitoba, Near Branden, MACOUN, 1896

(very small coned). (Ottawa Herb.). — Ohio: 1 coll. (Gray Herb.). — Buffalo, G. W. CLINTON (Brit. Mus.). — Maine, Dr. A. GRAY, 1877 (Kew). — Maine, J. BLAKE (Brit. Mus.). — BROWNVILLE, Maine, Aug. 29, 1895, J. G. JACK (Arn. Arb.). — New Hampshire, 5 colls. in Arn. Arb. at Gray Herb. — Adirondacks Mt. New York, T. S. BRANDEGEE, 1884, Ex. Herb. Univ. Calif. (Hort. Bot. Haun.). 1 other coll. of New York (Gray Herb.). — Near Port Huron, St. Claire Co. Michigan, C. K. DODGE, October 11, 1891 (Arn. Arb.). — North of College, Agricultural College, Michigan, 1898 (Arn. Arb.). — Roadside near Douglas Lake, Cheboygan Co., Michigan, J. H. EHLERS, July, 7, 1917. (Arn. Arb.). — Michigan, 3 colls. one red coned (Gray Herb.); also in U. S. Nat. Herb. — WISCONSIN: 3. colls. (Gray Herb.). — Illinois (Gray Herb.). — Maryland, Pennsylvania, New Jersey and Indiana (U. S. Nat. Herb.). — Saskatchewan, North of Prince Albert, MACOUN, 1896 (small coned) (Ottawa Herb.). — N. W. Ter., Lat. 61° Long. 104° , TYRELL, 1893 (Ottawa Herb.). — Lake Huron, Dr. TODD (Kew.). — Winnipeg Lake, 1884, Jas. M. MACOUN (Ottawa Herb.; Brit. Mus.). — Lake Superior, HEIMBURGER 1928 (Hort. Bot. Haun.). — Heron Bay, C. H. OSTENFELD, 1924 (Hort. Bot. Haun.). — Charlotte, Vermont, 1877, C. G. PRINGLE (Kew.). — Mac. Cubbins Lake, Minnesota, E. P. SHELDON, May, 1895. Ex. Herb. Univ. Calif. (Hort. Bot. Haun.). — Swamps at Mineral Springs 1913, OVE PAULSEN (Hort. Bot. Haun.). Dease River, Northern Brit. Col., DAWSON, 1887 (Brit. Mus.; Ottawa Herb.). — Kokomo Creek, 40 ml. north of Fairbanks, Alaska, L. M. PRINGLE, Aug. 17, 1909. (U. S. Nat. Herb. et ex U. S. Nat. Herb. in Hort. Bot. Haun.). — Fort Gibbon Alaska, A. G. MADDREW, Ex. Herb. U. S. Nat. Herb. (Hort. Bot. Haun.). — Fort Gibbon along the Yukon River, A. S. HITCHCOCK, 1909 (U. S. Nat. Herb.). — E. KOEHN: Herb. dendrologicum (Hort. Bot. Haun.).

IV. Hybrids.

There are three areas where two different species of larch meet in nature. In two cases, those of *L. Potanini*—*L. Mastersiana*, and *L. occidentalis*—*L. Lyallii*, the species are so little known and so closely related, that it has hitherto been impossible to distinguish hybrids between them. In the third case, however, where the question is one of two widely differing species, *L. sibirica*—*L. Gmelini*, it is evident that hybrids are produced in the areas where their respective boundaries meet.

Hybridisation has undoubtedly taken place several times under cultivation, when two or more species have been brought together, and it is probable that a considerable number of crossings might be made artificially, but deliberate experiments of this nature have not been mentioned hitherto in the literature extant upon the subject.

L. Gmelini × sibirica, SZAFTER in Kosmos, XXXVIII, 1913, p. 1297.

Syn:

L. Czakanowskii, SZAFTER l. c.

This hybrid is probably found on a broad belt stretching from Lake Baikal northwards to about the mouth of the Jenisej. It has been described by SZAFTER, and investigated by SUKATSCHEW in 1928 in the district round Lake Baikal, where it seems to grow extensively. He has kindly sent us abundant specimens of cones taken from a large number of trees, and these specimens give evidence of many different intermediate stages between the supposed parent species (see figs. 32—33 showing some of the cones).

MIDDENDORFF (Middf. Reise IV, I, Teil, pp. 530 and 595) and CAJANDER (Act. Soc. Sci. Fennicae. XXXII, No. 3, 1904, p. 8) have both previously stated that no well-defined difference existed between the two species, and this belt with its hybridogenous intermediary forms is the natural explanation of their assertions. The matter has been dealt with in greater detail under *L. Gmelini*.

Herb. Mat. examined:

Maretuj, Cape Ulan (3 samples); the village Listwenicznaja, and the bays Kurkut (5 samples), Koty (3 samples) and Krestowka (1 sample), — altogether 14 samples from 14 different trees, all from the western side of the Lake Baikal, W. SUKATSCHEW, 1928 (Hort. Bot. Haun.). —

L. decidua × laricina, A. HENRY, in Gard. Chron. Ser. 3. LVIII, 1915, p. 178.

REHDER: Man. Trees and Shrubs, 1927, p. 52. —

Syn:

Pinus pendula, SOLANDER, in Aiton: Hort. Kew. III, 1789, p. 369.

— Non Pursh. —

Larix pendula, SALISBURY, in Trans. Linn. Soc. VIII, 1807, p. 314. — Non McNab. —

L. dahurica, ELWES & HENRY: Trees, Gr. Brit. and Irel. II, 1907, p. 379—382, pro parte. Non Turecz. (Conf. HENRY, in Gard. Chron. Ser. 3. LVIII, 1915, p. 178, Note). —

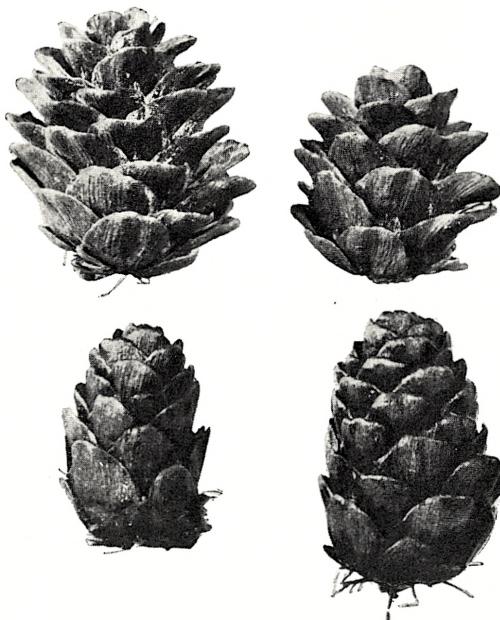


Fig. 32. *L. Gmelini* × *sibirica*. Kurkut on the west side of Lake Baikal. (Leg. Sukatschew, 1928). (Nat. size, upper row dry, lower row wet).

L. americana, forma, OPPERMANN, in Det forstl. Forsøgsv. VII, 1935. p. 190 and 278. (Cum icon.). — Non Michaux.

There has been a good deal of uncertainty with regard to the origin of this Larch. From the time when it was first described as *L. pendula* (1789) until 1915, it was always regarded as indigenous to North America, where the statements regarding it were certainly very diverse and

usually of a very summary character, usually based only on the accounts of others.

Of the many statements regarding its occurrence in North America, there are only two authors who could

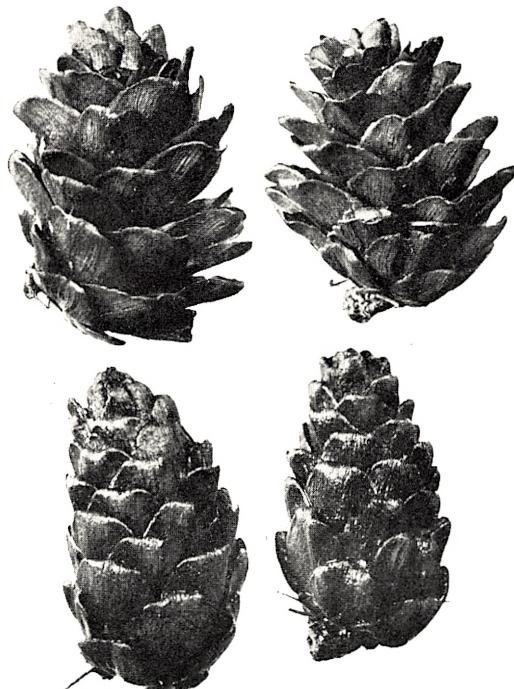


Fig. 33. *L. Gmelini* × *sibirica*. Kurkut on the west side of Lake Baikal, (leg. Sukatschew, 1928). (Nat. size, upper row dry, lower row wet).

have based their records on personal observations. The one MACNAB (in the Quart. Journ. Agric. V, 1834—35, pp. 594—605), simply mentions one species of larch (*Larix pendula*) observed by him in the neighbourhood of Lake Ontario, and his description coincides entirely with *L. laricina*, thus being of no value as regards the present question. The other description, which strikes one as more convincing, is given by PURSH (Flora Americae Septentrionalis, II, 1814,

p. 645). According to the title-page, he relies upon "twelve years travels and residence in that country", and, describing *L. pendula*, Lambert, and *L. microcarpa*, Lambert, jointly, he says positively that MICHAUX is mistaken in including them under one species, adding: "I never saw them both growing in the same place, or even near one another." We have, nevertheless, no doubt at all, that this is wrong, and that his remark considers only *L. laricina*, the occurrence of which in two forms is due in the main to the different characters of the growth localities. The description of the two "species", as far as it concerns their habitats, sounds extremely improbable. *L. pendula* is said to be "a beautiful tree, resembling the European Larch"; and grows "in low cedar swamps", while *L. microcarpa*, which certainly "resembles the preceding *L. pendula*" has its home "on high mountains". Finally, *L. pendula* — which must, at any rate have been less common than the other, as no subsequent attempts to find it in North America have been successful — has been provided with American popular names (Tamarack, Hackmatack), no American name being given to *L. microcarpa* (*laricina*), which otherwise is known under these names. As already mentioned, we have no doubt that there is only one species of larch of that group in North America, and that PURSH's description is clearly influenced by LAMBERT's account (in Genus *Pinus*, 1803), in which two "species" are mentioned, but which, in part at all events, is based upon material from specimens cultivated in England.

In SOLANDER's Notes (Brit. Mus., unpublished), its habitat is given as follows: — „Habitat in New Foundland insula Amer. septentr. Latitud. 48 gr. ubi hiems perquam aspera”, but in SOLANDER's description in AITON: Hort. Kew., there

only stands "Nat. of North America. — cult. 1739 by PETER COLLINSON". Thus it appears from the oldest descriptions that the tree was to be found in Newfoundland as well as in culture. FERNALD in 1915 answered an enquiry from the British Museum with regard to *L. pendula* in Newfoundland, by sending herbarium specimens (Herb. Brit. Mus.) from various localities on the island, but all of them distinctly belong to *L. laricina*, and he knows only one species.

The tree as cultivated in England (COLLINSON, Mill Hill), which has been described as *Pinus pendula*, is positively stated as having come from America. We do not, however, think that any proof exists of its having been found in North America in the wild state.

Morphologically, it occupies an intermediate position between *L. decidua*, and *L. laricina*. The type specimen in the British Museum gives the length of a cone as 25 mm., and two still immature cones are 23 mm. and 19 mm. respectively. The immature cones are distinctly reddish-mauve, and in this point they resemble *L. decidua*. The lowest cone-scales are larger than those of *L. decidua*, and in this point they show a decided approach to the type of *L. laricina*, as well as in the fact of the cone-scales being thicker and brighter than those of the European Larch. LAMBERT reproduces material from COLLINSON's tree at Mill Hill (Genus *Pinus*, 1803, Pl. 36).

On account of its intermediate position between the European Larch and the American Larch and also of the fact that it is found in culture, we agree with HENRY's explanation, wherein he describes it as a hybrid, produced in cultivation, between *L. decidua* and *L. laricina* (Gard. Chron. LVIII, 1915, p. 178).

A. OPPERMANN has shown, that a group of peculiar-looking larches about 125 years old is to be found in Denmark (Folehave), and he classifies them as "a kind of *L. americana* which has larger cones than the pronounced *L. microcarpa*" (A. OPPERMANN: Cultivation of Larch in Denmark, 1923, p. 319). We regard them as being *L. pendula*,



Fig. 34. *L. decidua* × *laricina*? (*L. „pendula”*). Cultivated, Denmark Folehave, 1922. ($\frac{3}{4}$ nat size, upper row wet, lower row dry.)

viz., hybrids between *L. decidua* and *L. laricina*, but have to add, that it is extremely difficult to decide whether such trees, which are found in culture among many forms of *L. decidua*, really are *L. pendula*, it being possible to find among *L. decidua* specimens of great similarity, but it is at least evident that the said specimens are not *L. laricina*.

Herb. Mat. examined:

Culta; SOLANDER, Type specimens, no locality, no year (Brit. Mus.) — Woburn Abbey, Bedfordsh., England, Oct. 1928, C. SYRACH LARSEN (Hort. Bot. Haun.). — ? Denmark, Folehave on Sjælland (1922).

L. Kaempferi × decidua, COAZ, in Schw. Zeitschr. Forstw. LXVIII, 1917, p. 12.

L. leptolepis × *decidua*, HENRY, in Irish Times, June 24, 1919.
 — HENRY & FLOOD, in Proc. Roy. Irish Acad. XXXV, B, 1919, p. 55.
 — REHDER, in Journ. Arn. Arb. I. 1919, p. 52. — DALLIMORE & JACKSON: Handb. Conif. 1923, p. 280. — REHDER: Man. Trees and Shrubs. 1927, p. 51. —

Syn:

L. Marschlinsi, COAZ: l. c. 1917.
L. eurolepis, HENRY: l. c. 1919. — HENRY & FLOOD: l. c. 1919.
 — DALLIMORE & JACKSON: l. c. 1925. — REHDER: l. c. 1927.—
L. Henryana, REHDER: l. c. 1919. —

COAZ can only be understood to mean, that he believes he has observed the cross *L. Kaempferi* × *decidua*; but others are of the opinion that it is *L. Kaempferi* × *sibirica* (HENRY & FLOOD: l. c. p. 57; vide HENRY's notes: ibid. p. 66; DALLIMORE & JACKSON: l. c. p. 292). COAZ's observations are based upon specimens of seed from a *L. Kaempferi* in the neighbourhood of Morat in Switzerland. *L. decidua* and *L. sibirica* were both found close by, but, as already stated, COAZ believes the European Larch to be the male parent in the supposed cross; it seems, nevertheless, as though there might be some doubt as to whether it was the one or the other. If, however, any regard is to be paid to his observations, it can only be in the present shape; perhaps it would be best to neglect them entirely.

The oldest specimens of the hybrid *L. Kaempferi* × *decidua* recognised with certainty originated about 1900 upon the estates of Dunkeld and Murthly in Perthshire, Scotland, and the first detailed report by HENRY & FLOOD in 1919 was based upon material derived from this source.

It is an easily recognisable form, intermediate between the two widely different parent trees. The cone is more cylindrical than that of *L. Kaempferi*, the cone-scales being at the same time less recurved. The one-year shoots are

something between the reddish-brown, stout shoots of the Japanese Larch, and the light-coloured, slender shoots of the European species.

In the seed-bed, one-year plants of *L. Kaempferi* are distinguishable by being considerably smaller than those of *L. decidua*, and in this particular too the one-year hybrid plants occupy an intermediate position.

From the forestry point of view, the European Larch has a better shape, but is, upon the other hand, extremely susceptible to the attacks of *Dasycypha Willkommii*, which the Japanese Larch is not. The hybrid combines the good shape of the one and the powers of resistance against canker of the other, and is therefore now the subject for larger experiments in forests. The second and third hybrid generation has also been raised, and is now being experimented with.

In Denmark, one specimen is known from Dr. BØRGESEN's garden at Hellebæk, and young plants of *L. Kaempferi* from various Danish forests show signs of being hybrids with *L. decidua*.

Herb. Mat. examined:

Buffalo Park, Murthly, Scotland, 1923, J. M. MURRAY (2 samples). — Scotland, 1923, J. M. MURRAY. — Dunkeld, Scotland, September 1926, C. SYRACH LARSEN. — Denmark, the Garden of Dr. BØRGESEN at Hellebæk 1925, C. H. OSTENFELD. — Denmark, Strødam, near Hillerød (specimens sent from Scotland).

The reciprocal cross, *Larix decidua* × *Kaempferi*, has been observed in the Frijsenborg Forest District, where the first hybrid generation was planted as one-year plants in 1925. The seed was collected from a 90—100-year-old *L. decidua* in »Frijsenborg Lystskov«, where the Japanese Larch stands a little to the west and south-west of the former. The seed yielded only a minimum of hybrids, the



Fig. 35. *L. "pendula"* Soland. Cultivated trees about 125 years old, from Folehave, Denmark. From A. Oppermann Forstl. Forsøgsvæsen 1923.

majority of plants being pure *L. decidua*. This seems to indicate that crossing *L. decidua* × *Kaempferi* is attended with more difficulty than the reverse hybridisation.

V. Summary.

1. In the present paper the areas of distribution of the various species of larch are dealt with in detail, but only as far as the distribution concerns the wild-growing plants; the cultivation of the larches, which in many regions is of rather considerable economic interest, has mostly been omitted.
2. The authors recognise 10 species of larch and three geographical varieties. According to the international rules of nomenclature, the following names are valid: *L. Griffithiana*, *L. Mastersiana*, *L. Potanini*, *L. occidentalis*, and *L. Lyallii*, which five species constitute a natural sub-genus, characterised by the bracts of the cone being longer than, and reaching out of, the cone scales. All these species have restricted areas of distribution, being mountain trees from the great mountain regions of western N. America and south-eastern Asia respectively. Of these, only *L. occidentalis* has any considerable economic value, but none of them have hitherto been taken into culture on a large scale.
3. The five other species are *L. Kaempferi* (*L. leptolepis*) *L. Gmelini* (*L. dahurica*) with the varieties *olgensis* and *Principis Rupprechtii*, *L. sibirica*, *L. decidua* (*L. europaea*) and *L. laricina* (*L. americana*). Of these, *L. Kaempferi* has a small area of occurrence on Hondo, Japan, while *L. decidua* has a medium-sized area. *L. Gmelini*, *L. sibirica*, and *L. laricina*, on the other hand, have very large areas, the last inhabiting the northern temperate and sub-arctic zones of N. America from Newfoundland to Alaska. *L. Gmelini* and *L. sibirica* divide Eurasia between them, *L. Gmelini* being found in Eastern Asia, and as

- far west as from Lake Baikal northwards; *L. sibirica* in the area west of *L. Gmelini* as far west as N. E. Europe.
4. The differences between the species and their variability have been considered under each species, and their synonymy and the records of specimens upon which our conclusions are based are cited in full. The geographical varieties of *L. Gmelini*, namely *L. olgensis* and *L. Principis Rupprechtii*, form a kind of transition to the first-named sub-genus, and their areas of occurrence also cause them to approach the Chinese species of that sub-genus.
 5. The variety of *L. decidua*, var. *polonica*, is a link between that species and *L. sibirica*, and is a form which appears to be not far from extinction.
 6. The species of the second sub-genus are of importance as forest trees, and several of them are objects of extensive cultivation.
 7. Between the species which meet in nature, hybrids are found as regards the combination *L. Gmelini* × *sibirica*, while the combinations *L. Lyallii* × *occidentalis* and *L. Mastersiana* × *Potanini* have not yet been recognised. When cultivation brings two species together, hybrids also arise. *L. decidua* × *laricina* has been known for a very long time, but is usually misinterpreted; *L. Kaempferi* × *decidua* is much more recent, but seems to be of economic value, and will probably become much commoner; *L. Kaempferi* × *sibirica* has been reported, but is not definite.
 8. When *L. Gmelini* becomes more used in cultivation, this most valuable species will no doubt hybridise with several of the other species.

CONTENTS

I. Introduction	3
II. Larix, Mill.	5
III. The Species of Larix	8
1. L. Griffithiana	9
2. L. Mastersiana	15
3. L. Potanini	17
4. L. occidentalis	22
5. L. Lyallii	28
6. L. Kaempferi	32
7. L. Gmelini	37
7 b. L. Gmelini var. olgensis	51
7 c. L. Gmelini var. Principis Rupprechtii	56
8. L. sibirica	61
9. L. decidua	69
9 b. L. decidua var. polonica	78
10. L. laricina	85
IV. Hybrids	95
V. Summary	105

BIOLOGISKE MEDDELELSER

UDGIVNE AF

DET KGL. DANSKE VIDENSKABERNES SELSKAB

6. BIND (KR. 18,10):

	Kr. Ø.
1. LUNDBLAD, O.: Zur Kenntnis der Quellenhydracarinen auf Møens Klint nebst einigen Bemerkungen über die Hydracarinen der dortigen steirenden Gewässer. Mit 7 Tafeln und 5 Textfiguren. 1926	5.00
2. BØRGESEN, F.: Marine Algae from the Canary Islands, especially from Teneriffe and Gran Canaria. II. Phæophyceæ. 1926	6.00
3. OSTENFELD, C. H.: The Flora of Greenland and its Origin. 1926	3.35
4. FIBIGER, JOHANNES and MØLLER, POUL: Investigations upon Immunisation against Metastasis Formation in Experimental Cancer. With 5 plates. 1927	2.75
5. LIND, J.: The Geographical Distribution of some Arctic Micromycetes. 1927	1.50
6. BØRGESEN, F.: Marine Algae from the Canary Islands, especially from Teneriffe and Gran Canaria. III. Rhodophyceæ. Part 1. Bangiales and Nemalionales. 1927	4.50
7. LINDHARD, J.: Nogle Undersøgelser over den respiratoriske Kvotient under kortvarigt Muskelarbejde. 1927	1.00

7. BIND (KR. 14,85):

1. RAUNKIÆR, C.: Dominansareal, Artstæthed og Formationsdominanter. 1928	1.75
2. PETERSEN, C. G. JOH.: On some Biological Principles. 1928	2.00
3. VIMTRUP, BJ.: Undersøgelser over Antal, Form, Bygning og Overflade af Glomeruli i Nyren hos Mennesker og nogle Patte-dyr. 1928	1.30
4. BENSLEY R. R. og VIMTRUP, BJ.: Undersøgelser over de Rouget'ske Cellers Funktion og Struktur. En Metode til elektiv Farvning af Myofibriller. 1928	1.00
5. THOMSEN, OLUF: Die Erblichkeit der vier Blutgruppen des Menschen, beleuchtet durch 275 Nachkommenschaftsindividuen in 100 AB (IV)-Ehen (nebst 78 Kindern, von denen nur der eine (AB)-Elter bekannt ist). 1928	1.00
6. KROGH, A. and HEMMINGSEN, A. M.: The Assay of Insulin on Rabbits and Mice. 1928	0.70
7. JOHNSSON, J. W. S.: L'Anatomie mandchoue et les Figures de Th. Bartholin, étude d'iconographie comparée. 1928	2.00
8. KEMP, TAGE: Om Kromosomernes Forhold i Menneskets somatiske Celler. 1929	1.75
9. WEIS, FR.: Fysiske og kemiske Undersøgelser over danske Hedejorder. Med særligt Henblik paa deres Indhold af Kolloider og Kvælstof. With a Resumé in English. 1929	8.25

8. BIND (KR. 14,95):

1. BØRGESEN, F.: Marine Algæ from the Canary Islands, especially from Teneriffe and Gran Canaria. III. Rhodophyceæ. Part II. Cryptonemiales, Gigartinales and Rhodymeniales. Les Mélobésiéées par M ^{me} Paul Lemoine. Avec 4 planches. 1929	4.50
2. THOMSEN, OLUF og KETTEL, KARSTEN: De menneskelige Isoagglutininers og tilsvarende Blodlegemerceptorers Styrke i forskellige Levealder. Med 1 Tavle. 1929	1.60
3. KRABBE, KNUD H.: Recherches sur l'existence d'un œil pariétal rudimentaire (le corpuscle [pariéral] chez les mammifères. Avec 11 planches (22 figures). 1929	2.80
4. ROSENVINGE, 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 Hydracarinen 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

9. BIND (under Pressen):

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

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab.

Biologiske Meddelelser **IX**, 3.

EKSPERIMENTELLE UNDERSØGELSER

OVER

FORSKELLIGE ELEKTROLYTERS INDFLYDELSE PAA DIFTERITOKSINETS OG DET ANTIDIFTERISKE SERUMS STABILITETS- OG NEUTRALISATIONSFORHOLD

MED SÆRLIGT HENBLIK PAA

REAKTIONSHASTIGHEDEN IMELLEM TOKSIN
OG ANTITOKSIN

AF

S. SCHMIDT

(STATENS SERUM-INSTITUT)



KØBENHAVN

HOVEDKOMMISSIONÆR: ANDR. FRED. HØST & SØN, KGL. HOF-BOGHANDEL
BIANCO LUNOS BOGTRYKKERI A/S

1930

Pris: Kr. 5.50.

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskabs videnskabelige Meddelelser udkommer fra 1917 indtil videre i følgende Rækker:

**Historisk-filologiske Meddelelser,
Filosofiske Meddelelser,
Mathematiske-fysiske Meddelelser,
Biologiske Meddelelser.**

Hele Bind af disse Rækker sælges 25 pCt. billigere end Sammen af Bogladepriserne for de enkelte Hefter.

**Selskabets Hovedkommissionær er *Andr. Fred. Høst & Søn*,
Kgl. Hof-Boghandel, København.**

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab.
Biologiske Meddelelser **IX**, 3.

EKSPERIMENTELLE UNDERSØGELSER
OVER
FORSKELLIGE ELEKTROLYTERS INDFLYDELSE PAA DIFTERITOKSINETS OG
DET ANTIDIFTERISKE SERUMS STABILITETS- OG NEUTRALISATIONSFORHOLD
MED SÆRLIGT HENBLIK PAA
REAKTIONSHASTIGHEDEN IMELLEM TOKSIN
OG ANTITOKSIN

AF

S. SCHMIDT
(STATENS SERUM-INSTIUT)



KØBENHAVN

HOVEDKOMMISSIONÆR: ANDR. FRED. HØST & SØN, KGL. HOF-BOGHANDEL
BIANCO LUNOS BOGTRYKKERI A/S
1930

Nærværende Arbejde belønnedes med
Det kgl. Danske Videnskabernes Selskabs Guldmedalje.

FORORD

Dette arbejde danner en foreløbig afslutning paa en række undersøgelser over toksiners og antitoksiners egenskaber, som paabegyndtes i 1922, og som delvis er udført i samarbejde med min udmærkede lærer og chef, Dr. THORVALD MADSEN, hvem jeg herved bringer min varmeste tak for den store interesse og for den enestaaende støtte han paa alle maader stedse har vist mig. En del af de elektrometriske brintionmaalinger er udført paa Carlsberg Laboratoriet. Saavel laboratoriets Direktør, Hr. Professor S. P. L. SØRENSEN, som hans medarbejdere, Fru Professorinde S. P. L. SØRENSEN, Dr. LINDESTRØM-LANG og Cand. HAUGAARD er jeg megen tak skyldig for deres elskværdige gæstfrihed og vejledning, samt for lejligheden til at stifte bekendtskab med Carlsberg Laboratoriets arbejdsmetoder, hvilket paa mange maader er kommet mig tilgode under mit arbejde.

Cand. pharm. Frøken FJORD NIELSEN og Frøken ELSE STEENBERG takker jeg for deres udmærkede hjælp i laboratoriet.

Forfatteren.

INDHOLDSFORTEGNELSE

	Side
Indledning	5
Eksperimentel Del	14
1. Brintionkoncentrationens indflydelse paa stabiliteten af toksin og antitoksin	17
a) Forsøg med toksin	17
b) Forsøg med antitoksin	48
2. Forskellige saltes indflydelse paa stabiliteten af toksin og antitoksin	62
a) Forsøg med toksin	62
b) Forsøg med antitoksin	74
3. Elektrolyternes indflydelse paa reaktionshastigheden imellem toksin og antitoksin	80
a) Forsøg <i>in vitro</i>	88
I. Brintionkoncentrationens indflydelse	88
II. Forskellige saltes indflydelse	90
b) Kontrolforsøg udførte paa dyr	115
I. Kontrolforsøg over brintionkoncentrationens indflydelse	115
II. Kontrolforsøg over forskellige saltes indflydelse	117
4. Teoretiske betragtninger	128
5. Sammenfattende oversigt	135
6. Literaturfortegnelse	139

INDLEDNING

Skønt antigener og antistoffer har været kendt i omkring en menneskealder, ved vi ikke væsentligt mere om deres sammensætning nu end for 30—40 aar siden. Vi maa nøjes med at karakterisere dem ved angivelse af deres virkninger paa den dyriske organisme og ved deres forhold til hinanden indbyrdes.

Foreløbig maa studiet af disse stoffers natur ogsaa ske ved eksperimenter i de to nævnte retninger, idet tiden næppe er moden for nøjere undersøgelse af deres kemiske konstitution.

Den vanskelighed, som først af alle stiller sig i vejen for eksperimentatoren, der vil forsøge at isolere de virksomme bestanddele af antigen- og antistofopløsninger bunder i, at begge elementer er relativt instabile. De mister deres karakteristiske egenskaber, hvis de udsættes for højere temperaturer; som regel har en kortvarig opvarmning til 60—70° en fatal virkning i saa henseende. Noget lignende finder sted ved indvirkning af forskellige grundstoffer eller kemiske forbindelser (f. eks. klor, jod, syrer, alkalier o. s. v.). Systematiske undersøgelser herover findes der alligevel forholdsvis faa af. Undersøgelser, hvis resultater kaster et vist lys over disse problemer, er oftest blevet udført med specielle formaal for øje. Saaledes har forsøg paa at finde vel

egnede antiseptika, eventuelt konserverende substanser, for antigen- eller antistofopløsninger nu og da givet interessante, men meget spredte oplysninger i saa henseende. Det samme gælder om de forskellige forsøg, der i tidens løb er blevet udført i den hensigt at fremstille »rene« antigener eller antistoffer.

I almindelighed antager man, at saavel antigenerne som antistofferne er proteiner, eller bestaar af forbindelser med saadanne. Grunden til denne opfattelse er, at det hidtil ikke er lykkedes med sikkerhed at fremstille proteinfri forbindelser, som besidder henholdsvis antigen- eller antistofkarakter. Det mangler ganske vist ikke paa angivelser i literaturen af, at saadanne forsøg skulde være lykkedes, men eksperimenterne har aldrig kunnet staa for en kritisk efterprøvning. Imidlertid afgiver det faktum, at man ikke har kunnet fremstille proteinfri forbindelser, der opfører sig som antigener eller antistoffer efter min mening ikke nogen solid basis for en slutning angaaende disse elementers mulige proteinkarakter. Det er i denne forbindelse interessant at bemærke, at man stedse har hævdet og endnu paastaar (selv i de nyeste haand- og lærebøger over immunitet kan denne anskuelse forefindes), at difteriantitoksinet er »knyttet til« den globulinfraktion af serum, der sædvanligvis benævnes pseudoglobulin, og at det ikke kan skilles herfra. Det er ganske vist godt gjort, at antitoksin ved udsalting med f. eks. natrium eller ammoniumsulfat hovedsagelig findes i pseudoglobulinfraktionen, medens euglobulinerne og albuminet kun indeholder spor heraf.¹ Men

¹ Dette afhænger iøvrigt meget af det enkelte serums bygning og af den maade, hvorpaas saltfældningen foretages. Nogen skarp grænse imellem euglobulin og pseudoglobulin findes som bekendt ikke (S. P. L. SØRENSEN).

dette siger jo kun, at antitoksinet har fældningsgrænser, der ligger nær ved pseudoglobulinets. De sidste aars undersøgelser har nu vist, at antitoksinet endog meget let kan fjernes fra serumglobulinerne. Ved simpel blanding af antidifterisk serum og det specifikke toksin i passende mængdeforhold faar man dannet et fint, fnugget bundfald, som indeholder alt toksinet og alt antitoksinet, der fandtes i de to opløsninger; men kvantitativt udgør bundfaldet kun en ringe brøkdel af de forhaandenværende proteinstoffer.

Difterigiften er uden tvivl et af de bedst undersøgte af alle antigenene stoffer. Ligeledes har man blandt antistofferne i særlig grad haft opmærksomheden henvendt paa difteri-antitoksinet.

Indtil for faa aar siden foregik undersøgelser over disse to stoffers stabilitets- og neutralisationsforhold stedse under anvendelse af dyr (marsvin, kaniner). Dette satte naturligvis hurtigt en grænse for forsøgenes udstrækning, ligesom man her maatte regne med noget usikre forsøgsresultater paa grund af dyrenes individuelle forskelligheder. Af denne grund er nøjagtigheden man opnaar ved saadan undersøgelser i høj grad afhængig af, hvor mange individer der benyttes til de enkelte forsøg. Man vil faa et begreb om disse forhold ved at læse i en af EHRLICH's afdannelinger over kvantitative toksin- og antitoksinbestemmelser, at der til en nøjagtig fastlæggelse af d. m. m.¹ for et toksin er anvendt over hundrede marsvin.

Disse omstændigheder medførte imidlertid ogsaa, at man tidligere i maaske for høj en grad hæftede sin opmærksomhed ved toksinetets giftegenskaber og kun i mindre udstrækning tog hensyn til den antitoksinneutraliserende og den antigene evne. Herved opstod der et vist ensidigt syn

¹ Se side 10.

paa mange forhold, som undertiden blev tydet urigtigt, og om hvilke der først er skabt den fornødne klarhed, efter at man, takket være RAMON's betydningsfulde arbejder, nu er i stand til at studere difteritoksinets og difteriantitoksinets egenskaber ved hjælp af den af ham indførte fysisk-kemiske toksin-antitoksin-reaktion. Men netop med de talrige eksperimentelle vanskeligheder for øje, som klarlægelsen af disse problemer frembyder, maa man erkende ikke alene den grundighed og taalmodighed, som de forskere (ROUX & YERSIN, BEHRING & KITASATO, EHRLICH, ARRHENIUS & MADSEN, MORGENROTH, KRAUS), der i slutningen af forrige og begyndelsen af dette aarhundrede udførte de store, banebrydende arbejder over toksiners og antitoksiners egenskaber, var i besiddelse af, men ogsaa de vigtige resultater, deres undersøgelser frembragte, resultater, som i alt væsentligt er blevet bekræftet gennem de sidste aars eksperimenter udførte uden medvirkning af den dyriske organisme, selv om man maaske nu vil være tilbøjelig til at tyde dem paa en anden maade end da.

Inden jeg gaar over til den eksperimentelle del af mit arbejde, skal jeg kort gennemgaa difteritoksinets og det anti-difteriske serums vigtigste egenskaber samt med faa ord omtale neutralisationsprocessen imellem toksin og antitoksin.

Difteritoksin.

Naar man i daglig tale bruger benævnelsen difteritoksin, mener man sædvanligvis hermed en bouillon, hvori der har vokset difteribaciller, og som derved har faaet toksiske og antigene egenskaber.

Toksinets vigtigste egenskaber er følgende:

- 1) Det er i stand til at forgifte (dræbe) mennesker og visse dyr, naar det indføres i organismen uden om for-døjelseskanalen. Ved sektion af difteriforgiftede dyr kan der paavises bestemte, konstant optrædende, patologisk-anatomiske forandringer (ROUX & YERSIN).
- 2) Naar difteritoksin indføres i organismen, dannes et specifikt antitoksin, som lader sig paavise i det behandlede dyrs blod (serum) (BEHRING & KITASATO).
- 3) Difteritoksin ophæver virkningen af difteriantitoksin, en proces, der kan finde sted *in vitro* (EHRLICH).
- 4) Ved indvirkning af difteritoksin paa difteriantitoksin dannes under visse omstændigheder en præcipitation (udfnugning), der indeholder saavel toksinets som antitoksinets virksomme principer (RAMON).

Toksinets tre førstnævnte egenskaber har været kendt og studeret saa at sige siden dets opdagelse (1888), medens udfnugningsevnen først paavistes 1922.

Difteriantitoksin.

Ved difteriantitoksin forstaas undertiden det virksomme stof i serum af difteriimmuniserede dyrs blod, men ofte bruges denne benævnelse ogsaa om selve det antidifteriske serum. For at undgaa misforstaaelser, vil jeg saa vidt muligt søge at holde de to betegnelser adskilt ved kun at benytte ordet antitoksin om det virksomme princip i antidifterisk serum.

Antitoksinets specifikke egenskaber er følgende:

- 1) Difteriantitoksin virker beskyttende og helbredende overfor difteriforgiftningen.

2) Det er i stand til in vitro at neutralisere difteritoksin, hvorved der kan opstaa en præcipitation (udfnugning).

For paa en bekvem maade at karakterisere toksinets og antitoksinets immunologiske egenskaber, har man indført forskellige korte betegnelser (enheder). Antitoksinet tjener som basis for maalingen, idet man antog dette for at være mere stabilt end toksinet.

Enheder for Antitoksin.

1) En antitoksinenhed (*AE*) er en af EHRLICH een gang for alle bestemt fastsat (men vilkaarlig valgt) mængde antitoksin (nemlig den mængde der netop neutraliserede $100 \times$ d. m. m.¹ af en tilfældig difterigift som EHRLICH arbejdede med).

2) En bindingseenhed (*BE*) udgør $^{1/200}$ af en *AE*.

Enheder for Toksin.

3) Mindste dræbende dosis (*dosis minima mortalis* eller *lethalis*, d. m. m., d. m. l.) er den mængde af et givet toksin angivet i cm^3 , som ved subkutan injektion dræber et marsvin paa 250 g i løbet af 4—5 døgn.

4) L_0 (limes nul) er den maksimale toksinmængde, angivet i cm^3 , som, blandet med 1 *AE*, ved subkutan injektion paa et marsvin, der vejer 250 g, ikke fremkalder hverken lokale eller almene symptomer paa difteriforgiftning.

5) En bindingseenhed = $^{1/200} L_0$.

6) L_+ , $L_?$ (limes plus, limes død) er den mængde af et givet toksin, angivet i cm^3 , som, blandet med 1 *AE*, efter subkutan injektion dræber et marsvin paa 250 g i løbet af 4—5 døgn.

¹ Se nedenfor.

7) En antigenen enhed (= 1 immuniseringsenhed = IE) er den mængde af et givet toksin, angivet i cm^3 , som, blandet med 1 AE , først giver udfnugning. Denne størrelse benævnes undertiden L_f .

8) K_f betegner for et givet toksin (serum) det antal timer (minuter), som ved en nærmere angiven temperatur forløber fra det tidspunkt, da toksin og antitoksin er bragt i kontakt og til titerudfnugningens indtræden.

9) K_n angiver den tid, som hengaar fra det øjeblik, hvor toksin og antitoksin bringes i kontakt, til neutralisationsprocessen har naaet ligevægtsstadiet.

De seks første betegnelser skyldes EHRLICH. RAMON har inført begrebet »antigenenhed«¹, der af GLENNY & OKELL kaldes L_f ². Udrykkene K_f og K_n er foreslaaet af S. SCHMIDT.

¹ I anledning af RAMON's definition af antigenenheden, turde det maaske være af betydning at henlede opmærksomheden paa TH. MADSEN & S. SCHMIDT's undersøgelser, som viser, at det ikke er ligegyldigt, hvilket serum, der anvendes til indstilling af toksinet. Ganske enkelte sera fnugger ikke ud, og hos en vis procentdel findes en uoverensstemmelse imellem *in vitro* og *in vivo*-titreringer resultaterne. MADSEN & SCHMIDT anbefaler derfor at titrere et større antal sera, som stammer fra forskellige individer, baade efter EHRLICH's og efter RAMON's metode, for paa grundlag af de saaledes opnæaede resultater at udvælge et særligt vel-egnede serum som standard. RAMON's definition vil da faa følgende udtryk: Ved en antigenenhed forstaas den mængde af et givet toksin, udtrykt i cm^3 , som, blandet med 1 AE af et nærmere bestemt, til udfnugningsforsøg særlig egnet, standardserum, først viser udfnugning.

² Forkortelsen L_f (limite of flocculation) er maaske ikke helt logisk, da udfnugningen i en toksin-antitoksinblanding fremtræder som et optimum. L_f er derfor ikke en »grænseværdi« i samme forstand som L_0 og L_f , men repræsenterer samtidig den maksimale og den minimale toksin-mængde, som under de givne omstændigheder reagerer med antitoksin.

GLENNY og hans medarbejdere, der i udstrakt grad benytter den saakaldte »intrakutan«-metode til toksin-antitoksinmaalinger har til dette brug indført forskellige andre værdier til karakterisering af toksinet specifikke egenskaber. Da jeg imidlertid ikke har benyttet den af disse forskere udarbejdede teknik ved mine forsøg, skal jeg ikke omtale deres definitioner nærmere.

Reaktionen imellem Toksin og Antitoksin.

Toksin og antitoksin forener sig in vitro. Hvad der nærmere finder sted, ved man ikke. Forholdet minder en del om neutralisationsprocessen imellem en syre og en base, hvorfor de fleste forskere ogsaa har været tilbøjelige til at opfatte foreningen af toksin og antitoksin som en kemisk proces. Andre har søgt at forklare reaktionen som en fysisk eller fysisk-kemisk adsorption og fra enkelte sider foreligger den antagelse, at der baade skulde ske en adsorption og finde en kemisk binding sted. Denne sidste opfattelse vil maaske være den sandsynligste.

EHRLICH mente, at neutralisationen imellem toksin og antitoksin forløb paa lignende maade som reaktionen imellem en stærk syre og en stærk base, altsaa momentant. Hvis en af bestanddelene var til stede i overskud, da maatte dette befinde sig i fri tilstand ved siden af det dannede toksin-antitoksinkompleks, der derfor stedse skulde have en konstant sammensætning. Nu havde EHRLICH ganske vist paavist, at en bestemt toksinmængde altid kræver en konstant mængde antitoksin til sin neutralisation, men han viste yderligere, at antitoksinet, hvis det tilsattes til toksin i smaa portioner ad gangen, da virker paa den maade, at de først tilsatte kvanta neutraliserer mere toksin end beregnet, medens forholdet for de senere tilføjede portioner er omvendt. Tilbereder man f. eks. en toksinopløsning saaledes, at 1 cm^3 indeholder 100 gange den mængde toksin, som er nødvendig til at dræbe et marsvin paa 250 g, og man samtidig fortynder noget antidifterisk serum i et saadant forhold, at 1 cm^3 netop neutraliserer 1 cm^3 toksinfortynding, da skulde man i følge EHRLICH's antagelse ved sammenblanding af 1 cm^3 toksin- og $0,5 \text{ cm}^3$ serumfor-

tynding faa et produkt, som indeholder $50 \times d.$ m. m. Udfores forsøget, viser det sig, at blandingen maaske kun indeholder 30 dræbende doser. Tilsætter man nu yderligere $0,15 \text{ cm}^3$ serumfortynding neutraliseres igen mere toksin end beregnet o. s. v. (EHRLICH's fænomen). Man kan ikke forud sige noget om, hvordan et saadant forsøg vil forløbe; dette afhænger af det anvendte toksins beskaffenhed.

Imidlertid, hvis man til en given mængde antitoksin sætter en bestemt toksinmængde, da vil man opnaa to forskellige slutresultater, hvis man i eet tilfælde indfører hele toksinmængden paa en gang, og i det andet tilfælde tilsætter den samme mængde fordelt i to eller flere portioner, saaledes at der hengaar en vis tid imellem tilsætningen af de forskellige toksinmængder. Har man indstillet de to opløsninger som før, vil man i første fald faa en neutral blanding, ved den sidste forsøgsanordning opstaar derimod en opløsning, der er giftig (DANITZ 1902).

Disse tilsyneladende indviklede forhold er som nævnt blevet tydet paa forskellig maade af de forskere, der har arbejdet med toksin-antitoksin-reaktionen. Som bekendt er der fremsat tre¹ forskellige teorier om antitoksinets virkning paa toksin:

- 1) EHRLICH's teori, som hænger nøje sammen med den ligeledes af EHRLICH opbyggede »Sidekædeteori«.
- 2) ARRHENIUS & MADSEN's teori om gyldigheden af massevirkningsloven for toksin-antitoksin-processen.
- 3) Den BORDET'ske adsorptionshypotese.

Jeg skal senere diskutere disse tre forskellige opfattelser med henblik paa mine egne forsøgsresultater.

¹ Der findes ganske vist i literaturen nævnt flere andre forklaringer paa processen, men disse stemmer i saa ringe grad med de eksperimentelle fakta, at de ingen interesse frembyder.

EKSPERIMENTEL DEL

Førend jeg gaar over til at meddele resultaterne af mine undersøgelser, skal jeg kort omtale de benyttede toksin- og antitoksinopløsninger.

Naar talen er om at undersøge indvirkningen af fremmede stoffer paa toksin og antitoksin, er det naturligvis vigtigt at erindre, at saavel giftbouillonen som immunserumet kun indeholder relativt smaa mængder af de virksomme principer. I det sædvanlige toksin findes jo bouillonens proteiner i mere eller mindre nedbrudt tilstand, desuden en del salte (først og fremmest natriumklorid, fosfater o. s. v.). Jeg har derfor prøvet at rense den raa gift og først undersøgt, hvilke metoder, der i tidens løb er blevet anvendt. Af saadanne er der angivet mange forskellige: Udsaltnig med f. eks. natrium eller ammoniumsulfat og paafølgende dialyse (NICOLLE, CÉSARI & DESBAINS), fældning med kalciumklorid, som med bouillonens fosfater giver bundfald af kalciumfosfat, hvorpaa en del toksin adsorberes (ROUX & YERSIN, senere ABT), eller med zinkklorid og paafølgende udrystning med ammoniumkarbonatopløsning (BRIEGER & BOER); endvidere fældning med alkohol efter forudgaaende inddampning (BRIEGER, FRÄNKEL, WASSERMANN & PROSKAUER), o. s. v. I den nyere tid er særlig fældning med syrer (eddikesyre, saltsyre) blevet anvendt

(WATSON & LANGSTAFF, WATSON & WALLACE). Af disse metoder har jeg tidligere prøvet fældning med ammoniumsulfat, alkoholfældning og tilslætning af syre til opnæaelse af en passende brintionkoncentration, hvorved en del toksin udfældes af giftbouillonen. Jeg har imidlertid ikke fundet nogen af dem praktisk anvendelige til mit formaal, som var at fremstille et renset toksin, der i saa høj grad som muligt havde beholdt det raa toksins karakteristiske egenskaber. Oftest blev nemlig ikke alene giftigheden, men i særlig grad den udfnuggende funktion kendelig nedsat eller endog fuldstændig destrueret ved rensningsprocessen.

Jeg har derimod med fordel benyttet fældning med aluminiumhydroksyd¹ fremstillet efter WILLSTÄTTERS metode (til rensning af enzymer). Det er muligt ad denne vej at fjerne store mængder af de i den raa giftbouillon indeholdte nedbrudte proteiner, som ledsager toksinet, og samtidig at erholde toksinopløsninger, der i deres forhold til antitoksin udviser de samme egenskaber som det raa toksin. I særdeleshed er det en stor Fordel, at toksinets udfnuggende funktion ikke influeres i nogen væsentlig grad under adsorptionen eller elueringsprocessen². Yderligere kan man ved denne metode, naar der anvendes en passende teknik, i nogen grad undgaa de store toksintab (ofte indtil 50—60 %), der som regel ellers maa regnes med ved rensning af difterigift.

Jeg har dog til alle de orienterende forsøg benyttet det raa toksin, dels fordi rensningen dog altid medfører et større eller mindre tab (10—25 %) og dels, fordi det var af betydning for mig at faa at vide, hvor store forskellig-

¹ Aluminiumsalte (Aluminiumsulfat & Kaliumaluminiumsulfat) har tidligere været anvendt i samme øjemed (BRIEGER).

² Se LINDERSTRØM-LANG & SCHMIDT, Carlsberg Laboratoriets Medd. 1930.

heder det raa og det rensede toksin udviste overfor de indgreb, mine forsøg medførte.

Det vilde naturligvis have været hensigtsmæssigt til alle forsøgene at anvende en og samme toksinblanding. Dette har jeg imidlertid kun kunnet gennemføre for det rensede toksins vedkommende, da jeg ikke disponerede over tilstrækkelig store toksinmængder (der er i alt til forsøgene medgaaet over 100 liter giftbouillon). Fremstilling af toksin er endnu en vanskelig ting og kun relativt stærke toksiner egner sig til forsøg af denne art, fordi reaktionshastigheden imellem toksin og antitoksin i saa høj grad afhænger af toksinstyrken. Forsøgene med raa giftbouillon er derfor foretaget med prøver udtaget under den rutinemæssige fremstilling af toksin til immunisering.

Med hensyn til antitoksinet, da gælder til en vis grad her lignende forhold som for toksinet. Antitoksinet er ganske vist i det store og hele et mere stabilt stof. Det kan f. eks. taale betydelig højere temperatur inden det destrueres med nogenlunde stor hast¹. Dette gælder dog kun den toksinneutraliserende funktion, thi udfnugningsfunktionen er mere instabil her end hos toksinet. Dette konstateres bl. a., naar man forsøger at rense antidifterisk serum. De rensede produkter (pseudoglobulin) viser ofte en betydelig ringere udfnugningsevne end det friske serum. Da man ved de hidtil kendte metoder dog langt fra kan opnaa en tilsvarende rensning som for toksinet vedkommende, har jeg kun til et par enkelte forsøgsrækker anvendt renset pseudoglobulin, og iøvrigt benyttet friskt antidifterisk serum.

¹ Imidlertid synes forholdet imellem destruktionshastigheden og temperaturen at være forskellig for toksin og antitoksin. Ti medens antitoksinsvækelsen, skønt den sker meget langsomt, ved temperaturer i nærheden af 0° alligevel finder sted med maalelig hast, kan toksinoplosninger bevare baade deres antigene og deres udfnuggende egenskaber uforandret i adskillige aar, naar de opbevares ved lav temperatur (0—5° C.).

1. Brintionkoncentrationens Indflydelse paa Stabiliteten af Toksin og Antitoksin.

a. Forsøg med Toksin.

Forsøgsmetodik.

Maalingerne af saavel toksin som af antitoksin er i de fleste tilfælde foretaget ved den af Ramon angivne udfnugningsmetode. Følgende teknik har været anvendt. Til et konstant toksinrumfang 10 cm³ sattes vekslende mængder difteriimmunserum. Efter omhyggelig omrystning anbragtes toksin-antitoksinblandingerne i et vandbad af 40°. Det iagttores, at vandet i badet kun dækkede ca. 1/3 af vædskesøjlen i reagensglassene, som indeholder toksin-antitoksinblandingerne. Herved forøges cirkulationen i vædsken og titerudfnugningen, hvormed jeg betegner den først optrædende udfnugning (*floculation initiale, précipité indicateur* efter RAMON), bliver tydeligere. Hvis, som det i enkelte tilfælde sker, to blandinger fnugger ud paa samme tid, da udregnes titeren af middelverdiens af de to serumdosser. Der er ved afmaalingen af serum benyttet en række med en saadan kvotient, at forskellen imellem serumdosserne svarede meget nær til 10 %. Efter min erfaring kan man kun undtagelsesvis opnaa en større nøjagtighed. Afmaales serum efter en kvotientrække, svarende til en forskel af f. eks. 5 % eller mindre, da vil man i de fleste tilfælde kun opnaa, at flere blandinger fnugger ud paa een gang. En vanskelighed fremkommer i de tilfælde, hvor et toksin ved opvarmning eller som følge af andre indflydelser mister sin evne til at fnugge ud med serum. Jeg har da hjulpet mig ved at blande det partielt destruerede toksin med lige dele frisk toksin af kendt styrke. Herved vil det som oftest være muligt at faa et paalideligt udtryk for destruktionsgraden af det behandlede toksin, idet den antitoksinneutraliserende egenskab af dette summeres til det friske toksins. Hvis saaledes et toksin, som oprindelig indeholder 10 antigenenheder pr. cc. opvarmes indtil halvdelen af antigenværdien er destrueret, da vil det, naar det blandes med lige dele af det uopvarmede toksin ved udfnugningsforsøg vise en titer svarende til 5 enheder pr. cc. (blandingens titer = 7,5 enheder pr. cc.). Men resultaterne vil naturligvis blive mindre nøjagtige ved blandingsmetoden, og unojagtigheden stiger med destruktionsgraden. For at faa en vis kontrol paa mine in-vitro-forsøgsresultater har jeg foretaget enkelte bestemmelser ved hjælp af marsvin. Der er

her bestemt L_f -værdien og ikke d. m. m., thi ifølge EHRLICH's omfattende undersøgelse, som jeg ved talrige tidligere forsøg har kunnet bekræfte, er usikkerheden ved en L_f -bestemmelse langt ringere end ved bestemmelse af d. m. m. Jeg har stedse indsprojtet mindst to marsvin med samme dosis grundet paa dyrenes individuelle resistensforskelligheder. I tabellerne er der i stedet for de absolute L_f - og L_t -værdier anført antallet af henholdsvis L_f - og L_t -doser pr. cm³ toksin (i lighed med hvad der sædvanligvis benyttes ved værdibestemmelser af immunserumet, hvor antitoksinindholdet altid angives i AE pr. cm³ serum).

Med hensyn til K_f -værdierne, da refererer disse sig stedse til henholdsvis toksiner og sera, som ikke forud for titreringen er opblandet med de tilsvarende friske stoffer. Thi naar serum eller toksin mister deres udfnuggende evne antager de samtidig den ejendommelige karakter at virke hæmmende paa udfnugningsprocessen imellem frisk toksin og frisk serum. I de tilfælde, hvor »blandings«metoden er benyttet, har jeg derfor ikke angivet udfnugningstiden ved K_f , men benyttet betegnelsen $K_{f(h)}$ for dermed at antyde, at den værdi, der er opnaaet, er resultatet af to processer, nemlig den tendens som det friske antitoksiske serum har til at forene sig under udfnugning og den hæmmende effekt, der udøves af det partielt destruerede produkt.

Da der ved sammenblanding af toksiner og i særdeleshed af sera, som viser store indbyrdes aviditetsforskelle undertiden optræder interessante fænomener, har jeg omtalt disse forhold lidt nærmere (Side 34).

At saavel syrer som baser formaar at destruere difteritoksin blev allerede iagttaget for mange aar siden (ROUX & YERSIN, TH. MADSEN). ROUX & YERSIN og senere MORGENTHOLD viste endvidere, at difteritoksin, som under indvirkning af syre er blevet uvirksomt, genvinder sine toksiske egenskaber, naar den tilsatte syre neutraliseres med alkali. WALBUM & DERNBY bekræftede forsøgene, men fandt dog, at reaktionen kun er delvis reversibel, idet et med syre behandlet toksin ikke efter syrens neutralisation genvinder hele sin oprindelige giftighed. En mere eksakt undersøgelse af disse forhold er først blevet muliggjort, efter at

S. P. L. SØRENSEN gennem sine banebrydende arbejder har angivet metoder til at bestemme en vædskes nøjagtige surhedsgrad eller alkalinitet (brintionkoncentration).

WALBUM undersøgte ved hvilke brintionkoncentrationer toksinet er mest stabilt og fandt ved den af ham benyttede forsøgsanordning (tilsætning af forskellige mængder syre og base til raa giftbouillon, bestemmelse af blandingerne p_H og opbevaring af toksinopløsninger ved 37° i 6 døgn), at toksin sønderdeles fuldstændigt, naar brintionkoncentrationen er større end hvad der svarer til $p_H = 5,5$ eller mindre end svarende til $p_H = 9,8—10,0$. Ved $p_H = 7,2—7,6$ skulde toksinet være stablest. WALBUM's forsøg omfatter alene toksiciteten, ikke toksinets antigene egenskaber¹. Jeg har derfor fortrinsvis haft min opmærksomhed henvendt paa den sidstnævnte funktion. Forsøgene omfatter flere toksiner og er udført ved forskellige temperaturer, dog fortrinsvis ved $37^\circ—40^\circ$.

1ste Forsøgsrække.

Toksin A ²⁷	Serum 717 (^{18/2} 28)
$L_f = 6,3$ pr. cm ³	140 AE pr. cm ³
$p_H = 8,8$ (18° C.)	$K_f = 0^h$ ⁴⁵ (40° C.).

Ved tilsætning af mælkesyre og natriumhydroksyd fremstillede blandinger, hvis brintionkoncentration svarede til $p_H = 5,0; 5,5; 6,0; 7,0; 8,0; 9,0$. Af hver blanding tilberedtes 0,5 liter, som deltes i to lige store portioner. Den ene del henstillede ved almindelig temperatur ($18—20^\circ$) udelukket fra lyset, den anden anbragtes i termostat ved 37° . Som antiseptikum benyttedes toluol. Straks efter til-

¹ Udfnugningsfunktionen paavistes først, da WALBUM havde offentliggjort sine Undersøgelser.

sætningen af syre og natron foretages en titrering. Da brintionkoncentrationen af toksinbouillon ændres med temperaturen (WALBUM) har jeg anført korrektioner for p_H -værdierne af de blandinger, som opbevaredes i termostat ved 37°. p_H bestemtes kolorimetrisk efter S. P. L. SØRENSEN's metode. Maalingerne ved 37° foretages i et vandbad af glas, hvori der var anbragt en Walpoles komparator. Til sam-

Tabel I, der viser destruktionen af difteritoksin under for-

p_H	5,0	(5,0)	5,5	(5,5)	6,0	(5,9)	7,0	(6,8)
Titreringsdato								
3/7 28	? ∞		6,3 (0 ^{h 20}) ...		6,3 (0 ^{h 50}) ...		6,3 (0 ^{h 45}) ...	
3/8 —		? (∞) ? (∞)		6,3 (1 ^{h 15}) 4,3 (1 ^{h 10})	6,3 (0 ^{h 50}) 3,5 (1 ^{h 10})	4,9 (0 ^{h 50}) 6,3 (0 ^{h 50})	
3/10 —		4,9 (1 ^{h 30})	3,5 (1 ^{h 10})	3,9 (0 ^{h 50})	
3/11 —	2,6 (1 ^{h 45})	3,9 (1 ^h)

I øverste vandrette rubrik angiver chifrene i parentes p_H ved 37°. I de lodrette kolonner findes opført de paagældende L_f -værdier og i parentes K_f . De første lodrette rubriker omfatter alt-saa resultaterne af destruktionen ved 18°; de sidste oplyser om forløbet af den samme proces ved 37°. De opførte L_f -værdier skal forstaas som antallet af antigenenheder pr. cm³ giftbouillon. Ved $p_H = 5$ kan reaktionen ikke finde sted. Den udfnuggende evne synes her destrueret. En blanding, hvis brintionkoncentration svarer til $p_H = 5,5$, reagerer vel straks efter syretilsætningen, men ikke en maaned senere. Forsøgene viser iøvrigt, at brintionkoncentrationsændringerne skal være store før destruktionen af toksinet tager fart.

Den alkaliske reaktion synes i særdeleshed at indvirke paa toksinets udfnugningsevne, smlg. destruktionen ved p_H 8,7 og p_H 5,9. Ved p_H 6,8—7,8 kan der ske en ret betydelig destruktion af toksinets antigene evne, uden at udfnugningsfunktionen herved influeres i væsentlig grad.

De to prøver mækket »kontrol« bestod af den oprindelige giftbouillon uden tilslætning af syre eller natron. Til den ene var

menligning benyttede jeg de af WALBUM udarbejdede tabeller, som stemte godt med mine egne forsøgsresultater, skønt den bouillon jeg har anvendt (Martinbouillon) afgiver en hel del i sammensætning fra WALBUM's substrat til toksinproduktion.

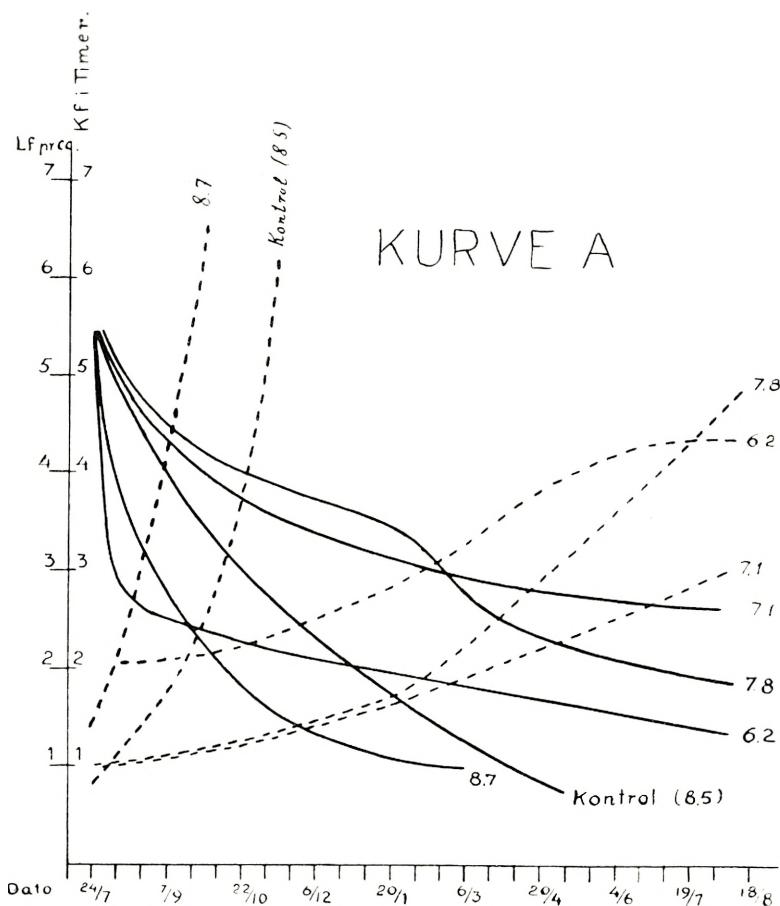
Det benyttede immunserum, hvoraf jeg havde et større forraad, opbevaredes under forsøgene i frosset tilstand (ved

skellig brintionkoncentration ved temperaturerne 18° og 37° C.

8,0 8,8	(7,8) (8,6)	Kontrol (toluol) 8,8	Kontrol (kinosol) 8,8	9,0 8,6	(8,7)
6,3 (0 ^{h 45}) 6,3 (0 ^{h 45}) 6,3 (0 ^{h 45}) 4,9 (0 ^{h 45}) 3,9 (0 ^{h 45}) 3,9 (1 ^{h 15})	6,3 (0 ^{h 45}) 6,3 (1 ^h) 6,3 (1 ^{h 05}) 5,25 (0 ^{h 58}) 3,9 (2 ^{h 05}) 3,5 (2 ^{h 30})	6,3 (0 ^{h 50}) 6,3 (1 ^h) 6,3 (1 ^{h 05}) 4,1 (1 ^{h 30}) 2,9 (3 ^h) 2,2 (3 ^{h 30})

sat kinosol i en mængde af 0,5 %. I øvrigt benyttedes toluol som antiseptikum. Kinosol har i de senere aar faaet en ret stor udbredelse som et brugbart antiseptikum for toksin (i stedet for toluol) og serumopløsninger (til erstatning af de hidtil benyttede præparater: fenol og trikresol). Kinosol (angives at bestaa af dioksykinolin) besidder den fordel fremfor fenol og kresol, at det ikke denaturerer serumproteiner, hvorfor jeg har anvendt det ved forsøg over antitoksinets destruktion. Et indhold af 0,25—0,5 % vil som regel være tilstrækkelig til at hindre bakterievækst, og serums udfnuggende egenskaber lidet intet ved kinosoltilsætningen, hvormod fenol nedsætter toksinets og antitoksinets udfnugningsevne betydeligt. Kun maa man tage i betragtning, at en kinosolopløsning reagerer stærkt surt (jeg maalte saaledes en 10 % opløsning af kinosol i dest. vand elektrometrisk og fandt $p_H = 3,2$). Hvis man derfor arbejder med stødpudefattige opløsninger, f. eks. rensede og dialyserede toksiner eller sera, da vil selv smaa mængder kinosol være i stand til at ændre brintionkoncentrationen betydeligt.

$\div 15^\circ \text{ C}.$); det nødvendige kvantum töedes umiddelbart forinden maalingerne. Bestemmelsen af L_f - og K_f -værdierne skete ved blanding af et konstant toksinrumfang (10 cm^3) med vekslende serummaengder (se under »Forøgsmetodik«).



Destruktion af difteritoksin ved 37° C .

De fuldt optrukne kurver viser, hvorledes L_f -værdien formindskes, efterhaanden som toksinet bliver ældre. De punkterede kurver angiver den samtidige stigning af reaktionstiderne. Tallene vedføjet udfør hver kurve viser oplosningens p_H .

Tabel II (Kurve A),
visende brintionkoncentrationens betydning for stabiliteten
af difteritoksin ved temperatur 37° .

$p_H \dots \dots \dots$	5,5	6,2	7,1	7,8	8,5 (Kontrol)	8,7
Titrerings-dato	L_f pr. cm^3	K_f	L_f pr. cm^3	K_f	L_f pr. cm^3	K_f
$^{24/7} 1928 \dots$	5,15 ($3^{\text{h}20}$)	$5,15 (2^{\text{h}15})$	5,56 (1 $^{\text{h}}$)	5,56 (1 $^{\text{h}}$)	5,56 ($0^{\text{h}50}$)	5,56 ($1^{\text{h}25}$)
$^{25/7} \dots \dots$	0? ∞	3,1 ($2^{\text{h}10}$)	5,0 (1 $^{\text{h}05}$)	5,0 (1 $^{\text{h}}$)	5,0 (1 $^{\text{h}}$)	4,2 ($1^{\text{h}30}$)
$^{11/8} \dots \dots$...	2,8 ($2^{\text{h}05}$)	4,5 (1 $^{\text{h}}$)	4,5 (1 $^{\text{h}}$)	4,5 (1 $^{\text{h}10}$)	3,7 ($2^{\text{h}15}$)
$^{2/10} \dots \dots$...	2,4 ($2^{\text{h}10}$)	4,1 (1 $^{\text{h}05}$)	4,3 (1 $^{\text{h}10}$)	3,5 ($2^{\text{h}35}$)	2,2 ($6^{\text{h}45}$)
$^{10/11} \dots \dots$...	2,25 ($2^{\text{h}20}$)	3,7 (1 $^{\text{h}25}$)	3,9 (1 $^{\text{h}20}$)	2,7 ($6^{\text{h}20}$)	1,4 (24 $^{\text{h}}$)
					$K_f(h)$	$K_f(h)$
$^{14/12} \dots \dots$...	2,25 ($2^{\text{h}15}$)	3,36 (1 $^{\text{h}55}$)	3,7 (1 $^{\text{h}45}$)	2,6 ($1^{\text{h}25}$)*	1,2 ($1^{\text{h}40}$)*
$^{15/1} 1929 \dots$...	2,1 ($2^{\text{h}10}$)	3,2 (1 $^{\text{h}40}$)	3,5 (1 $^{\text{h}40}$)	1,8 ($1^{\text{h}20}$)*	1,2 ($1^{\text{h}35}$)*
$^{15/2} \dots \dots$...	2,0 ($3^{\text{h}05}$)	3,1 (1 $^{\text{h}40}$)	3,1 (2 $^{\text{h}}$)	1,3 ($1^{\text{h}25}$)*	1,0 ($1^{\text{h}40}$)*
$^{9/3} \dots \dots$...	1,9 (3 $^{\text{h}}$)	2,8 ($2^{\text{h}05}$)	2,5 ($2^{\text{h}25}$)	1,3 ($1^{\text{h}45}$)*	1,0 ($1^{\text{h}40}$)*
$^{6/5} \dots \dots$...	1,9 (4 $^{\text{h}}$)	2,8 ($2^{\text{h}10}$)	2,4 ($3^{\text{h}07}$)	0,8 ($1^{\text{h}50}$)*	
$^{14/8} \dots \dots$...	1,5 ($4^{\text{h}20}$)	2,7 (3 $^{\text{h}}$)	1,8 (4 $^{\text{h}45}$)		

Resultaterne i dette forsøg stemmer i alt væsentligt med dem, som er meddelt i det foregaaende. Man vil bemærke den relativt hurtige destruktion af toksinets udfnuggende evne i de alkaliske blandinger. Vi ser altsaa af denne tabel, at et toksin p_H ca. 7 ved at opbevares i over et aar ved 37° mister ca. halvdelen af sin antitoksinneutraliserende evne og samtidig bliver reaktionstiden overfor antitoksin tre gange saa stor. De blandinger, som er mærket * titreredes ved opblanding med lige dele toksin, idet reaktionstiden paa nærværende tidspunkter var blevet saa stor, at den almindelige titreringsteknik ikke lod sig anvende. Disse værdier er derfor $K_f(h)$ (se »Forsøgsmetodik«).

2den Forsøgsrække.

Toksin 103²⁷

$$L_f = 5,56 \text{ pr. cm}^3$$

$$p_H = 8,7 (18^{\circ} \text{ C.})$$

Serum som i foregaa-

ende forsøg

$$K_f = 0^{\text{h}50} (40^{\circ} \text{ C.})$$

Først bestemtes hvor store mængder saltsyre og natron der skulde tilsettes til 10 cm^3 toksin for at opnaa blan-

dinger, hvis brintionkoncentration svarede til anførte p_H -værdier.

p_H	cm ³ n/10 HCl ell. n/10 NaOH til 10 cm ³ toksin	Indikator
5,5	4,5 cm ³ n/10 HCl	metylrodt
6,0	4,03 - - -	klorfenolrodt
7,0	2,88 - - -	fenolrodt
8,0	1,65 - - -	—
9,0	0,41 - - NaOH	fenolftalein

Derpaa fremstilledes en liter af hver blanding ved til-sætning af de beregnede mængder 5n HCl og 5n NaOH. Brintionkoncentrationen bestemtes kolorimetrisk ved 37° som i foregaaende forsøg. p_H af de forskellige blandinger er, maalt ved 37°: 5,5; 6,2; 7,1; 7,8; 8,7. p_H af kontrolblan-dingen (d. v. s. den oprindelige giftbouillon) = 8,5 ved 37°. Efter titrering henstilledes blandingerne som før ved 37°, hvorpaa titreringen gentoges med passende tids mellemrum.

3 die Forsøgsrække.

De to første forsøgsrækker maa nærmest betragtes som væ-rende af orienterende art, idet de stærkt sure blandinger ikke blev neutraliseret med natron forinden opblandingen. Reaktionens udebliven i disse tilfælde tillader derfor ingen slutning angaaende destruktionsgraden af toksinet.

Hertil anvendtes et betydeligt stærkere toksin; substratet, som var benyttet til fremstillingen var som tidligere Martinbouillon, men der var denne gang yderligere tilsat 0,5 % pepton Witte og 0,2 % glykose. Ligeledes anvendtes et nyt serum (no. 782); dette havde imidlertid omtrent samme K_f -værdi og samme titer som det, der benyttedes til de to foregaaende forsøg.

Toksin 35 ²⁸	Serum no. 782 (^{18/10} 28)
$L_f = 9,6$ pr. cm ³	Styrke = 160 AE pr.
$L_f = 8,0$ - -	cm ³
d. m. m. = 500 - -	$K_f = 0^{h \ 25}$
$p_H = 8,33$	

Ved tilsetning af nedenstaaende mængder n/10 HCl og n/10 NaOH til 10 cm³ toksin opnaaedes blandinger, hvis brintionkoncentration svarede til de anførte p_H -værdier.

p_H	cm ³ n/10 ell. n/10 NaOH til 10 cm ³ toksin		Indikator
	n/10 HCl	NaOH	
5,0	4,8	-	som i foreg. forsøg
6,0	3,3	-	- - - - -
7,0	1,9	-	- - - - -
8,0	0,8	-	- - - - -
9,0	1,3	-	- - - - -
10,0	3,9	-	tymolftalein

Titreringen fandt sted ved 18° med benyttelse af de samme indikatorer som tidligere nævnt. Forsøgene udførtes ved to forskellige temperaturer, 0° og 37° C. Toksinet havde temp. 0°, da syre- og natronmængderne (5/n opløsninger) blev sat til. Af hver blanding fremstilles to liter, hvoraf den ene blev staaende i kælderen, medens den anden stilles i termostat ved 37° C..

Bestemmelserne af p_H for de færdige blandinger gav følgende værdier:

0°	p_H	37°	0°	p_H	37°
5,4		5,3		9,1	8,5
6,5		6,3		9,9	9,1
7,55		7,2	Kontrol	8,6	8,0
8,5		7,9			

Tabel III, hvori er anført L_f -, K_f - og L_{τ} -værdierne¹ for en række opbevaredes

Titrings-dato	$p_H = 5,4$	6,5		7,5	
		L_f pr.cm ³	K_f (0 ^h 27)	L_f pr.cm ³	K_f (0 ^h 25)
24/10 1928	8,9	(0 ^h 27)	8,0	9,6 (0 ^h 25) 8,0
25/10 —
26/10 —
27/10 —
31/10 —	8,9	(0 ^h 27)	8,0	9,6 (0 ^h 27) 8,0
14/11 —	7,0	. . .
6/12 —	8,9	(0 ^h 29)	> 6	9,6 (0 ^h 26) . .
8/1 1929	8,0	(0 ^h 30)	6,0	. . .
9/2 —	8,0	(0 ^h 35)
6/3 —	8,0	(0 ^h 35)
5/5 —	8,0	(0 ^h 35)	6,0	9,6 (0 ^h 25) 8,0
14/8 —	8,0	(0 ^h 36)	6,0	9,6 (0 ^h 25) 8,0

¹ Tabellen angiver ikke de virkelige L_f - og L_{τ} -værdier, men antallet af hen-

Maaleresultaterne er samlet i tabellerne III og IV. Foruden L_f - er ogsaa L_{τ} -værdierne bestemt ved forsøg med marsvin efter EHRLICH's metode; hertil anvendtes internationalt standardserum fra Institutet i Frankfurt.

Tabel III viser, at toksinets antigene evne er meget stabil ved 0°, selv om brintionkoncentrationen varierer betydeligt. I virkeligheden er destruktionshastigheden ringe imellem $p_H = \text{ca. } 5,5 - p_H = \text{ca. } 10,0$.

Grunden til at der ingen in-vitro-resultater findes opført for den blanding, hvis p_H var 5,4 er at disse ikke var tilforladelige (se nærmere nedenfor). Med hensyn til spørgsmålet om, hvorvidt p_H i alle tilfælde umiddelbart før titreringen burde være ført tilbage til den oprindelige værdi (udgangstoksinets p_H), da er hertil at sige at dette formelt set naturligvis vilde have været rigtigt, men gennem tid-

titreringer af difteritoksin, der med en forskellig brintionkoncentration ved 0°C .

8,5			8,6 Kontrolprøve			9,1			9,9		
L_f pr. cm ³	K_f $(0^{\text{h}} 23)$	L_f pr. cm ³	L_f pr. cm ³	K_f $(0^{\text{h}} 25)$	L_f pr. cm ³	L_f pr. cm ³	K_f $(0^{\text{h}} 31)$	L_f pr. cm ³	L_f pr. cm ³	K_f $(0^{\text{h}} 35)$	L_f pr. cm ³
9,6	$(0^{\text{h}} 23)$	8,0	9,6	$(0^{\text{h}} 25)$	8,0	9,6	$(0^{\text{h}} 31)$	8,0	9,6	$(0^{\text{h}} 35)$	8,0
..	9,6	$(0^{\text{h}} 28)$..
..	9,6	$(0^{\text{h}} 23)$..
..	9,6	$(0^{\text{h}} 26)$..
9,6	$(0^{\text{h}} 25)$	8,0	9,6	$(0^{\text{h}} 37)$	8,0	9,6	$(0^{\text{h}} 25)$	7,0
..	9,6	$(0^{\text{h}} 30)$	> 6,0
9,6	$(0^{\text{h}} 25)$	9,6	$(0^{\text{h}} 35)$..	9,6	$(0^{\text{h}} 30)$	> 6,0
..	9,6	$(0^{\text{h}} 35)$..	8,9	$(0^{\text{h}} 35)$	> 6,0
..	9,6	$(0^{\text{h}} 25)$	> 7	8,8	$(0^{\text{h}} 40)$	> 6
..
9,6	$(0^{\text{h}} 24)$	7,5	9,6	$(0^{\text{h}} 26)$	7,5	9,2	$(0^{\text{h}} 36)$	7,5	8,8	$(0^{\text{h}} 35)$	6
9,6	$(0^{\text{h}} 27)$	7,5	9,6	$(0^{\text{h}} 29)$	7,5	9,0	$(0^{\text{h}} 37)$	7,5	8,8	$(0^{\text{h}} 38)$	6,5

holdsvis L_f - og L_f -doser pr. cm³.

ligere udførte forsøg havde jeg ikke kunnet paavise nogen forskel paa titeren, selv om p_H varierede (fra ca. 6 til ca. 9). Ved fremstilling af anatoksiner, hvor jeg har undersøgt brintionkoncentrationens betydning for omdannelsen af toksinet og ved indstilling af testtoksin til maalebrug har jeg ofte ændret toksinets p_H ; men titeren holdt sig til trods herfor uforandret. RAMON (og BAYNE-JONES) har ligeledes angivet, at svingninger i miljøets brintionkoncentration ikke influerer paa udfnugningsreaktionen. Jeg føler mig derfor overtydet om, at mine resultaters nøjagtighed ikke lider under, at jeg i nogle tilfælde har undladt at føre p_H tilbage til udgangsværdien. (Se endvidere forsøgene med det rensede toksin side 84 og tabel XXIV, der viser stabiliteten af toksin-antitoksinkomplekset i forhold til toksinstabiliteten.)

Tabel IV, hvori er anført L_f -, K_f - og L_f^+ -værdierne for en række opbevaredes

Titrerings-dato	$p_H = 5,3$			$6,3$			$7,2$		
	L_f pr. cm ³	K_f	L_f^+ pr. cm ³	L_f pr. cm ³	K_f	L_f^+ pr. cm ³	L_f pr. cm ³	K_f	L_f^+ pr. cm ³
24/10 1928 . . .	6,4	(0 ^{h 43}) ¹	< 8	8,9	(0 ^{h 22})	8,0	9,6	(0 ^{h 25})	8,0
25/10 — . . .	2,0	(0 ^{h 45}) ¹	2
26/10 — . . .	0	(0 ^{h 45}) ¹
27/10 —
31/10 —	0	8,0	(0 ^{h 39})	< 7 > 5	8,9	(0 ^{h 25})	8,0
14/11 —	7,2	(0 ^{h 29})	> 5	8,9	(0 ^{h 26})	7,0
6/12 —	6,9	(0 ^{h 33})	> 5	8,0	(0 ^{h 23})	> 5
7/1 1929	6,7	(0 ^{h 35})	> 5	8,0	(0 ^{h 30})	> 5
9/2 —	6,0	(0 ^{h 43})	..	7,5	(0 ^{h 30})	> 5
6/3 —	5,9	(0 ^{h 42})	5,0	7,5	(0 ^{h 33})	..
5/5 —	5,9	(0 ^{h 45})	4,5	6,8	(0 ^{h 38})	5
14/8 —	6,7	(0 ^{h 47})	4,5

¹ Titrering foretaget ved opblanding med lige dele frisk toksin. De anførte Marsvin, stor infiltration paa 4. døgn, vægtab.

Forsøg med en toksinblanding paa p_H 5,4. En ny portion fremstillede paa samme maade som ovenfor. Straks efter syretilsætningen udtoges en prøve; denne neutraliseredes med NaOH (til p_H 8,3) og titreredes direkte (d. v. s. uden opblanding med frisk toksin) overfor serum. Herved fandtes titeren 8,5, hvilket viser, at der var foregaaet en kendelig destruktion i de faa sekunder, der hengik imellem syretilsætningen og den paafølgende neutralisation med base. Samtidig var K_f -værdien steget til det dobbelte. Herefter sker svækkelser af den antigene evne langsomt, men udfnugningsevnen paavirkes stærkt, saa at

titreringer af difteritoksin, der under forskellig brintionkoncentration ved 37°C .

7,9			8,0 Kontrolprøve			8,5			9,1		
L_f pr. cm ³	K_f $(0^{\text{h}} 23)$	L_f pr. cm ³	L_f pr. cm ³	K_f $(0^{\text{h}} 25)$	L_f pr. cm ³	L_f pr. cm ³	K_f $(0^{\text{h}} 31)$	L_f pr. cm ³	L_f pr. cm ³	K_f $(0^{\text{h}} 35)$	L_f pr. cm ³
9,6	8,0	9,6	9,6	8,0	8,0	9,6	8,0	8,0	9,6	8,0	8,0
..	7,2	$(0^{\text{h}} 36)^1$..
..	6,4	$(0^{\text{h}} 35)^1$..
..	6,4	$(0^{\text{h}} 42)^1$..
8,9	$(0^{\text{h}} 26)$	7,0	8,0	$(0^{\text{h}} 48)$	6,5	4,8	$(0^{\text{h}} 54)^1 < 6$..
8,9	$(0^{\text{h}} 26)$	6,5	7,2	$(1^{\text{h}} 04)$	5,0	3,2	$(1^{\text{h}} 26)^1$ d. m. m. 1 cm^3	..
8,9	$(0^{\text{h}} 27)$	> 5	< 6	5,0	$(2^{\text{h}} 13)$	3,0	0	$(2^{\text{h}} 07)^1$ d. m. m. 2 cm^3	..
8,9	$(0^{\text{h}} 25)$	> 5	3,2	$(5^{\text{h}} 14)$	< 2
8,9	$(0^{\text{h}} 35)$	5,0	6,3	$(0^{\text{h}} 55)$	< 5 > 4	3,2	(18^{h})	d. m. m. 1 cm^3
6,7	$(0^{\text{h}} 44)$..	6,4	(1^{h})	..	3,2	(1^{h})
6,4	$(0^{\text{h}} 47)$..	5,4	$(1^{\text{h}} 27)$..	1,2	$(1^{\text{h}} 20)$	d. m. m. 2 cm^3
5,3	$(1^{\text{h}} 11)$	3,0	4,5	$(2^{\text{h}} 55)$	1,5	0

tider er derfor $K_f(h)$.

toksinet reagerer langsommere og langsommere jo længere tid det har været under indflydelse af syren.

Resultaterne, som findes opført her (se tabel V), viser altsaa, at toksin kun sønderdeles med relativt ringe hastighed ved 0° , selv om p_H ligger i nærheden af 5. Yderligere viser forsøgene, at udfnugningsevnen, som altid i høj grad ned sættes under indflydelse af syren, i hvert fald for en del kan regenereres igen, naar der neutraliseres, og den neutraliserede blanding faar lov at henstaa i nogen tid ved 0°C . Her staar vi altsaa overfor en delvis reversibel proces. Derimod viser det sig, at den antigene evne ikke re-

Tabel V,
som viser destruktionen af difteritoksin ved p_H 5,4
(temp. 0° C.).

a) Titreringsdato	L_f pr. cm ³	K_f	L_f pr. cm ³	b) Titreringsdato	L_f pr. cm ³	K_f
$8/1$ 29	8,5	(0 ^{h 50})	$\begin{matrix} < 7 \\ > 5 \end{matrix}$	$11/1$ 29	8,0	(0 ^{h 50})
$10/1$ —	8,0	(3 ^h)	..	$14/1$ —	7,3	(1 ^{h 40})
$12/1$ —	8,0	(4 ^{h 30})	..	$18/1$ —	7,3	(2 ^{h 30})
$17/1$ —	8,0	(6 ^{h 20})	..	$11/2$ —	7,3	(2 ^h)
$9/2$ —	7,6	$\begin{pmatrix} > 8^h \\ < 16^h \end{pmatrix}$	$\begin{matrix} < 3 \\ > 1 \end{matrix}$	$8/3$ —	7,2	(1 ^{h 15})
$6/3$ —	7,2	$\begin{pmatrix} > 8^h \\ < 16^h \end{pmatrix}$..	$5/5$ —	7,2	(15 ^h)

Ved disse forsøg neutraliseredes toksinet forinden titreringen. Der udførtes to bestemmelser, en straks efter neutralisationen og en anden i den neutraliserede prøve, som havde henstaaet 24 (i nogle tilfælde 48 timer) ved 0° . De sidste resultater findes i tabellen til højre og er anført ud for de tilsvarende første titringer. Til titreringen $10/1$ 29 tabel a) svarer saaledes titreringen $11/1$ 29 i tabel b). I sidste tilfælde har prøven blot efter neutralisationen med NaOH henstaaet 24 timer ved 0° , o. s. v.

genereres, fordi brintionkoncentrationen atter ændres til den oprindelige værdi. Af tabel III erfarer man, at L_f -værdierne ikke ændres proportionalt med forandringer af L_f . De første angiver jo til en vis grad, hvor vidt processen toksin \rightarrow toksoid er fremskredet. Denne proces forløber altsaa hurtigt, naar p_H er under ca. 5,5. Det er i virkeligheden denne reaktion, som de forskere, der tidligere har beskæftiget sig med disse forhold, har maalt, og ikke, som det jævnligt angives toksinets »destruktion«.

Det er interessant at sammenholde resultaterne af tabel IV, med dem, der tidligere er meddelt (tabel I og II). Sammenligner vi f. eks. tabel II og tabel IV, vil vi bemærke, at det stærke toksin er langt mere stabilt end det

svage. Om dette nu skyldes forskellen i titer eller ligger i substratets varierende sammenhæng skal jeg ikke kunne sige; man kan jo desværre ikke fremstille stærke eller svage toksiner efter behag. Imidlertid viser resultaterne, at man skal være varsom med at drage alment gyldige slutninger af forsøg, som er udført med et enkelt toksin; dog er forholdet imellem destruktionsgrad og brintionkoncentration i det store og hele det samme i de forskellige tilfælde. Derfor mener jeg ogsaa, at man gennem de tre forsøgsrækkers resultater faar et nogenlunde godt overblik over brintionkoncentrationens indflydelse paa toksinets stabilitetsforhold. At toksin, naar det opbevares ved temperaturer i nærheden af 0° , er meget stabilt, har jeg paa forskellig maade kunnet godtgøre. Kort tid efter RAMON's første meddeelse om udfnugningsreaktionen imellem toksin og antitoksin (1922—23) foretog jeg nogle maalinger af forskellige toksinprøver, dels testtoksiner til maalebrug, dels rester af toksin, som for ca. 30 aar siden (slutningen af forrige og begyndelsen af dette aarhundrede) var blevet benyttet af ARRHENIUS og MADSEN til reaktionshastighedsforsøg. Fra tid til anden har jeg gentaget maalingerne over en periode af 6—7 aar og har stadig fundet samme L_f - og K_f -værdier. Yderligere har jeg ved at sammenligne den oprindelige toksicitet paa enkelte af de 25—30 aar gamle toksiner med de fundne L_f - og K_f -værdier kunnet beregne (naturligvis kun tilnærmelsesvis), at der i den lange tid kun er foregaaet ubetydelige ændringer.¹

¹ Et godt eksempel paa hvor stabil et toksins udfnuggende egenskab kan være, naar toksinet opbevares ved lav temperatur, afgiver et af de nævnte toksiner, der var fremstillet 1901. Dets oprindelige giftighed svarede til en d. m. m. af $0,003 \text{ cm}^3$, den øjeblikkelige giftighed fandtes = $0,02 \text{ cm}^3$. Den antigene evne bestemtes til 5 enheder pr. cm^3 og K_f -værdien var = med 1 h 25 min. Samtidig bestemtes K_f -værdien paa et

Af tabel I fremgaar det, at toksin ved almindelig temperatur holder sig uforandret, i hvert fald i tre maaneder, naar p_H ligger imellem 7 og 9. Dette stemmer godt med de erfaringer, jeg har gjort i løbet af de 6—7 aar, jeg har arbejdet med udfnugningsreaktionen. Det testtoksin, som benyttes til de rutinemæssige maalinger af difteriserum, bliver opbevaret i laboratoriet, uden at der iagttages forsigtighedsregler af nogen art. Det kan her henstaa adskillige maaneder igennem udsat for fuldt dagslys (nu og da direkte sollys) uden at ændres kendeligt. Toksinopløsninger er altsaa i virkeligheden mere stabile end antitoksiske sera, der, selv om de opbevaredes ved 0° , mister noget af deres antitoksinindhold i løbet af nogle maaneder. I betragtning af dette forhold vilde det vel egentlig være mere praktisk at benytte toksinet og ikke, som man hidtil har gjort, antitoksinet som standard for maalinger. EHRLICH valgte i sin tid antitoksinet ifølge den antagelse, at dette skulde være mere stabilt end toksin. Imidlertid er tilberedning af standardserum (nøjagtig afmaaling, indtørring i vakuum over fosforpentoksyd, opbevaring ved $\div 10-15^\circ$) en ret besværlig og omstændelig procedure, medens toksinet altid kan anvendes som saadant, og kan opbevares i flydende tilstand, især naar man for en sikkerheds skyld indstiller brintionkoncentrationen paa p_H ca. 7.

Med hensyn til destruktionshastigheden af toksin ved brintionkoncentrationer, der ligger uden for det allerede nævnte omraade, da har jeg kun i ringe grad foretaget undersøgelser herover, idet mine forsøg først og fremmest frisk fremstillet toksin (1929), hvis antigene værdi ogsaa svarede til 5 enheder. K_f fandtes her = 1 h 20 min. Dette viser altsaa, at det næsten 30 aar gamle toksin i løbet af den lange periode hverken har mistet noget af sin antigene eller sin udfnugningsevne, skønt giftigheden er aftaget stærkt.

har haft til opgave at klarlægge reaktionshastighedsforholdene. Allerede ved p_H 5¹ forløb udfnugningsreaktionen med de hidtil undersøgte toksiner enten slet ikke eller paa uregelmæssig maade, og det samme var tilfældet med p_H ca. 10 og derover.

Da jeg i en del tilfælde (som omtalt i kapitlet »Forsøgsmetodik«), hvor toksinets udfnugningsevne var stærkt nedsat eller helt ødelagt, har maattet foretage titreringerne ved at opblande det partielt destruerede toksin med lige dele friskt toksin og senere har benyttet en lignende fremgangsmaade ved titrering af antidifterisk serum, som ved forskellige indgreb helt eller delvis havde mistet sin reaktionsevne, skal jeg nærmere beskrive en saadan titrering af blandede toksiner og blandede sera, der undertiden giver anledning til teoretisk interessante fænomener.

RENAUX og senere RAMON & GRASSET har paavist, at antidifterisk serum som, grundet paa længere tids opbevaring, eller som efter en kortvarig opvarmning til temperaturer omkring 60° eller derover, helt eller delvis har mistet sin udfnuggende egenskab, alligevel kan titreres *in vitro*, nemlig hvis det inden toksintilsætningen blandes op med en passende portion frisk antidifterisk serum. Opvarmes f. eks. et serum en à to timer til ca. 60°, vil det ofte herved have mistet evnen til at reagere med toksin under præcipitationsdannelse. Antitoksinet vil derimod i mange tilfælde forblive praktisk talt upaavirket af opvarmningen, hvilket man let kan overbevise sig om ved at foretage en titrering paa marsvin. Blander man nu et saadant serum,

¹ Er p_H mindre end 5,0 naas snart det isoelektriske punkt for toksinbouillons proteiner, der da fælder ud som et fnugget bundfald, hvorev storre eller mindre toksinmængder rives med. Paa dette forhold beror de tidligere nævnte toksinrensningsmetoder (f. eks. WATSON & WALLACE, WATSON & LANGSTAFF).

som ikke mere er i stand til at give udfnugning med f. eks. lige dele frisk antidifterisk serum (serum af ikke-immuniserede dyr har ingen virkning), da vil blandingen være i stand til at give udfnugning ved tilsætning af toksin, og præcipitationen optræder i den blanding, man skulde vente efter totalindholdet af antitoksin. Hvis man altsaa ved opvarmning destruerer udfnugningsevnen hos et serum, der indeholder 400 AE pr. cm³ og man derpaa blander det med et friskt serum paa 600 AE pr. cm³, da vil man forudsat at opvarmningen ikke har medført nogen destruktion af antitoksinet finde titeren for blandingen = 500 AE pr. cm³. RAMON anbefaler denne teknik til titrering af f. eks. rensede sera, hvilket undertiden ved rensningsprocessen helt eller delvis mister udfnugningsevnen.

Ved at efterprøve de af RENAUD & RAMON offentliggjorte forsøg har jeg imidlertid fundet, at forholdet ikke er saa simpelt, som de angiver. Ved sammenblanding af serumprøver stammende fra forskellige individer og af varierende antitoksinindhold fandt jeg i en hel del tilfælde en titer, som stemte godt med den beregnede. Men undertiden var der betydelige afvigelser mellem den kalkulerede og den fundne antitoksinværdi. Nedenstaaende forsøg, hvortil er anvendt tre forskellige sera af forskellig reaktionstid vil belyse forholdet nærmere.

Med hensyn til sagens rent praktiske side, da viser disse forsøg tydeligt, at man kan komme ud for at faa sine forsøgsresultater belastet med endog meget grove fejl ved kritikløst at anvende den af de to nævnte forskere foreslaaede titreringsmetode. Teoretisk set er dette forhold imidlertid overordentlig interessant. Hvis man betragter tabellen, kan man vel næppe tolke resultaterne paa anden maade end ved at antage, at hurtigt reagerende sera i visse til-

Tabel VI,

der viser titreringen af blandinger bestaaende af serum fra forskellige individer og med varierende K_f -værdier.

Toksin 103. a) Serum 754; 95 AE pr. cm³; $K_f = 0^{h\ 17}$
 $L_f = 6,0$ pr. cm³ b) Serum 717; 140 AE pr. cm³; $K_f = 0^{h\ 50}$
c) Serum 737; 105 AE pr. cm³; $K_f = 8^h$

Blandingens sammensætning	AE pr. cm ³		K_f	
	beregnet	fundet	beregnet	fundet
1) 1 del 754 + 1 del 717	117,5	125,0	0 ^{h\ 33}	0 ^{h\ 30}
2) 1 del 754 + 1 del 737	100	55,0	4 ^{h\ 00}	1 ^{h\ 10}
3) 2 dele 754 + 1 del 737	98,3	71,0	2 ^{h\ 50}	0 ^{h\ 40}
4) 4 dele 754 + 1 del 737	97,0	78,0	1 ^{h\ 50}	0 ^{h\ 30}
5) 9 dele 754 + 1 del 737	96,0	88,0	1 ^h	0 ^{h\ 20}
6) 1 del 717 + 1 del 737	122,5	120	4 ^{h\ 25}	2 ^{h\ 20}
7) 1 del 754 + 1 del 717 + 1 del 737	113,3	105	3 ^{h\ 02}	1 ^h

Titreringstekniken var den samme, som jeg hele tiden har anvendt: 10 cm³ toksin + vekslende serummængde; temp. 40° C.

fælde formaar at bemægtige sig hele den i en gi-
ven blanding tilstedeværende toksinmængde, uan-
set at der samtidig forefindes betydelige antitok-
sinmængder, hvis affinitet til toksinet ganske vist er langt
ringere. At det hænger saaledes sammen, ser man bl. a. af,
at blandingen af de to sera 754 og 717, hvor forskellen
paa K_f -værdierne ikke er saa udpræget, giver en titer, der
ikke ligger langt fra den beregnede. Det samme gælder
blandingen, som bestaar af prøverne 717 og 737. Fæno-
menet træder først tydeligt frem, naar affinitetsforskellen
imellem de to reagerende sera er tilstrækkelig stor; man
kan da fremstille blandinger, hvor antitoksinet med den
mindre affinitet ikke deltager i reaktionen (forsøg 4 og 5).
Denne blanding opfører sig i virkeligheden som om det
hurtigt reagerende serum var fortyndet med vand eller med
ikke antitoksinholdigt serum i stedet for immunserum.

Jeg har dernæst prøvet, hvorledes blandinger af forskellige toksiner forholdt sig. Som det var at vente er forholdene her mindre indviklede. TH. MADSEN og S. SCHMIDT har nemlig paavist, at K_f -værdien for et toksin først og fremmest er afhængig af dettes antigenværdi udtrykt i L_f -enheder.¹ Jo stærkere toksinet er, desto mindre er K_f -værdien. Dog er forholdet ikke rent omvendt proporcionalt, hvilket følgende sammenligning imellem to toksiner viser:

	L_f pr. cm ³	K_f
Toksin I	8,0	$0^{h\ 35}$
Toksin II	32,0	$0^{h\ 05}$

Toksin II er fire gange saa sterk som toksin I, men K_f er 7 gange saa lille.

Jeg har prøvet blandinger af en hel del toksiner over for et og samme serum. Herved fik jeg stedse god overensstemmelse imellem de beregnede og de fundne L_f -værdier. Derimod viste det sig, at K_f -værdien stedse var lavere, end man skulde vente:

	L_f pr. cm ³	K_f
Toksin XXX ²⁸	9,4	$0^{h\ 35}$
Toksin XXXIII ²⁸	6,3	1^h
1 del toksin XXX + 1 del toksin XXXIII	7,84 (ber. 7,85)	$0^{h\ 40}$ (ber. $0^{h\ 47}$)

Dette forsøg stemmer altsaa med det ovenfor omtalte. Forholdet er senere nærmere undersøgt gennem mere omfattende forsøg.²

¹ Om dette gælder ligegyldigt hvilket substrat, der anvendes til toksinfremstillingen, eller ej kan ikke siges med sikkerhed. De af MADSEN & SCHMIDT benyttede toksiner havde alle Martinbouillon som basis. Zeitschr. f. Immunforsch. 1930, **65**, 367.

² TH. MADSEN & S. SCHMIDT: Die Reaktionsgeschwindigkeit zwischen

Destruktionsforsøg foretaget ved højere temperatur.

Til denne forsøgsserie har jeg benyttet mig af blandingsmetoden til titreringen af toksinets antigenværdi. Jeg maatte anvende et andet toksin, da jeg ikke havde mere af toksin 35, som benyttedes til de foregaaende forsøg. Imidlertid bestod dette toksin (A^{28}) af en blanding af flere toksiner, hvorved man kan regne, at mulige forskelligheder er blevet udlignet. Styrken var $8,8 L\text{-enheder pr. cm}^3$, altsaa ca. 10 % lavere end for toksin 35. Forsøgene udførtes ved 50° , 55° og 60° , og der benyttedes samme serum til titreringen som tidligere (No. 782). Brintionkoncentrationen indstilledes saaledes, at p_H var = 7,0 ved 50° . Jeg gik frem paa følgende maade: 27 cm^3 toksin afmaaltes i et langt, snævert reagensglas, som anbragtes i et stort, vel isoleret, med termoregulator og motoromrører forsynet vandbad, der blev opvarmet med gas. Det iagttoget, at temperaturen ikke forandrede sig over $0,1^\circ \text{C}$. under forsøgene. Vædsken i glasset omrørtes med et ganske tyndt termometer, indtil temperaturen var den samme som i vandet udenfor. Saa udtogetes den første prøve (betegnet 0^h i tabellen). Jeg benyttede det samme glas til alle forsøgene, idet det rensedes imellem hver prøve. Denne fremgangsmaade kunde maaske synes omstændelig, men jeg opnaaede langt mere konstante resultater end ved opvarmning af en større mængde toksin paa en gang og paafølgende udtagning af prøver.

Efter at være fjernet fra vandbadet afkøledes prøverne i isvand til ca. 20° , hvorpaa de straks blev blandet med Diphteritoxin u. -antitoxin und ihre Bedeutung für die Heilkraft des antidiphtherischen Serums (Zeitschr. f. Immunforsch. 1930, **65**, 357).

J. R. MØRCH & S. SCHMIDT: Sur la relation entre le pouvoir antigène intrinsèque et la vitesse de flocculation entre toxine et antitoxine (under trykning).

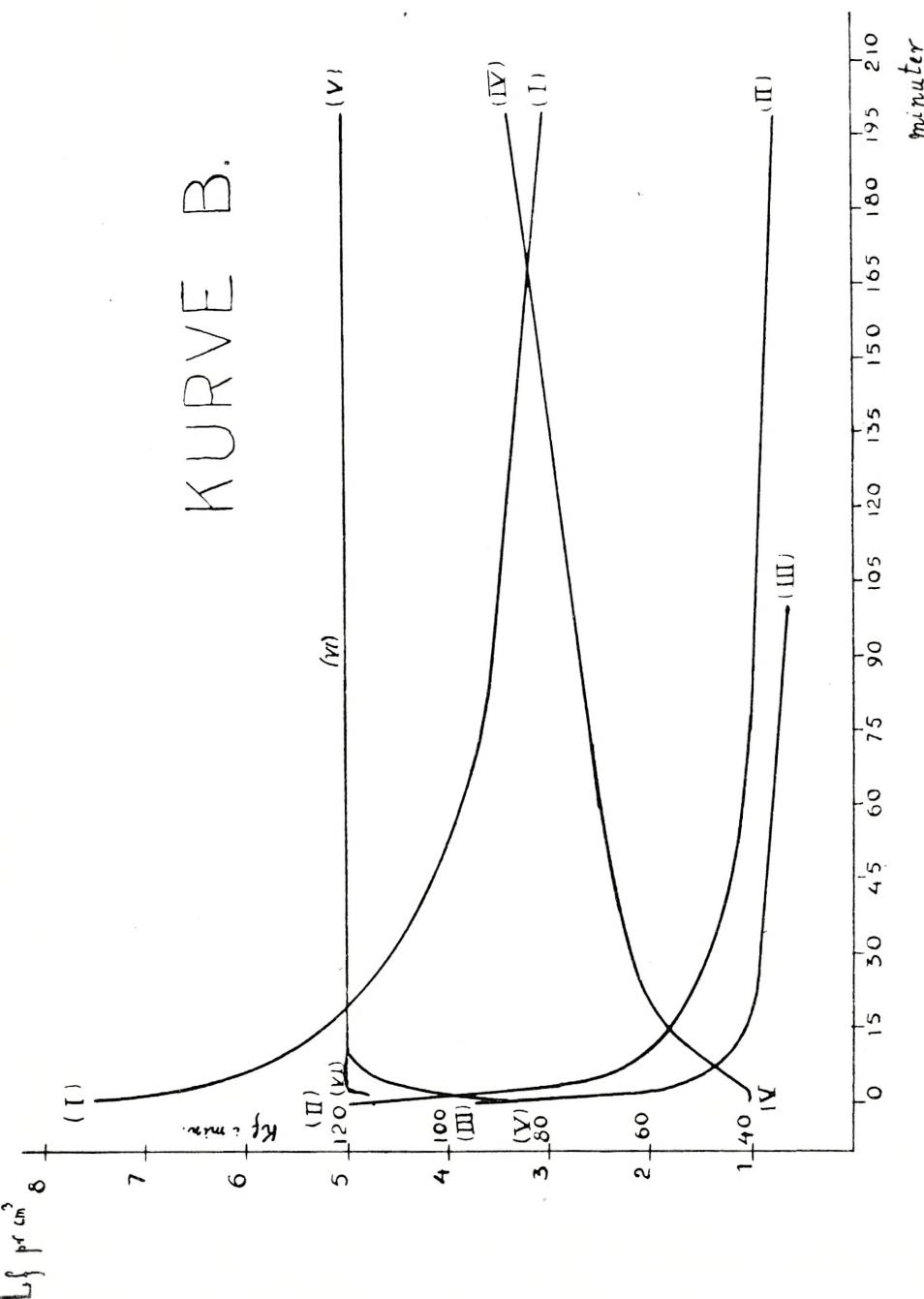
lige dele frisk toksin, der i forvejen var afmaalt i smaa kolber. Alle prøverne titreredes derpaa samtidig.

Tabel VII (Kurve B)
viser destruktionen af difteritoksin ved temperaturerne 50° ,
 55° og 60° C.

	a) 50°	b) 55°	c) 60°
	Min. $\frac{L_f}{\text{pr. cm}^3} K_f(h)$	Min. $\frac{L_f}{\text{pr. cm}^3} K_f(h)$	Min. $\frac{L_f}{\text{pr. cm}^3} K_f(h)$
0.....	7,52 0 ^{h 40}	0..... 4,96 1 ^{h 25}	0..... 3,68 1 ^{h 55}
1.....	7,04 0 ^{h 40}	1..... 3,68 1 ^{h 40}	1..... 2,56 1 ^{h 55}
2.....	6,72 0 ^{h 40}	2..... 3,04 1 ^{h 45}	1,5 ... 2,08 1 ^{h 55}
5.....	6,24 0 ^{h 45}	3..... 2,72 1 ^{h 45}	2,5 ... 1,76 2 ^h
10.....	5,44 0 ^{h 55}	5..... 2,40 1 ^{h 55}	4..... 1,6 2 ^h
25.....	4,80 1 ^h	10..... 1,92 2 ^h	6..... 1,44 2 ^h
50.....	4,00 1 ^{h 10}	20..... 1,68 2 ^h	10..... 1,2 2 ^h
100.....	3,52 1 ^{h 10}	30..... 1,44 2 ^h	15..... 1,12 2 ^h
200.....	3,04 1 ^{h 30}	50..... 1,12 2 ^h	25..... 0,96 2 ^h
...	...	100..... 0,88 2 ^h	40..... 0,88 2 ^h
...	...	200..... 0,80 2 ^h	60..... 0,80 2 ^h
...	100..... 0,64 2 ^h

Ved alle titreringer er det partielt destruerede toksin forinden serumtilsætningen blandet op med lige dele frisk toksin.

Af de i tabellen opførte resultater ser man, at saavel toksinetts antigenes evne som udfnugningsfunktionen paa-virkes desto sterkere jo højere temperaturen er. Ved 50° er den udfnuggende funktion ikke totalt destrueret, selv efter 200 minutters forløb (første kolonne i tabellen angiver hvor mange minutter toksinet har været opvarmet til den paagældende temperatur). Ved 55° er destruktionen af den udfnuggende evne derimod total efter 10 minutters forløb og ved 60° efter kun 2,5 min. Det vil ses, at K_f herefter forbliver konstant. Ligesom ved de tidligere forsøg over destruktion af toksin ved forskellig brintionkoncentration (særlig for de alkaliske blandingers vedkommende) opstaar her forandringer i det opvarmede toksin, der giver sig til



Destruktion af diphtheritoksin (p_H ca. 7) ved højere temperaturer.

Kurverne 1, 2 og 3 viser destruktionsen af toksinets antigeniske evne ved temperaturerne henholdsvis 50, 55 og 60°. Kurverne 4, 5 og 6 angiver forandringen af toksinets udfrugningshastighed overfor antitoksin ved de samme temperaturer.

kende ved, at dette nedsætter det friske toksins affinitet til antitoksin. Reaktionen mellem frisk toksin og serum forløber paa 30 minutter ved 40° C. Blandes toksinet forinden med lige dele fysiologisk saltvand eller med lige dele af den bouillon, som benyttes til toksinfremstillingen, da forhales K_f til 1^h . Den forhalende virkning, som opnåedes ved toksin udover paa reaktionen, er afhængig af blandingsforholdet, jo mere opvarmet toksin, der tilsættes, desto større bliver K_f . Men virkningen er ogsaa afhængig af den temperatur, som toksinet har været utsat for. Jo højere denne har været desto større er den hæmmende effekt.¹

Det omtaltes under forsøgene over brintionkoncentrationens betydning for toksindestruktionen, at toksin, hvis udfnugningsevne var betydeligt nedsat (f. eks. et saadant, som havde staaet et stykke tid ved p_H ca. 5,5), delvis kunde genvinde denne igen, naar det efter at p_H var ført tilbage til den oprindelige værdi fik lov at henstaa yderligere i 24—48 timer. Noget lignende er tilfældet med toksin, som ved opvarmning har faaet evnen til at forhale toksin-antitoksinreaktionen; den hæmmende effekt bliver mindre, naar toksinet efter at være afkølet opbevares nogen tid ved lavere temp. (0°).

400 cm³ (B²⁸; $L_f = 7,6$ — $8,0$ pr. cm³, $p_H = 7,9$) opvarmes i et vandbad paa 55° C. under kraftig omrøring med

¹ GLENNY & WADDINGTON har paavist, at tilsætning af autoklaveret toksoid til anatoksin virker nedsættende paa dettes immuniserende evne (prøvet paa marsvin). Der synes med andre ord at være en ret intim sammenhæng imellem et toksins antigene evne og dets affinitet til antitoksin. RAMON har paavist, at af to anatoksiner, som har samme specielle antigenindhold, men hvis affinitet til antitoksin er forskellig, vil det som besidder den mindste K_f -værdi vise sig bedst egnet til immunisering (af heste). SDRDOVSKI og CHALAPINA har gjort samme erfaring ved vaccination af mennesker med anatoksin (Centralbl. f. Bakt. (Orig.) 1927, 101, 350).

et termometer. Efter 15 minutters forløb havde vædsken i kolben naaet 55° , og den toges nu ud og afkøledes straks i isvand. Portionen deltes i to dele, hvoraf den ene straks blandedes med lige dele frisk toksin, hvorimod den anden opbevaredes ublandet. Begge portioner titreredes straks og opbevaredes derpaa under toluol ved 0° . Titreringen gentoges hver 24. time. L_f -værdien gælder for blandinger af friskt og af partielt destrueret toksin. Selv om forholdet her langt fra er saa udpræget som ved de tidligere omtalte forsøg, er der dog ingen tvivl om, at der sker en ændring i reaktionstiden, men ejendommeligt nok kun for den portions vedkommende, som opbevaredes ublandet. Der er lige saa lidt her som ved de forrige forsøg tale om en regeneration af den een gang destruerede antigene evne. Tværtimod synes svækkelserne at fortsættes ganske langsomt.

Tabel VIII,
visende forandringen i reaktionshæmmende effekt hos opvarmet toksin.

Titrering	1) Toksin, som henstod ublandet ved 0°		2) Blandingen af opvarmet og af frisk toksin opbevaret ved 0°	
	IE pr. cm ³	Kf(h)	IE pr. cm ³	Kf(h)
straks.....	5,2	2 ^h	5,36	2 ^h
24 ^h	5,12	2 ^h	5,12	2 ^h
48 ^h	5,12	1 ^h 45	5,12	2 ^h
72 ^h	4,96	1 ^h 30	4,96	2 ^h
96 ^h	4,64	1 ^h 30	4,96	2 ^h
120 ^h	4,64	1 ^h 25	4,96	2 ^h
144 ^h	4,64	1 ^h 25	4,96	2 ^h

Ved forsøg 1) blandedes umiddelbart før titreringen med lige dele frisk toksin.

Vi har altsaa af det foregaaende set, at saavel toksinet udfnuggende som dets antigeniske evne stærkt nedsættes ved en kortvarig opvarmning til 55° og derover. Ved 55° — 60°

mister toksinet saa at sige momentant sin evne til at reagere med serum under præcipitationsdannelse. Herefter skulde man vel forvente, at udfnugningsreaktionen imellem toksin og antitoksin vilde berøres af denne omstændighed. Mest sandsynlig vilde den antagelse være, at reaktionen forløb uregelmæssigt ved temperaturer over 50° under dissociation af komplekset *TA*. RAMON omtaler i sine undersøgelser, at reaktionen kan finde sted ved 55—56°, endda med større hast end ved 20° eller 37°, medens den ved 60—65° efter aftager i hastighed, og at der nu kræves mindre mængder serum til fremkaldelse af titerudfnugning.¹ Arbejder man med endnu højere temperatur, over 65°, da forløber processen uregelmæssigt og »reaktionen mister sin betydning«.

Tabel IX,

visende reaktionstiderne for en række forskellige toksiner overfor eet enkelt serum (No. 377).

	M_H^{24}	M_{IV}^{24}	M_A^{25}	M_{III}^{25}	M_V^{25}	M_{VII}^{25}
Tp. ($p_H = 8,6$)	($p_H = 8,2$)	($p_H = 8,4$)	($p_H = 8,5$)	($p_H = 8,3$)	($p_H = 8,4$)	
	K_f	K_f	K_f	K_f	K_f	K_f
0° ...	30 ^h	30 ^h	21 ^h	17 ^h	—	48 ^h
3° ...	25 ^h	25 ^h	14 ^h	13 ^{h 30}	30 ^h	33 ^h
5° ...	20 ^h	21 ^h	11 ^h	10 ^{h 30}	—	26 ^h
11° ...	15 ^h	14 ^h	8 ^{h 30}	8 ^h	26 ^h	20 ^h
14° ...	12 ^h	9 ^h	7 ^h	8 ^h	22 ^h	17 ^h
17° ...	10 ^h	5 ^{h 30}	5 ^{h 30}	7 ^h	18 ^h	14 ^{h 30}
25° ...	6 ^h	3 ^{h 15}	4 ^{h 20}	4 ^h	11 ^h	11 ^{h 50}
30° ...	4 ^h	2 ^{h 15}	2 ^{h 30}	2 ^{h 15}	8 ^h	8 ^h
35° ...	2 ^h	1 ^{h 45}	1 ^{h 40}	1 ^{h 30}	5 ^h	5 ^{h 45}
40° ...	1 ^h	1 ^{h 05}	1 ^{h 25}	1 ^h	3 ^{h 30}	4 ^h
45° ...	0 ^{h 45}	0 ^{h 55}	1 ^h	0 ^{h 55}	2 ^{h 40}	2 ^{h 30}
50° ...	0 ^{h 45}	0 ^{h 45}	0 ^{h 45}	0 ^{h 50}	1 ^{h 35}	1 ^{h 55}
55° ...	1 ^{h 15}	0 ^{h 30}	0 ^{h 40}	0 ^{h 30}	1 ^{h 45}	1 ^{h 30}
60° ...	1 ^{h 15}	0 ^{h 45}	0 ^{h 30}	0 ^{h 55}	2 ^{h 45}	2 ^h
65° ...	∞	0 ^{h 45}	0 ^{h 40}	1 ^{h 45}	7 ^{h 30}	2 ^{h 35}
70° ...	∞	2 ^{h 45}	1 ^{h 30}	∞	∞	∞

¹ Overensstemmende med antagelsen af en partiel destruktion af toksin.

Dette punkt forekommer mig at være af en ikke uvæsentlig interesse, hvorfor jeg har udført nogle forsøgsrækker ved forskellige temperaturer: 1) med eet serum overfor forskellige toksiner, 2) med eet toksin og forskellige sera. Tabellerne IX og X viser forsøgsresultaterne.

Tabel X,
visende reaktionstiden af en række forskellige sera overfor
eet toksin (M_B^{24} , $p_H = 8,4$).

Tp.	Serum No.					
	469	472	478	480	483	486
	K_f	K_f	K_f	K_f	K_f	K_f
0°.....	30h	28h	31h	49h	54h	65h
3°.....	25h	19h	27h	31h	48h	53h
5h.....	19h	16h	20h	25h	39h	48h
11°.....	13h	9h	16h	17h	31h	35h
14h.....	10h	6h	12h	13h	23h	26h
17°.....	6h	5h 30	10h	11h 30	18h	22h
25°.....	3h 30	3h 15	5h 45	9h	9h 45	14h
30°.....	3h 15	2h 45	4h 15	7h	7h 35	10h
35°.....	2h 50	2h 30	3h 15	4h 30	6h	8h 30
40°.....	2h 20	1h 35	2h 50	3h 10	4h 30	5h 50
45°.....	2h 05	1h	2h 25	2h 40	3h 30	4h 15
50°.....	1h 50	0h 45	2h 05	2h 20	2h 45	4h 30
55°.....	1h 30	0h 40	1h 50	2h	2h 35	5h
60°.....	1h 45	0h 20	2h 30	2h 20	3h 10	7h 30
65°.....	2h 30	1h 30	2h 40	5h 10	∞	∞
70°.....	∞	3h 50	∞	∞	∞	∞

Resultaterne af disse forsøg falder ikke helt sammen med dem angivet af RAMON. Først maa jeg bemærke, at titerudsnugningen optraadte paa samme sted, hvad enten temperaturen var høj eller lav. Som man vil se, er det i enkelte tilfælde lykkedes, at opnaa reaktion selv ved saa høj en temperatur som 70°. Ved 65° kan man i de fleste tilfælde faa processen til at forløbe. I tabel X findes to sera (no. 483 og 486), som heller ikke reagerer ved 65°. Af disse har det ene sin laveste K_f -værdi ved 45°, det andet

ved 55° C. Begge sera er langsomt reagerende. Derimod viser det serum, som giver reaktion ved 70° sig at reagere hurtigst helt oppe ved temp. 60° . Det er i det hele taget hurtigt reagerende. Af tabel IX fremgaar det, at der ogsaa, om end i mindre grad, er forskel paa toksinerne. Da RAMON har benyttet almindeligt toksin, hvis p_H gennemsnitlig ligger omkring 8,3—8,4, indstillede jeg ikke toksinerne paa samme brintionkoncentration, men benyttede dem som de var. Imidlertid varierer p_H jo ikke saa meget, at dette kan være aarsagen til de forskelligheder, der findes imellem dem. Da p_H bliver mindre, naar temperaturen stiger, vil stabiliteten af toksinerne forøges herved; løseligt kan man anslaa den gennemsnitlige værdi af p_H for de anførte toksiner til at ligge imellem 7,5 og 8,0 (ved 50°), altsaa i nærheden af det omraade, hvor toksinets stabilitet er størst.

Med hensyn til antitoksinets stabilitet ved højere temperatur, da har undersøgelser af TH. MADSEN & WALBUM vist, at destruktionen allerede ved 65° sker temmelig hurtigt, saaledes at serum ved at udsættes for denne temperatur efter 30 minutters forløb har mistet omkring 20 % af sit antitoksinindhold. Er temperaturen 70° andrager svækkelseren i samme tidsrum 60—70 % (!). Heri er endda ikke medregnet den svækkelse, der foregaar under opvarmningen fra 20° til henholdsvis 65° og 70° , saa tallene bliver i hvert fald lidt større endnu.

Dette vil altsaa i virkeligheden sige, at reaktionen imellem toksin og antitoksin kan finde sted ved temperaturer, der ligger langt over dem, hvor de enkelte komponenter destrueres med stor hast. Komplekset toksin-antitoksin er altsaa mere stabilt end de to bestanddele, som indgaar deri. Da netop de langsomt reagerende

sera er dem, der først viser sig ude af stand til at reagere med toksinet, efterhaanden som temperaturen bliver højere, tyder dette paa, at antitoksinet ikke naar at faa bundet toksinet, førend dette er blevet paavirket saa stærkt af varmen, at det mister sin reaktionsevne. Vi har set, at kun enkelte sera reagerer ved 70°, men hvis man lader blandingen af toksin-serum staa i nogen tid,¹ inden den udsættes for den høje temperatur, da vil man ogsaa med langsommere reagerende sera være i stand til at faa reaktionerne til at forløbe. Den høje temperatur formaar altsaa ikke at spalte det en gang dannede kompleks.

Selve bundfaldet, som dannes ved toksin-antitoksin-reaktionen, er i høj grad stabilt. Jeg har prøvet at fraskille saadanne bundfald, vaske dem omhyggeligt med destilleret vand og derpaa efter opslemning i fys. saltvand at opvarme til 60° i 1 time. Her skulde man med den erfaring vi har om stabiliteten af toksin og antitoksin kunne faa største delen af toksinet destrueret og opnaa at frigøre antitoksinet, der ikke paavirkes synderligt ved denne temperatur. Jeg har imidlertid ved en paafølgende titrering (paa marsvin) af saadant behandlet bundfald kun kunnet paavise relativt smaa antitoksimængder, i hvert fald langt fra den mængde, man skulde vente. RAMON har forsøgt at frigøre antitoksinet af bundfaldet ved at behandle dette med fortyndet syre, hvorved det gaar i opløsning. Efter hans angivelse kan man paa denne maade opnaa en dissociation af forbindelsen med paafølgende destruktion af toksinet; antitoksinet, der bliver tilbage, skulde være meget virksomt i forhold til den tilstedeværende proteinmængde. Jeg har ikke kunnet bekræfte RAMON's resultater. Ved at benytte S. P. L. SØRENSEN's stødpudeblandinger bestemte jeg med hvilken

¹ Afhænger af reaktionshastigheden imellem de to bestanddele.

brintionkoncentration bundfaldet var stabilt. Anvendtes blandinger hvis p_H var mindre end 3,0 og større end 10,3¹ opløstes bundfaldet fuldstændigt. Men ved opvarmning af disse opløsninger til 60° i en time lykkedes det mig ikke at faa regenereret større mængder antitoksin, hvilket er let forstaaeligt, da antitoksinet selv er instabilt under disse omstændigheder.

Som bekendt har ARRHENIUS & MADSEN og senere MADSEN og hans elever gennem en lang række arbejder over forskellige processer vedrørende antigeners og antistoffers forhold vist, at adskillige af disse reaktioner (destruktion af toksin og antitoksin, reaktionen antistof:antigen o. fl. a.) forløber med en saadan regelmæssighed, at de let lader sig beregne efter lignende formler, som simple kemiske processer. I mange tilfælde er overensstemmelsen mellem de eksperimentelt fundne og de beregnede værdier overordentlig god. Jeg har derfor undersøgt, om de af mig omtalte forsøg (svækkelsen af toksin, reaktionshastighedens afhængighed af temperaturen) skulde vise saa store regelmæssigheder, at man kunde beregne resultaterne ved hjælp af en simpel formel. Dette var imidlertid ikke tilfældet, hvilket maaske kunde forundre, da man jo paa forhaand maatte vente sig en større regelmæssighed ved forsøg udført *in vitro* (de fleste af MADSEN og hans medarbejdernes forsøg var foretaget paa dyr). Imidlertid maalte de nævnte forskere for toksinets vedkommende kun en enkelt egenskab, nemlig giftigheden; hos serum bestemtes den toksinneutra-

¹ GLENNY & WADDINGTON har paavist, at en opvarmning til 80° i en time af toksoid-antitoksin-bundfald bevirket en forøgelse af dettes antigenes evne. Dette kan næppe forklares paa anden maade end ved at antage en større destruktion af antitoksin end af toksoid. Nu er her anvendt toksoid (anatoksin), medens jeg (ligesom RAMON) benyttede toksin, hvilket vanskeliggør en direkte sammenligning.

liserende egenskab, og ved reaktionshastighedsmaalinger af processen imellem toksin og antitoksin var det overskuddet af fri gift i en given blanding af partielt mættet toksin, der toges hensyn til.

Benyttes derimod udfnugningsreaktionen kommer der yderligere en faktor ind, nemlig selve den udfnuggende egenskab. Naar man derfor paa en eller anden maade (f. eks. ved opvarmning) delvis destruerer enten toksin eller anlitoksin, paavirkes disse substanser paa en dobbelt maade, og det man maaler bliver da resultatet af mindst to, maa-ske endda flere processer. Hertil kommer at den udfnuggende funktion under visse forhold er langt mere instabil end henholdsvis antigen- og antitoksinfunktionen; ved tittringen maa man da tage sin tillflugt til »blandings«metoden, som er omtalt i kapitlet »Forsøgsmetodik«. Herved forøges, som nævnt, resultaterne usikkerhed.

Bestemmelserne af forholdet imellem temperaturen og udfnugningstiden maa nødvendigvis være behæftet med meget store fejl. For at bestemme K_f nøjagtigt maa man nemlig helst, saaledes som jeg har omtalt det tidligere, indrette vandhøjden i vandbadet, saa at vædskesøjen i reagensglassene kun delvis er dækket. Hvis glassene er helt neddyppet i vandet, da vil cirkulationen inde i vædsken blive mindre og den allerførste udfnugning ikke fremtraede saa skarpt. De to bestanddele, toksin og serum skulde i forvejen være opvarmet til den temperatur, som man ønsker at foretage bestemmelse ved. Men dette umuliggøres for de højere temperaturers vedkommende grundet paa toksinets instabilitet. Jeg har derfor til mine forsøg valgt den fremgangsmaade at henstille toksin og serum ved de paa-gældende temperaturer (fra 0° — 20°) et døgn inden blandingen foregik. For de temperaturer, der ligger imellem

25°—70° er blandingen af toksin og serum foretaget ved alm. laboratorietemperatur, hvorpaa glassene straks stilledes i et vandbad, der havde den ønskede temperatur. Herved fremkommer altsaa en fejl, idet der hengaar et stykke tid, inden temperaturen inde i glassene er den samme som i vandbadet. Hensigten med forsogene har heller ikke været at faa rede paa relationen imellem temperaturen og reaktionshastigheden, men nærmere at paavise den interessante forskel, der findes imellem stabiliteten af komplekset $T:A$ og de enkelte komponenter.

b. Forsøg med Antitoksin.

Hertil er fortrinsvis benyttet et stærkt serum stammende fra hest no. 788 (aarel. 18½—29). Enkelte forsøgsrækker er udført med dette serum i form af »renset« pseudoglobulin. Dette sidste fremstilles ved udsaltnings med ammoniumsulfat (HOMERS metode). Styrken af det oprindelige serum var 1700 AE pr. cm³ og totalproteinindholdet 9,84 %. De ved hjælp af ammoniumsulfat udfældede og derpaa dialyserede pseudoglobuliner¹ indeholdt 1200 AE pr. cm³ med et proteinindhold paa 4,95 %. 1 AE »vejer« altsaa henholdsvis 0,0578 mg og 0,0412 mg. Rensningen er saaledes ikke paafaldende stor, men det viste sig ved forforsøg, at dette var det højeste, der kunde opnaas under bevarelse af serums udfnuggende evne og uden altfor stort antitoksintab.

¹ Efter S. P. L. SØRENSEN kan man ikke ved de hidtil kendte metoder fremstille rent pseudoglobulin, hvilket ogsaa stemmer godt med de erfaringer, jeg har gjort angaaende rensede pseudoglobuliner fra difteriimmunsera. Selv ved gentagne udsaltninger faar man produkter, hvis immunologiske egenskaber tyder paa, at ikke alt euglobulin er fjernet.

Til nogle af forsøgene er der benyttet et serum fra en tidligere aareladning af samme hest ($^{25/10}$ 28). De forskellige sera opbevaredes under forsøgene ved $\div 15^{\circ}$ C. i tilsmelte ampuller.

1ste Forsøgsrække.

Serum 788 ($^{25/10}$ 28) 1600 AE pr. cm³.

Serum fortyndedes 1:10 med fys. saltvand, derpaa tilsatte forskellige mængder saltsyre og natron for at opnaa blandinger af de ønskede brintionkoncentrationer. Der blev fremstillet 50 cm³ af hver blanding; 50 cm³ serumfortynding krævede følgende mængder syre og natron for at opnaa en brintionkoncentration svarende til de anførte p_H -værdier.

Brintionkoncentrationen af:

						p_H	Indikator
50 cm ³	serumfortynding	+ 0,7	cm ³	n/1-HCl	svarede til	4,0	metylorange
50	-	-	+ 0,25	-	-	-	5,0 metylrødt
50	-	-	+ 0,14	-	-	-	6,0 klorfenolrødt
50	-	-	+ 0,028	-	-	-	7,0 fenolrødt
50	-	-	+ 0,02	-	NaOH	-	8,0 —
50	-	-	+ 0,11	-	-	-	9,0 fenolftalein
50	-	-	+ 0,32	-	-	-	10,0 tymolftalein

Da maalingen af brintionkoncentrationen skete kolorimetrisk, kan resultaterne være behæftet med en fejl (»proteinfejl«). Dog maa det erindres, at proteinindholdet i virkeligheden er ringe (mindre end 1 %), idet serumet anvendtes i fortyndet tilstand. Imidlertid betragter jeg alligevel af denne grund dette forsøg som blot orienterende og anfører derfor ikke titringsresultaterne i detaljer. Ved de senere forsøg er brintionkoncentrationen bestemt baade kolorimetrisk og elektrometrisk.

Tekniken var iøvrigt den samme som ved undersøgelsen af toksinet: Maaling af styrken straks efter syre-base-tilsætningen, opbevaring af blandingerne ved 40° , gentagelse af antitoksinbestemmelsen *in vitro* med passende tids mellemrum. Til titreringerne anvendtes alm. toksin ($L_f = 8,0$ pr. cm^3 ; $p_H = 7,0$). Af dette havde jeg et større forraad, saa at alle serumtitreringer er foretaget med det samme toksin. Det almindelige toksin er jo rigt paa stødpude, hvorfor jeg ikke fandt det nødvendigt at neutralisere serum-prøverne forinden maalingen. Serummaengderne er smaa i forhold til toksinrumfanget (ca. 1 del serum til 20 dele toksin); derfor blev serumet ført tilbage til neutral reaktion ved simpel fortynding med toksinet (kolorimetrisk bestemmelse af blandingerne i hvert enkelt tilfælde).

Resultatet af denne forsøgsrække var følgende:

De blandinge, hvis p_H var mindre end 7,0 ændredes saaledes, at K_f -værdierne blev mindre jo længere tid de henstod ved 40° . For de alkaliske blandingers vedkommende var forholdet derimod omvendt. Reaktionshastigheden blev mindre og mindre (d. y. s. K_f blev større). Det samme var tilfældet med den blanding, hvis brintionkoncentration svarede til $p_H = 4,0$. Blandingerne observeredes en maaned igennem. Antitoksinsvækelse kunde kun paavises i de blandinge, hvor p_H var større end 8,0 incl. Efter udfnugningen at dømme skulde man ganske vist faa det indtryk, at titeren ogsaa ændredes i blandingerne, hvis p_H var henholdsvis 6,0 og 5,0; men kontrolforsøg paa marsvin viste, at dette ikke var tilfældet. Den blanding, hvis brintionkoncentration svarede til $p_H = 5,0$, udviste et ejendommeligt forhold, idet den straks efter syretilsætningen reagrede betydelig langsommere end kontrolfortyndingen (serum + saltvand); efter en times henstand var reaktionstiden

yderligere forøget, men da der var forløbet 24 timer var K_f mindre end ved første titrering og efter 48 timer var reaktionstiden kun det halve af serums oprindelige reaktionstid. Ved yderligere henstand formindskedes K_f stadig, saa at serumet efter at have henstaaet en maaned under de ovenfor nævnte forsøgsbetingelser reagerede omrent 10 (!) gange saa hurtigt, som før brintionkoncentrationsændringen fandt sted.

Denne ejendommelige effekt forekom det mig at være af betydelig interesse at faa undersøgt nærmere. Det har nemlig vist sig, at antitoksinet, naar det er udsat for indflydelse af forskellige fysiske eller kemiske faktorer stedse taber i reaktionsevne; dets affinitet til toksin, saaledes som den giver sig tilkende ved den hastighed, hvormed udfnugningen i en bestemt blanding af de to bestanddele finder sted, nedsættes. Dette finder f. eks. sted, naar serum bliver tilstrækkelig gammelt; selv om temperaturen er lav foregaar denne proces; men den fremskyndes stærkt ved opvarmning. Som vi senere skal se, vil tilsætningen af forskellige fremmede stoffer ofte være i stand til yderligere at akcelerer destruktionshastigheden af antitoksinets udfnugningsevne. Til nærmere bestemmelse af den brintionkoncentration ved hvilken antitoksinets udfnugningshastighed overfor toksin forøges, fremstilles serumfortyndinger (100 cm^3 af hver) hvis brintionkoncentrationer svarede til henholdsvis $p_H = 4,5$, $p_H = 5,0$, $p_H = 5,5$.

Brintionkoncentrationen af:

10	cm^3	serumfortynding	+ 0,063	n-HCl	svarede til	p_H	4,5 ¹
10	-	-	+ 0,057	-	-	-	5,0
10	-	-	+ 0,037	-	-	-	5,5

¹ p_H blev senere, da forsøget var afsluttet, kontrolleret elektrometrisk. Herved fandtes værdierne: 4,55, 4,70 og 5,67.

Straks efter tilslætningen af syre titreredes blandingerne, hvorpaa de henstilledes ved 40° C. Samtidig fremstilledes en opløsning af serum i fys. saltvand (1+9); denne, der havde $p_H = 7,3$ (fenolrødt) tjente som kontrol. Tabellen (No. XI) viser resultatet af forsøgene.

Tabel XI,
visende antitoksinets stabilitet ved forskellig brintionkoncentration (temp. 40° C.).

Serumfor-tyndin-	(umiddelbart efter syretilsætningen).						
gens p_H	7/3 29	8/3 29	11/3 29	27/3 29	10/4 29	16/4 29	1/5 29
4,55.....	160 (1 ^h 15)	135 (0 ^h 35)	120 (0 ^h 10)	105 (0 ^h 05)	85 (0 ^h 04)	85 (0 ^h 04)	70 (0 ^h 03)
4,70.....	160 (1 ^h 15)	140 (0 ^h 50)	120 (0 ^h 17)	105 (0 ^h 06)	95 (0 ^h 05)	90 (0 ^h 05)	70 (0 ^h 04)
5,67.....	160 (1 ^h 15)	150 (1 ^h)	120 (0 ^h 20)	110 (0 ^h 15)	100 (0 ^h 07)	100 (0 ^h 07)	85 (0 ^h 06)
Kontrol	160 (0 ^h 45)	160 (1 ^h)	160 (1 ^h 05)	160 (1 ^h 25)	150 (1 ^h 45)	150 (1 ^h 45)	150 (2 ^h 10)

Den første kolonne angiver serums antitoksintiter i AE pr. cm³. Tallene i parentes K_f ved 40° C.

Medens kontrolblanding svækkes ubetydeligt (ca. 10%), tiltager reaktionstiden for denne blandings vedkommende, saa at K_f efter knap to maaneders forløb er steget til den tredobbelte værdi. For de tre andre blandinger synker K_f meget stærkt og naar i det mest udprægede tilfælde en værdi, der er 15 gange mindre end det oprindelige serums. Samtidig forskydes udfnugningspunktet. At der ikke er tale om en virkelig antitoksinsvækkelse overbeviste jeg mig om ved at foretage en kontrolbestemmelse paa marsvin. Alle tre blandinger gav her en titer paa ca. 160 enheder. Men ogsaa paa anden vis kan det godtgøres, at den ovenfor nævnte forskydning af udfnugningspunktet ikke svarer til en tilsvarende formindskelse af titeren. Den 27/3 udtoget en prøve af den blanding, hvis brintionkoncentration svarede til $p_H = 5,0$; der neutraliseredes med natron til p_H

= 7,5, hvorefter styrken bestemtes. Herved fandtes titeren 120 AE og ikke 105, som ved den foregaaende bestemmelse. K_f var samtidig steget til 0^{h15} . Den neutraliserede blanding henstilledes derpaa ved 40° og titreredes atter den $^{10}/_4$ og den $^{16}/_4$. Herved fandtes i begge tilfælde en titer paa 150 AE, og reaktionstiden var ligeledes ens, nemlig 1^h. Processen er altsaa reciprok. Saavel titer som reaktionstid stiger igen, naar p_H føres tilbage til den oprindelige størrelse.

Som nævnt udførtes forsøgene med fortyndede serumopløsninger. Jeg undersøgte dernæst, hvorledes det ufortyndede serum opførte sig. Virkningen af syren var her analog med den, der paavistes ovenfor, kun skete processen her endnu hurtigere. Jeg har bestemt hastigheden af begge processer ved følgende forsøg: 50 cm³ ufortyndet serum opvarmedes til 40° C. og blandedes med 0,58 cm³ 5/n-HCl (p_H = ca. 5)¹. Derpaa foretages straks en titrering, idet en lille portion serum udtores og fortyndedes med 9 dele fys. saltvand. Den store portion serum stilledes i termostat ved 40° C., og titreringen gentoges til de i tabel XII anførte tider.

Da blandingen havde staat ved 40° i 24 timer neutraliseredes en del heraf (til p_H 7,5), hvorefter denne, der stadig opbevaredes ved 40° C., paa samme maade titreredes med forskellig tids mellemrum (tabel XIII).

Hvordan skal man nu forklare denne ejendommelige proces? Først og fremmest er det interessant at se, at selve udfnugningsfænomenet skifter karakter, naar antitoksinet

¹ Det var lidt vanskeligt at bestemme p_H nøjagtigt ved kolorimetrisk maaling; dette skyldes muligvis, at der til serumet var sat kinosol, hvilket giver en grøn farve. Den elektrometriske kontrolbestemmelse viste en p_H -værdi af 4,46.

Tabel XII (Kurve C),

der viser ændringen af antitoksinets K_f -værdi og af titerudfnugningen, naar antitokskisk serum i ufortydet tilstand ved p_H 5 udsættes for en temp. af 40° C.

Titrering efter:	0 ^h	0 ^h 30	1 ^h	2 ^h	4 ^h	8 ^h	24 ^h	48 ^h	96 ^h	192 ^h
AE pr. cm ³	140	140	140	120	105	95	85	70	70	70
K_f	0 ^h 50	0 ^h 45	0 ^h 40	0 ^h 35	0 ^h 15	0 ^h 08	0 ^h 04	0 ^h 03	0 ^h 03	0 ^h 02

Titerudfnugningen forskydes her noget straks efter syretilsætningen, og udfnugningshastigheden forhales mindre, end naar der anvendes fortydet serum. Derpaa tager processen fart, saa at K_f allerede efter 24 timer er 10 gange mindre end før syretilsætningen ($0^{h}45$). Samtidig synes serum at have mistet halvdelen af sit antitoksin.

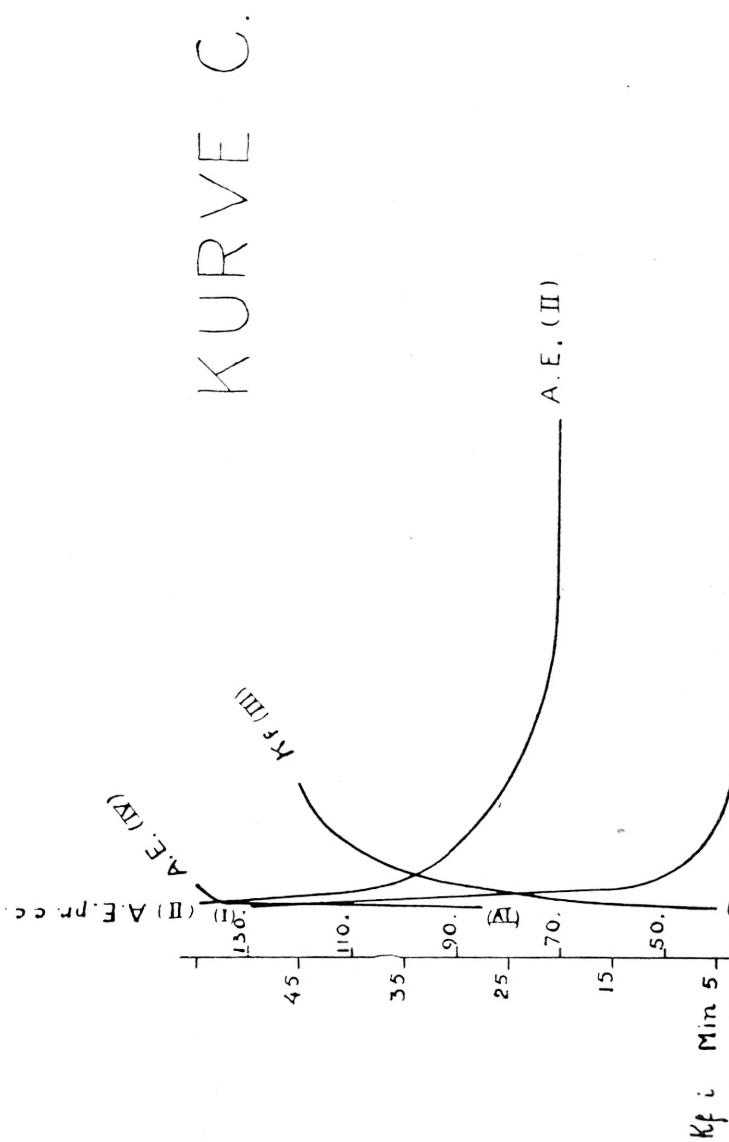
har været udsat for en indvirkning af brintioner. Det oprindelige serum udmarkede sig ved at give en distinkt reaktion med en let aflæselig titerudfnugning. Dette forhold varierer nemlig stærkt for forskellige sera, men som almindelig regel kan man sige, at jo hurtigere et serum reagerer med toksin, desto større tilbøjelighed viser udfnugningen til at optræde i flere blandinger paa en gang, saa at titer-

Tabel XIII (Kurve C),

der viser, hvorledes K_f -værdien og titerudfnugningen atten ændres, naar antidifterisk serum, hvis antitoksin har været under indflydelse af brintioner (p_H ca. 4,46) ved temp. 40° , neutraliseres til p_H 7,5 og derpaa vedblivende udsættes for temp. 40° .

Titrering efter:	0 ^h	0 ^h 05	0 ^h 10	0 ^h 25	1 ^h	2 ^h	4 ^h	8 ^h	24 ^h	48 ^h	96 ^h	192 ^h
AE pr. cm ³	85	95	105	120	130	135	140	140	140	140	140	140
K_f	0 ^h 05	0 ^h 08	0 ^h 10	0 ^h 14	0 ^h 18	0 ^h 20	0 ^h 35	0 ^h 45				

Processen løber nu den modsatte vej. Saa vel titer som reaktionstid stiger betydeligt, indtil de oprindelige værdier er naaet. Man vil bemærke, at hastigheden af den sidste proces er større end af den første.



Indvirkning af brintioner paa diphteriantitoksin (p_H ca. 4,5) ved 40° .

Kurverne 1 og 2 viser forskydningen af udfnugningspunktet og foregelsen af udfnugningshastigheden overfor toksin; kurverne 3 og 4 viser, hvorledes processen efter neutralisation af syren løber den modsatte vej.

udfnugningen derved bliver vanskeligere at bestemme nøjagtigt. De hurtigt reagerende sera danner endvidere meget store voluminøse fnug, medens disse for meget langsomt reagerende seras vedkommende kan være ganske fine, nærmest mindende om smaa sandpartikler. Imellem disse to ekstremer findes alle overgange. Endvidere udviser de hurtigt reagerende sera efter TH. MADSEN og S. SCHMIDT's undersøgelser den ejendommelighed, at antitoksintiteren bestemt in vitro ligger betydeligt lavere end titeren bestemt paa marsvin efter EHRLICH. For de meget langsomt reagerende seras vedkommende er forholdet omvendt. Den største gruppe sera er middelhurtigt reagerende ($K_f = 1/2$ —1 time ved 40° og med anvendelse af et toksin paa 8—10 IE), og her findes overensstemmelse imellem in vitro og in vivo-maalingerne. Det til forsøgene benyttede serum viste netop en saadan overensstemmelse. Men af tabellen ser man, at titeren in vitro bliver mindre samtidig med at K_f -værdien synker under indvirkningen af brintionerne. Det er med andre ord lykkedes, ved simpelt hen at ændre miljøets brintionkoncentration, at fremstille et serum med lignende egenskaber som de naturligt hurtigt reagerende sera. Nu var det imidlertid muligt, at den ovenfor nævnte reaktion beroede paa noget helt andet, at den ikke var specifik. Jeg prøvede til undersøgelse heraf at blande serum med forskellige vædskeer, som ikke indeholdt difteritoksin, nemlig 1) saltvand, 2) Martinbouillon, som benyttes til toksinfremstilling, 3) tetanustoksin, 4) toksin fremstillet af scarlatinastreptokokker. I intet af tilfældene fremkom der udfnugning. Samtlige blandinger holdt sig klare i flere døgn. Reaktionen er altsaa specifik; den finder kun sted imellem difteritoksin og difteriimmunserum. Jeg titrerede dernæst en halv snes forskellige difteritoksiner, hvis L_f

værdier laa imellem 0,5 og 18 pr. cm³ under anvendelse af det med syre behandlede serum. Herved opnaaede jeg samme værdier for L_f , som naar jeg benyttede det ubehandlede serum. Men ogsaa forholdet imellem de forskellige K_f -værdier var det samme som for det ubehandlede serum, de svage toksiner reagerede relativt langsomt og reaktionshastigheden steg efterhaanden som toksinernes antigenes værdi blev større. Saaledes reagerede det svageste toksin ($L_f = 0,5$) paa 1 time og det sterkeste ($L_f = 18$) paa mindre end 1 minut (!), naar der anvendtes syrebehandlet serum. Titreringen overfor det tilsvarende friske serum gav værdierne henholdsvis 16 timer og 20 minutter.

Der kan altsaa ingen tvivl være om, at reaktionen virkelig er et udtryk for en proces imellem præcipitinogen fra difteribouillonen og præcipitin fra difteriimmunserumet. Den adskiller sig imidlertid alligevel i væsentlig grad fra de almindelige toksin-antitoksinreaktioner. Et serum, som under indflydelse af brintioner (p_H ca. 5) er blevet hurtigt reagerende formaar ogsaa — i modsætning til ubehandlede sera — at fremkalde udfnugning med toksiner, som har været utsat for højere temperatur, eller for indvirkning af brint- resp. hydroksylioner i saa lang tid, at elhvert spor af toksin, saaledes som det giver sig tilkende ved de hidtil benyttede paavisningsmetoder er forsvundet. Da det lod sig gøre »kunstigt« at fremstille hurtigt reagerende sera, laa den antagelse nær, at saadanne maatte være særlig godt egnede til titrering af partielt destruerede toksiner, idet man her skulde have mulighed for at følge processens forløb til et mere fremskredet stadium, uden at det var nødvendigt at anvende »blandings«metoden, der som nævnt giver ret usikre resultater. Derfor foretages nogle forsøg ved opheffing af toksin til 60°, hvor destruktionen af saavel ud-

fnugningsevnen som af antigenfunktionen sker ret hurtigt. Imidlertid viste det sig, at toksiner, som havde været opvarmet til 60° i f. eks. en time, naar der titreredes med det syrebehandlede serum, opførte sig ganske som de tilsvarende ikke opvarmede gifte. Titeren var den samme, kun var reaktionstiden ubetydelig forhalet. Jeg prøvede dernæst at opvarme toksinet til højere temperaturer (100° indtil 1 time og 127° indtil $\frac{1}{2}$ time). Atter her benyttedes en række toksiner af forskellig styrke. Da forsøgsresultaterne var overensstemmende, skal kun et enkelt eksempel anføres.

200 cm³ toksin XIX²⁹ ($L_f = 8,0$ pr. cm³) autoklaveredes i $\frac{1}{2}$ time ved $1\frac{1}{2}$ atmosfærer overtryk (svarende til temp. 127°). Efter afkøling til stuetemp. foretages en titrering med serum 788 ($^{25/10}$ 1928), som havde staet en maaned udsat for temp. 40° ved $p_H = 5$. Herved fandtes:

$$\begin{aligned} L_f &= 8,0 \text{ pr. cm}^3 \\ K_f &= 1^{\text{h } 10} \end{aligned}$$

(Det ubehandlede toksin reagerede paa 1 minut). Resten af det autoklaverede toksin stilledes i kælderen ved 0° .

24 timer senere foretages en ny titrering:

$$\begin{aligned} L_f &= 8,0 \text{ pr. cm}^3 \\ K_f &= 0^{\text{h } 40} \end{aligned}$$

Yderligere foretages en bestemmelse efter en uges forløb:

$$\begin{aligned} L_f &= 8,0 \text{ pr. cm}^3 \\ K_f &= 0^{\text{h } 15} \end{aligned}$$

Reaktionshastigheden nedsættes betydeligt ved autoklavingen, men i lighed med hvad jeg tidligere har fundet

(findes omtalt under destruktionsforsøgene med toksin ud-ført ved forskellig temp. og varierende brintionkoncentration), stiger den atter, naar toksinet efter ophedningen faar lov at henstaa ved lavere temp. i nogen tid.

Endelig har jeg prøvet at titrere nogle af de toksin-blandinger, som benyttedes ved undersøgelsen over brintionkoncentrationens betydning for toksinetets stabilitet. I nogle af dem var toksinet helt destrueret (f. eks. i den blanding, hvis p_H var = 5), i andre var destruktionen kun partiell. Alligevel reagerede de alle med det nævnte serum, som om de var i besiddelse af deres oprindelige antigeniske evne.

Difterigiftbouillon indeholder altsaa et, ikke tidligere iagttaget, overfor højere temperaturer, og over for syrer og alkalier resistent præcipitinogen.

Om sammenhængen mellem den almindelige toksin-antitoksin reaktion (RAMON's udfnugningsfænomen) og den ovenfor omtalte proces tør jeg i øjeblikket ikke udtale mig nærmere.

Imidlertid, allerede de hidtil opnæaede resultater giver anledning til en nærmere overvejelse over naturen af processen imellem antigener og antistoffer i det hele taget, da toksin-antitoksin-reaktionen kun er at betragte som et særligt fælde af den almindelige proces, der forløber, naar immunstoffer paavirker deres respektive antigener, og næppe er væsensforskellig fra reaktionen mellem f. eks. bakterier og agglutininer, hæmolysiner og antihæmolysiner, o. s. v.

2den forsøgsrække.

Denne er udført med renset serum ($788 \frac{1}{2} / 29$). Fremstillingen af dette serum er tidligere omtalt. Det bestod

Tabel
visende ændringer i antitoksinindhold og udfnugningsevne hos renset
skellig brintion-

Sammensætning af standardblanding	Serumfortyndingens ¹ p_H	
	kol.	elektr. ²
3,33 dele citrat + 6,67 dele HCl (2,27)	ca. 3	2,51 (2,60)
4,75 dele citrat + 5,25 dele HCl (3,52)	ca. 4	3,56
Ren citrat (4,95)	5,0	4,95 (4,95)
1,2 sek. fosf. + 8,8 prim. fosf. (6,0)	6,0 (5,7)	5,76 (5,85)
7,2 sek. fosf. + 2,8 prim. fosf. (7,2)	7,1	7,04 (7,06)
0,75 sek. fosf. + 0,25 prim. fosf. (8,39)	7,9	7,71 (7,81)
7,2 glycin + 2,8 NaOH (9,62)	9,1	9,37 (8,3)
4,9 glycin + 5,1 NaOH (11,56)	10,0	10,45 (8,53)

¹ Til alle blandinger sattes 1% kinosol.

² Med hensyn til brintionmaalingerne gælder følgende: Hvis p_H var lavere end hvad der kan bestemmes med metylrødt, fremkom helt andre farver, naar indikatorerne (metylorange, bromfenolblaat) sattes til de blandinger, som indeholder serum end for de rene stødpudeblandingers vedkommende. Da den elektrometriske bestemmelse ikke voldte vanskelighed (der opnaaes hurtigt konstant potential), regner jeg ikke med de kolorimetrisk bestemte værdier. De tal, som staar i parentes i kolonnen, der indeholder de elektrometriske p_H -værdier, angiver blandingernes p_H ved forsøgets slutning, d. v. s. efter henstand ved 40° i 30 døgn, medens de foran anførte værdier er resultatet af en bestemmelse foretaget straks efter tilberedningen. p_H kan altsaa ikke holdes konstant i de stærkt alkaliske blandinger (over p_H 9). Titreringsresultaterne af

hovedsageligt af pseudoglobulin. Nogle forforsøg overbeviste mig om, at det indeholder saa lidt stødpude, at brintionkoncentrationen ikke kunde holdes konstant under forsøget (en alm. fortynding i saltvand (1 del serum + 9 dele fys. saltopløsning, der straks efter fremstillingen havde en brintionkoncentration svarende til p_H ca. 7,3) viste ved en

XIV a,

serum 788 ($^{18/2}$) under indflydelse af en temp. paa 40° C. ved for-koncentration.

Antal Døgn ved 40° C.

0 Døgn		1 Døgn		10 Døgn		20 Døgn		30 Døgn		
AE pr. cm ³	Kf	AE pr. cm ³	Kf(h)	AE pr. cm ³	Kf	AE pr. cm ³	Kf	AE pr. cm ³ marsvin	AE pr. cm ³	Kf
100	$2h^{16}$	0	$2h^{22}$ ³
			Kf							
120	$1h^{50}$	100	$0h^{35}$	90	$0h^{15}$	80	$0h^{13}$	110	71	$0h^{12}$
120	1h	120	$1h^{40}$	120	$2h^{30}$	110	$2h^{39}$	110	100	$2h^{45}$
120	$0h^{54}$	120	1h	120	$1h^{23}$	110	$1h^{34}$	110	105	$1h^{30}$
120	$0h^{55}$	120	$0h^{58}$	120	$1h^{21}$	110	$1h^{54}$	110	105	$2h^{13}$
120	$0h^{55}$	120	$0h^{55}$	120	$1h^{35}$	110	$3h^{22}$	110	100	$4h^{20}$
			Kf(h)			Kf(h)				
120	$0h^{58}$	120	1h	105	$1h^{33}$ ⁴	82	$2h^{56}$ ⁴	71—75	75	$4h^{25}$
120	1h	110	$1h^{30}$	80	$3h^{50}$ ⁵	50	$5h^{30}$ ⁵	50	ingen reakt.	

disse kan derfor ikke sammenlignes med de øvrige. Den kolorimetriske bestemmelse foretages ved 40° , medens den elektrometriske maaling skete ved 18° . Naar der derfor er saa stor en forskel paa p_H -værdierne bestemt ved henholdsvis den kolorimetriske og den elektrometriske metode for de blandinger, som er tilberedt med glycine-natron, maa man tage i betragtning, at p_H af glycine-natron-blandinger bliver mindre, naar temperaturen stiger.

³ Blandet forinden titreringen med lige dele frisk serum. Maaling paa marsvin gav en titer paa $< 19 AE$.

⁴ aa frisk serum. Titrering af det rene serum gav 100 AE og Kf = $5h^{45}$.

⁵ Blandet med aa frisk serum.

maaling foretaget 14 dage senere en p_H -værdi paa ca. 8,2). Jeg benyttede derfor i dette tilfælde en noget ændret forsøgsteknik: 1 del serum fortyndedes med 9 dele af en stød-pudeblanding (efter S. P. L. SØRENSEN), hvis brintionkoncentration laa i nærheden af den ønskede og efter serum-tilsætningen bestemtes p_H af blandingen, baade kolorimetrisk

Tabel
visende indvirkningen af brintioner (p_H 4,02 og p_H 4,55)

Stødpudeoplösning	Serumfortyndingens ² p_H		Antal		
	kol.	elektr.	0	1	2
5,5 cm ³ citrat + 4,5 cm ³ HCl (3,94) . . .	? ¹	4,02	120 1 ^h 18	100 0 ^h 58	85 0 ^h 40
7 cm ³ citrat + 3 cm ³ HCl (p_H 4,44) . . .	4,3	4,45	120 1 ^h 08	115 1 ^h 58	115 1 ^h 19

¹ Kunde ikke maales kolorimetrisk.

² Som antiseptikum tilsattes 1 % kinosol.

og elektrometrisk. Saavel stødpudeoplösningen som serumet opvarmedes til 40° inden sammenblandingen fandt sted. Den øvrige del af forsøget udførtes efter samme princip som tidligere beskrevet. Som kontrol foretages en enkelt titrering paa marsvin. I det store og hele genfandtes her lignende destruktionsforhold som for det naturlige serums vedkommende.¹

2. Forskellige saltes indflydelse paa stabiliteten af toksin og antitoksin.

a. Forsøg med toksin.

Til rensning af difteritoksin har man særlig tidligere benyttet udfeldning med visse salte og paafølgende dia-

¹ Ved at undersøge en række forskellige seraas forhold overfor indvirkningen af brintioner fandt jeg, at ikke alle lige hurtigt opnår en føroget reaktionsevne. Det synes ogsaa, som om den brintionkoncentration, ved hvilken fænomenet træder tydeligst frem, varierer fra et serum til et andet. Men det er i alle de undersøgte tilfælde lykkedes mig at fremkalde effekten; undertiden steg K_f -værdien meget stærkt straks efter syretilsætningen og blev først efter længere tids indvirkning mindre end for det ubehandlede serum.

XIV b,
paa renset antidifterisk serum 788 ($^{18/2}$) ved temp. 40° C.

døgn ved 40° C.

3	4	5	7	11	19	23
70 0 ^h 32	70 0 ^h 28	65 0 ^h 27	60 0 ^h 21	60 0 ^h 19	56 0 ^h 14 (ca. 100) ³	45-50 0 ^h 09 (ca. 100)
100 1 ^h	80 0 ^h 49	75 0 ^h 44	75 0 ^h 34	70 0 ^h 24	70 0 ^h 17 (> 100)	65 0 ^h 14 ($\begin{matrix} > 100 \\ < 120 \end{matrix}$)

³ Tallene i parentes angiver titreringer udført paa marsvin.

lyse. Dette forudsætter, at toksin i hvert fald til en vis grad maa være stabilt overfor disse stoffer. BUCHNER har allerede i 1893 vist, at en tilsætning af neutralsalte til toksin forøgede dettes termoresistens. Rundt om i litteraturen kan man finde spredte undersøgelser over indvirkningen af forskellige salte (særlig af tunge metaller) paa difteritoksin, men da de tunge metallers forbindelser selv i ret smaa koncentrationer giver udfældninger med giftbouillonen (ofte under dannelse af basiske salte, hvorpaa et større eller mindre toksinkvantum adsorberes), har jeg kun beskæftiget mig med saadanne forbindelser som kunde opløses i denne uden at fremkalde udskilninger, idet den af mig anvendte maaleteknik ellers ikke kan benyttes, og forholdene i det hele taget i saadanne tilfælde bliver meget indviklede. De forskere, som tidligere beskæftigede sig med spørgsmaalet, tog kun hensyn til toksinetets giftegenskaber; de anvendte forbindelser var undertiden saadanne, som ved opløsning i vand fraspaltede henholdsvis brint- eller hydroksylioner (neurin) (til brintionkoncentrationen tog man intet hensyn, idet de fleste undersøgelser er gjort før S. P. L. SØRENSEN's arbejder fremkom). Af disse grunde

skal jeg ikke omtale de ældre arbejder nærmere; de har kun ringe interesse i forbindelse med mine egne forsøg.

Til en foreløbig orientering over virkningen af forskellige salte paa difteritoksinet fremstillede jeg med alm. giftbouillon, som basis, oplosninger indeholdende forskellige noget tilfældigt valgte forbindelser, foreløbig kun natriumsalte.

1ste Forsøgsrække.

Toksin T^{28}	Serum No. 717 ($^{18/2} 28$)
-----------------	--------------------------------

$p_H = 7,0$	140 AE pr. cm^3
-------------	---------------------------

$L_f = 6,3$	$K_f \text{ v. } 40^\circ = 0^{h\ 50}$
-------------	--

Der fremstilles 200 cm^3 af hver blanding, svarende til et indhold af 0,25 mol. med hensyn til salt.¹ Straks efter oplosningen af saltet titreredes blandingerne, hvorefter de henstilles i termostat ved 37° ; titreringen gentoges derpaa med passende tids mellemrum. Resultaterne af forsøget er samlet i tabel XV, der viser, at salicylationen virker stærkest af alle de undersøgte forbindelser. Ogsaa benzoationens effekt er fremtrædende. Derimod er de to fede syrsers anioner uden betydning for destruktionen af toksinets antigene evne. Salpetersyrlingen er jo et stærkt reducerende stof, kloroversyren virker iltende. Disse egenskaber er sandsynligvis ansvarlige for den betydelige antigendestruerende virkning, som er iagttaget for disse to forbindelser vedkommende. De almindelige neutralsalte af af uorganiske syrer har kun ringe betydning i den her benyttede koncentration (0,25 mol.). L_f angiver nærmest pro-

¹ Oplosningernes styrke var ikke helt 0,25 mol., fordi den beregnede mængde salt blev oplost i fulde 200 cm^3 toksin. Rumfanget udmaaltes nøjagtigt efter oplosningen af saltet, og der toges da ved titreringen hensyn til Rumfangsførørgelsen.

Tabel XV,
visende forskellige elektrolyters indflydelse paa stabiliteten
af difteritoksin (ved 37°).

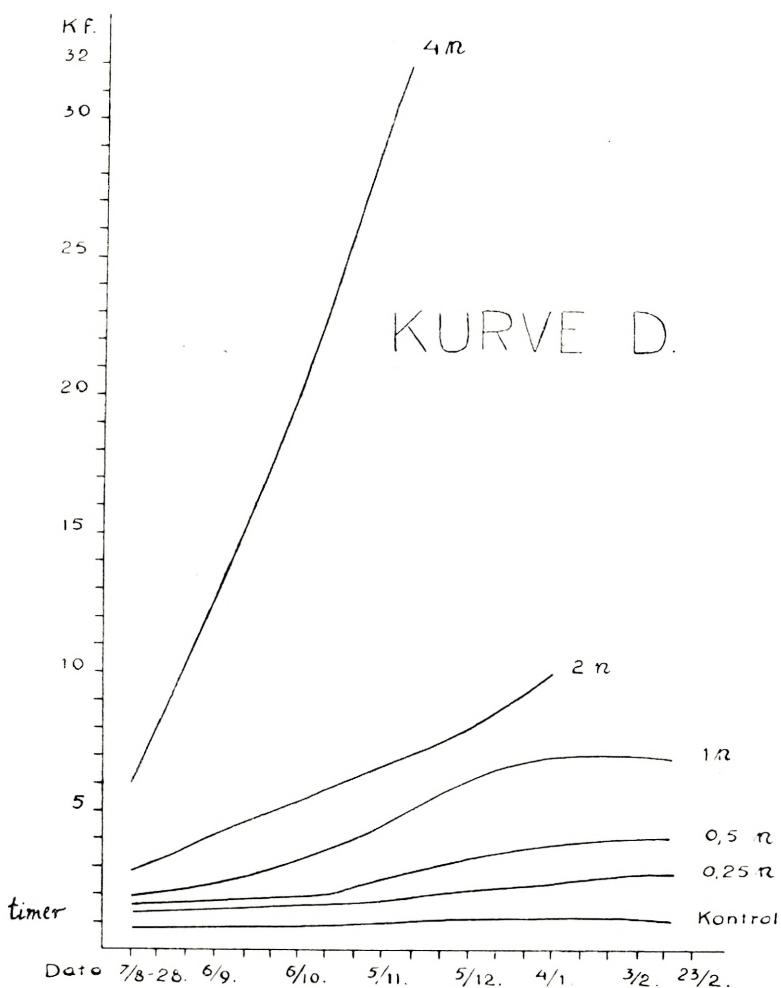
Forbindelse	Titreringsdato			
	salt- mængde i gram til 200 cm ³ toksin	^{14/8} 28 (straks efter salt- tilsæt- ningen)	^{1/10} 28	^{9/11} 28
Kontrol	0	6,3 (0 ^h 50)	5,6 (0 ^h 55)	4,9 (1 ^h 10) <u>3,5</u>
NaF	2,1	6,3 (1 ^h)	5,6 (1 ^h 05)	4,9 (1 ^h 25) <u>3,5</u>
NaCl	2,9	6,3 (1 ^h 28)	5,6 (1 ^h 30)	4,3 (2 ^h 05) <u>3,5</u>
NaBr	5,1	6,3 (1 ^h 42)	5,25 (2 ^h 35)	4,3 (3 ^h 05) <u>2,8</u>
NaJ	7,5	6,3 (2 ^h 23)	4,6 (6 ^h)	3,9 (6 ^h 10) <u>2,2</u>
NaJO ₃	9,9	6,3 (1 ^h 30)	4,9 (4 ^h)	3,9 (4 ^h 45) <u>1,6</u>
NaNO ₂	3,45	6,3 (1 ^h 21)	4,3 (5 ^h 45)	3,0 (10 ^h) <u>0</u>
NaNO ₃	4,25	6,3 (1 ^h 33)	5,6 (2 ^h 20)	4,3 (2 ^h 45) <u>2,2</u>
NaClO ₃	5,3	6,3 (1 ^h 35)	5,6 (2 ^h 15)	4,3 (2 ^h 20) <u>2,8</u>
NaClO ₄ · H ₂ O	7,0	6,3 (2 ^h)	4,3 (5 ^h 40)	3,5 (6 ^h) <u>2,0</u>
NaSCN · 2 H ₂ O	5,85	6,3 (2 ^h 15)	4,9 (5 ^h 30)	3,9 (6 ^h 10) <u>2,5</u>
HCOONa · H ₂ O	4,3	6,3 (1 ^h 05)	5,6 (1 ^h 30)	4,9 (1 ^h 55) <u>3,5</u>
CH ₃ COONa · 3 H ₂ O	6,8	6,3 (0 ^h 56)	5,6 (1 ^h 15)	4,9 (1 ^h 40) <u>3,5</u>
C ₆ H ₅ COONa	7,2	6,3 (2 ^h 40)	3,5 (6 ^h)	- - <u>2,0</u>
C ₆ H ₄ < OH	8,0	6,3 (5 ^h)	0	- - <u>0</u>
COONa ¹				

I første rubrik (under titreringsresultaterne) er angivet toksinstyrken udtrykt i L_f -enheder pr. cm³. K_f -værdierne findes i parentesen ved siden af. Den sidste kolonne med de understregede tal indeholder L_f -værdierne (pr. cm³), bestemt paa marsvin.

¹ Orto-forbindelse.

cessen toksin → toksoid; der findes dog en ret god overensstemmelse imellem L_f - og L_f -værdierne. Egentlig vilde det være mere rationelt at bestemme L_0 -værdierne; men dette har ikke kunnet lade sig gøre, fordi saltindholdet i toksinet fremkaldte ødem paa injektionsstedet, hvorefter det var vanskeligt at bestemme, om lokalvirkningen skyldtes

difteritoksinet eller det indeholdte salt. Ogsaa paa udfnugningsfunktionen virker salicylationen kraftigst, ligesom der i det hele taget findes en vis proportionalitet imellem ionernes virkning paa toksinets to forskellige funktioner.



Indvirkning af NaCl i forskellige koncentrationer paa difteritoksin.

Kurverne angiver de ændringer, der finder sted i toksinets udfnugnings-hastighed overfor antitoksin under indvirkning af NaCl i koncentrationer svarende til 0,25—4n-oplosninger.

Tabel XVI (Kurve D),

visende indvirkningen af natriumklorid i vekslende koncentrationer paa difteritoksin.

Oplosningens normalitet m. h. t. NaCl	$\frac{7}{8}$ 28 (straks efter salttilsaet- ning)		$\frac{8}{10}$ 28		$\frac{13}{11}$ 28		$\frac{8}{12}$ 28		$\frac{5}{1}$ 29		$\frac{19}{2}$ 29	
	L_f pr. cm ³	L_f^+ pr. cm ³	L_f pr. cm ³	L_f^+ pr. cm ³	L_f pr. cm ³	L_f^+ pr. cm ³	L_f pr. cm ³	L_f^+ pr. cm ³	L_f pr. cm ³	L_f^+ pr. cm ³	L_f pr. cm ³	L_f^+ pr. cm ³
0 (Kontrol).....	6,3	4,0	5,6	> 3,5	4,9	3,5	4,6	> 3,1	4,3	3,0	4,3	2,8
0,05	6,3	4,0	5,6	> 3,5	4,9	3,5	4,6	> 3,1	4,3	3,0	—	2,8
0,1	6,3	4,0	5,6	> 3,5	4,9	3,5	4,6	> 3,1	4,3	3,0	3,9	2,8
0,25	6,3	4,0	5,6	> 3,5	4,6	3,5	4,6	> 3,1	4,3	3,0	3,9	2,8
0,5	6,3	4,0	5,6	> 3,5	4,6	3,5	4,6	> 3,1	4,3	3,0	3,9	2,8
1,0	6,3	4,0	6,3	> 3,5	5,25	3,5	5,75	2,8	5,1	2,8	4,8	2,5
2,0	6,3	4,0	6,3	> 3,5	6,3	3,5	5,6	2,8	5,6	2,8	—	2,5
4,0	7,0	4,0	7,0	2,5	7,0	1,6	—	1,25	—	1,16	—	1,0

Kf	K_f											
	0h 52	0h 55	1h 05	1h 10	1h 15	1h 15	1h 30	1h 30	1h 30	1h 30	2h 15	2h 45
0 (Kontrol).....	1h	1h 10	1h 15	1h 15	1h 30							
0,05	1h	1h 10	1h 15	1h 15	1h 30							
0,1	1h	1h 10	1h 15	1h 15	1h 30							
0,25	1h	1h 10	1h 15	1h 15	1h 30							
0,5	1h	1h 10	1h 15	1h 15	1h 30							
1,0	1h	1h 10	1h 15	1h 15	1h 30							
2,0	2h	2h 55	3h 15	3h 25	4h 05	6h 40	8h	10h	—	—	—	—
4,0	5h	5h 55	21h	32h	—	—	—	—	—	—	—	—

* Tabellens øverste del omfatter L_f - og L_f^+ -værdierne (pr. cm³ toksin) bestemt med forskellig tids mellemrum, angiver altsaa destruktionen af toksinets giftfunktion og antigenes evne. Nedendor findes optjort de respektive reaktionstider.

Med anvendelse af samme toksin og serum har jeg foretaget et forsøg over virkningen af natriumklorid i vekslende koncentrationer. Fremgangsmaaden ved tilberedningen af blandingerne og maalingerne var her den samme som i foregaaende forsøg; oplosning af saltet i toksinet, henstilling ved 37° , titrering med forskellig tids mellemrum o. s. v.

I mindre koncentrationer har natriumklorid altsaa ingen nævneværdig indflydelse paa toksinets stabilitet; derimod virker det, naar der anvendes store koncentrationer, konserverende, d. v. s. destruktionshastigheden af den antigene funktion nedsættes. Ved en koncentration svarende til 4,0 normal, kan der ikke paavises nogen toksinsvækelse endnu efter tre maaneders forløb, men helt ned til koncentrationen 1 normal gør saltvirkningen sig gældende. Naar der udfør koncentrationen 4 normal er anført en højere L_f -værdi end for kontroltoksinet, da skyldes dette naturligvis ikke, at toksinet er blevet »stærkere«, men at udfnugningspunktet er forskudt, saa at der kræves en større serummængde til neutralisationen. Dette fænomen ses hyppigt i blandinger, som indeholder store saltmængder og optræder ogsaa, naar der anvendes andre salte (f. eks. NaJ). Virkningen af saltet paa toksinets udfnugningsfunktion er proportional med saltkoncentrationen. Processen toksin → toksoid influeres kun af de store saltkoncentrationer, hvilket ses af de i tabellen anførte L_f -værdier. Den omdannelse af toksin til toksoid, som fremkaldes (eller i hvert fald fremskyndes) ved tilstedeværelsen af store klornatrium-mængder synes at være irreversibel — i modsætning til den proces, som foregaar under invirkning af brintioner —, ti dialyserer man saltet fra, da ændres L_f -værdien ikke, processen løber altsaa ikke tilbage igen, fordi saltet fjernes. Hvis dette derimod ikke har faaet lov at indvirke for

længe paa toksinet, da vil man ved dialyse kunne genvinde toksinet i samme skikkelse som før saltilsætningen. Der kræves altsaa temmelig lang indvirkning af saltet, før man kan paavise nogen større ændring i forholdet toksin—toksoid.

2 den forsøgsrække.

Toksin B ²⁸	Serum 782 (^{18/10} 28)
$p_H = 7,2$	160 AE pr. cm ³
$L_f = 7,6$	K_f ved $40^\circ 0^{h30}$

$L_f = 7,6$ } pr. cm³ K_f ved $40^\circ 0^{h30}$

Af hver af de nedennævnte blandinger fremstillede 0,5 liter, hvorefter forsøgstekniken var den samme som tidligere omtalt. Saltkoncentrationen svarede til 0,25 mol. Brintionkoncentrationen bestemtes kolorimetrisk, hvorved der kan være fremkommet en ringe saltfejl¹ jeg mener imidlertid,

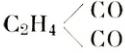
¹ Dengang disse forsøg blev udført havde jeg ikke lejlighed til at foretage elektrometriske bestemmelser af brintionkoncentrationen. Senere har jeg sammenlignet p_H -værdierne for nogle toksinopløsninger med indhold af forskellige salte, maalt baade kolorimetrisk og elektrometrisk. Som det fremgaar af nedenstaaende tabel er forskellen selv ved store saltkoncentrationer kun ringe:

Toxsinopløsn. uden tilsetn. af salt	med	-	NaCl	(konec. 4 n)	p_H	
					kolorimetr.	elektro- metr.
—	—	—	- NaCl	(konec. 4 n)	8,4	8,4
—	—	—	- KCl	(- 0,5 -)	8,2	8,16
—	—	—	- -	(- 1,0 -)	8,4	8,29
—	—	—	- -	(- 2,0 -)	8,4	8,36
—	—	—	- -	(- 3 -)	8,4	8,39
—	—	—	- NH ₄ Cl	(- 4 -)	8,4	fenolrødt
—	—	—	- MgCl ₂	(- 3 -)	7,3	
—	—	—	- NaBr	(- 3 -)	7,5	
—	—	—	- NaJ	(- 2 -)	8,2	
—	—	—	- (NH ₄) ₂ SO ₄	(- 4 -)	8,12	
—	—	—	- (NH ₄) ₂ SO ₄	(- 4 -)	7,7	7,51

Kun for magnesiumforbindelsens vedkommende er saltfejlen betydelig.

De elektrometriske bestemmelser er foretaget med en brintelektrode under anvendelse af en kalomel elektrode som standard; som mellemvædske benyttedes en 3,5 n kaliumkloridopløsning.

Tabel
visende forskellige natriumsaltes indflydelse paa

Forbindelse	salt-mængde i 0,5 liter	oplosningens <i>pH</i>	$^{24/11}$ 28 straks efter saltets til-sætning	$^{30/11}$ 28	$^{19/12}$ 28
Kontrol	0	7,2	7,6 (0 ^h 30)	7,6 (0 ^h 30) <u>7,0</u>	7,2 (0 ^h 29) <u>6,25</u>
NaF	5,25	7,4	7,6 (0 ^h 34)	7,6 (0 ^h 43) <u>7,0</u>	7,2 (0 ^h 49) <u>6,25</u>
NaCl	7,3	7,2	7,6 (0 ^h 46)	6,8 (0 ^h 49) <u>7,0</u>	6,8 (0 ^h 47) <u>6,25</u>
NaBr	12,85	7,2	7,6 (0 ^h 54)	6,8 (0 ^h 55) <u>7,0</u>	6,8 (0 ^h 59) <u>6,25</u>
NaJ	18,75	7,3	7,6 (1 ^h 05)	6,8 (1 ^h 20) <u>7,0</u>	6,0 (1 ^h 28) <u>6,25</u>
NaNO ₂	8,6	7,4	7,6 (0 ^h 46)	6,8 (0 ^h 50) <u>6,25</u>	5,3 (1 ^h 04) < 5
NaNO ₃	10,6	7,3	7,6 (0 ^h 50)	6,8 (0 ^h 57) <u>6,25</u>	6,8 (0 ^h 59) <u>6,25</u>
NaClO ₃	13,3	7,2	7,6 (0 ^h 44)	6,8 (0 ^h 50) <u>7,0</u>	6,4 (1 ^h) <u>6,25</u>
NaClO ₄ ·H ₂ O	17,55	7,5	7,6 (1 ^h 12)	6,0 (1 ^h 30) <u>6,0</u>	4,7 (2 ^h 14) < 5 > 3,1
Na ₂ SO ₃ ·7 H ₂ O	31,5	7,6	7,6 (1 ^h 58)	6,8 (3 ^h) <u>5,5</u>	4,9 (4 ^h 56) < 5
Na ₂ S ₂ O ₃ ·5 H ₂ O	31,0	7,5	7,6 (1 ^h 02)	6,8 (1 ^h 15) <u>6,25</u>	6,8 (1 ^h 33) <u>4,5</u>
Na ₂ SO ₄ ·10 H ₂ O	40,25	7,1	7,6 (0 ^h 43)	6,8 (0 ^h 55) <u>6,25</u>	6,8 (0 ^h 53) <u>5,5</u>
Na ₂ CrO ₄ ·10 H ₂ O	42,75	— ²	7,6 (2 ^h 05)	6,8 (2 ^h 25) — ⁴	4,7 (7 ^h 36) —
NaH ₂ PO ₂ ·H ₂ O	13,25	7,2	7,6 (0 ^h 36)	6,8 (0 ^h 45) <u>7,0</u>	6,8 (0 ^h 45) <u>6,25</u>
Na ₄ P ₂ O ₇ ·10 H ₂ O	55,75	8,5	— — ³	5,3 (1 ^h 50) <u>7,0</u>	3,75 (4 ^h 55) <u>6,25</u>
NaSCN·2 H ₂ O	14,6	7,4	7,6 (1 ^h 35)	6,8 (1 ^h 40) <u>7,0</u>	4,7 (2 ^h 19) <u>3,1</u>
HCOONa·H ₂ O	10,75	7,1	7,6 (0 ^h 46)	7,6 (0 ^h 48) <u>7,0</u>	6,8 (0 ^h 48) <u>6,25</u>
CH ₃ COONa·3 H ₂ O	17,0	7,1	7,6 (0 ^h 40)	7,6 (0 ^h 40) <u>7,0</u>	6,8 (0 ^h 39) <u>6,25</u>
C ₂ H ₄  · 6H ₂ O ..	33,75	7,3	7,6 (0 ^h 40)	6,8 (0 ^h 50) <u>7,0</u>	6,8 (0 ^h 50) <u>5,5</u>
CHOH·COONa	28,75	7,2	7,6 (0 ^h 44)	7,6 (0 ^h 55) <u>7,0</u>	7,6 (0 ^h 59) <u>6,25</u>
CH ₂ ·COONa	44,6	7,1	7,6 (0 ^h 43)	7,6 (0 ^h 48) <u>7,0</u>	6,8 (0 ^h 49) <u>6,25</u>
CH ₂ ·COONa·5,5 H ₂ O	18,0	7,3	7,6 (1 ^h 30)	5,3 (2 ^h) <u>5,0</u>	3,75 (3 ^h 28) > 3,1

¹ d-vinsyre.

² Vansklig at bestemme paa grund af kromationens stærke farve.

³ Ingen bestemmelse, da saltet oplostes saa langsomt. 1. maaling foretaget ^{30/9} 28.

at det er berettiget at se bort herfra, idet vi af de tidlige forsøg har set, at der skal meget store brintionkoncentrationsændringer til for at toksinets stabilitetsforhold berøres heraf.

XVII,

stabiliteten af difteritoksinets egenskaber.

$^{25}/_1$ 29	$^{24}/_2$ 29	$^{25}/_3$ 29	$^{21}/_5$ 29	$^{31}/_8$ 29
6,9 (0 ^{h 35}) <u>5,5</u>	6,1 (0 ^{h 35})	6,1 (0 ^{h 35})	5,4 (0 ^{h 35}) <u>4,0</u>	4,5 (0 ^{h 50}) <u>3,5</u>
6,8 (0 ^{h 48}) <u>5,5</u>	6,8 (0 ^{h 50})	6,4 (0 ^{h 48})	5,4 (0 ^{h 55}) <u>4,0</u>	4,2 (0 ^{h 55}) <u>2,8</u> ⁶
6,8 (0 ^{h 47}) <u>5,5</u>	6,1 (0 ^{h 50})	5,9 (1 ^h)	4,5 (1 ^{h 10}) <u>4,0</u>	3,5 (1 ^{h 55}) <u>2,8</u>
6,0 (1 ^{h 03}) <u>5,5</u>	5,6 (1 ^{h 10})	5,6 (1 ^{h 19})	4,5 (1 ^{h 30}) <u>4,0</u>	3,4 (2 ^{h 25}) <u>2,5</u>
5,36 (1 ^{h 35}) < 3,1	4,5 (2 ^{h 10})	4,2 (2 ^{h 32})	3,0 (1 ^{h 10}) ⁵ <u>2,5</u>	3,0 (1 ^{h 25}) ⁵ <u>1,6</u>
4,5 (0 ^{h 50}) ⁵ < 2,5	2,4 (0 ^{h 55}) ⁵	2,0 (1 ^{h 03}) ⁵	1,25 (1 ^{h 25}) ⁵ < 1,0	0,8 (1 ^{h 40}) ⁵ <u>0</u>
5,2 (1 ^{h 05}) < 5	5,3 (1 ^{h 10})	4,9 (1 ^{h 35})	4,2 (1 ^{h 35}) <u>3,1</u>	3,0 (2 ^{h 48}) <u>2,5</u>
6,0 (1 ^h) < <u>5,5</u>	5,6 (0 ^{h 57})	5,6 (1 ^{h 10})	4,3 (1 ^{h 27}) <u>4,0</u>	3,5 (2 ^{h 20}) <u>2,0</u>
3,3 (3 ^{h 15}) <u>2,8</u>	2,5 (6 ^{h 10})	2,6 (1 ^{h 20}) ⁵	1,0 (1 ^{h 46}) ⁵ <u>1,0</u>	1,0 (1 ^{h 52}) ⁵ <u>0</u>
1,6 (2 ^{h 15}) ⁴ <u>1</u>	1,3 (2 ^{h 05}) ⁴	0,99 (3 ^{h 10}) ⁵ < 1 <u>0</u>
5,6 (1 ^{h 35}) <u>3,1</u>	4,0 (2 ^{h 35})	4,0 (3 ^{h 13})	2,0 (1 ^{h 15}) ⁵ < 2	1,4 (1 ^{h 30}) ⁵ < 1
6,7 (0 ^{h 55}) <u>5,0</u>	6,7 (0 ^{h 55})	6,4 (1 ^{h 02})	5,0 (1 ^{h 03}) <u>3,1</u>	4,0 (1 ^{h 82}) <u>2,2</u>
1,9 (4 ^{h 45}) ⁵ —	1,0 (4 ^{h 10}) ⁵	0,9 (4 ^{h 40}) ⁵	0,4 (4 ^{h 30}) ⁵ <u>0</u> ⁶
6,7 (0 ^{h 45}) <u>5,5</u>	6,7 (0 ^{h 50})	6,4 (0 ^{h 48})	5,0 (0 ^{h 50}) <u>4,0</u>	4,0 (1 ^{h 35}) <u>2,8</u>
1,9 (2 ^{h 20}) ⁵ <u>3,1</u>	1,0 (2 ^{h 40}) ⁵	0,99 (2 ^{h 48}) ⁵	0,4 (2 ^{h 40}) ⁵ <u>0</u>
3,0 (4 ^{h 05}) <u>2,2</u>	2,4 (6 ^{h 10})	2,6 (1 ^{h 40}) ⁵ <u>0,6</u>
6,9 (0 ^{h 47}) <u>5,5</u>	6,4 (0 ^{h 48})	6,0 (0 ^{h 57})	5,1 (0 ^{h 55}) <u>4,0</u>	3,7 (1 ^{h 20}) <u>2,5</u>
6,7 (0 ^{h 49}) <u>5,5</u>	6,4 (0 ^{h 45})	6,0 (0 ^{h 55})	5,0 (1 ^h) <u>3,1</u>	4,0 (1 ^{h 10}) <u>2,8</u>
6,9 (0 ^{h 50}) <u>5,0</u>	6,8 (0 ^{h 54})	6,4 (0 ^{h 56})	4,3 (1 ^{h 18}) <u>2,8</u>	3,5 (2 ^{h 02}) <u>2,0</u>
6,9 (0 ^{h 57}) <u>5,5</u>	6,4 (0 ^{h 52})	6,4 (0 ^{h 57})	5,0 (1 ^{h 08}) <u>3,5</u>	4,2 (1 ^{h 40}) <u>2,8</u>
6,9 (0 ^{h 52}) <u>5,5</u>	6,9 (0 ^{h 55})	6,4 (0 ^{h 57})	5,0 (1 ^{h 07}) <u>3,5</u>	4,8 (1 ^{h 24}) <u>2,8</u>
2,5 (5 ^{h 25}) < <u>1,6</u> < 1,0 <u>0</u>

⁴ Ingen bestemmelse, da kromationen virker giftigt paa den dyriske organisme.⁵ Titrering foretaget ved opblanding med lige dele frisk toksin [$K_f(h)$].⁶ Vædsken dialyseret inden prøven paa marsvin.

I tabel XVII findes en samlet oversigt over forsøgsresultaterne. Disse stemmer i det store og hele godt overens med dem der opnaaedes ved det første forsøg. Der er

Tabel
visende virkningen af salicylsurt

Opløsningens molaritet	$^{25}/_{11} 28$	$^{26}/_{11} 28$	$^{27}/_{11} 28$	$^{28}/_{11} 28$
0,001.....	7,6 (0 ^{h 25})	7,6 (0 ^{h 30})	7,2 (0 ^{h 31})	6,8 (0 ^{h 35})
0,01.....	7,6 (0 ^{h 35})	7,6 (0 ^{h 40})	6,8 (0 ^{h 40})	6,8 (0 ^{h 40})
0,1.....	7,6 (1 ^h)	7,2 (0 ^{h 55})	6,8 (1 ^{h 15})	6,0 (1 ^{h 30})

her medtaget lidt flere forbindelser, f. eks. natriumkromat, der viser en udpræget toksindestrucerende virkning, ligeledes saltene af et par oksysyrer (d-vinsyre og citronsyre). Ingen af disse har dog nogen indflydelse paa hastigheden af destruktionsprocessen.

3 die forsøgsrække.

Denne omfatter en undersøgelse over indvirkningen af alkalinemetallernes klorider paa toksinstabiliteten. Da natriumkloridets virkning i de smaa koncentrationer var ringe, valgte jeg her koncentrationen 1 mol. Fremgangsmaaden var som tidligere, og der benyttedes samme toksin og serum som ved 2den forsøgsrække. En tabellarisk opstilling af forsøgsresultaterne viste, at indvirkningen paa udfnugningshastigheden for disse forbindelsers vedkommende er omvendt proportionalt med kationernes atomtal. Forskellen imellem virkningen af de forskellige salte er kun lidet udpræget.

Virkningen af salicylsurt natron paa destruktionshastigheden af differitoksin.

Det blev tidligere nævnt, at det salicylsure natron var det stærkest virkende af de undersøgte forbindelser. Jeg har derfor undersøgt virkningen af dette stof for sig selv i forskellige koncentrationer. Jeg anvendte samme toksin

XVIII,

natron paa difteritoksin ved 37°.

$\frac{4}{12}$ 28	$\frac{18}{12}$ 28	$\frac{20}{12}$ 28	$\frac{4}{1}$ 29	$\frac{20}{1}$ 29	$\frac{20}{2}$ 29
6,8 (0 ^{h 31})	6,8 (0 ^{h 35})	6,4 (0 ^{h 35})	6,0 (0 ^{h 35})	6,0 (0 ^{h 35})	5,9 (0 ^{h 35})
6,4 (0 ^{h 40})	6,0 (0 ^{h 40})	6,0 (0 ^{h 40})	6,0 (0 ^{h 40})	6,0 (0 ^{h 40})	4,9 (0 ^{h 38})
5,25 (1 ^{h 35})	4,5 (7 ^h)	3,9 (1 ^{h 55})	3,0 (4 ^h)

og serum som ved de to sidste forsøgsserier og fremstillede blandinger, hvis saltkoncentration svarede til 0,001 — 0,01, 0,1 mol. Der fremstilles 0,5 liter af hver blanding, ligesom forsøgsteknikken ikke afveg fra den sædvanlige. I tabel XVIII er titreringsresultaterne samlet. Virkningen er overordentlig udpræget. Ved en koncentration svarende til 0,1 mol. svækkes toksinet omkring 50 % i løbet af en måned og den udfnuggende funktion er paa dette tidspunkt totalt destrueret. Men selv ved saa ringe koncentrationer som 0,01 og 0,001 mol. gør saltets virkning sig gældende (smglgn. svækkelsen af toksinet uden tilsætning af nogen art, tabel XVII).¹

¹ Denne overraskende virkning af salicylsyrens forbindelser paa difteritoksin er i virkeligheden overordentlig interessant set fra et medicinsk synspunkt. Salicylpræparater finder som bekendt en udstrakt anvendelse ved en hel del sygdomme, »hovedpine«, »forkølelser« o. fl. a. Ved en bestemt lidelse er salicylterapien endda at betragte som et næsten specifikt middel, nemlig ved febris rheumatica (»gigtfeber«). Denne sygdoms etiologi er ganske vist ikke fastlagt, men man er dog tilbojelig til at antage, at sygdommen skyldes en streptokokinfection. At visse streptokokker er toksinproducerende vides nu med sikkerhed, f. eks. searlatinastreptokokker. Muligvis beror da salicylpræparaternes helbredeende virkning derpaa, at de afsondrede bakteriegifte destrueres (der kræves jo som bekendt en energisk og vedvarende behandling for at opnaa en sikker virkning).

I den nyeste tid har man ogsaa forsøgt at helbrede lungebetændelse fremkaldt af pneumokokker med salicylsurt natron, der da i form af en vandig oplosning indsprøjtes intravenøst paa patienterne. Det an-

Foruden de allerede omtalte forbindelser, har jeg undersøgt virkningen af propionsyrens, kapronsyrens, glykolsyrens, mælkesyrens natriumsalte, samt af monoklor-, diklor- og trikloreddikesurt natron. Natriumpropionat havde kun en ringe virkning, kapronsurt natron virkede lidt stærkere, hvorimod natriumglykolat og natriumlaktat ingen som helst effekt udøvede paa destruktionshastigheden af toksin. Trikloreddikesurt natron formaaede i en koncentration svarende til 0,25 mol. totalt at destruere saavel toksinetes toksiske som antigenes evne ved indvirkning i en maaned. Virkningen af monoklor- og dikloreddikkesyrens salte var derimod ikke videre udpræget.

b) forsøg med antitoksin.

Af de talrige forsøg, der i tidens løb er gjort i den hensigt at rense antitoksin, fremgaar det, at de almindelige neutralsalte af uorganiske syrer, f. eks. natriumklorid, natrium- og ammoniumsulfat, ikke i væsentlig grad virker antitoksindestruerende. De to sidste salte benyttes i stor udstrækning til »koncentrerering« af immunsera, idet man ved en fraktioneret udfældning søger at befri serumet for en saa stor del af albumin og euglobulin som muligt, disse to fraktioner indeholdende kun smaa mængder af de terapeutisk virksomme stoffer. Det angives ogsaa, at salte virker konserverende paa antitoksin; saaledes tilberedes det difteristandardserum, der udsendes fra Frankfurter-Institut. Det ved denne behandling skal være lykkedes at bringe mortaliteten ned fra omkring 20—50 % til ca. 4 %. Forsøgene er gjort i de franske kolonier i Afrika, hvor pneumokokinfectionerne er særlig ondartede blandt den indfødte befolkning (Coudy & Popoff: Traitement de la pneumonie par des injections intraveneuses de salicylate de soude, Académie de Médecine. 16. Juli 1929).

Saa vidt mig bekendt har man ikke hidtil forsøgt en salicylterapi ved difteri.

tutet, ved opløsning af indtørret serum i en blanding bestaaende af lige dele glycerin og 10 % kogsaltopløsning. I en saadan opløsning kan antitoksinet holde sig uforandret i to maaneder, naar temperaturen er lav (nær ved 0°). Med hensyn til saltenes betydning for antitoksinets udfnuggende evne da foreligger der mig bekendt ingen egentlige undersøgelser herover. RAMON omtaler dog et sted, at »rensede« sera ikke eller kun meget vanskeligt giver udfnugning med toksin, hvorfor han til titrering af saadanne anbefaler benyttelsen af den ovenfor nævnte »blandings« metode.

Jeg har til mine forsøg anvendt forskellige sera af varierende antitoksinindhold.

1ste forsøgsrække.

Denne foretages med et svagt serum, no. 786 (^{23-24/10} 28), indeholdende 210 AE pr. cm³. De beregnede saltmængder opløstes i det ufortyndede serum, hvorpaa blandingerne straks titreredes. Derpaa henstillede de ved 40° C., og titreringen gentoges med forskellig tids mellemrum, idet der stedse benyttedes et og samme toksin (8 IE pr. cm³) til bestemmelsen.

Forsøg med natriumklorid.

Der fremstillede opløsninger svarende til følgende koncentrationer 0,1 — 0,25 — 0,5 — 1,0 — 2,0 — 4,0 normal. Alle opløsninger var klare straks efter fremstillingen undtagen den, hvis koncentration svarede til 4-normal, som var let opalescerende. I denne blanding udskiltes efter 24 timers henstand et bundfald (af euglobulin), der frafiltreredes før anden titrering. Titeren formindskedes ubetydeligt (ca. 5 %).

Forsøget viste, at saltet ikke virker destruerende paa antitoksinet, men at udfnugningsevnen nedsættes mere og mere desto større saltmængder serumet indeholder. Jeg har udført lignende forsøg med natriumbromid og natriumjodid og fundet tilsvarende forhold. Kun var virkningen her langt større. Natriumbromid var saaledes i stand til helt at destruere udfnugningsevnen, naar det i en koncentration svarende til 2-normal fik lov at indvirke paa serum i en uge.¹ Samme resultat fremkaldte natriumjodid i en koncentration svarende til 1 normal opløsning. Endnu kraftigere virkede benzoësurt, salicylsurt og kanelsurt natron. Der synes altsaa at være et vist sammenhæng imellem saltenes virkning paa toksinets og virkningen paa antitoksinets udfnuggende funktion.

2 den forsøgsrække.

Til denne benyttedes et stærkere serum, nemlig no. 788 ($\frac{1}{2} \cdot 29$). Styrken var = 1700 AE pr. cm^3 . Der blev fremstillet 50 cm^3 af hver blanding indeholdende følgende forbindelser i koncentrationer svarende til 1 normal opløsning: NaF , NaCl , NaBr , NaJ , NaClO_3 , NaClO_4 , NaNO_2 , NaNO_3 , Na_2SO_4 , Na_2CrO_4 , $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_3$, HCOONa , CH_3COONa ,
 NaSCN , $\text{C}_2\text{H}_4(\text{COONa})_2$, $(\text{CHOH})_2(\text{COONa})_2$, $\begin{array}{c} \text{CH}_2 \cdot \text{COONa} \\ | \\ \text{COH} \cdot \text{COONa}, \end{array}$
 $\text{C}_6\text{H}_5\text{COONa}$, $\text{C}_6\text{H}_4 \begin{array}{l} \diagup \text{OH} \\ \diagdown \text{COONa} \end{array}$ $\begin{array}{c} \text{CH}_2 \cdot \text{COONa} \\ | \\ \text{COH} \cdot \text{COONa} \end{array}$

Blandingerne tilberedtes paa følgende maade: De nødvendige mængder salt opløstes i en passende mængde vand, og opløsningen fortyndedes til 45 cm^3 . Til disse,

¹ Til sammenligning tjener, at natriumklorid — selv i en koncentration svarende til 4-normal — ikke formaaede at destruere udfnugningsfunktionen totalt efter 2 maaneders indvirkning.

40° varme opløsninger sattes 5 cm³ serum ligeledes opvarmet til 40°. Efter omrystning titreredes, hvorpaa blandingerne stilledes i termostat ved 40°, og titreringen gentoges efter henholdsvis 1 uges og 1 maaneds forløb. Tabel XIX viser forsøgsresultaterne.

Tabel XIX,
visende forskellige natriumsaltes indvirkning paa difteri-
antitoksin ved 40° C.

Forbindelse	^{5/4} 29		^{12/4} 29		^{5/5} 29	
	AE pr.cm ³	Kf	AE pr.cm ³	Kf	AE pr.cm ³	Kf
Kontrol.....	170	(0 ^h 45)	170	(0 ^h 45)	170	(0 ^h 45)
NaF.....	170	(0 ^h 45)	170	(0 ^h 45)	170	(1 ^h 20)
NaCl.....	170	(0 ^h 45)	170	(0 ^h 48)	170	(1 ^h 38)
NaCl(2n).....	170	(0 ^h 50)	170	(0 ^h 58)	170	(1 ^h 48)
NaCl(4n).....	170	(0 ^h 55)	170	(1 ^h 58)	170	(3 ^h 25)
NaBr.....	170	(0 ^h 50)	170	(0 ^h 50)	170	(1 ^h 06)
NaJ.....	170	(0 ^h 55)	170	(7 ^h)	ingen reakt.	
NaClO ₃	170	(0 ^h 50)	170	(1 ^h 20)	170	(4 ^h 05)
NaClO ₄	170	(0 ^h 58)	120	(2 ^h 10)	ingen reakt.	
NaNO ₂	170	(0 ^h 50)	50	(6 ^h)	—	
NaNO ₃	170	(0 ^h 50)	170	(1 ^h 25)	170	(3 ^h 16)
Na ₂ SO ₄	170	(0 ^h 55)	170	(0 ^h 55)	170	(0 ^h 55)
Na ₂ CrO ₄	170	(1 ^h 03)	170	(1 ^h 30)	ingen reakt.	
Na ₂ S ₂ O ₃	170	(0 ^h 53)	170	(1 ^h 25)	—	
NaSCN.....	170	(1 ^h)	170	(4 ^h)	—	
HCOONa.....	170	(0 ^h 45)	170	(0 ^h 45)	170	(0 ^h 47)
CH ₃ COONa.....	170	(0 ^h 45)	170	(0 ^h 45)	170	(0 ^h 56)
CHOH·COONa	170	(0 ^h 45)	170	(0 ^h 45)	170	(0 ^h 53)
CHOH COO Na	170	(0 ^h 45)	170	(0 ^h 45)	170	(0 ^h 53)
CH ₂ COO Na	170	(0 ^h 43)	170	(0 ^h 45)	170	(0 ^h 48)
COH·COO Na	170	(0 ^h 43)	170	(0 ^h 45)	170	(0 ^h 48)
CH ₂ COO Na	170	(0 ^h 43)	170	(0 ^h 45)	170	(0 ^h 48)

Man ser, at saltene af svovlsyre, myresyre, eddikkesyre, vinsyre, citronsyre ingen væsentlig betydning udøver paa serums udfnuggende evne. Derimod har alle de øvrige en mere

eller mindre destruerende effekt. Den udfnuggende evne ødelægges fuldstændigt, naar antitoksinet en maaned er udsat for indvirkningen af følgende salte i koncentrationer svarende til 1-normal opløsning: NaJ, NaClO₄, NaNO₂, NaNO₃, Na₂CrO₄, Na₂S₂O₃, NaSCN. Jeg har nu foretaget et tilsvarende forsøg med anvendelse af det samme serum men i form af renset pseudoglobulin (se ovenfor, side 48).

Ved et orienterende forsøg med det rensede serum erfarede jeg, at stødpudeindholdet her var for ringe til at p_H kunde holde sig konstant under opbevaringen. Det viste sig nemlig, at en frisk tilberedt opløsning (10 %) af serum i frisk udkogt fys. saltvand, som straks efter tilberedningen havde en brintionkoncentration svarende til $p_H = \text{ca. } 7,3$ efter en uges henstand ved 40° C. viste en p_H -værdi paa ca. 8,2. Jeg valgte af denne grund følgende fremgangsmaade: Serumet opvarmedes til 40° C. Derpaa afmaaltes 5 cm³, som fortyndedes med 45 cm³ af den paagældende saltopløsning (ligeledes 40° C.), der indeholdt 10 % af en fosfat-stødpudeblanding paa $p_H 6,97$ (6 dele sekundært og 4 dele primært fosfat). Opløsningens brintionkoncentration bestemtes elektrometrisk efter forsøgets slutning, og det viste sig, at p_H , naar undtages et tilfælde, nemlig den opløsning som indeholdt kromat (maaske er den elektrometriske maaling endda her af tvivlsom værdi) laa i nærheden af 7. Svingningerne i brintionkoncentrationen var i hvert fald saa ringe, at dette ikke kan influere paa forsøgsresultaterne. Disse, der findes i tabel XX, falder i det store og hele sammen med dem, der er meddelt i det foregaaende forsøg.

Den sidste kolonne i tabellen, hvis tal er understregede indeholder resultaterne af antitoksintitreringer udført paa marsvin. Det vil ses, at der ikke findes overensstem-

Tabel XX,
visende forskellige natriumsaltes indvirkning paa renset
antidifterisk serum ved 40° C.

Forbindelse	salt-mængde i 50 cm ³	pH		19/6 29 straks efter til- blandingen	20/6 29	19/7 29
		kol.	elektr.			
Kontrol	0	6,7	7,08	AE pr. cm ³	K _f	AE pr. cm ³
NaF	2,1	7,12	7,5	120 (1 ^{h 25})	120 (1 ^{h 25})	110 (1 ^{h 57})
NaCl	2,9	6,4	6,86	120 (1 ^{h 25})	120 (1 ^{h 25})	110 (2 ^{h 02})
NaBr	5,1	6,4 ^b	6,75	120 (1 ^{h 25})	120 (1 ^{h 38})	110 (2 ^{h 08})
						K _{f(h)}
NaJ	7,5	6,0	6,4	120 (1 ^{h 40})	120 (1 ^{h 48})	70 (2 ^{h 50}) ¹
						K _f
NaClO ₃	5,3	6,6	7,18	120 (1 ^{h 30})	120 (1 ^{h 38})	110 (2 ^h)
						K _{f(h)}
NaClO ₄ ·H ₂ O	7,0	6,2	6,64	120 (1 ^{h 35})	120 (1 ^{h 40})	70 (4 ^{h 20}) ¹
			ikke maalt	115 (1 ^{h 25})	ingen reakt.	0 (2 ^{h 50}) ¹
						K _f
NaNO ₃	4,2	6,3	6,52	120 (1 ^{h 25})	120 (1 ^{h 25})	110 (1 ^{h 45})
Na ₂ SO ₄ ·10 H ₂ O	8,0	6,5	6,86	120 (1 ^{h 25})	120 (1 ^{h 25})	110 (1 ^{h 38})
						K _{f(h)}
Na ₂ CrO ₄ ·10 H ₂ O	8,5	8,4 ?	(8,77)	120 (1 ^{h 50})	120 (1 ^{h 55})	32 (10 ^h) ¹
						K _f
Na ₂ S ₂ O ₃ ·5 H ₂ O	6,2	6,2	6,4	120 (1 ^{h 25})	120 (1 ^{h 35})	60 (3 ^{h 30})
						K _{f(h)}
NaSCN·2 H ₂ O	5,85	6,4	6,77	120 (1 ^{h 25})	120 (2 ^{h 50})	70 (3 ^{h 45}) ¹
						K _f
HCOONa·H ₂ O	4,3	6,3	6,77	120 (1 ^{h 25})	120 (1 ^{h 25})	110 (1 ^{h 38})
CH ₃ COONa·3 H ₂ O	6,8	6,7	7,31	120 (1 ^{h 25})	120 (1 ^{h 05})	105 (2 ^{h 45})
CHOH·COONa	5,75	6,5	6,94	120 (1 ^{h 25})	120 (1 ^{h 25})	115 (1 ^{h 38})
CHOH·COONa ₂ H ₂ O	5,75	6,5	6,94			
CH ₂ COONa	5,95	6,5	7,17	120 (1 ^{h 25})	120 (1 ^{h 35})	100 (1 ^{h 46})
COH·COONa	5,95	6,5	7,17			
CH ₂ COONa·5·5 H ₂ O	5,95	6,5	7,17			
C ₆ H ₅ COONa	7,2	6,4	6,88	120 (1 ^{h 25})	120 (1 ^{h 55})	K _{f(h)}
						70 (2 ^{h 45}) ¹ ² 100

¹ Disse titreringer udførtes ved opblanding med lige dele frisk serum [K_{f(h)}].

² En titrering uden tilblanding med frisk serum gav værdien 100 AE (K_f = 9^b).

melse imellem *in vitro*- og *in vivo*-værdierne i de tilfælde, hvor serums udfnuggende evne var gaaet tabt, og hvor maalingen derfor er foretaget ved opblanding med frisk serum. *In vitro*-værdierne er stedse betydeligt lavere end *in vivo*-resultaterne. Dette minder meget om det tidligere beskreyne forhold, hvor blandinger af to sera med forskellig K_f -værdi giver lavere titer *in vitro*, end man skulde vente efter antitoksinindholdet. Det synes altsaa, som om det friske serum, takket være sin større affinitet til toksinet, formaar at bemægtige sig en saa stor del, at det langsomt reagerende produkt kun finder en vis brøkdel af den til fuldstændig neutralisation ækvivalente mængde. Direkte antitoksindestruerende virker egentlig kun forbindelserne af: salpetersyrling og kromsyre. Salicylsurt natron, der havde en særdeles kraftig toksindestruuerende effekt er undersøgt for sig selv. Som tabellen (XXI) viser, formaar dette stof ogsaa at destruere antitoksinet, men hertil kraeves betydelig større koncentrationer. Reaktionshastigheden influeres allerede ved nærværelse af Na-salicylat i en koncentration svarende til 0,05 normal; men en tydelig svækkelse af antitoksinet finder først sted, naar koncentrationen af saltet er = 0,5 normal. Det er ejendommeligt, at titeren *in vitro* og titeren *in vivo* her stemmer nøjagtig overens, skønt det salicylsure natron har fremkaldt en saa stærk hämmende virking hos det behandlede antitoksin, at dette for at give udfnugning maa blandes op med 2 dele frisk serum.

3. Elektrolyternes betydning for reaktionen mellem toksin og antitoksin.

Til disse undersøgelser har jeg fortrinsvis benyttet et toksin, som var renset ved hjælp af aluminiumhydroksyd

Tabel XXI,
visende antitoksinets stabilitet i opløsninger af Na-salicylat
af forskellig Koncentration (temp. 40° C.).

Opløsningens normalitet	$\frac{21}{6}$ 29 24 timer efter tilberedning		$\frac{23}{6}$ 29		$\frac{1}{7}$ 29		$\frac{8}{8}$ 29		AE pr. cm ³ (marsvin)
	AE pr. cm ³	Kf	AE pr. cm ³	Kf	AE pr. cm ³	Kf	AE pr. cm ³	Kf	
0,05	120	(1 ^h 35)	120	(1 ^h 50)	110	(1 ^h 55)	110	(3 ^h 05)	110
0,1	120	(1 ^h 35)	120	(1 ^h 55)	110	(2 ^h 05)	110	(4 ^h)	110
0,25	110	(2 ^h 10)	110	(2 ^h 15)	110	(2 ^h 50)	100	(22 ^h)	100
0,5	∞		97	(3 ^h 50) ¹	64	(4 ^h 55)	45	(4 ^h 55)	45

¹ Titreret ved opblanding med to dele frisk serum [K_{f(h)}].

(WILLSTÄTTER's metode til rensning af enzymer). Forskel-lige prøver af toksin, alle fremstillet af Martin-bouillon, hvis styrke varierede imellem 7 og 12 enheder (ialt anvendtes omkring 80 liter raa giftbouillon), inddampedes i flade emaljerede bakker, der var anbragt i et tørreskab. Ved hjælp af en kraftig ventilator blæstes en kontinuerlig luftstrøm, der ved at passere en radiator blev opvarmet til 30° C., hen over vædskeoverfladen. Da vædsken var inddampet til ca. $\frac{1}{10}$ af sit oprindelige rumfang, hældtes indholdet af bakkerne, hvorpaa der foretages en dialyse, som fortsattes indtil en udtagen prøve efter ophedning til kogning forblev klar ved tilsætning af nogle draaber kalcium-kloridopløsning. Toksinopløsningen var saaledes tilstrække-lig befriet for fosfater, til at adsorptionen kunde finde sted. Denne foregik ved sammenblanding af 80 dele toksinopløsning og 20 dele aluminiumhydroksyd. Efter centrifuge-ring vaskedes bundfaldet to gange med destilleret vand, hvorpaa der elueredes, ligeledes to gange, med en opløs-

ning af sekundært natriumfosfat (S. P. L. SØRENSEN's stødpudeopløsning til kolorimetrisk brintionmaaling). Til første elution anvendtes et rumfang fosfatopløsning svarende til det oprindelige toksinrumfang, anden elution blev foretaget med et halvt saa stort rumfang. Udbyttet var noget forskelligt efter de forskellige toksinopløsninger, som benyttes. I bedste fald opnåedes at faa adsorberet ca. 80 % af den toksinmængde, som fandtes i den raa giftbouillon. Det viste sig ved nogle orienterende forsøg, at stærkere toksinopløsninger end saadanne, hvis styrke svarede til 30—35 AE pr. cm³ ikke med fordel lod sig anvende til adsorption, idet der med samme mængde aluminiumhydroksydsol ikke adsorberedes mere virksomt stof af en toksinopløsning indeholdende 80 IE pr. cm³ end af en opløsning, som kun indeholdt 30—40 IE pr. cm³. Derfor fortyndedes toksinopløsningerne stedse ned til en styrke svarende til omkring 30 IE pr. cm³. Anden elution indeholdt som regel 3—4 gange mindre virksomt stof end første elution. De forskellige elutioner blandedes sammen og inddampedes som ovenfor beskrevet til ca. 1/10 af det oprindelige rumfang. Derpaa henstilledes blandingerne ved 0° i to døgn, hvorpaa den klare vædske hældtes fra de udskilte fosfatkrystaller. Denne vædske indeholdt 200 IE pr. cm³; der fortyndedes med vand indtil indholdet svarede til 80 IE pr. cm³. Saa tilsattes toluol og opløsningen opbevaredes ved 0°.

Det rensede toksins egenskaber.

Som nævnt er rensningsprocessen ikke foretaget paa een gang. Jeg havde nemlig ikke hele toksinportionen til min raadighed ved forsøgets begyndelse, men benyttede den fremgangsmaade at udtage et vist antal liter af de toksinpræparationer, som fremstilledes til immunisering af

heste. Ikke alle toksiner egner sig imidlertid for forsøgene. Jeg har kun benyttet saadanne, hvis styrke var mindst 7 enheder. Af denne grund har de forskellige opløsninger svinget temmelig stærkt hvad angaaer forholdet imellem toksinindhold og proteinmængde. Et enkelt eksempel kan dog give en forestilling om den opnaaede rensning; kvælstoffet bestemtes efter Kjeldahl:

Opløsning	mg tørstof pr. <i>Lf</i> -enhed	mg N pr. <i>Lf</i> -enhed
Inddampet raa giftbouillon	3,0	0,32
Samme efter dialyse	0,75	0,11
Renset toksin (elution) ¹	0,3	0,02
Samme efter dialyse	0,1	0,014
Restopløsning	3,8	0,51

Jeg har ikke forsøgt at readsorbere det een gang rensede produkt. Grunden hertil er først og fremmest den, at det saa er nødvendigt atter at dialysere elutionerne indtil største delen af fosfationerne er forsvundne. Men herved forøges i høj grad instabiliteten af toksinet. Allerede de fosfatholdige elutioner er langt fra saa stabile som den raa gift, hvilket de nedenstaaende forsøg viser. De er imidlertid stabile ved lav temperatur; men renset og dialyseret toksin ændrer selv opbevaret ved 0° sin udfnuggende egen-skab. Den ovenfor nævnte prøve reagerede straks efter, at den var udtaget af dialysehætten paa 1/2 time, men efter 24 timers henstand fremkom reaktionen under samme forsøgsbetingelser først efter en times forløb.² Med hensyn til

¹ Til dialyse af toksinopløsninger har jeg i udstrakt grad benyttet mig af den teknik, som anvendes paa Carlsberglaboratoriet; det gjaldt nemlig om, at rumfanget ikke blev forøget under dialySEN, hvilket kan undgaas ved at man foretager denne under vacuum (27 cm Hg.).

² Inden titreringen fortyndedes det dialyserede toksin med fys. saltvand, da udfnugningen ellers ikke finder sted.

fosfatindholdet i den benyttede toksinopløsning, da har jeg beregnet dette til at svare til ca. $m/15$. Opløseligheden af sekundært fosfat angives at være omkring 2,5 ved 0° . Da vædsken, som hældtes fra krystallerne var mættet ved 0° , vil den færdige toksinopløsning altsaa indeholde ca. 1 % sekundært fosfat (hvilket svarer meget nær til S. P. L. SØRENSEN's stødpudeopløsning). Da toksinet ved maalingerne benyttedes i form af en 10 % opløsning vil denne saaledes være ca. $m/150$ med hensyn til fosfat, hvilket var i stand til at holde p_H konstant under forsøgene. L_f -værdien (80 IE pr. cm^3) holdt sig konstant og K_f -værdien (1^{h30} overfor serum $788^{18/2} 29$) steg kun ubetydeligt (til 1^{h45-50}) i løbet af den periode forsøgene varede, ca. 5 maaneder. p_H af den fortyndede toksinopløsning bestemtes elektrometrisk til $7,88$.¹

Stabiliteten af det rensede toksin.

Af de tidligere meddelte forsøg fremgaar det, at toksinet, som findes i den raa giftbouillon, er ret stabilt, selv ved en temperatur af $37-40^\circ$. Den hurtige destruktion begynder først, naar temperaturen naar ca. 50° C .

50 cm^3 renset toksin (ikke dialyseret) henstillede i termostat ved 40° og maaltes med to forskellige sera (788 af en styrke paa 1700 AE pr. cm^3 og 782, hvis titer var = 160 AE pr. cm^3). Samtidig bestemtes L_f og d. m. m. ved hjælp af marsvin. Resultaterne heraf findes i tabel XXII.

Man vil se, at svækkelserne her foregaar med stor hast. Efter 24 timers forløb er henved halvdelen af toksinet forsvundet. Efter en uges henstand er mere end to tredjedele

¹ Toksinet befriedes forinden maalingen for største delen af toluolet, derpaa gennemluftedes opløsningen i 24 timer med brint for at faa resten fjernet. Toluol har ord for at »forgifte« elektroderne. Maalingen i de saaledes behandlede prøver voldte som regel ingen vanskelighed; der opnaaedes hurtigt konstant potential.

Tabel XXII,
visende stabiliteten af renset toksin ved 40°.

Antal timer ved 40° C.	Titrering med		$L_f^{\frac{1}{2}}$ pr. cm ³	d. m. m. pr. cm ³
	788	782		
0	80 (0 ^{h 35})	80 (0 ^{h 25})	55	110
24	47,6 (3 ^h)	48,2 (2 ^{h 15})	26	65
48	30,06 (3 ^h)	33,0 (2 ^{h 30})	18	45
	$K_f(h)$			
144	25,4 (1 ^{h 15})	25,4 (1 ^h) ¹	14	35

¹ Maalingen skete ved opblanding med lige dele frisk toksin [$K_f(h)$].

De første rubriker angiver $L_f^{\frac{1}{2}}$ - og K_f -værdierne pr. cm³, maalt med de to forskellige sera. Derefter følger $L_f^{\frac{1}{2}}$ og d. m. m., ligeledes udtrykt pr. cm³.

destrueret. Endnu hurtigere svækkes dog det rensede og dialyserede toksin. Dette, som straks efter dialysen indeholdt 76 enheder pr. cm³, svækkes så hurtigt ved 40°, at titeren efter 24 timers forløb var sunket til 14 enheder, efter 48 timer til 8 IE; efter 144 timers forløb fandtes kun 2,5 enhed pr. cm³.

For at undersøge, om instabiliteten af det rensede toksin skulde skyldes et for ringe saltindhold eller eventuelt andre i den raa giftbouillon tilstedevarende bestanddele fremstilledes følgende opløsninger af det rensede toksin.

- 1) en 10 % opløsning i destilleret vand.
- 2) - — — - fys. saltvand.
- 3) - — — - 1-norm. NaCl-opl.
- 4) - — — - 2- — —
- 5) - — — - 4- — —
- 6) - — — - Martinbouillon ($p_H = 7,4$).
- 7) - — — - difteritoksin ($L_f = 17,8$; $p_H = 8,3$).

Disse blandinger henstilledes under toluol ved 40° og maaltes efter 24 timers forløb. Herved fandtes en titer sva-

rende til samme grad af destruktion som i ovenstaaende forsøg, hvor den ufortyndede toksinopløsning benyttedes. Det lykkedes altsaa ikke ved denne fremgangsmaade at »rekonstruere« et toksin med lignende stabilitetsforhold som den raa giftbouillon. Der maa følgelig under rensningsprocessen være foregaaet en forandring af selve toksinets forhold overfor varmeindvirkning. At der ligeledes er sket en stærk omdannelse af toksin til toksoid ved rensningen af toksin ses af, at det rensede toksin kun indeholder 1100 dræbende doser pr. cm³, skønt L_f -værdien svarer til 80. Den teoretiske giftværdi af et saa stærkt toksin vilde svare til omkring 5—6000 simple giftenheder pr. cm³.

Nu undersøges stabiliteten af restopløsningen paa lignende maade. De forskellige restopløsninger fra adsorptionsforsøgene blandedes sammen. Størstedelen af denne blanding benyttedes til immunisering¹ af heste, medens en mindre del inddampedes til ca. $\frac{1}{10}$ af sit oprindelige rumfang. Herved opstod et meget tyktflydende, mørktsfarvet produkt, som indeholdt 76 enheder pr. cm³, altsaa en styrke som meget nær svarede til det rensede toksins. Derimod var giftigheden af restopløsningen tre gange saa stor, hvilket tyder paa, at det særlig er under elueringsprocessen, at omdannelsen toksin → toksoid er gaaet for sig. Svækkelserne af restopløsningen ses af tabel XXIII.

Restopløsningen er saaledes betydelig mere instabil end raa giftbouillon, men stabilere end toksin-elutionen. Jeg

¹ At restopløsningen fra adsorptionsforsøgene uden videre kan anvendes til immunisering af heste, betyder i virkeligheden at denne rensningsmetode sikkert vil have muligheder for at lade sig udnytte i stor stil i praksis, dels til rensning af toksin til immunisering af heste og dels til rensning af difterivakcine (anatoksin). Ved de tidligere benyttede rensningsmetoder fremkommer der store tab af det virksomme stof (i reglen 40—50 %), medens man ved rationel udnyttelse af adsorptionsmetoden næsten vil kunne undgaa disse.

Tabel XXIII,
visende stabiliteten ved 40° C. af »restopløsning« fra tok-
sinadsorptionsforsøg.

Antal timer ved 40° C.	Titrering med 788	782	L_f pr. cm ³	d. m. m. pr. cm ³
0.....	76 (0 ^{h 25})	76,3 (0 ^{h 20})	62	350
24.....	59,5 (0 ^{h 35})	57,4 (0 ^{h 30})	50	280
48.....	52,7 (0 ^{h 35})	51,3 (0 ^{h 35})	45	200
144.....	45,0 (1 ^{h 40})	44,6 (0 ^{h 45})	35	170

har dernæst undersøgt, hvorvidt en simpel dialyse af en toksinopløsning ændrer stabiliteten af det virksomme stof. Hertil benyttedes et toksin, hvis stabilitetsforhold tidligere var undersøgt, hvilket muliggør en direkte sammenligning. Det drejer sig om toksin-B²⁸, som benyttedes til forsøgene over saltenes indflydelse paa toksindestruktionen. Af disse forsøg (tabel XVII) vil man se, at der efter en maaneds forløb ikke kunde paavises nogen svækkelse af toksinets antigene evne. 1^{1/2} liter af dette toksin dialyseredes i en kollodiumhætte under vakuum (27 cm Hg), indtil rumfangen var = 100 cm³. L_f -værdien af det dialyserede produkt fandtes = 120 IE pr. cm³, hvilket viser, at der intet toksin var forsvundet under dialysen. Af den dialyserede prøve fremstilles forskellige oplosninger, som henstilles i termostat ved 40° i 24 timer, hvorpaa de titreredes. Tittringen gav følgende resultat:

	1) ufortyndet	2) 10 % opl.	3) 10 % opl.	4) 10 % topl. i Martin- bouillon
L_f pr. cm ³	88	8,8	8,8	8,8
K_f	0 ^{h 35}	0 ^{h 50}	0 ^{h 45}	0 ^{h 45}

Endelig har jeg undersøgt et toksin paa ca. 30 IE, fremstillet ved inddampning af forskellige prøver af raa

giftbouillon med paafølgende dialyse og fortynding med dest. vand (en portion af det toksin, som benyttedes til adsorptionsforsøgene):

Antal timer ved 40°	L_f pr. cm ³	K_f
0	29	0 ^{h 05} *
24	24	0 ^{h 08}
48	21	0 ^{h 09}
72	21	0 ^{h 11}
96	19	0 ^{h 10}
144	18	0 ^{h 15}

* Ved titreringen anvendtes ufortyndet toksin, derfor den lille K_f -værdi.

Dette viser, at allerede en simpel dialyse gør toksinet mindre stabilt, dog langt fra saa instabilt som adsorptionsprocessen.

a. Forsøg in vitro.

I. Brintionkoncentrationens indflydelse paa reaktionen $T + A \rightarrow TA$.¹

Til forsøgene anvendtes renset toksin og serum 788 (^{18/2} 29). Serumfortynderne afmaaltes i en række reagensglas, der i forvejen var anbragt i vandbadet (40°). Hertil sattes 9 cm³ af en stødpudeblanding (se tabellen), der ligeledes var opvarmet til 40°. Til sidst — for at undgaa svækkelse — afmaaltes een cm³ renset toksinopløsning i hvert glas, hvorpaa blandingen rystedes. p_H bestemtes kolorimetrisk i glasvandbadet som tidligere beskrevet. I tabel XXIV er resultaterne samlet.

Man ser, at der skal finde meget store variationer sted i miljøets brintionkoncentration førend udfnugningspro-

¹ T = toksin; A = antitoksin; TA = toksin-antitoksinkompleks.

Tabel XXIV,
visende brintionkoncentrationens indflydelse paa udfnug-
ningsprocessen imellem toksin og antitoksin.

Stødpudeblandingens sammen- sætning	p_H		Indikator	serum- dosis som først giver ud- fnugning	K_f ved 40°
	før serum- toksintil- sætningen	efter sam- menblan- dingen			
7 dele citrat + 3 dele HCl	4,44	4,5			
ren citratopløsning	4,95	4,95			
9,7 dele citrat + 0,3 dele NaOH ...	5,0	5,05	Metylrodt	0,045 —	5h ⁰⁸
8 — — + 2 — — ...	5,3	5,5		0,045 —	2h ²⁶
6,9 — — + 3,1 — — ...	5,6	5,8		0,045 —	0h ⁴⁰
0,5 — sek. + 9,5 dele prim. fosf. .	5,58	5,9	Klorfenolrodt	0,045 —	0h ³²
6 — — + 4 — — .	6,97	7,0	Fenolrodt	0,045 —	0h ³⁵
9,5 — — + 0,5 — — .	8,04	8,01		0,045 —	0h ⁴⁸
7,8 — glycine + 2,2 dele NaOH ..	9,41	9,0	Fenolftalein	0,045 —	1h ²⁰
6,5 — — + 3,5 — — ..	9,79	9,5		0,045 —	2h ¹⁰
5,1 — — + 4,9 — — ..	11,06	10,0	Tymolftalein	—	∞ ²

¹ Ved blandinger, hvis p_H var væsentlig lavere, fremkom i løbet af faa minutter uspecifik udfældning (af toksinetes proteinstoffer) i alle glasene paa een gang.

² Ingen reaktion selv efter 48 timers henstand ved 40° C.

cessen mellem toksin og antitoksin influeres. Selv ved p_H 5 og p_H 9 kan reaktionen foregaa paa normal vis, d. v. s. udfnugningspunktet er ikke forskudt, hverken til den ene eller den anden side, kun reaktionstiden er forhalet en del. Ved p_H 4,5 sker tydelig nok en partiel destruktion af toksinet, idet der her kræves omtrent 30 % mindre serum til neutralisation end normalt. Forsøgene afgiver en yderligere bekræftelse paa, at komplekset TA er langt mere stabilt end de to komponenter, som indgaar deri. Ved p_H ca. 4 fælder toksinet ud, hvilket formodentlig skyldes, at man her har naaet de indeholdte proteins isoelektriske punkt.

II. Forskellige saltes indflydelse paa reaktionen imellem toksin og antitoksin.

Til de fleste forsøg anvendtes serum 788 ($^{18/2}$ 29). Dette serum havde den fordel, at det formaaede at reagere med toksinopløsninger, som indeholdt meget smaa saltmængder — betydelig mindre end hvad der svarer til fys. kogsaltopløsning. De fleste sera vil ellers i saadanne tilfælde give udskilning (af euglobulin); der dannes da paa denne maade udfnugninger og bundfald, som undertiden bestaar af euglobulin blandet med den specifikke toksin-antitoksinudfaeldning; *TA*-reaktionen »maskeres« herved, bliver umulig at aflæse sikkert.

Forsøgstekniken var følgende: Serumfortyndingen (10% i fys. NaCl) afmaaltes i en række glas, som regel benyttedes følgende fem doser: $0,56$ — $0,50$ — $0,45$ — $0,40$ — $0,35$ cm 3 . Derpaa tilsattes et par cm 3 destilleret vand, samt den paagældende mængde salt. Af saltene var i forvejen tilberedt opløsninger af passende styrke. Saa fortyndedes med destilleret vand til et totalrumfang af 9 cm^3 . Efter omhyggelig blanding tilføjedes 1 cm^3 renset toksinopløsning (80 IE) til hvert glas. Det endelige rumfang udgjorde saaledes 10 cm^3 .

Eks.:

10% serumfortynding	dest. vand	NaJ opl. ¹	toksinopl. 80 IE pr. cm^3	Endelige rumfang
$0,56\text{ cm}^3$	$6,94\text{ cm}^3$	$1,50\text{ cm}^3$	1 cm^3	10 cm^3
$0,50$ -	$7,00$ -	$1,50$ -	1 -	10 -
$0,45$ -	$7,05$ -	$1,50$ -	1 -	10 -
$0,40$ -	$7,10$ -	$1,50$ -	1 -	10 -
$0,35$ -	$7,15$ -	$1,50$ -	1 -	10 -

¹ Tilberedt i en saadan styrke, at 1 cm^3 indeholdt 1 g salt.

Disse blandinger er altsaa alle 1-norm. med hensyn til NaJ. Saltkonzcentrationerne indstilledes stedse saaledes, at de svarede til bestemte normaliteter af hensyn til sammenligningen af virkningerne hos forskellige forbindelser. Umiddelbart efter toksintilsætningen sattes blandingerne i vandbad ved 40°. Reaktionen aflæstes paa sædvanlig maade. De i tabellerne opførte tal angiver for serums vedkomende den dosis som fremkalder titerudfnugningen.

Reaktionsforløbet i et miljø, som indeholder mindre saltmængde end svarende til fysiologisk saltopløsning.

1 cm³ renset toksin + 9 dele destilleret vand forbruger 0,045 cm³ serum 788 (^{18/2} 29) til sin mætning. K_f -værdien er = 1^{h 30} ved 40°. Hvis der fortyndes med fysiol. kogsaltopløsning i stedet for med dest. vand, da forbruges samme mængde serum til neutralisation af toksinet, men K_f -værdien er i dette tilfælde = 0^{h 35}. I første tilfælde indeholder opløsningen altsaa natriumfosfat i en mængde svarende til ca. $1/150$ mol. Dertil kommer den ringe natriumkloridmængde, som tilføjes gennem serumtilsætningen. Denne er dog for lille til at have nogen indflydelse i dette tilfælde. Klornatriummængden i fys. kogsalt svarer omrent til en 0,15 mol. opløsning. Dette vil sige, at elektrolytindholdet i det ene tilfælde er ca. 5 gange saa lille som i det andet. Med andre ord, K_f -værdien stiger til ca. det tredobbelte, naar miljøets saltkonzcentration formindskes omkring 5 gange. For at undersøge reaktionen i et saltfrit miljø, foretages følgende forsøg: a) 100 cm³ toksinopløsning dialyse-redes i en kolloodiumhætte skiftevis under vakuum og ved alm. tryk. Herved opnaaedes, at rumfanaget forblev omrent uforandret. Efter dialyse i tre døgn, i hvilke der skiftedes vand 2 à 3 gange daglig, var toksinopløsningen saa saltfri,

at der hverken kom kloridreaktion (kogning med salpetersyre og tilsætning af sølvnitrat) eller fosfatreaktion (kogning og tilsætning af CaCl_2). b) 10 cm^3 serum 788 ($^{18}/_2$) fortyndedes med 90 dele dest. vand og dialyseredes ligeledes i tre døgn. En udtagen prøve kogtes med salpetersyre, filtreredes og tilsattes sølvnitrat. Herved fremkom ingen kloridreaktion. Euglobulinbundfaldet frafiltreredes, og den klare vædske anvendtes til forsøgene. De to dialyserede opløsninger, toksin og serum, titreredes først overfor henholdsvis frisk serum og frisk toksin. Herved viste det sig, at ingen af komponenterne havde mistet deres reaktionsevne under dialyseringsprocessen. Der fremstilledes nu en række blandinger bestaaende af dialyseret toksin (1 cm^3), destilleret vand (9 cm^3) samt serumfortynding i forskellige mængder ($0,56 \rightarrow 0,31 \text{ cm}^3$). Efter 24 timers henstand ved 40° C . var alle blandinger endnu klare. Derpaa tilsattes natriumklorid i en mængde svarende til konc. $0,15 \text{ n}$. Nogen tid efter begyndte det midterste glas at blive svagt opaliserende og efterhaanden (i løbet af $2\frac{1}{2}$ —3 timer) udskiltes typiske toksin-antitoksinfnug, der senere samlede sig til et bundfald af det sædvanlige karakteristiske udseende. En anden række blandinger udskilte efter ca. 30 timers forløb — uden forudgaaende saltilsætning ganske smaa kornagtige partikler, der sandsynligvis bestod af euglobulin, ti samme fænomen fremkom (paa noget kortere tid) i blandinger bestaaende af serum + destilleret vand. Dette stemmer godt med S. P. L. SØRENSEN's tidligere nævnte undersøgelser, hvorefter de to globulinfraktioner, euglobulin og pseudoglobulin danner en slags gensidig »opløsning«. Ved dialysen har man altsaa kun faaet frembragt en ligevægt imellem de to stoffer ved den givne koncentration. Yder-

ligere fortynding giver derfor anledning til en ny fradissociation af euglobulin.

Hvad nu processen $T + A \rightarrow TA$ angaar, da kunde det foran nævnte forsøg jo tyde paa, at denne slet ikke havde fundet sted, før saltet blev tilsat.¹ Hvis de to bestanddele allerede havde forenet sig, skulde man vel vente, at udfnugningsprocessen straks var kommet i gang, saasnart den nødvendige elektrolytkoncentration var til stede. Det er tidligere vist af S. SCHMIDT, at toksin og antitoksinoplosninger, som reagerer meget trægt overfor hinanden, under visse forhold kan opføre sig paa lignende maade som overmættede, eller underafkølede vædskeer. Hvis man f. eks. blander toksin med et antitoksin af ringe affinitet og henstiller blandingen ved lav temperatur (i nærheden af 0°), da kan denne stundom holde sig klar i flere døgn, selv om de to komponenter findes i det for udfnugningsreaktionen optimale forhold. Men anbringes en saadan blanding i vandbad (40°), da indtræder reaktionen ofte i løbet af faa minutter, ja endog paa faa sekunder. Her er der da tydelig nok foregaaet en binding imellem toksin og antitoksin, men udfnugningsprocessen har manglet den nødvendige indledning for at komme i gang. Til nærmere bestemmelse af forholdet i en blanding bestaaende af dialyseret toksin og dialyseret antitoksin, fremstilledes flere

¹ Det er interessant at sammenligne disse forsøg med dem BORDET udførte over agglutinationsfænomenet. Her viste det sig nemlig, at agglutinationen ikke finder sted i et saltfrit miljø. Af BORDET's forsøg fremgaar det, at man ved at vaske agglutinerende bakterier med destilleret vand og derpaa opslemme dem heri opnaar en fin suspension, som ikke klumper sammen igen. Tilsættes nu til denne suspension 0,7 % natriumklorid, da fremkommer en réagglutination, men denne finder ikke sted saa hurtigt som i en blanding, hvori der fra begyndelsen har været salt tilstede.

serier af blandinger, som anbragtes i vandbad, hvorpaader med forskellig tids mellemrum tilsattes saa meget sodiumklorid, at opløsningens koncentration svarede til 0,15 n. Udfnugningstiden bestemtes for de forskellige serier. Resultaterne findes i tabel XXV.

Tabel XXV,
visende udfnugningshastigheden i blandinger af toksin og
antitoksin, som har henstaet forskellig lang tid ved 40°,
inden der tilsattes salt.

Henstand ved 40° inden salttilsætningen	K_f	Henstand ved 40° inden salttilsætningen	K_f
0 min	1 ^{h 1}	2 ^h	1 ^{h 30}
5 —	1 ^h	4 ^h	1 ^{h 45}
15 —	1 ^{h 05}	8 ^h	2 ^{h 15}
30 —	1 ^{h 15}	24 ^h	3 ^h
1 ^h	1 ^{h 20}		

¹ Dette forsøg foretages to dage efter at toksinet var udtaget af dialysehætten. Det havde i mellemtiden staaet i kælderen, men alligevel er dets udfnuggende evne aftaget, saa at K_f -værdien nu næsten er dobbelt saa stor som ved første maaling, der fandt sted straks efter dialysen.

Resultaterne viser, at processen ikke fremskyndes, fordi blandingerne henstaar i nogen tid ved 40°, før tilsætningen af saltet sker. Tværtimod, K_f -værdien bliver større og større jo længere tid, der forløber, hvilket tyder paa, at toksinets udfnuggende evne angribes, skønt der er antitoksin til stede. Man maa vel forestille sig, at der sker en slags forening af de to stoffer, men at denne sker meget langsomt og ufuldstændigt i det saltfattige miljø. Nu er opløsningerne ikke helt fri for elektrolyter; til dialysen er anvendt almindeligt destilleret vand, som dog indeholder spor af salte (fra glasbeholderen), desuden ogsaa lidt kulsyre ($p_H =$

Tabel XXVI,
visende indvirkningen af halogenernes natriumsalte paa
processen $T + A \rightarrow TA$.¹

Opløsnings-norm-alitet	NaF	NaCl	NaBr	NaJ
ca. 5	0,05 cm ³ (7 ^h 30)
4	0,05 - (4 ^h 30)
3	0,0475 - (3 ^h 20)	ingen reaktion
2	0,045 - (2 ^h 05)	0,050 cm ³ (10 ^h)	ingen reaktion
1	0,045 - (1 ^h 10)	0,050 - (2 ^h 05)	0,05 cm ³ (11 ^h 30)
0,75	0,045 cm ³ (0 ^h 35)	- - -	- - -	- - -
0,5	0,045 - (0 ^h 35)	0,045 - (0 ^h 40)	0,045 - (1 ^h 05)	0,045 - (2 ^h)
0,25	<u>0,045 - (0^h25)</u>	<u>0,045 - (0^h35)</u>	<u>0,045 - (0^h43)</u>	<u>0,045 - (1^h05)</u>
0,1	<u>0,045 - (0^h35)</u>	<u>0,045 - (0^h33)</u>	<u>0,045 - (0^h36)</u>	<u>0,045 - (0^h40)</u>
0,05	0,045 - (0 ^h 45)	0,045 - (0 ^h 35)	0,045 - (0 ^h 40)	0,045 - (0 ^h 55)
0,025	0,045 - (0 ^h 55)	0,045 - (0 ^h 45)	0,045 - (0 ^h 50)	0,045 - (1 ^h)
0,01	0,045 - (1 ^h 15)	0,045 - (1 ^h)	0,045 - (1 ^h)	0,045 - (1 ^h 15)
Kontrol	0,045 - (1 ^h 30)

1ste kolonne angiver den serummmængde, udtrykt i cm³, som fremkaldte titerudfnugning; chifrene i parentes er udfnugnings-tiderne.

¹ Tidligere forsøg har vist, at kun store p_H -ændringer har indflydelse paa toksin-antitoksinprocessen. Det gjaldt derfor kun om at konstatere, om saltene i de benyttede koncentrationer kunde forandre miljøets p_H saa meget, at den observerede reaktionshæmmende effekt kunde skyldes brintionkoncentrationsændringen alene eller muligvis være resultatet af denne og saltvirkningen. Som nedenstaende tabel viser, er saltenes indflydelse paa brintionkoncentrationen saa lille, at effekten alene maa tilskrives saltene. p_H af de forskellige oplosninger blev bestemt baade kolorimetrisk og elektrometrisk. Der er dog kun for NaCl's vedkommende foretaget maalinger af alle de anvendte koncentrationer. Hvad de andre forbindelser angaaer er p_H bestemt i 2 koncentrationer, nemlig i 0,1 n samt i den maksimale koncentration.

	Koncent. af opl.	p_H kolor.	p_H elektr.
NaF	0,1 n	7,75	7,63
—	0,75 -	7,4	7,27
NaCl	0,05 -	7,9	7,77

Noten fortsættes næste Side.

ca. 6). Men sandsyldigheden taler for, at processen $T + A \rightarrow TA$ nærmer sig ∞ , efterhaanden som elektrolytkoncen-

	Koncent. af opl.	p_H kolor.	p_H elektr.
NaCl.....	0,1 n	7,9	7,77
—	0,25 -	7,8	7,68
—	0,5 -	7,75	7,57
—	1 -	7,7	7,45
—	2 -	7,6	7,23
—	3 -	7,55	7,30
—	4 -	7,5	7,24
NaBr	0,1 -	7,9	7,77
—	3 -	7,25	7,08
NaJ	0,1 -	7,8	7,72
—	2 -	7,45	7,46
NaNO ₂	0,1 -	7,8	(konst. potent. kunde ikke opnaas).
—	3 -	7,3	— — — — —
NaNO ₃	0,1 -	7,85	7,63
—	3 -	7,4	7,13
NaClO ₃	0,1 -	7,8	7,74?
—	2 -	7,4	(konst. potent. kunde ikke opnaas).
NaClO ₄	0,1 -	7,75	7,74?
—	2 -	7,4	(konst. potent. kunde ikke opnaas).
Na ₂ SO ₄	0,1 -	7,85	7,78
—	1 -	7,7	7,43
Na ₂ CrO ₄		ingen bestemmelser foretaget.	
C ₆ H ₅ COONa	0,1 -	7,8	7,71
—	1 -	7,25	7,26
C ₆ H ₄ OH C ₆ H ₄ COONa	0,1 -	7,7	7,65
—	0,5 -	6,8	6,94
C ₆ H ₅ CH : CHCOONa	0,1 -	7,7	(konst. potent. kunde ikke opnaas).
—	0,5 -	7,5	— — — — —
LiCl	0,1 -	7,75	7,84
—	3 -	7,25	7,01
NH ₄ Cl	0,1 -	7,3	7,41
—	3 -	6,4	6,24
KCl	0,1 -	7,8	7,84
—	3 -	ca. 8,5	8,61
RbCl		ikke maalt	
CsCl		ikke maalt	
KF	0,1 -	7,85	7,96
—	1,5 -	ca. 8,5	8,66

Noten fortsættes næste Side.

trationen nærmer sig 0. Som de følgende forsøg skal vise, vil et lignende resultat opnaas, hvis elektrolytkoncentrationen forøges ud over en vis grænse.

1ste forsøgsrække.

Denne omfatter virkningen af halogenernes natriumsalte, undersøgt i forskellige koncentrationer, under anvendelse af den nylig beskrevne teknik.

Titreringsresultaterne er opført i tabel XXVI, der giver et godt indblik i elektrolytvirkningen.

Man vil se, at K_f -værdierne stiger indtil saltkoncentrationerne nær 0,1 normal (for NaF indtil 0,25 n). Herefter aftager de atter og nærmer sig mere og mere ∞ . Forskellet i de forskellige saltes virkning træder først tydeligt frem ved de store koncentrationer. Virkningen er ringest for F^- , derpaa følger Cl^- , Br^- og J^- . Der findes altsaa en tydelig sammenhæng imellem hæmmende virkning og atomtal. Med stigende atomtal tiltager ionens affekt.

	Koncent. af opl.	p_H kolor.	p_H elektr.
KBr	0,1 n	7,8	7,79
—	3 -	7,45	7,32
KJ	0,1 -	7,8	7,79
—	2 -	7,45	7,36
LiBr	0,1 -	7,9	7,80
—	2 -	7,35	6,95
LiJ	0,1 -	7,9	8,96
—	1 -	ca. 9,5	9,06
MgCl ₂	0,1 -	7,55	7,44
—	2 -	6,8	6,43
Mg(NO ₃) ₂	0,1 -	7,35	7,31
—	2 -	6,2	5,94
Mg(ClO ₃) ₂	0,1 -	7,5	7,54?
—	1 -	7,7	7,27?
MgSO ₄	0,1 -	7,55	7,39
—	1 -	7,0	6,63

2den forsøgsrække omfattende virkningen af nogle andre natriumsalte af uorganiske syrer.

a) salte af monovalente syrer.

b) salte af divalente syrer.

Disse undersøgelsers resultater findes i tabel XXVII.

Tabel XXVII,
visende virkningen af forskellige natriumsalte af uorganiske
syrer paa processen $T + A \rightarrow TA$.

a) salte af monovalente syrer.

Opløsningens normalitet	NaNO ₂	NaNO ₃
3.....	0,05 cm ³ (4 ^{h 30})	0,05 cm ² ($\begin{matrix} > 12^h \\ < 24^h \end{matrix}$)
1.....	0,05 — (1 ^{h 50})	0,045 — (2 ^{h 50})
0,5.....	0,045 — (0 ^{h 52})	0,045 — (1 ^{h 15})
0,25.....	0,045 — (0 ^{h 30})	0,045 — (1 ^{h 05})
0,1.....	0,045 — (0 ^{h 30})	0,045 — (0 ^{h 50})
0,05.....	0,045 — (0 ^{h 45})	0,045 — (1 ^{h 05})

	NaClO ₃	NaClO ₄
2,0.....	0,050 cm ³ (8 ^{h 30})	ingen reaktion
1,0.....	0,050 — (2 ^{h 35})	0,050 cm ³ ($\begin{matrix} > 12^h \\ < 24^h \end{matrix}$)
0,5.....	0,045 — (1 ^{h 25})	0,045 — (8 ^h)
0,3.....	0,045 — (1 ^h)	0,045 — (2 ^{h 06})
0,1.....	0,045 — (0 ^{h 50})	0,045 — (1 ^{h 05})
0,05.....	0,045 — (1 ^h)	0,045 — (1 ^{h 10})

b) Salte af divalente syrer.

	Na ₂ SO ₄	Na ₂ CrO ₄
2.....	uspec. udfældn.	
1.....	0,045 cm ³ (1 ^{h 02})	0,050 cm ³ (4 ^{h 55})
0,5.....	0,045 — (0 ^{h 50})	0,045 — (3 ^h)
0,25.....	0,045 — (0 ^{h 40})	0,045 — (1 ^{h 35})
0,1.....	0,045 — (0 ^{h 45})	0,045 — (1 ^{h 05})
0,05.....	0,045 — (0 ^{h 55})	0,045 — (1 ^{h 20})

Skønt salpetersyrligt natron virkede stærkt destruerende saavel paa toksin som paa antitoksin, staar dets reaktions-

hæmmende effekt dog betydelig tilbage for natriumnitratet. Derimod virker natriumperklorat langt kraftigere end natriumklorat. Sulfation har en meget ringe virkning sammenlignet med den ligeledes divalente kromation. Af de tidligere omtalte organiske syrers natriumsalte, har jeg ikke her beskæftiget mig med de fede syrers forbindelser, da disse ingen nævneværdig betydning havde for reaktionshastigheden. Derimod er der undersøgt virkningen af benzoesyrens, salicylsyrens og kanelsyrens natriumsalte.

Virkningen af disse forbindelser viste sig at være paa-faldende stor. Størkest virker kanelsyrens salt; det kanelsure natron er i det hele taget det stof, der — af de forbindelser jeg har undersøgt — har vist den kraftigste indflydelse paa udfnugningsprocessen imellem toksin og antitoksin. Som tidligere omtalt virkede det ogsaa meget stærkt destruerende paa toksinet. Kanelsurt natron har under betegnelsen »Hetol« været anvendt en overgang i tuberkuloseterapien, ligesom det eksperimentelt er vist, at man ved injektioner af dette salt formaar at stimulere antistofdannelsen i den dyriske organisme.

Ved at gennemgaa de forskellige tabeller over resultaterne af virkningen af forskellige natriumsalte vil man se, at den koncentration, hvor reaktionshastigheden har sit maksimum varierer meget lidt fra en forbindelse til en anden. Denne »optimale« koncentration ligger i nærheden af, hvad der svarer til 0,1 normal oplosning. Kun for saltene af de aromatiske syrer synes den at ligge nærmere ved 0,05 normal; men disse forbindelser virker i det hele taget paa en lidt anden maade; det er f. eks. ikke muligt, ligegyldigt hvordan man saa end varierer koncentrationerne af disse salte at naa ned til K_f -værdier, som ligger lavere end 1 time. Sandsynligvis er processen her mere kompli-

ceret, idet der sikkert sker en direkte destruerende virkning af henholdsvis toksinets og antitoksinets udfnugningsfunktioner. At udrede dette forhold nærmere er imidlertid meget vanskeligt, fordi en blanding af toksin og antitoksin viser andre stabilitetsforhold end de enkelte komponenter.

3die forsøgsrække.

Virkningen af alkalimetallernes klorider paa processen $T + A \rightarrow TA$.

Ved sammenligning af de tre første forbindelsers virkning finder man en tydelig aftagen med stigende atomtal. K- og Na-ionerne udviser dog omtrent den samme effekt. I lavere koncentrationer er kaliumionens hæmmende indflydelse ganske vist lidt mere udpræget end natriumionens, men forskellen forsvinder med stigende koncentrationer,

Tabel XXVIII,
visende indvirkningen af alkalimetallernes klorider paa processen $T + A \rightarrow TA$.

Opløsningsnormalitet	LiCl	NH ₄ Cl	NaCl	KCl
3.....	ingen reaktion	ingen reaktion	0,0475 cm ³ (3 ^{h 20})	0,050 cm ³ (3 ^{h 10})
2.....	0,05 cm ³ (9 ^{h 30})	0,05 cm ³ (5 ^{h 45})	0,045 — (2 ^{h 05})	0,050 — (2 ^{h 10})
1.....	0,045 — (2 ^h)	0,05 — (2 ^h)	0,045 — (1 ^{h 10})	0,045 — (1 ^{h 45})
0,5.....	0,045 — (0 ^{h 55})	0,045 — (0 ^{h 55})	0,045 — (0 ^{h 45})	0,045 — (1 ^h)
0,25.....	0,045 — (0 ^{h 50})	0,045 — (0 ^{h 37})	0,045 — (0 ^{h 35})	0,045 — (0 ^{h 45})
0,1.....	0,045 — (0 ^{h 45})	0,045 — (0 ^{h 35})	0,045 — (0 ^{h 33})	0,045 — (0 ^{h 40})
0,05.....	0,045 — (0 ^{h 55})	0,045 — (0 ^{h 55})	0,045 — (0 ^{h 35})	0,045 — (0 ^{h 50})

Opløsningsnormalitet	RbCl	CsCl
1.....	0,050 cm ³ (2 ^{h 05})	0,050 cm ³ (2 ^h)

saa at reaktionshastigheden endda er lidt større i 3-normal KCl-opløsning end i en blanding indeholdende natriumklorid i samme koncentration. Den optimale koncentration er ens for alle fire forbindelser (0,1 normal). Saltene af de to sjældne metaller, rubidium og cæsium, hvis virkning kun er undersøgt i en koncentration (grundet paa disse stoffers kostbarhed), kommer i samme kategori som lithium- og ammoniumforbindelserne.

4de forsøgsrække.

Virkningen af halogenernes kaliumforbindelser.

Forholdene er her analoge med dem, som fandtes ved anvendelse af de tilsvarende natriumforbindelser. Ved at sammenligne virkningen af kaliumbromid og -jodid med virkningen af natrium-bromid og -jodid fandtes, at der praktisk talt ikke er nogen forskel. I en koncentration svarende til 2 norm. virker saaledes natriumforbindelsen lidt stærkere end den tilsvarende forbindelse af kalium.

5te forsøgsrække.

Virkningen af lithium-klorid-bromid og -jodid.

En tabellarisk sammenstilling af forsøgsresultaterne viste samme rækkefølge her som ved natrium- og kaliumforbindelserne, hvad angaaer sammenhængen imellem anionernes atomtal og hæmmende virkning paa toksin-antitoksinudsnugningen. Lithiumjodid er den sterkest virkende forbindelse blandt de undersøgte halogenforbindelser af alkali-metallerne.

6te forsøgsrække.

Undersøgelse af nogle divalente kationers virkning.

Virkningen af kalciumgruppens forbindelser har jeg ikke undersøgt i detaljer, fordi kationerne af disse salte reagerer

med fosfationerne i toksinet under dannelse af tungtopløslige forbindelser, hvorpaa en del toksin adsorberes. Det var derfor nødvendigt først at dialysere toksinet, indtil dette indeholdt en saa ringe mængde fosfationer, at opløselighedsproduktet af disse og de paagælgende metalioner ikke overskrides ved sammenblandingen. Men som ovenfor nævnt er et saadant toksin instabilt; den udfnuggende evne ændres meget hurtigt ved henstand, hvorved det bliver vanskeligt at arbejde med dette stof. Jeg har derfor ikke ment, at de opnaaede resultater var nøjagtige nok til at kunne sammenlignes med dem, hvor det fosfatholdige toksin er anvendt. Imidlertid synes der kun at være en ringe forskel paa virkningen af de tre forskellige ioner: Ca^{++} , Ba^{++} , Sr^{++} . Eksempelvis skal anføres K_f -værdierne for blandinger af dialyseret toksin og serum, hvor saltkoncentrationen svarede til en 1-normal opløsning.

forbindelse	CaCl_2	BaCl_2	SrCl_2
serumdosis som frem-kaldte titerudfnugning	$0,045 \text{ cm}^3$	$0,045 \text{ cm}^3$	$0,045 \text{ cm}^3$
K_f	$3^{h\ 40}$	$3^{h\ 30}$	$3^{h\ 20}$

7de forsøgsrække.

Virkningen af nogle magnesiumforbindelser er derimod nøjere undersøgt. Tabel XXIX viser virkningen af nogle forskellige magniunsalte.

Det fremgaar af denne forsøgsrækkes resultater, at magnesiumionen udover en langt stærkere virkning end de undersøgte monovalente kationer; den virker ogsaa kraftigere end de divalente ioner: Ca^{++} , Ba^{++} og Sr^{++} .

Overensstemmende med hvad der findes for alkalimetallernes forbindelser har sulfationen en svagere virkning end kloridionen, og denne staar igen tilbage for nitrationen.

Tabel XXIX,
visende indflydelsen af forskellige magniunsalte paa pro-
cessen $T + A \rightarrow TA$.

Opløsnings-norma-litet	MgCl ₂	Mg(NO ₃) ₂	Mg(ClO ₃) ₂	Mg(SO ₄) ₂
2.....	ingen reaktion	ingen reaktion	0,05 cm ³ (1 ^{h 45})
1.....	0,050 cm ³ (5 ^{h 45})	0,050cm ³ ($\begin{matrix} >12^h \\ <24^h \end{matrix}$)	ingen reaktion	0,050 — (1 ^{h 30})
0,5.....	0,045 — (1 ^{h 80})	0,045 — (2 ^{h 55})	0,045cm ³ ($\begin{matrix} >12^h \\ <24^h \end{matrix}$)	0,045 — (1 ^h)
0,25.....	0,045 — (0 ^{h 50})	0,045 — (0 ^{h 37})	0,045 — (1 ^{h 25})	0,045 — (0 ^{h 35})
0,1.....	0,045 — (0 ^{h 25})	0,045 — (0 ^{h 30})	0,045 — (0 ^{h 85})	0,045 — (0 ^{h 30})
0,05.....	0,045 — (0 ^{h 28})	0,045 — (0 ^{h 40})	0,045 — (0 ^{h 40})	0,045 — (0 ^{h 35})
0,025.....	0,045 — (0 ^{h 33})	0,045 — (1 ^h)	0,045 — (0 ^{h 55})	0,045 — (0 ^{h 45})
0,01.....	0,045 — (0 ^{h 57})

Det viser sig med andre ord, at hvis een anion virker stærkere end en anden i forbindelse med een kation, da vil den ogsaa udøve en kraftigere effekt i forbindelse med en anden kation. Dette tyder paa, at elektrolyternes virkning paa reaktionen mellem toksin og antitoksin skyldes de frie ioner og ikke de udissocierede molekyler. Da man imidlertid kender saa lidt til den egentlige natur af selve reaktionen imellem toksin og antitoksin, vil det næppe være muligt paa nuværende tidspunkt at komme til klarhed over, hvori elektrolyternes virkning egentlig bestaar.

Til alle de hidtil omtalte forsøg er der anvendt et og samme serum (788 18/2 29). Iøvrigt er det ligegyldigt, hvilket serum der benyttes, ti saltenes betydning for reaktionen gaar stadig i samme retning, virkningen retter sig imidlertid efter affiniteten imellem toksin og antitoksin i det givne tilfælde. Der skal saaledes en større elektrolytkoncentration til at forhindre udfnugningen imellem toksin og antitoksin, hvis affiniteten imellem de to stoffer er stor, end hvis re-

aktionen i forvejen forløber trægt. Jeg har foretaget nogle forsøg med et meget hurtigt reagerende serum (754 $\frac{27}{7}$ 28). Forskellen imellem de benyttede serumdoser var her større, fordi dette serums reaktionstid er saa lille, at udfnugningen fremkommer i flere blandinger paa een gang, hvis serummængderne kun varierer lidt. Til de tidligere forsøg afspipetteredes serumopløsningen efter følgende kvotientrække: 1,0 — 0,89 — 0,80 — 0,71 — 0,63 — 0,56 — 0,50 cm³, o. s. v., i dette tilfælde benyttedes en række med betydelig større kvotient ($\sqrt[9]{10}$): 1,0 — 0,77 — 0,60 — 0,46 — 0,36 — 0,28 cm³, o. s. v. Dette serum var i modsætning til det forrige meget tilbøjeligt til at give udfældning af euglobulin, naar saltkoncentrationen i miljøet formindskedes eller forøgedes stærkt. Det var derfor ikke muligt her at foretage en titrering overfor det. rensede toksin, uden i forvejen at tilsætte ekstra salt.¹

¹ Hvad angaar denne større eller mindre tilbøjelighed til at give udfældning af euglobulin i stærkt saltfattige eller meget saltrigt miljø, da udkiller de immunsera, som har en lille K_f -værdi ogsaa hurtigere euglobulin end dem, hvis K_f -værdi er stor. Som eksempel skal nævnes et par sammenlignende forsøg foretaget dels med serum 754 og dels med serum 789. (K_f -værdierne af disse to sera var henholdsvis 0^{h 10} og 5^{h 50}, hvorimod antitoksinindholdet omrent var det samme). 1 cm³ serum sattes til 9 cm³ klornatriumopløsning af nedenstaaende koncentrationer. Blandingerne anbragtes i vandbad ved 40°, og forsøget aflæstes som en »Ramon'sk Reaktion« (tydelige fnug = positiv reaktion):

Opløsningens normalitet:	Reaktionen fremkom efter:	
	1) no. 754	2) no. 789
5.....	0 ^{h 10}	1 ^{h 30}
4.....	3 ^h	∞
3.....	∞	∞
2.....	∞	∞
1.....	∞	∞
0,5.....	∞	∞
0,25.....	∞	∞
0,1.....	∞	∞
0,05.....	24 ^h	∞
0,025.....	4 ^h	24 ^h
0,01.....	2 ^h	3 ^h
0 (d. v. s. rent dest. vand)	moment.	udfældn.

Virkningen af halogenernes natriumsalte ($\div \text{NaF}$).

Forsøgsresultaterne findes opførte i tabel XXX.

Ligesom ved de tidligere forsøg tiltager den hæmmende effekt med stigende atomtal hos anionen; man vil samtidig

Tabel XXX,

visende virkningen af halogenernes na-salte ($\div \text{NaF}$) paa processen $T + A \rightarrow TA$ ved anvendelse af et meget hurtigt reagerende serum.

Opløsningsnormalitet	NaCl	NaBr	NaJ
3.....	1,3—1,0 cm ³ (0 ^{h 15}) ¹	0,77 cm ³ ($\begin{matrix} >12^{\text{h}} \\ <24^{\text{h}} \end{matrix}$) ²	ingen reaktion
2.....	1,0 — (0 ^{h 34})	0,77 — (3 ^{h 20})	0,77 cm ³ ($\begin{matrix} >12^{\text{h}} \\ <24^{\text{h}} \end{matrix}$)
1.....	0,77 — (0 ^{h 28})	0,77 — (1 ^h)	0,77 — (2 ^{h 30})
0,5.....	0,77 — (0 ^{h 20})	0,77 — (0 ^{h 35})	0,77 — (1 ^h)
0,25.....	0,77 — (0 ^{h 14})	0,77 — (0 ^{h 20})	0,77 — (0 ^{h 27})
0,1.....	0,77 — (0 ^{h 10})	0,77 — (0 ^{h 14})	0,77 — (0 ^{h 15})
0,05.....	1,0—0,77 — (0 ^{h 08}) ¹	0,77 — (0 ^{h 10}) ¹	0,77 — (0 ^{h 10})
0,025.....	1,3—1,0 — (0 ^{h 07}) ¹	1,0—0,77 — (0 ^{h 08}) ¹	1,0—0,77 — (0 ^{h 08}) ¹
0,01.....	1,3—1,0 — (0 ^{h 05}) ¹	1,0—0,77 — (0 ^{h 08}) ¹	1,0—0,77 — (0 ^{h 05}) ¹
0,005.....	1,3—1,0 — (0 ^{h 05}) ¹
0.....	moment. udfældn. af euglobulin

¹ Euglobulinudfældning og $T : A$ -reaktionen løber sammen.

² Ved konc. svarende til 4,0 normal udebliver reaktionen.

bemærke, at der i dette tilfælde skal større saltkoncentrationer til at forhindre udfnugningen end ved anvendelsen af serum no. 788, hvis K_f -værdi var 3 gange saa stor. Det samme er tilfældet, naar der tilsættes magnesiumklorid; derimod virker salicylsurt natron ogsaa ved nærværelse af det hurtigt reagerende serum meget kraftigt, saa at udfnugningsreaktionen ved konc. 0,5 norm. ikke finder sted. Som tabel XXXI, hvori findes resultaterne af natriumsalicylatets og magnesiumkloridets virkning, viser, stiger kurven for virk-

Tabel XXXI,
visende virkningen af natriumsalicylat og af magnesiumklorid
paa processen $T + A \rightarrow TA$ med anvendelse af et meget
hurtigt reagerende serum.

Opløsningens normalitet	$C_6H_4\begin{matrix} < \\ OH \\ COONa \end{matrix}$	$MgCl_2$
3	ingen reaktion
2	$0,77 \text{ cm}^3 (5^{h30})$
1	$0,77 — (2^{h10})$
0,5	ingen reaktion	$0,77 — (1^{h45})$
0,4	$0,77 \text{ cm}^3 (\begin{matrix} > 12^h \\ < 24^h \end{matrix})$...
0,3	$0,77 — (1^{h20})$...
0,25	$0,77 — (0^{h22})$
0,2	$0,77 — (0^{h35})$...
0,1	$0,77 — (0^{h17})$	$0,77 — (0^{h10})$
0,05	$0,77 — (0^{h11})$	$1,0—0,77 — (0^{h08})^1$
0,025	$1,0—0,77 — (0^{h07})^1$...

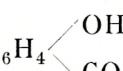
¹ Ikke specifik reaktion.

ningen af salicylationer meget stærkt og pludseligt fra konc. $0,3\text{ }n$ hvor K_f -værdien kun er 1^{h20} til konc. $0,4\text{ }n$, til hvilken svarer en værdi, der ligger højere end 12 timer.

Sammenlignes virkningen af $MgCl_2$ ved anvendelse af serum no. 754 med virkningen, naar der benyttes serum no. 788 (toksinet er det samme i de to tilfælde), da vil man se, at reaktionstiderne for blandinger indeholdende en saltmængde, der svarer til konc. 1,0 normal, er henholdsvis 2^{h10} og 5^{h45} . Serum no. 754 formaar endnu at fremkalde udfnugning i et miljø, hvis saltkoncentration svarer til 2 normal, medens serum no. 788's K_f -værdi under disse omstændigheder er ∞ .

For at faa et overblik over virkningen af forskellige ioner under saa ensartede forsøgsbetingelser som muligt,

har jeg gjort nogle forsøg, hvor der kun er anvendt to forskellige koncentrationer af hvert salt. Herved har jeg kunnet udføre hele forsøget paa en enkelt dag. Det maa nemlig stadig erindres, naar der er tale om forsøg af denne art, at selv smaa ændringer i forsøgsbetingelserne (større svingninger i lufttemperaturen f. eks.), hvilke næppe trods al omhu kan undgaas, kan influere paa K_f -værdien. Dette ses særligt, naar man arbejder med hurtigt reagerende sera, hvis udfnugningstid er meget lille (10 minutter eller derunder). Jeg har ialt udført fire forsøgsrækker (a, b, c, d). Der er hele tiden benyttet samme serum ($788^{18/2}$), men forskellige toksiner: a) renset toksin, b) toksinholdig restopløsning fra adsorptionsforsøgene, c) et friskt, stærkt toksin ($17,8\text{ IE pr. cm}^3$), samt d) samme toksin i dialyseret tilstand.

Virkningen af følgende forbindelser undersøges for koncentrationer svarende til 0,25 og 0,5 normale oplosninger: NaF, NaCl, NaBr, NaJ, NaJO₃, NaNO₂, NaNO₃, NaClO₃, NaClO₄, Na₂SO₄, Na₂CrO₄, NaSCN, HCOONa, CH₃COONa, CH₃CH₂COONa, CH₂OH · COONa, CH₃CHOHCOONa, CH₂COONa, C₆H₅COONa, C₆H₄ COONa, C₆H₅CH : CH · COONa.

Sammenstiller man de opnaaede forsøgsresultater tabelarisk da viser det sig, at forholdene varierer en hel del alt efter de anvendte toksiner, hvilket næppe maa forundre, naar man betænker hvor uensartede forskellige toksiner kan være med hensyn til sammensætning (forskellig nedbrydningsgrad af de i bouillonen tilstedevarerende proteinstoffer, varierende indhold af salte, o. s. v.). Det vil næppe være muligt at opnaa ensartede forsøgsresultater, før end man er i stand til at arbejde med veldefinerede stoffer.

Selv om de paa forskellig vis »rensede« toksiner vel er befriet for bouillonens salte, samt for største delen af de mere eller mindre nedbrudte proteinstoffer, er der sikkert meget langt igen, før man kan fremstille virkelig rene toksiner. Hvad angaar antitoksinets renfremstilling, da er de metoder, man i øjeblikket disponerer over endnu mere ufuldkomne end dem, der finder anvendelse til rensning af toksin, idet man stedse faar antitoksinet i forbindelse med globulin. Et andet spørgsmaal er imidlertid: Hvorledes reagerer de »rene« antigen- og antistofopløsninger med hinanden? Det er i denne forbindelse interessant, at toksinet, som indeholdes i restopløsningen fra adsorptionsforsøgene, er i besiddelse af en større affinitet til antitoksin end det toksin, som findes i fosfatelutionen. Dette er ejendommeligt, da restopløsningen indeholder langt flere uspecifikke, toksinet ledsagende stoffer, hvilke efter min erfaring nærmest skulde virke hæmmende paa reaktionen.

De forsøg, som hidtil er meddelt, beviser strengt taget kun, at forskellige elektrolyter har en stor betydning for udfnugningsfænomenet, som finder sted i en blanding af differitoksin og antitoksin i bestemte mængder. Naar jeg alligevel noget i flæng har benyttet betegnelserne udfnugningshastighed og reaktionshastighed, da er dette sket med fuldt overlæg. Der kan efter det foregaaende ikke herske tvivl om, at ikke blot udfnugningsprocessen, men ogsaa selve »neutralisationsprocessen« mellem toksin og antitoksin i høj grad er afhængig af miljøets elektrolytkoncentration. I virkeligheden er udfnugningen næppe en proces for sig men skyldes, at der omkring »neutralisationspunktet« af en eller anden grund dannes saa store molekylagglomrater, at disse bliver synlige for det blotte øje. Fænomenet minder i denne henseende meget om det, der finder sted

imellem kolloide metalopløsninger, som har en modsat elektrisk ladning. Efter BILTZ's undersøgelser er det saaledes muligt at »titrere« guldindholdet af en guldsol ved til et konstant rumfang af denne at sætte vekslende mængder af f. eks. kolloidal zirkoniumhydroksyd. Naar de to opløsninger er til stede i bestemte mængder, dannes en udfnugningszone, idet først en enkelt blanding fnugger ud og derpaa nogle af de blandinger, hvor indholdet af henholdsvis den positivt eller den negativt ladede forbindelse er umiddelbart større eller umiddelbart mindre end den i den optimale blanding.

Et vist overskud af henholdsvis den ene eller den anden substans forhindrer udfældningen, ganske som det er tilfældet ved toksin-antitoksinreaktionen. Man er vistnok ikke helt klar over, om der for de kolloide metalsaltopløsningers vedkommende finder en forening af molekyler sted i de blandinger, som ikke giver synlig reaktion. Jeg har derimod kunnet paavise, at noget saadant er tilfældet for blandinger af toksin og antitoksin, i hvert fald hvis antitoksinet er til stede i overskud. Jeg har endvidere paavist, at reaktionshastigheden imellem toksin og antitoksin i saadant partielt mættede blandinger er den samme, som hvis de to bestanddele er til stede i de mængder, hvori de netop gensidig ophæver hinandens virkning. Naar derfor en given blanding af toksin og antitoksin giver udfnugning paa et tidligere tidspunkt end en hvilken som helst anden blanding, der er tilberedt paa samme tid men i andre indbyrdes mængdeforhold, da betyder dette ikke, at reaktionshastigheden imellem toksin og antitoksin i første tilfælde er større. Hvis man var i besiddelse af tilstrækkeligt udviklede optiske hjælpemidler, vilde man sandsynligvis i alle blandinger kunne se toksin-antitoksin-komplekset. Til støtte

for denne antagelse tjener en række undersøgelser over elektrolyternes virkning ved fraktioneret mætning af disteri-antitoksin.

1) Til vekslende mængder serum (788, $^{18}/_2$ 29) sattes 9 cm³ saltvand samt 1 cm³ renset toksin. Blandingerne stillede i vandbad ved 40°. Udfnugningen fremkom i den blanding, som indeholdt 0,045 cm³ serum. $K_f = 0^h$ ³⁵.

2) Samme forsøg, men toksinet sattes til i to portioner (0,5 cm³ + 0,5 cm³). Mellem første og anden toksintilsætning forløb: a) 5 min., b) 15 min., c) 30 min., d) 60 min., blandingerne stod ved 40° fra det øjeblik den første toksindosis var tilsat. Toksinet neutraliserede henholdsvis: 0,050 — 0,053 — 0,056 og 0,056 cm³ serum. Altsaa, naar første del af processen har naaet ligevægtsstadiet inden den sidste toksinportion tilsættes, da neutraliseres ca. 20 % mere serum, end hvis hele toksinmængden indføres paa en gang.

Forsøget blev nu gentaget, men inden første toksinportion bragtes i kontakt med antitoksinet tilsattes saa meget natriumjodid til hver blanding, at koncentrationen svarede til en 1-normal oplosning. Rumfanget udgjorde 5 cm³. Blandingerne anbragtes i vandbad, hvorpaa der efter henholdsvis 5 — 15 — 30 — 60 minutters forløb yderligere tilsattes 0,5 cm³ toksin og efter omrystning 4,5 cm³ destilleret vand. Blandingerne rystedes atter og stillede i vandbadet igen. Reaktionen fremkom for alle oplosningernes vedkommende i den blanding, som indeholdt 0,045 cm³ serum. Blandingerne opfører sig altsaa nu, naar der er tilsat jodnatrium, som om hele toksinmængden blev indført paa een gang. Saltet har med andre ord forhindret toksin-antitoksinbindingen. Denne finder først sted, naar elektrolytkoncentrationen ved fortynding med destilleret vand bringes ned til det halve af den oprindelige størrelse.

Til sammenligning af forskellige saltes virkning foretages nedenstaaende forsøg, hvor rumfanget under første del af processen blev holdt paa 2 cm^3 i stedet for 5 cm^3 som i det tidlige forsøg. Herved opnaar man, at reaktionen forløber hurtigere, idet det endelige rumfang, naaranden toksinportion var tilsat, bragtes op til 10 cm^3 . Imidlertid vil første del af processen ogsaa forløbe hurtigere, da koncentrationen af toksin og antitoksin er større. Et forsøg foretaget uden tilsætning af salt viser, at reaktionen allerede efter 10 minutters forløb er i lige vægt (tabel XXXII).

Tabel XXXII,
visende reaktionshastigheden ved fraktionel mætning af
antitoksin, hvor rumfanget efter tilsætning af første toksin-
fraktion holdes paa 2 cm^3 .

10 % serum- fortynding	salt- vand	toksin 1. fraktion	2. toksinfraktion ($0,5 \text{ cm}^3$) tilsættes efter					
			5	10	20	40	80	min. henst. v. 40°
0,71	0,79	$0,5 \text{ cm}^3$
0,63	0,87	—
0,56	0,94	—	+	+	+	+	+	+
0,50	1,0	—	+
0,45	1,05	—

Efter tilsætning af sidste toksinfraktion fortyndedes med saa meget fys. saltvand, at totalrumfanget udgjorde 10 cm^3 .

+ betyder positiv reaktion.

Reaktionshastigheden er altsaa i dette tilfælde saa stor, at processen løber til ende paa 10 min. Til forsøgene over saltenes indflydelse har jeg derfor benyttet en bindingstid paa 10 minutter. Forsøgsbetingelserne var som i kontrolforsøget, kun med den ændring at der i stedet for fys. saltvand tilsattes saa meget af de nedenstaaende forbindelser, at blandingernes saltkoncentration svarede til en 1-normal

opløsning. Efter 10 minutters henstand ved 40° tilsattes anden toksinfraktion, og rumfanget kompletedes med destilleret vand til 10 cm³.

De forbindelser, hvis virkning paa udfnugningsprocessen i følge de tidligere meddelte forsøg er ringe, formaar heller ikke under disse omstændigheder at udøve nogen væsentlig indflydelse. Hvis et salt derimod har en stærk hæmmende effekt, naar det tilsættes til en blanding, hvor toksin og antitoksin er til stede i økvivalente mængder, da vil det ogsaa i den partielt mættede blanding gøre sin virkning gældende. Naar virkningen af f. eks. NaJ i dette sidste forsøg

Tabel XXXIII,
visende forskellige saltes betydning (konec. = 1 norm.) for
reaktionshastigheden imellem toksin og antitoksin i en par-
tielt mættet blanding.

forbindelse	serumdosis som først giver ud- fnugning	K _f
NaCl.....	0,053 cm ³	0 ^{h 20}
NaBr.....	0,050 —	0 ^{h 20}
NaJ.....	0,050 —	0 ^{h 30}
NaNO ₂	0,053 —	0 ^{h 24}
NaNO ₃	0,050 —	0 ^{h 30}
NaClO ₃	0,050 —	0 ^{h 30}
NaClO ₄	0,050 —	6 ^{h 30}
Na ₂ SO ₄	0,053 —	0 ^{h 19}
Na ₂ CrO ₄	0,050 —	0 ^{h 38}
C ₆ H ₄ OH COONa.....}	—	∞

er mindre end ved det ovenfor omtalte, da skyldes dette, at reaktionshastigheden imellem toksin og antitoksin, som nævnt, stiger, naar koncentrationen af de to stoffer forøges.

Ved at forøge NaJ-koncentrationen til to normal, opnæades omtrent samme resultat som i den fortyndede oplosning, idet toksinet nu kun neutraliserede $0,047 \text{ cm}^3$ serum, samtidig steg K_f -værdien til 4 timer. Saltene af kloroversyren og salicylsyren har aabenbart formaet at angribe toksinets udfnuggende evne; efter tilsætningen af sidste fraktion toksin fortyndedes til 10 cm^3 , hvorved den endelige koncentration af salt bliver 0,2 normal. Denne udøver kun en forholdsvis ringe indflydelse paa K_f ; der maa derfor under den første inkubation, hvor koncentrationen svarede til 1-normal oplosning være sket en sekundær proces imellem salt og toksin resp. serum. Før den blandings vedkommende, som indeholder natriumsalisylat, er den hæmmende effekt endda saa udpræget, at udfnugningen udebliver.

Vi har altsaa set, at man ved at forøge miljøets elektrolytkoncentration kan forhindre fremkomsten af det saakaldte DANITZ'ske fænomen eller den binding imellem toksin og antitoksin, som ellers under sædvanlige betingelser finder sted i en partielt mættet antitoksinopløsning. Ganske det samme kan opnaas ved at formindske elektrolytkoncentrationen i en toksin-antitoksinblanding. Hvis man saaledes foretager et forsøg mage til det, hvis resultater findes opført i tabel XXXII, men i stedet for saltvand anvender destilleret vand til fortyndingen og samtidig benytter de tidligere omtalte dialyserede toksin- og serumopløsninger, da vil toksinet give udfnugning med den samme mængde antitoksin, ligegyldigt om man lader processen forløbe paa een gang eller der foretages en fraktioneret måtning (ved deling af toksinrumfanget i to eller flere portioner).

Efter de foreliggende eksperimenter maa det vel antages, at de to virkninger som elektrolyterne udøver paa

processen imellem toksin og antitoksin, altsaa den akcelererende og den hæmmende effekt, er resultatet af to forskellige egenskaber hos de paagældende forbindelser. Ellers er det ejendommeligt, at der er saa ringe forskel paa de koncentrationer, hvori de forskellige salte skal være til stede, for at reaktionen kan forløbe med maksimalhastighed. Sammenligner man f. eks. virkningen af Cl^- og J^- , da findes der ved de smaa koncentrationer ingen forskel, denne fremtræder først tydeligt, naar saltkoncentrationerne kommer op omkring 0,5—1,0 normal. I det hele taget er der kun ringe forskel paa reaktionshastigheden i saltkoncentrationer svarende til 0,05—0,25 normale, ligegyldigt hvilken forbindelse der saa anvendes (med undtagelse af enkelte stoffer, der virker meget stærkt destruerende paa toksin eller antitoksin, f. eks. saltene af visse aromatiske syrer). Derfor tænkte jeg mig muligheden af, at saltenes akcelererende virkning maaske ikke var ejendommelig netop for elektrolyter, men at der var tale om et osmotisk fænomen, saaledes som man ser det ved hæmolyseforsøg, f. eks. Man skulde da kunne erstatte elektrolyterne med ikke disassocierede forbindelser ligesom ved hæmolyse. Blodlegemer er som bekendt stabile ogsaa i opløsninger, der i stedet for klornatrium indeholder en passende mængde druesukker, det gælder blot om at vædskens osmotiske tryk svarer til blodets. Nogle forsøg, som jeg udførte med forskellige udissocierede forbindelser viser imidlertid, at forholdet her er anderledes. Tabellen no. XXXIV indeholder resultaterne af forsøg med druesukker, rørsukker, glycerin og uretan.

Den akcelererende virkning udebliver altsaa, naar der ikke findes elektrolyter i miljøet. I det hele taget viser virknigen af disse stoffer ikke nogen lighed med elektrolyternes

Tabel XXXIV,
visende betydningen af forskellige ikke dissocierede forbindelser for processen $T + A \rightarrow TA$.

opløsningsmolaritet	Glykose	Sakkarose	Glycerin	Uretan
1,0	0,05 cm ³ (3 ^{h 15})	0,05 cm ³ (3 ^{h 25})	0,047 cm ³ (2 ^{h 30})	0,050 cm ³ (2 ^h)
0,5	0,045 — (2 ^{h 30})	0,045 — (2 ^{h 55})	0,045 — (2 ^h)	0,045 — (1 ^{h 55})
0,25	0,045 — (2 ^{h 20})	0,045 — (2 ^{h 35})	0,045 — (1 ^{h 55})	0,045 — (1 ^{h 55})
0,1	0,045 — (1 ^{h 50})	0,045 — (2 ^{h 05})	0,045 — (2 ^{h 10})	0,045 — (1 ^{h 45})
0,05	0,045 — (1 ^{h 50})	0,045 — (1 ^{h 50})	0,045 — (2 ^{h 04})	0,045 — (1 ^{h 50})

virkning. I store koncentrationer er der ganske vist en vis hæmmende effekt, men forholdet imellem koncentration og virkning er væsentlig anderledes. Der findes ikke den bratte stigning af hæmningskurven, som ses for elektrolyternes vedkommende.

b) Kontrolforsøg udførte paa dyr.

Det har ikke været muligt i alle tilfælde at kontrollere de ret omfattende in vitro forsøg paa dyr. Jeg har alligevel foretaget nogle enkelte forsøg paa kaniner og marsvin; resultaterne af disse bekræfter, som vi skal se, forsøgsresultaterne opnået ved hjælp af udfnugningsreaktionen.

I. Kontrolforsøg over brintionkoncentrationens indflydelse paa reaktionen mellem toksin og antitoksin.

Grundet paa det rensede toksins instabilitet lod det sig ikke gøre at foretage egentlige neutralisationsforsøg til bestemmelse af reaktionshastigheden ved 40°. Thi ganske vist er ogsaa den antigene funktion instabil ved denne temperatur, men komplekset $T:A$ er stabilt. Ved forsøg

in vivo maa man imidlertid ogsaa regne med processen toksin → toksoid, og det viste sig ved nogle foreløbige undersøgelser, at denne for det rensede toksins vedkommende foregaar med alt for stor hastighed ved 40°, til at man kan foretage neutralisationsforsøg. Derfor anvendtes følgende teknik: En L_T -dosis renset toksin blandedes med vekslende mængder af serum no. 788 (i oplosning 1:500 i fys. saltvand). Sammenblandingen foretages i glas, der indeholdt 4 cm³ stødpudeblanding af forskellig p_H . L_T af toksinet var = 0,03 cm³, mængden af serumfortyndingen var gennemsnitlig 0,4 cm³ (= 0,0008 cm³ rent serum svarende til ca. 0,00008 g protein). Disse mængder af toksin og serum indeholder saa lidt protein, at p_H af en standardoplosning ikke ændres maaleligt (kolorimetrisk).¹ Stødpudeblandingernes p_H svarer saaledes til hele blandingens brintionkoncentration. Afmalingen af de forskellige vædske skete i følgende orden: 1) serumfortynding, 2) stødpudeblanding, 3) toksinoplösning. Toksinet, der er det mindst stabile, tilsattes umiddelbart forinden blandingen indspøjtedes intravenøst paa kaniner à 2000 grams vægt.

Resultaterne er anført i tabel XXXV.

En sammenligning af dette forsøgs resultater med dem, som fremkom ved det tilsvarende forsøg *in vitro*, viser at der saavel i de stærkt sure som i de stærkt alkaliske vædske foregaar en partiel destruktion af udfnugningsfunktionen, men samtidig en omdannelse af toksin til toksoid. En forhalet reaktionstid for processen $T + A \rightarrow TA$ maa ved dyreforsøg (kaniner) give sig tilkende ved at der kræves mere serum til neutralisation af toksinet; dette er ogsaa tilfældet for de blandinger, hvor p_H er 9 og 10. Ved

¹ Farven af stødpudeblandingen ændredes heller ikke ved toksin-serumtilsætningen.

Tabel XXXV,

visende brintionkoncentrationens inflydelse paa reaktionen imellem toksin og antitoksin (maaling ved intravenøs injektion paa kaniner).

Stødpudeblandingens sammensætning	p_H	neutraliserende serum-dosis
5,5 cm ³ citrat + 4,5 cm ³ HCl	3,94	0,31 cm ³ ¹
ren citratblanding	4,95	0,40 —
1 cm ³ sek. fosf. + 9 cm ³ prim. fosf.	5,90	0,40 —
6 — — — + 4 — — —	6,97	0,40 —
9,5 — — — + 0,5 — — —	8,04	0,40 —
8,5 — borat + 1,5 — HCl	9,00	0,45 —
6,0 — glycine + 4 — NaOH	10,14	0,45 —
5,1 — — + 4,9 — —	11,06	0,31 — ¹
Kontrolforsøg (fortynding med kulsyrefrit saltvand).	7,5	0,40 —

¹ Toksinet partielt destrueret.

p_H 11 er destruktionen af toksin tydelig, ligesom ved p_H ca. 4. Derimod forløber reaktionen normalt ved p_H ca. 5. Naar in vitro forsøgene her viser en forstørret K_f -værdi, da kan dette altsaa ikke tydes som en virkelig nedsættelse af reaktionshastigheden mellem toksin og antitoksin, men maa bero paa at toksinetets udfnuggende evne under brintionernes indvirkning er blevet nedsat.

II. Kontrolforsøg over forskellige saltes indvirkning paa processen $T+A \rightarrow TA$.¹

Jeg har her undersøgt natriumkloridets virkning i forskellige koncentrationer, samt virkningen af natriumbromid

¹ PICK og SCHWARZ synes at være de eneste, der hidtil har undersøgt spørgsmalet om saltenes virkning paa toksin-antitoksinreaktionen. Deres ret omfattende forsøg udmunder i den — det kunde synes overraskende — slutning, at reaktionen ikke influeres selv af betydelige

og natriumjodid i en koncentration svarende til 1-normal opløsning.

Herved viste det sig, at natriumkloridets hæmmende virkning først blev mærkbar, naar koncentrationen svarede til en 4-normal opløsning. Derimod virkede baade NaBr og NaJ i koncentrationer svarende til 1-normal opl.

saltindhold:	neutraliserende serumdosis
1,0 n — NaCl	0,40 cm ³
2,0 n — —	0,40 —
4,0 n — —	0,45 —
1,0 n — NaBr	0,45 —
1,0 n — NaJ	0,45 —

Jeg prøvede dernæst hvordan en saltfri blanding, d. v. s. en blanding af dialyserede toksin- og antitoksinopløsninger forholdt sig. Som man skulde vente krævedes der mere serum til at neutralisere en bestemt mængde toksin, naar der ikke tilsettes salt:

To L_f -doser renset toksin krævede til neutralisation 0,25 cm³ serumfortynding, naar opløsningen før injektionen indeholdt NaCl i en mængde svarende til 0,15 n-opl. Hvis

mængder salt i miljøet. Grunden til, at disse to forskere ingen virkning har kunnet spore er simpelthen den, at de til deres forsøg har anvendt marsvin og den almindelige EHRLICH'ske teknik. Man maa have lov at forundres over dette, da MORGENTHROTH allerede i 1904, altsaa ca. 5 aar før PICK & SCHWARZ's arbejde fremkom, havde paavist, at marsvin ikke egner sig til bestemmelse af reaktionshastigheden imellem toksin og antitoksin, naar der anvendes subkutan indsprøjtning. Hvis man med fordel vil anvende marsvin, da maa toksinblandingerne indsprøjtes intrakardialt som MORGENTHROTH gjorde det, eller der bør anvendes en fraktioneret mætning af antitoksinet, hvorved det er muligt at maale hastigheden af processen, der finder sted i den partielt mættede antitoksinblanding, hvilken fremgangsmaade jeg selv har benyttet efter at have godtgjort, at reaktionshastigheden er ens, hvad enten toksin er til stede i underskud eller i en med toksinet ækvivalent mængde. PICK & SCHWARZ's resultater skyldes altsaa anvendelsen af en mangelfuld teknik.

der intet salt tilsattes krævedes $0,35 \text{ cm}^3$ serumfortynding, altsaa ca. 45 % mere.

Da hvert forsøg fordrer ca. 15 kaniner har jeg ikke gennemprøvet virkningen af flere salte paa denne maade.

I stedet for har jeg foretaget nogle forsøg paa marsvin over saltenes virkning paa en partielt mættet antitoksinopløsning. I virkeligheden giver disse forsøg de samme oplysninger som forsøg paa kaniner, idet som tidligere omtalt, reaktionshastigheden er ens, hvad enten toksin og antitoksin blandes i ækvivalente mængder, eller det sidste er til stede i overskud. Marsvin er tilmed nok saa bekvemme at arbejde med som kaniner. Da det ved benytelse af denne teknik imidlertid er nødvendigt at lade blandingen af toksin og antitoksin henstaa til binding har jeg ikke benyttet det renseude toksin alene, men en kombineret tilsætning af dialyseret anatoksin, som er stabilt og af renset toksin. Anatoksinet benyttedes da til 1ste del af processen, hvor blandingen udsattes for 40° , medens det renseude toksin først tilsattes, naar den partielt mættede blanding havde naaet ligevægtsstadiet. Forsøgsteknikken var følgende:

To AE (Frankfurter Standardserum) blandedes med følgende mængder anatoksin: 0,46 — 0,36 — 0,28 — 0,21 — 0,17 — 0,13 — 0,10 cm^3 . Efter omhyggelig omrystning tilsattes straks $0,03 \text{ cm}^3$ ($= L_i$) renset toksin og efter at rumfanget i alle glassene var bragt op til 4 cm^3 ved til sætning af fys. saltvand indsprojtedes blandingen subkutant paa marsvin af 250 grams vægt. Resultatet ses i tabel XXXVI.

En enhed neutraliserer herefter ca. $0,36 \text{ cm}^3$ anatoksin, naar indsprojtningen paa dyrene finder sted straks efter at de to bestanddele er bragt i kontakt.

Tabel XXXVI,
visende anatoksinets antitoksinneutraliserende evne, naar
blandingen indsprøjes straks efter tilberedningen.

cm ³ anatoksin	Observation	
0,46 cm ³	+ 4 ^{1/2}	...
0,36 —	+ 3 ^{1/2}	L_7
0,28 —	lever, vægtab, stor infiltration	...
0,21 —	lever, intet vægtab, lille infiltration	...
0,17 —	lever, tiltager i vægt, ubetyd. infiltr.	...
0,13 —	-- -- - -- ingen --	L_0
0,10 —	-- -- - -- -- --	...

Der udførtes derpaa et lignende forsøg, men saaledes, at blandingerne af anatoksin og antitoksin henstilledes ved 40° i 24 timer; umiddelbart forinden injektionen fandt sted tilsattes som før 0,03 cm³ renset toksin.

Dette forsøg viser, at der kun skal halvt saa meget anatoksin til at neutralisere en AE, naar dette faar lov til at

Tabel XXXVII,
visende anatoksinets antitoksinneutraliserende evne, naar
blandingen indsprøjes efter forudgaaende inkubation i 24
timer ved 40° C.

cm ³ anatoksin	Observation	
0,46 cm ³	+ 1 ^{1/2}	...
0,36 —	+ 1 ^{1/2}	...
0,28 —	+ 1 ^{1/2}	...
0,21 —	+ 2 ^{1/2}	...
0,17 —	+ 2 ^{1/2}	L_7
0,13 —	lever, intet vægtab, lille infiltration	...
0,10 —	lever, tiltager i vægt, ingen --	L_0

indvirke paa antitoksinet i tilstrækkelig lang tid, som naar processen afbrydes ved at injektionen af blandingen sker straks efter at de to elementer er bragt i kontakt. Man vil tillige bemærke et interessant faktum, nemlig at forskellen paa L_7 og L_0 er vidt forskellig i de to tilfælde.

Regner man med totalmængden af toksin + toksoid, da vil L_7 -værdien, naar injektionen finder sted straks efter antitoksintilsætningen, forholde sig til L_0 -værdien som 2,77 : 1; hvis processen derimod har naaet ligevaegt inden injektionen foretages, da forholder de to størrelser sig som 1,7 : 1. Som bindingstid valgte jeg 24 timer, men i de aller-fleste tilfælde vil en blanding af toksin og antitoksin være

Tabel XXXVIII,
visende reaktionshastigheden imellem anatoksin og anti-toksin ved 40°.

Anatoksin	Bindingstid					
	1 ^h	2 ^h	4 ^h	8 ^h	24 ^h	48 ^h
0,36 cm ³	+ 2 ^{1/2}	+ 1 ^{1/2}	+ 1 ^{1/2}	+ 1 ^{1/2}	+ 1 ^{1/2}	+ 1 ^{1/2}
0,28 —	+ 2 ^{1/2}	+ 1 ^{1/2}	+ 1 ^{1/2}	+ 1 ^{1/2}	+ 1 ^{1/2}	+ 1 ^{1/2}
0,21 —	+ 3 ^{1/2}	+ 2 ^{1/2}	+ 2 ^{1/2}	+ 2 ^{1/2}	+ 2 ^{1/2}	+ 1 ^{1/2}
0,17 —	lev., vægtt. lille infilt.	lev., vægtt. lille infilt.	lev., aftag. stærkt i vægt, stor infilt.	+ 2 ^{1/2}	+ 2 ^{1/2}	+ 1 ^{1/2}
0,13 —	lev., norm.	lev., norm.	lev., konst. vægt ubet.	lev., taberi vægt, mid- infilt.	lev., lille inf., ringe del inf.	lev., ringe vægttab midd. inf.
0,10 —	lev., norm.	lev., norm.	lev., norm.	lev., norm.	lev., norm.	lev., norm.

kommet i ligevaegt før. Som forsøget, hvis detaljer findes angivet i tabel XXXVIII viser er processen dog løbet til ende langt før, nemlig i hvert fald efter 8 timers forløb.

Yderligere henstand bevirkede ingen videre neutralisation. I tabel XXXIX findes opført resultatet af et forsøg, hvor der anvendes en bindingstid af 24 timer, men i dette tilfælde indeholdt opløsningen klornatrium i en mængde svarende til koncentrationen 4-normal. I de foregaaende forsøg var natriumkloridkoncentrationen den samme som i fys. kog-saltopløsninger (ca. 0,15 normal).

Tabel XXXIX,
visende natriumkloridets indvirkning paa en partielt mættet
antitoksinopløsning.

Anatoksin	Observation	
0,46 cm ³	+ 1 ^{1/2}	...
0,36 —	+ 3 ^{1/2}	...
0,28 —	lever	...
0,21 —	—	...
0,17 —	—	ødem paa injektionsstedet og vægttab
0,13 —	—	...
0,10 —	—	...

Resultatet er altsaa her det samme som hvis antitoksin-anatoksinblandinger straks var blevet tilsat en L_{γ} -dosis af det rensede toksin. Saltkoncentrationen har været tilstrækkelig til at forhindre bindingen imellem anatoksin og antitoksin. Vægttabet og ødemet, der iagttages hos de overlevende dyr skyldes saltindholdet i blandingen og er ikke en toksinvirkning. Efter forsøgets slutning blev dyrene nemlig dræbt og der kunde ved den paafølgende sektion ikke paavises de karakteristiske tegn paa en difteriforgiftning. Indsprøjter man saltopløsninger hvis conc. svarer til de ovennævnte, da vil der paa injektionsstedet fremkomme et ret udbredt ødem (ikke infiltration, som ved en difterigift-

indsprøjtning), som efterhaanden overgaar til store nekrotiske saar, der først heles efter lang tids forløb (flere uger); samtidig ser man jævnlig dyrene tabe i vægt.

Ved de følgende forsøg har jeg derfor ændret forsøgs-teknikken noget. Jeg benyttede her et stærkere serum (788^{15/2}), hvorved der kan arbejdes med et mindre totalrum-fang under bindingsprocessen, saa at saltmængderne ogsaa kan formindskes. Standardserummet indeholder kun ti en-heder pr. cm³ og er opløst i en stærk glycerinholdig væd-ske, som vanskeliggør en nøjagtig afmaaling, hvorfor det stedse fortyndes i forholdet 1:10 før brugen.

Serum no. 788 fortyndedes i forholdet 1:250, hvorefter bestemtes, hvormeget der skulde til af denne fortynding til at neutralisere 0,5 cm³ anatoksin baade ved øjeblikkelig injektion og efter binding i 1 time.

Der neutraliseredes i dette tilfælde 20 % mere antitok-sin, naar blandingen anatoksin + serum henstod 1 time ved 40° end naar den indsprøjtedes frisk tilberedt. Forskellen er altsaa her langt mindre udpræget end ved anvendelse af Frankfurter Standardserum. Grunden er ikke den, at processen i sidste tilfælde ikke er løbet til ende, ti et for-søg, hvor bindingstiden var 24 timer gav samme resultat.

Hvis opløsningen indeholder natriumjodid i en mængde svarende til conc. 1-normal, da foregaar ingen binding.

Jeg har dernæst undersøgt virkningen af en række for-skellige salte paa denne proces og dertil benyttet en kon-stant bindingstid paa en time. Blandingerne svarede i alle tilfælde til en 1-normal opløsning af paagældende salt.

Som tabel XL viser har de undersøgte forbindelser en mere eller mindre udtaalt virkning paa processen. Med und-tagelse af NaCl og Na₂SO₄, hvis virkning ved forsøgene in-vitro har tilkendegivet sig som svag, da formaar de alle

Tabel
visende forskellige saltes indflydelse paa reaktionen i en partielt

Serummængder	Kontrolblanding		1-nor-	
	for binding	efter binding	NaCl	NaBr
0,50 cm ³	lever	lever	lever	lever
0,45 —	—	† 2 ^{1/2}	—	—
0,40 —	—	† 1 ^{1/2}	{ døende 5. døgn }	—
0,35 —	{ døende 5. døgn }	† 1 ^{1/2}	† 2 ^{1/2}	{ døende 5. døgn }
0,31 —	† 2 ^{1/2}	† 1 ^{1/2}	† 1 ^{1/2}	† 2 ^{1/2}

helt at forhindre den binding imellem toksin og antitoksin som ellers finder sted, naar en saadan blanding udsættes for 40° i en time.

Hvis man gaar den modsatte vej — formindsker elektrolytkoncentrationen i det miljø, hvori toksin og antitoksin forefindes — da vil man opnaa et lignende resultat som naar elektrolytkoncentrationen er stor: reaktionshastigheden nedsættes.

Vi har set ovenfor, at der i et saltfrit medium kræves mere antitoksin til at neutralisere en bestemt toksinmængde end hvis foreningen af de to bestanddele foregaar under tilstede værelse af en vis mængde klornatrium (f. eks. injektion paa kaniner).

At reaktionshastigheden, naar der kun er spor af salt tilstede i hvert fald forløber med uhyre langsomhed ses af, at den ovennævnte forskel paa de til toksin-neutralisation nødvendige antitoksinmængder i de to tilfælde ogsaa kan konstateres, naar man indsprøjer blandingen subkutant paa marsvin.

Af den dialyserede serumopløsning (No. 788) kræves

XL,

mættet antitoksinopløsning, temp. 40; bindingstid = 1^h.

male oplosninger af:

NaJ	NaN ₃	NaClO ₃	NaClO ₄	Na ₂ SO ₄	C ₆ H ₄ — _{COONa} ^{OH}
lever	lever	lever	lever	lever	lever
—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—
{ † 3 ^{1/2} † 2 ^{1/2}	{ døende 5. døgn † 1 ^{1/2}	døende 5. døgn † 2 ^{1/2}	syg, stort vægttab † 2 ^{1/2}	{ † 2 ^{1/2} † 1 ^{1/2}	{ syg, stærkt vægttab † 3 ^{1/2}

saaledes 0,22 cm³ til neutralisation af 2 L_t-doser dialyseret toksin. Sattes derimod salt til blandingen NaCl i en mængde svarende til 0,15 n umiddelbart før injektionen, da formaar 0,18 cm³ serumopl. at frembringe samme effekt.

Det her benyttede serum er i sig selv ret hurtigt reagerende ($K_f = 0^{h\ 35}$). Ved anvendelse af et langsomt reagerende ($K_f = 5^{h\ 06}$), kunde et lignende forhold iagttages; der forbrugtes 20 % mere serum til neutralisation af toksinet i det saltfri miljø end i det saltholdige.

Disse forsøg viser, at affiniteten er meget ringe i oplosninger, hvor der ikke er salt tilstede, thi det er meget sjældent¹ at finde et serum, som viser nogen titerforskelse ved anvendelse af marsvin, naar der i det ene tilfælde indsprøjtes en frisk tilberedt blanding med toksin og i det andet en saadan som har henstaaet til binding kortere eller længere tid. Som MORGENTHOTH først viste udøver Marsvinets subkutane væv en ejendommelig ikke nærmere op-

¹ Et saadant er dog omtalt af S. SCHMIDT: Zeitschr. f. Immunitätsforschung 1928, 59, 82, og et lignende tilfælde findes beskrevet af TH. MADSEN & SCHMIDT (ovenfor citerede arbejde).

Tabel XLI A,
visende neutralisationsforholdene imellem dialyseret serum
og anatoksin, naar blandingen indsprøjtes straks efter til-
beredningen.

Serumdosis	Observation
0,25 cm ³	lever, normal.
0,22 —	— ringe væggtab, ubetydelig infiltr.
0,20 —	+ 2½
0,18 —	+ 2½
0,16 —	+ 1½

klaret akcelererende indflydelse paa reaktionshastigheden imellem toksin og antitoksin.

At der under disse omstændigheder heller ikke foregaar nogen binding i en partielt mættet antitoksinopløsning viser forsøget, hvor resultaterne findes i tabellerne XLI A og B.

Der er her benyttet dialyseret serum (No. 788) dialyseret anatoksin (som ovenfor) og dialyseret, renset toksin. 0,5 cm³ anatoksin blandedes med de i tabellen anførte serumdoser, hvorefter der tilsattes en L_{d} -dosis renset toksin

Tabel XLI B,
samme forsøg som findes i Tabel XLI A, men blandingen af antitoksin og anatoksin henstaar 1 time ved 40° inden injektion finder sted.

Serumdosis	Observation
0,25 cm ³	lever, normal.
0,22 —	— intet væggtab, ubetydelig infiltr.
0,20 —	+ 3½
0,18 —	+ 2½
0,16 —	+ 1½

i det ene tilfælde umiddelbart efter anatoksintilsætningen, i det andet tilfælde derimod først efter at blandingen havde henstaaet 1 time ved 40° C. Som tabellen viser er resultatet ens for begge forsøgenes vedkommende. Naar der ikke er elektrolyter tilstede i en passende mængde foregaar bindingen af toksin og antitoksin ikke.

Det fremgaar af de forsøg, hvor der er anvendt anatoksin (toksoid) at dette er i stand til at bemægtige sig antitoksinet, saa at en senere tilføjet portion toksin bevirker at blandingen bliver giftig. Imidlertid, hvis man først tilsætter toksinet og derpaa anatoksinet, da kan man under visse omstændigheder opnaa samme resultat. Jeg skal anføre et eksempel i saa henseende.

1 AE (Frankfurter Standardserum) blandedes med en L_0 -dosis renset toksin (= 0,025 cm³). Der fremstilledes 12 ensartede blandinger, idet der benyttedes to dyr til hver dosis. De to blandinger tjener som kontrol for, at vi virkelig er i besiddelse af en til L_0 svarende toksinmængde (denne grænseværdi var tidligere bestemt). Til de andre blandinger sattes dialyseret anatoksin C²⁹ ($L_f = 6,8$ pr. cm³)¹ — det samme som er benyttet til saltforsøgene — i vekslende mængder. Derpaa kompletteredes med fys. saltvand til et totalrumfang af 4 cm³, hvorpaa blandingen indsprøjtedes paa marsvin. Resultaterne findes i tabel XLII. Med andre ord, vi har ved tilsætning af et toksoid, som i sig selv er ugiftigt, til en ligeledes ugiftig blanding af tok-

¹ Det er ligegyldigt af hvad art det benyttede toksoid er. Jeg har udført lignende forsøg med et toksoid, som var fremstillet ved henstilling af toksin ved 37° i et aar (der tilsattes ikke formol). Resultatet var det samme som ovenfor.

Jeg overbeviste mig ligeledes om, at dette forhold ikke er karakteristisk for difterigiften alene, men at tetanustoksin (-anatoksin) udviser samme egenskaber, naar de under tilsvarende omstændigheder bringes i kontakt med antitoksin.

Tabel XLII,
visende virkningen af anatoksin paa en ugiftig toksin-anti-
toksinblanding.

Serumdosis	Observation
0 Kontrol	lever, tiltager i vægt, ingen infiltr.
0 —	— — - — — —
0,046 cm ³	— — - — lille infiltr.
0,046 —	— — - — — —
0,10 —	+ 3½
0,10 —	+ 2½
0,22 —	+ 2½
0,22 —	+ 3½
0,46 —	+ 1½
0,46 —	+ 1½
1,00 —	+ 1½
1,00 —	+ 1½

sin og antitoksin realiseret en udpræget toksisk oplosning. Dette kan kun forklares ved at antage, at anatoksinet — til trods for det giftige toksins tilstedeværelse — alligevel reserverer sig den det tilkommende mængde antitoksin.

4. Teoretiske Betragtninger.

Som bekendt opstillede EHRLICH en meget indviklet teori til forklaring af difterigiftens forskellige egenskaber. Af betydning for dette arbejde er EHRLICH's opfattelse af de i difterigiftbouillon tilstedeværende ugiftige forbindelsers natur: toksoiderne. Disse stoffer dannes, saaledes som EHRLICH først eksperimentelt har vist det, ved omdannelse af toksin gennem en iøvrigt ikke nærmere kendt proces. Men EHRLICH mente desuden, at der ogsaa primært, d. v. s. i selve kulturen under bakteriernes vækst, dannedes sub-

stanser, der ikke viste nogen akut giftvirkning, men som alligevel formaade at neutralisere antitoksin. Disse hypothetiske elementer benævnte EHRLICH toksoner, og de skulde efter hans anskuelse være ansvarlige for de sent optrædende lammelser, der temmelig konstant fremkommer hos forsøgsdyr, som bliver behandlet med toksin-antitoksinblandinger, hvori der endnu findes et ringe giftoverskud, som ikke formaar at virke akut dræbende. Toksonerne, hvis affinitet til antitoksin skulde være mindre end det egentlige toksins, kunde overgaa til toksonoider, hvorev de mistede deres evne til at fremkalde de ovenfor nævnte lammelser. Toksoiderne havde derimod ofte samme affinitet til antitoksinet som de toksinmodifikationer (EHRLICH mente som bekendt, at det ogsaa var nødvendigt at antage flere forskellige stoffer, der havde giftkarakter) de var opstaaet af, men stundom kunde omdannelsen dog være ledsaget af en »aviditetsændring. Skønt MADSEN i sin tid paaviste, at inframortelle difterigiftdoser formaade at fremkalde den »EHRLICH'ske »tokson«virkning er antagelsen af toksonernes eksistens dog langt fra forladt. H. SCHMIDT og W. SCHOLTZ, der i den nyeste tid har offentliggjort en serie interessante arbejder over difteritoksin og -antitoksin, er saaledes tilbøjelige til at mene, at difteribacillerne alene producerer tokson, der ved en dispersitetsgradsændring omdannes til toksin og videre til toksoid. GLENNY og hans medarbejdere derimod antager kun to modifikationer, toksin og toksoid, men mener at toksoiderne har ringere affinitet til antitoksin end toksinerne. Som bekendt har WALBUM og senere DERNBØY og WALBUM fremsat den hypotese, at difterigiften ikke dannes ved direkte sekretion af bacillerne, men at proteolytiske enzymer i disse nedbryder peptonerne i bouillonen til »protoksiner«;

fortsættes nedbrydningen da dannes toksiske stoffer (den egentlige difterigift), hvis »destruktion« ogsaa skulde skylles de proteolytiske enzymer.

S. SCHMIDT har tidligere fremsat følgende opfattelse af giftdannelsen og giftdestruktionen. Difteribacillerne danner kun een gift, difterigiften. Naar der selv i en ganske ung kultur ikke findes den teoretiske forskel mellem værdierne L_f , L_0 og L_{γ} (nemlig $1 \times d. m. m.$) da beror dette paa, at en del af den først dannede gift omdannes til ugiftige produkter efter skemaet toksin → toksoid. I de første døgn stiger nemlig som bekendt brintionkoncentrationen i en kultur; der afsondres kun smaa giftmængder, saalænge væksten af bakterierne er i sin begyndelse. Det dannede toksin befinner sig altsaa i stærkt fortyndet tilstand og i svagt sur vædske, d. v. s. under omstændigheder, der fremskynder omdannelsen til toksoid. Efterhaanden som væksten af bakterierne tager fart produceres større og større toksinmængder og samtidig synker brintionkoncentrationen. Naar kulturen er ca. 8—10 dage gammel hører toksinproduktionen op, p_H er nu som regel omkring 8—8,5, hvilket atter favoriserer processen toksin → toksoid.

Vi har omtalt, at EHRLICH begrundede sin antagelse af toksonernes eksistens med: 1) at de lammelser, som difterigiften fremkalder hos forsøgsdyrene fortrinsvis fremkom i partielt mættede toksinopløsninger, hvor toksinet grundet paa sin store affinitet skulde have bemægtiget sig alt antitoksinet, saa at den giftmodifikation der havde en ringere affinitet til antitoksin befandt sig i fri tilstand og 2) at der selv i ganske unge kulturer kan paavises stoffer, som besidder en antitoksinneutraliserende virkning uden samtidig at udvise giftegenskaber. Vi har nu set, at de to eksperimentelt foreliggende fakta kan tydes paa anden maade.

Hvad angaar spørgsmaalet om, hvorvidt difterigiften bestaar af flere stoffer, hvis affinitet til antitoksinet er forskellig, da er der, saavidt min erfaring gaar, intet som tyder her-paa. Som allerede EHRLICH selv paaviste det, varierer forholdet L_f/L_0 stærkt for forskellige toksiner og det samme er tilfældet med forholdet L_f/L_f . Jo større dette sidste forhold er desto mere »tokson« skulde giften altsaa indeholde, men da dette jo har en ringere affinitet til antitoksinet maatte man forvente, at der kunde paavises en forskel paa reaktionshastigheden overfor antitoksin hos to toksiner hvis L_f/L_f -forhold er forskelligt. Ved undersøgelse af en række toksiner tilberedt over en periode af flere aar, har jeg imidlertid ikke kunnet paavise noget saadant. Reaktionshastigheden imellem toksin og antitoksin er først og fremmest afhængig af toksinets styrke (TH. MADSEN & S. SCHMIDT, J. R. MØRCH & S. SCHMIDT). Men ogsaa den af GLENNY og hans medarbejdere hævdede paastand, at toksoiderne skulde have en ringere affinitet til antitoksin end toksinerne modsiges af mine forsøg. Toksoiderne dannes af toksinerne. Men denne proces behøver ikke at være led-saget af en aviditetsændring, hvilket mine forsøg over destruktion af toksin har vist. Om K_f -værdien ændres eller ej er i første række bestemt af opløsningens brintionkoncentration. Naar anatoksiner reagerer langsommere end de toksiner, de er fremstillet af, da skyldes dette formolindholdet. Formalin og andre aldehyder virker nedsættende paa reaktionshastigheden ved sin blotte tilstedeværelse i en toksin-antitoksin-blanding og toksinets K_f -værdi nedsættes ingenlunde altid yderligere ved at det omdannes til anatoxin. De i dette arbejde sidst omtalte forsøg afgiver dog det mest slaaende bevis for, at toksoider ikke har mindre affinitet til antitoksin end toksiner. Man maatte snarere

være tilbøjelig til den omvendte slutning, da anatoksinet ved forsøgene tilsættes efter at toksinet er bragt i kontakt med antitoksinet. I det hele taget vil i en given blanding af antitoksin, toksin og toksoid det sidste stof først bindes til antitoksin. Toksinet er det, der neutraliseres til sidst. Paa dette forhold beror jo hele principet i EHRLICH's maale-metode. Omdannelsen toksin → toksoid er netop ikke led-saget af tilsvarende ændring i toksinetets bindene egenskaber. Værdien L_0 svinger i virkeligheden meget lidt, naar et toksin opbevares ved lav temperatur.

Der er af disse grunde ingen anledning til at opretholde en distinktion imellem de to modifikationer: toksin og toksoid hvad angaar forholdet til antitoksin, thi der kan ikke paavises nogen forskel paa en proces imellem antitoksin og toksin og en reaktion imellem antitoksin og toksoid. Afgiftningen er forsaavidt et fænomen, der ikke har noget at gøre med bindingen. Hvorfor ophæves toksinetets gift-egenskaber da, naar det bringes i kontakt med tilstrækkelig store antitoksinmængder vil man uvilkaarlig spørge? Dette kan efter min mening forklares ved at antage, at ligevægten mellem toksin og toksoid forskydes efterhaanden som toksoidet bindes til antitoksin. Enhver toksinopløsning bestaar af egentlig toksin og toksoid i et forhold, som er nærmere bestemt af de fysiske og kemiske faktorer, der under de givne omstændigheder udøver deres indflydelse paa processen toksin → toksoid, herunder temperaturen, brintionkoncentrationen, fortyndningsgraden, indholdet af forskellige kemiske forbindelser, o. s. v. Vi ved, at processen toksin → toksoid ved passende variationer af brintionkoncentrationen, kan bringes til snart at løbe i den ene snart i den anden retning (ROUX & YERSIN, MORGENTHROTH, DERNBY & WALBUM).

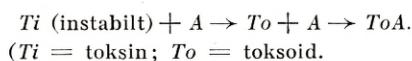
Ved ophedning af toksin fremskyndes processen toksin → toksoid, medens der ved tilsætning af peptonbouillon til toksin sker en akceleration af den omvendte proces toksoid → toksin, o. s. v. Bindingsprocessen derimod er ikke under alle omstændigheder reversibel, men kan ledes paa en saadan maade, at den bliver det (f. eks. ved at man varierer elektrolytindholdet). Antager man nu, at antitoksinet kun forbinder sig med toksoid (vi har set at antitoksinet, naar der baade er toksin og toksoid tilstede, da udvælger sig det sidste) da vil der ved foreningen ske en forskydning af ligevægten, hvorved processen toksin → toksoid fremskyndes. Efterhaanden som bindingen imellem antitoksin og toksoid skrider frem omdannes mere og mere toksin og blandingen ender med at blive ugiftig. At en dissociation af komplekset *TA* medfører dannelse af fri gift er ogsaa let forstaaelig, thi det ved spaltningen frigjorte toksoid vil delvis omdannes til toksin efter ligningen toksoid → toksin og i en udstrækning, som bestemmes af de ovennævnte fysiske og kemiske faktorer.

Antager man saaledes, at toksin-antitoksinreaktionen er resultatet af to processer,¹ saa staar det tilbage at forklare

¹ Konsekvensen af den her skitserede hypotese bliver altsaa, at det egentlige toksin ikke direkte er i stand til at forene sig med antitoksinet, men at det for at opnaa denne egenskab først maa omdannes til toksoid. Paa denne maade vil man ogsaa let kunne forklare virkningen af antitoksinet *in vivo*. Antages det, at der i blodet hos forgiftede dyr cirkulerer en større eller mindre mængde difterigift, da vil dette altsaa være til stede dels som egentligt toksin og dels som toksoid, idet de to stoffer er i ligevægt med hinanden, men indføres nu antitoksin, da vil dette bemægtige sig det tilstedeværende toksoid, hvilket har tilfølge, at ligevægten mellem toksoid og toksin forskydes. En del toksin overgaar til den ugiftige modifikation, der da straks adsorberes af antitoksinet o. s. v.; paa denne maade vil efterhaanden alt toksin omdannes til toksoid, hvorved forgiftningen af organismen standser. Men det er naturligvis klart, at antitoksinet ikke formaar at udbedre de skader, som toksinet allerede har hidført, hvilket ogsaa stemmer med de velkendte for-

disses natur. Selve bindingsprocessen viser som tidligere nævnt stor lighed med en adsorptionsreaktion imellem to kolloide metaller, hvis partikler er modsat ladet. Om naturen af processen toksin → toksoid kan man paa nuværende tidspunkt næppe have nogen begrundet mening. Maa-ske drejer det sig om en fysisk-kemisk tilstandsændring af molekylerne (H. SCHMIDT & W. SCHOLZ antager en dispersitetsgradsændring), men muligvis er processen af kemisk natur, beroende f. eks. paa en intramolekylær omlejring. Man kender jo fra kemien eksempler paa, at smaa ændringer i et molekyles sammensætning i væsentlig grad kan forandre et stofs egenskaber.

Det DANITZ'ske fænomen ser jeg mig ikke i stand til at forklare. Mine forsøg har dog godtgjort, at fænomenet intet har at gøre med toksinets giftfunktion. Det bestemmes udelukkende af foreningen imellem toksoid og antitoksin, er uafhængigt af forholdet toksin/toksoid i det benyttede toksin. Derfor kan denne ejendommelige proces ikke forklares ved aviditetsforskelligheder hos de forskellige toksin-modifikationer, saaledes som EHRLICH mente og heller ikke gennem antagelsen af en forskydning af forholdet imellem toksin og toksoid, hvilken opfattelse i den nyeste tid er fremsat af H. SCHMIDT og W. SCHOLZ. ARRHENIUS og MADSEN's teori kan ogsaa vanskelig bringes i fuld overensstemmelse med processen, der foregaar i en partielt mættet antitoksinopløsning, da reaktionen netop i dette tilfælde ikke er reversibel. ARRHENIUS har imidlertid senere ment at hold: jo længere tid, der hengaar inden en forgiftet organisme tilføres antitoksin, desto ringere chance vil man have for at ophæve toksinets ødelæggende virkninger. Skematisk udtrykt forløber toksin-antitoksin-processen altsaa paa følgende maade:



kunne finde paralleler til denne proces i reaktioner mellem visse organiske forbindelser. BORDET, der opfatter toksin-antitoksinreaktionen som en adsorption (hvilket imidlertid ingen forklaring giver paa afgiftningen af toksinet) har anført en tilsyneladende bestikkende forklaring paa det DANITZ'ske fænomen. Han sammenligner processen, der foreløber i en partielt mættet antitoksinopløsning med det, der sker, når smaa stykker filtrerpapir bringes ned i en farveopløsning. Hvis man dypper et stort stykke papir i vædsken, da vil der adsorberes mindre farve, end hvis papiret i forvejen klippes i mindre stykker, der et efter et bringes ned i farveopløsningen. BORDET synes imidlertid at glemme, at det saakaldte Danitz'ske fænomen kun optræder, når toksinet fraktionsvis sættes til antitoksinet og ikke, når det omvendte finder sted. Sætter man en bestemt mængde antitoksin til toksin, da vil der neutraliseres lige meget, hvad enten antitoksintilsætningen sker paa een gang eller i mindre portioner. Ganske vist neutraliserer de først tilsatte antitoksin-portioner relativt mere toksin end de sidste, men enderesultatet bliver det samme. Hvis BORDET's forklaring holdt stik maatte man vel antage, at resultatet skulde blive det samme, hvad enten toksinet sættes til antitoksinet eller omvendt.

5. Sammenfattende Oversigt.

1. Stabiliteten af difteritoksinets antigene og udfnuggende evne er i høj grad afhængig af temperaturen og brintionkoncentrationen. Ved 0° foregaar destruktionen meget langsomt, hvis p_H ligger imellem ca. 5,5 og ca. 10. Ved p_H ca. 5,5 nedsættes toksinetts udfnuggende evne stærkt, men den kan delvis regenereres, når brintionkoncentratio-

nen atter ændres til den oprindelige værdi, og toksinet derpaa faar lov at henstaa 24—48 timer ved 0°.

Ved 20° er stabilitetsforholdene væsentligst de samme indenfor et brintionkoncentrationsomraade svarende til p_H -zonen 6,0—9,0. Ved 37° er destruktionen af saavel den antigene som af den udfnuggende evne betydelig, naar p_H er mindre end ca. 6,5 og større end ca. 8,5. I alkalisk miljø er udfnugningsfunktionen mindre stabil end hvis reaktionen er sur. Ved p_H 7,0 (6,5—7,5) er toksindestruktionen mindst.

Ved temperatur omkring 50° angribes toksinets udfnuggende egenskab stærkt. Ved 55—60° sker der en total destruktion i løbet af faa minutter selv ved p_H ca. 7 og samtidig ødelægges toksinets antigene egenskab meget hurtigt, saaledes at største delen er destrueret efter 1 times forløb. Toksin, som er behandlet paa denne maade, virker hæmmende paa udfnugningsprocessen imellem frisk toksin og antitoksin, men denne egenskab aftager, naar toksinet efter ophedningen faar lov at henstaa nogen tid ved 0°.

2. Reaktionen mellem toksin og antitoksin kan finde sted ved temperaturer og ved brintionkoncentrationer, hvor de enkelte komponenter er instabile. Komplekset $T:A$ er alt-saa mere stabilt end de bestanddele, som indgaar heri.

3. Antitoksinet destrueres med ringe hastighed (ved 40°), hvis p_H er større end ca. 3,5 og mindre end ca. 8. Udfnugningsevnen nedsættes stærkt, naar p_H er større end ca. 7,5. Herved opnaar antitoksinet (ligesom toksin) den egenskab at kunne virke hæmmende paa udfnugningen imellem friskt antitoksin og toksin. Hvis antitoksin opbevares ved 40° i et miljø, hvis brintionkoncentration svarer til p_H ca. 4—5, da forøges dets udfnuggende evne meget betydeligt. Ændres derpaa miljøets brintionkoncentration til den oprindelige værdi (p_H ca. 7), da stiger antitoksinets K_f -værdi meget

hurtigt til den samme størrelse, som det havde, før indvirkningen af brintionerne fandt sted.

4. Antitoksin, som under indflydelse af brintioner har opnået en forøget affinitet til toksin, er også i stand til at give udfnugning med toksinopløsninger, som ved ophedning eller ved ændring af brintionkoncentrationen har mistet saavel deres antitoksinneutraliserende som udfnuggende egenskab maalt overfor frisk serum. Reaktionen er specifik, d. v. s. den finder kun sted med difteritoksin og ikke med f. eks. tetanus- eller skarlatinatoksin.

5. Forskellige kemiske forbindelser (elektrolyter) virker destruerende paa difteritoksin. Nogle indvirker fortrinsvis paa toksinets udfnuggende evne (herunder særlig neutral-salte af stærke uorganiske syrer) uden i væsentlig grad at forøge destruktionshastigheden af toksinets antigene funktion. Salte af visse aromatiske syrer medfører derimod i løbet af kort tid en total destruktion.

6. Saltenes indflydelse paa antitoksinets destruktion er som regel kun ringe. I et meget saltrigt miljø nedsættes dog udfnugningsevnen stærkt.

7. Stabiliteten af dialyserede toksinopløsninger og særlig af saadanne fremstillet ved adsorption af raa giftbouillon med aluminiumhydroksydsol og paafølgende eluering med natriumfosfat, er langt ringere end af almindelig raa difterigift. De mere eller mindre »rensede« toksiner kan ikke stabiliseres igen ved opbevaring i saltopløsninger, bouillon eller raa giftbouillon.

8. Renset toksin formaar at give udfnugning med antitoksin ved 40° , naar p_H er fra ca. 5,0—ca. 9,5. Reaktionshastigheden er omrent den samme inden for et brintion-koncentrationsomraade svarende til p_H 5,5— p_H 8,5. Jo mere p_H afviger fra disse værdier, henholdsvis imod den sure og imod den alkaliske side, desto større bliver K_f .

9. I meget saltfattige opløsninger foregaar reaktionen imellem toksin og antitoksin yderst langsomt, i helt saltfrit miljø sandsynligvis slet ikke. Efterhaanden som saltkoncentrationen gøres større, synker baade K_f og K_n indtil et vist punkt, der for de fleste saltes vedkommende ligger omkring hvad der svarer til en 0,1 normal opløsning. Ved yderligere forøgelse stiger disse værdier atter stærkere og stærkere imod ∞ .

10. I en partielt mættet antitoksinopløsning forløber reaktionen med samme hastighed, som naar toksin og antitoksin er tilstede i ækvivalente mængder. Elektrolyternes indflydelse er ogsaa den samme i de to tilfælde.

11. Der er foretaget en række forsøg paa dyr (kaniner, marsvin), til kontrollering af de resultater, som er opnæaet ved forsøgene in vitro. Herved viste der sig en saa god overensstemmelse, saa at det maa være berettiget af udfnugningsprocessen at drage visse slutninger angaaende reaktionen imellem toksin og antitoksin.

12. De ældre teorier over toksinetets konstitution og over naturen af toksin-antitoksin-reaktionen er diskuteret. Der er fremsat et forsøg paa at forklare afgiftningen af toksin under indvirkningen af antitoksin, gaaende ud paa at dette sidste ikke direkte »neutraliserer« toksinet, men at der foregaar en omlejring efter processen toksin → toksoid.

LITERATURFORTEGNELSE

Anvendte Forkortelser:

- Ann. Pasteur = Annales de l'Institut Pasteur.
 Arch. f. Hyg. = Archiv für Hygiene.
 Ber. d. deutsch. chem. Ges. = Bericht der deutschen chemischen Gesellschaft.
 Biochem. Journ. = The Biochemical Journal.
 Biochem. Zschr. = Biochemische Zeitschrift.
 C. R. Acad. Sci. = Comptes Rendus des Séances de l'Academie des Sciences.
 C. R. S. B. = Comptes Rendus des Séances de la Société de Biologie.
 D. m. W. = Deutsche medizinische Wochenschrift.
 Festskr. 1902 = Festskrift ved Indvielsen af Statens Seruminsti-
 tut 1902.
 Journ. of Path. = The Journal of Pathology and Bacteriology.
 Klin. Jb. = Klinisches Jahrbuch.
 Medd. Carlsb. Lab. = Meddelelser fra Carlsberg Laboratoriet.
 Zbl. f. Bakt. (orig.) Zentralblatt für Bakteriologie, Parasitenkunde
 und Infektionskrankheiten, Originale.
 Zschr. f. Hyg. = Zeitschrift für Hygiene und Infektionskrankheiten.
 Zschr. f. Immun. Forsch. — Zeitschrift für Immunitätsforschung
 und experimentelle Therapie.
-

ABT, G. Annal. Pasteur, 1928, **42**, 1336.

ARRHENIUS, S. Immunochemie, Leipzig 1907.
 — & MADSEN, .TH. Festskr. 1902.

BORDET, J. Annal. Pasteur, 1899, **13**, 225.
 — — — 1903, **17**, 161.

BUCHNER, H. Arch. f. Hyg. 1893, **17**, 138.

DANITZ, J. Ann. Pasteur, 1902, **16**, 331.

DERNBY, K. G. & WALBUM, L. E. Bioch. Zschr. 1923, **138**, 505.

DREYER, G. & MADSEN, TH. Festskr. 1902.

140 Nr. 3. S. SCHMIDT: Elektrolyters Indflydelse paa Difteritoksinet.

- EHRLICH, P. D. m. W. 1891, **32**, 976 & **44**, 1218.
— — 1898, **38**, 597.
— Klin. Jb. 1898, **6**, 299.
- FRIEDBERGER, E. Zbl. f. Bakt. (Orig.) 1901, **30**, 336.
- GLENNY, A. T. & ALLEN, K. Journ. of Path. 1921, **24**, 61.
— & OKELL, C. C. Journ. of Path. 1924, **27**, 187.
— , POPE, C. G. & WADDINGTON, HILDA. Journ. of Path. 1925, **28**, 279.
- GLENNY, A. T. & WADDINGTON, H. samme, 1928, **31**, 403.
- LINDERSTRØM-LANG, K. Medd. Carlsb. Lab. 1923, **15**, No. 4.
- MADSEN, TH. Experimentelle Studier over Difterigiften, Disputats, København 1896.
- MADSEN, TH. & SCHMIDT, S. Zschr. f. Immun. Forsch. 1930, **65**, 357.
— & WALBUM, L. E. Meddelelser fra Statens Seruminstiut, 1917, **9**, I.
- MØRCH, J. R. & SCHMIDT, S. Zschr. f. Immun. Forsch. (under trykning).
- MORGENROTH, J. Zschr. f. Hyg. 1904, **48**, 177.
- PICK, E. P. & SCHWARZ, O. Biochem. Zschr. 1909, **17**, 491.
- RAMON, G. Ann. Pasteur, 1923, **37**, 1001.
— & GRASSET, E. C. R. S. B. 1926, **2**, 436.
- RENAUX, E. C. R. S. B. 1924, **1**, 964.
- ROUX, E. & YERSIN, A. Ann. Pasteur, 1888, **2**, 629.
— — — — 1889, **3**, 273.
— — — — 1890, **4**, 385.
- SCHMIDT, H. & SCHOLZ, W. Arch. f. Hyg. 1926, **96**, 172.
- SCHMIDT, S. Ann. Pasteur, 1928, **42**, 63.
— C. R. Acad. Sci. 1927, **185**, 1080.
- SØRENSEN, S. P. L. Enzymstudier II (Medd. Carlsb. Lab. 1908. 8).
— Medd. Carlsb. Lab. 1925, **15**, No. 11.
— — — — 1926, **16**, No. 8.
— & LINDERSTRØM-LANG, K. Medd. Carlsb. Lab. 1924, **15**, No. 6.
- WATSON, A. F. & LANGSTAFF, ELSIE. Bioch. Journ. 1926, **20**, 763.
- WALBUM, L. E. Studier over Dannelsen af de bakterielle Toxiner. Disputats, København 1922.
- WILLSTÄTTER, R., KRAUT, H. & ERBACHER, O. Ber. d. deutsch. chem. Ges. 1925, **58**, 2448.

BIOLOGISKE MEDDELELSER

UDGIVNE AF

DET KGL. DANSKE VIDENSKABERNES SELSKAB

6. BIND (KR. 18,10):

Kr. Ø.

1. LUNDBLAD, O.: Zur Kenntnis der Quellenhydracarinen auf Møens Klint nebst einigen Bemerkungen über die Hydracarinen der dortigen stehenden Gewässer. Mit 7 Tafeln und 5 Textfiguren. 1926	5.00
2. BØRGESEN, F.: Marine Algæ from the Canary Islands, especially from Teneriffe and Gran Canaria. II. Phæophyceæ. 1926 ..	6.00
3. OSTENFELD, C. H.: The Flora of Greenland and its Origin. 1926	3.35
4. FIBIGER, JOHANNES and MØLLER, POUL: Investigations upon Immunisation against Metastasis Formation in Experimental Cancer. With 5 plates. 1927	2.75
5. LIND, J.: The Geographical Distribution of some Arctic Micromycetes. 1927	1.50
6. BØRGESEN, F.: Marine Algæ from the Canary Islands, especially from Teneriffe and Gran Canaria. III. Rhodophyceæ. Part 1. Bangiales and Nemalionales. 1927	4.50
7. LINDHARD, J.: Nogle Undersøgelser over den respiratoriske Kvotient under kortvarigt Muskelarbejde. 1927	1.00

7. BIND (KR. 14,85):

1. RAUNKIÆR, C.: Dominansareal, Artstæthed og Formationsdominanter. 1928	1.75
2. PETERSEN, C. G. JOH.: On some Biological Principles. 1928 ..	2.00
3. VIMTRUP, BJ.: Undersøgelser over Antal, Form, Bygning og Overflade af Glomeruli i Nyren hos Mennesker og nogle Patte-dyr. 1928	1.30
4. BENSLY R. R. og VIMTRUP, BJ.: Undersøgelser over de Rouget'ske Cellers Funktion og Struktur. En Metode til elektiv Faryning af Myofibriller. 1928	1.00
5. THOMSEN, OLUF: Die Erblichkeit der vier Blutgruppen des Menschen, beleuchtet durch 275 Nachkommenschaftsindividuen in 100 AB (IV)-Ehen (nebst 78 Kindern, von denen nur der eine (AB)-Elter bekannt ist). 1928	1.00
6. KROGH, A. and HEMMINGSEN, A. M.: The Assay of Insulin on Rabbits and Mice. 1928	0.70
7. JOHNSSON, J. W. S.: L'Anatomie mandchoue et les Figures de Th. Bartholin, étude d'iconographie comparée. 1928	2.00
8. KEMP, TAGE: Om Kromosomernes Forhold i Menneskets somatiske Celler. 1929	1.75
9. WEIS, FR.: Fysiske og kemiske Undersøgelser over danske Hedejorder. Med særligt Henblik paa deres Indhold af Kolloider og Kvælstof. With a Resumé in English. 1929	8.25

Kr. Ø.

8. BIND (KR. 14,95):

- | | |
|---|------|
| 1. BØRGESEN, F.: Marine Algæ from the Canary Islands, especially from Teneriffe and Gran Canaria. III. Rhodophyceæ. Part II. Cryptonemiales, Gigartinales and Rhodymeniales. Les Mélobésières par M ^{me} Paul Lemoine. Avec 4 planches. 1929 | 4.50 |
| 2. THOMSEN, OLUF og KETTEL, KARSTEN: De menneskelige Isoagglutininers og tilsvarende Blodlegemerceptorers 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 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 diphthériques. 1930 | 2.00 |
| 7. LUNDBLAD, O.: Die Hydracarinen 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 |

9. BIND (under Pressen):

- | | |
|--|------|
| 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 anti-difteriske Serum's Stabilitets- og Neutralisationsforhold med særligt Hensyn paa Reaktionshastigheden imellem Toksin og Antitoksin. 1930 | 5.50 |

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab.
Biologiske Meddelelser, **IX**, 4.

ÉTUDE DES
TYPES BIOLOGIQUES DE
RAUNKIÆR
DANS LA FLORE AUTOEUR DE TOMBOUCTOU

PAR

O. HAGERUP

AVEC 5 PLANCHES



KØBENHAVN

HOVEDKOMMISSIONÆR: ANDR. FRED. HØST & SØN, KGL. HOF-BOGHANDEL
BIANCO LUNOS BOGTRYKKERI A/S

1930

Pris: Kr. 5,25.

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskabs videnskabelige Meddelelser udkommer fra 1917 indtil videre i følgende Rækker:

**Historisk-filologiske Meddelelser,
Filosofiske Meddelelser,
Mathematiske-fysiske Meddelelser,
Biologiske Meddelelser.**

Hele Bind af disse Rækker sælges 25 pCt. billigere end Summen af Bogladepriserne for de enkelte Hefter.

**Selskabets Hovedkommissionær er *Andr. Fred. Høst & Søn,*
Kgl. Hof-Boghandel, København.**

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab.
Biologiske Meddelelser, **IX**, 4.

ÉTUDE DES
TYPES BIOLOGIQUES DE
RAUNKIÆR
DANS LA FLORE AUTOUR DE TOMBOUCTOU
PAR
O. HAGERUP

AVEC 5 PLANCHES



KØBENHAVN

HOVEDKOMMISSIONÆR: ANDR. FRED. HØST & SØN, KGL. HOF-BOGHANDEL
BIANCO LUNOS BOGTRYKKERI A/S
1930

En hommage de reconnaissance et d'admiration à
C. RAUNKIÆR,
DOCTEUR ÈS-SCIENCES ET PROFESSEUR EN RETRAITE
À L'UNIVERSITÉ DE COPENHAGUE
à l'occasion de son 70ème anniversaire,
le 29 Mars 1930.

TABLE DES MATIÈRES

	Page
1. Introduction	7
2. Le vent et la dissémination des graines	10
3. Pluie et germination	14
4. Les Thérophytes (Th.) et les Chaméphytes bisannuelles	20
5. Les Hémicryptophytes (H.)	27
6. Les Chaméphytes (Ch.)	29
7. Les Phanérophytes (Ph.)	37
8. Autres types biologiques (G. et HH.)	42
9. Description systématique des types biologiques et de la distribution géographique de chaque espèce	44
10. Conclusions	101

PRÉFACE

AUG. CHEVALIER fut le premier qui étudia à fond la flore de Tombouctou. Ce savant a cependant exploré un terrain plus étendu que celui qui fait l'objet du présent ouvrage, et quelque peu différent de celui-ci; il a pu, pour cette raison, découvrir »autour de Tombouctou« d'autres espèces que moi. Aussi, comme CHEVALIER mentionne des plantes que je n'ai pas trouvées, j'en ai conclu que celles-ci devaient croître en-dehors des environs immédiats de la ville, que j'ai pu explorer de très près, par des excursions quotidiennes durant trois mois. Je me suis donc contenté pour cette raison de traiter les espèces que j'ai pu trouver moi-même dans la nature, et dont, pour les avoir vues moi-même, j'ai pu déterminer avec le plus de certitude le type biologique.

Le Dr. A. S. HITCHCOCK a déterminé (et publié en 1929 dans le Journ. Washington Acad. of Sciences, vol. 19, no. 14) les Graminées, le Dr. E. G. BAKER les Légumineuses, le Professeur, Dr. H. HARMS quelques Cucurbitacées et le Dr. G. KÜKENTHAL les *Cyperus* sp. Quant aux autres espèces, c'est moi-même qui les ai déterminées; dans certains cas, je n'ai pas eu à ma disposition les échantillons d'herbier nécessaires pour comparer, et j'ai mis alors un point d'interrogation après le nom des espèces en question.

La Fondation RASK-ØRSTED a bien voulu prendre partiellement à sa charge la traduction de l'ouvrage,

entreprise par M^{lle} I. CLAUSEN, et la Fondation Carlsberg m'a subventionné pour mes études en Afrique et ici, et sans ce gracieux appui, l'ouvrage n'aurait pas été mené à bonne fin. J'exprime ici mes remerciements respectueux pour l'appui scientifique et matériel dont j'ai pu bénéficier. Je dois un remerciement particulièrement chaleureux à toutes les autorités civiles et militaires françaises qui ont su, avec la bienveillance la plus grande et la plus inlassable, m'alléger la tâche dans cette contrée, dont le climat est l'un des plus brûlants et les plus désagréables de la Terre.

1. Introduction.

En qualité de membre de la »Mission O. OLUFSEN au Soudan français 1927«, j'ai parcouru le cours central du fleuve du Niger, et je débarquai le 5 juin près de la petite ville de Kouriomé, pour parcourir le trajet de 15 km. qui me séparait de Tombouctou, capitale de l'Ouest de l'Afrique centrale, située près de la frontière méridionale du Sahara, à $16^{\circ} 43'$ au Nord de l'Equateur.

Du côté du fleuve, la route traversait une prairie sans arbres, couverte d'un tapis brûlé de Graminées, qui ne devaient apparemment leur existence qu'à ce que leurs racines pénétraient jusqu'aux couches humides du sol. La monotonie de la végétation n'était coupée que par de rares et riches touffes d'herbe, de cette belle *Vitiveria nigritiana*, qui s'éllevait à hauteur d'homme, et qui commençait déjà maintenant, vers la fin de la période de sécheresse, à pousser des feuilles vertes et fraîches.

Cependant, la partie de la vallée couverte de Graminées vivaces cessa bientôt et à ce paysage familier succédèrent des formations de sable qui laissaient deviner la proximité du Sahara.

Soudain, la route s'engagea dans une forêt très particulière, composée presque uniquement d'*Acacia tortilis*, dont les exemplaires atteignaient 3 à 5 m. Les arbres, qui se trouvaient en pleine feuillaison, portaient une multitude de fleurettes d'un blanc jaunâtre saturant l'air tout vibrant

de chaleur d'un parfum sucré et fade, qui contribuait à rendre plus terrible encore le séjour dans cette contrée, dont le climat est l'un des plus torrides de la Terre.

Alors que gens et bêtes cherchaient autant que possible à s'abriter contre les rayons du soleil, les *Acacia* tendaient leurs branches horizontalement, comme s'ils cherchaient à recueillir autant de lumière solaire que possible. Ces arbres ne s'ombragent pas les uns les autres, et de grands espaces vides entre les exemplaires laissent apparaître le sable blanchâtre du Désert, entièrement dénudé, durant la sécheresse, de toute végétation de sous-bois.

Où l'oeil se porte dans la forêt, des épines d'*Acacia*, blanches et longues de plusieurs centimètres, dardent agressivement leurs pointes vers l'homme du Nord étonné, qui recueille avec convoitise les impressions que lui font les types de végétation les plus intéressants de cette contrée du désert tropical.

Pourquoi toutes ces épines? Moyen de défense contre les grands herbivores? Entre les arbres, on aperçoit un troupeau de chameaux; ils peuvent juste atteindre la couronne des arbres, et l'on voit les branches épineuses prendre l'une après l'autre le chemin de l'estomac de ces animaux, visiblement sans le moindre inconvénient pour eux. Même les petites gazelles mangent les épines de 5 à 10 cm. des *Balanites*, et les grands troupeaux de zébus ne survivent à la sécheresse qu'en mangeant les branches terriblement épineuses de l'*Acacia*. (CHEVALIER).

Dans les terrains découverts, il n'y a presque jamais de calme complet dans les environs de Tombouctou. Mais entre les *Acacia*, il y a de l'abri. L'été, lorsque la température dépasse presque quotidiennement 40°, lorsque l'air est chargé d'humidité, un séjour dans la forêt, fut-il même

de courte durée, est terrible. Aussi, la vue au loin de la tour de la fameuse mosquée, dont la pointe se dessine d'abord avec un oeuf d'autruche blanc apparaissant au-dessus de la cime verte des *Acacia*, fut-elle pour nous comme une délivrance. Bientôt, nos pieds foulèrent les rues sablonneuses de cette ville étrange, où les troncs verts de *Parkinsonia* se balancent au souffle brûlant du vent. Puis il nous fut servi de l'eau, cette précieuse boisson dont dépend si directement toute vie dans cette contrée aride.

Du haut du toit d'une des maisons les plus hautes de la ville, l'oeil peut s'orienter parfaitement sur les formes de la végétation et des environs de Tombouctou:

1) Vers le Sud, presque jusqu'au Niger, tout le paysage est couvert par la forêt dont nous avons déjà parlé, où l'*Acacia tortilis* constitue l'espèce dominante. Cette forêt s'étend jusqu'à Tombouctou, qui avoisine:

2) des formations de dunes, où les arbres sont épars, laissant le sable à nu sur de grands espaces. Ces dunes, hautes le plus souvent de 5 m environ, se trouvent à l'Est, à l'Ouest et au Nord de la ville, où le terrain se fait petit à petit plus régulier, laissant deviner au loin le grand désert de sable.

3) Au creux des dunes, de petites nappes d'eau scintillent ça et là, — derniers vestiges sans doute des lacs, qui deviennent de plus en plus petits à mesure que la période de sécheresse avance; sur les bords, on distingue une sombre zone limoneuse couverte de plantes.

Un examen plus approfondi démontre cependant que ces trois types de végétation différaient profondément les uns des autres, suivant le rôle tout-à-fait prépondérant que joue l'approvisionnement d'eau dans ces contrées désertiques.

Mais cela signifiait à son tour que la flore devait pouvoir donner un excellent échantillon de la manière dont les types biologiques se répartissent aux Tropiques, — question jusqu'ici très imparfaitement examinée. Je résolus donc d'entreprendre des études sur un terrain suffisamment réduit pour que des excursions journalières faites à pied durant les trois mois environ que dura le séjour à Tombouctou (du 5 juin au 30 août) permîssent un examen approfondi.

Le terrain ainsi exploré devint donc une ceinture large de 3 km environ, entourant la ville.

Avant de passer aux recherches proprement dites, il sera cependant nécessaire de mentionner les points essentiels des conditions climatériques dont dépendent le plus grandement les plantes. Mon séjour à Tombouctou tomba sur une époque assez »heureuse« pour me permettre d'observer les plantes pendant les saisons les plus intéressantes, à savoir toute la saison des pluies (c'est-à-dire l'été) et le début et la fin de la période de sécheresse (c'est-à-dire l'hiver).

2. Le vent et la dissémination des graines.

Généralement, le soleil darde ses rayons brûlants sous un ciel sans nuages, et l'air est presque sans mouvement. Mais dès le début de l'été, des changements très subits se produisent: de puissantes tempêtes de poussière arrivent de l'Est pour souffler sur la contrée pendant une ou deux heures.

Dès les premiers jours de notre séjour à Tombouctou, nous fûmes témoins à plusieurs reprises de ces tornades. On les voit venir à distance; tout l'horizon semble commencer à s'élever en l'air, le sable du désert est soulevé

de plus en plus haut, jusqu'à ce qu'un tapis d'un jaune vénimeux paraisse se dérouler sur le ciel. Bientôt, la forêt d'*Acacia* commence à disparaître, d'abord les arbres les plus éloignés, puis les plus proches, — la terre, absolument desséchée, est projetée en l'air par longues bandes, jusqu'à 50 m au-dessus des plus hautes cimes d'arbres et des maisons, — tout comme chez nous, lorsque la neige est balayée par les grands ouragans. Le soleil disparaît subitement, et le premier coup de vent traverse la maison avec un éclat; portes et fenêtres cèdent à grand fracas, les masses brûlantes et poussiéreuses s'abattent dans les pièces, balayant tout, pénétrant même dans les plus petites fissures, les montres, les appareils photographiques, etc. En grande hâte, on barricade toutes les ouvertures de la maison, à grand renfort de meubles et d'objets détachés, cependant que les yeux, le nez et les poumons se remplissent de la fine poussière rouge du désert, vous obligeant à vous rotter les yeux et à chercher la respiration, — tandis que sur la route, les nègres s'enfuient en hurlant, se protégeant la bouche à l'aide d'un chiffon. La poussière pénètre dans les vêtements, et le lendemain, on constate que les vêtements de nuit trempés de sueur et le corps lui-même ont pris la teinte blême du désert.

Là-haut sur le toit plat d'argile de la forteresse, des nègres sont occupés à jeter par-dessus le parapet de grands amas de terre, et la vue de ce spectacle vous donne une idée très nette des quantités de matériaux que déplace chaque tornade. Et si l'on s'avise de toucher à l'une de ces plantes du désert au poil touffu, on voit se soulever un nuage de poussière, comme lorsqu'on touche chez nous un *Lycoperdon*. Plus avant dans l'été, on voit que l'ouragan ne transporte pas seulement des matières inorganiques,

mais aussi des graines de plantes; en effet, même sur les toits les plus éléves (à 5 m au-dessus du sol), il pousse une riche végétation de *Cenchrus*, de *Portulacca*, de *Pennisetum*, de *Tribulus*, etc., et ce sont même souvent des espèces à grandes graines, ce qui revient à dire que les tornades jouent un rôle énorme au point de vue de la distribution géographique des plantes, et l'on s'aperçoit bientôt que presque toutes les espèces croissant autour de Tombouctou sont très nettement adaptées à la dissémination des graines par le vent. Il n'y a que de très rares espèces dont les graines ne se prêtent pas à la dissémination par le vent: il en est ainsi par exemple des *Balanites*, dont les drupes (dites »dattes d'esclaves«) — d'une vente courante sur le marché — présentent un »noyau« de la grosseur et de la lourdeur d'une datte, ne pouvant certainement pas être soulevé par le vent.

Momordica balsamina présente un fruit d'un jaune rouge flamboyant dont la graine est entourée d'une couche charnue et sucrée, très hautement appréciée par les nègres et les oiseaux. Ils crachent les graines, mais elles ne sont pas trop lourdes pour permettre au vent de les soulever. Des fruits charnus et colorés se retrouvent en outre chez les autres Cucurbitacées, *Coccus* et *Zizyphus*.

Les graines de certaines espèces sont susceptibles occasionnellement d'être disséminées épisodiquement, surtout celles dont les fruits sont pourvus de piquants, comme *Neurada*, *Cenchrus*, *Achyranthes* et *Pennisetum*, mais même ceux-ci sont transportés le plus souvent par le vent, les piquants servant à donner prise au vent, tandis que les particules de terre mobiles les poussent. Chez *Boerhaavia verticillata*, le fruit est pourvu de 5 glandes pédonculées qui adhèrent très fortement. Celle-ci et *Cenchrus*

constituent les seules espèces dont on trouve fréquemment les fruits sur ses vêtements.

Les fruits projetant les graines par l'ouverture ne se rencontrent que chez de rares espèces, comme *Euphorbia* et certaines Légumineuses; ainsi, *Rhynchosia* projetait ses graines à plus d'un mètre de la cosse.

De beaucoup la plus grande partie des espèces de graines présentent la faculté de tirer profit des grands ouragans pour s'assurer une dissémination même très effective; et c'est pour cette raison que les graines sont adaptées à la dissémination par le vent: la graine elle-même est ainsi en général petite et légère, mais fréquemment entourée de grandes globules remplies d'air pour la prise du vent, d'une valeur morphologique variable, comme des carpelles desséchées, des bractées, des bractéoles, des filaments laineux, des piquants etc.

Le fruit du *Calotropis* est remarquablement vésiculeux et présente la grosseur d'une pomme de dimensions moyennes; il est en outre sphérique, très léger et susceptible de rouler et de sauter au gré du vent, même sur terrain irrégulier. On retrouve également ces globules d'air sur les fruits d'*Acacia albida*, *Crotalaria* et *Pavonia Kotschyi*. D'autres fruits sont en forme de disque et peuvent rouler comme une pièce de monnaie lorsque le vent s'engouffre sous le bord extérieur. Il en est ainsi par exemple de *Semonvillea* et de *Neurada*. Les fruits des Graminées sont petits et entourés de petites glumes remplies d'air. Chez *Aristida*, l'arête est en outre pourvue de trois longues branches divariiquées auxquelles le vent prend facilement.

Les fruits des Composées et les graines des Asclépiadées sont pourvus de longs filaments etc. L'un des caractères d'adaptation les plus dominants, c'est cependant la forme

minuscule des graines; puisque le vent peut soulever les grains de sable beaucoup plus lourds, à plus forte raison ces légères petites graines doivent-elles voler au gré du vent.

3. Pluie et Germination.

Vers la fin d'un ouragan, il arrive que la pluie se mette à tomber, abattant vers le sol la poussière, qui est transportée par les rues sous forme de torrents de boue, — la ville se trouvant située au sommet d'une dune vaguement arrondie. La pluie tombe le plus souvent le soir entre 8 h. et minuit, ou bien la nuit (parfois également pendant le jour) en puissantes averses, pendant que les éclairs se suivent sans interruption. Une eau sale et jaunâtre, pleine de la poussière du désert que l'ouragan a semée sur la ville, tombe en ruisseaux des toits d'argile plats. Sous ces jets d'eau de fortune, la jeunesse de la ville se donne rendez-vous pour goûter ce plaisir, bien rare dans ces contrées, de prendre une douche; ils s'ébattent joyeux et dansent en hurlant, cependant que les femmes viennent remplir leurs cruches de *Lagenaria* du précieux liquide; on aperçoit un nègre en uniforme bariolé qu'il s'agit avant tout de ne pas mouiller, se précipiter à travers les ruisseaux écumants, qui s'enfoncent profondément dans le sable, en formant sur les bords une ceinture sombre de graines déposées par le courant. Une partie de la pluie s'amarre en petits lacs dans les creux du terrain, mais lacs et ruisseaux disparaissent relativement vite, absorbés par le sable poreux; je vis ainsi le niveau d'un lac nouvellement formé baisser d'un mètre dans l'espace d'une nuit. Dès le lendemain, le soleil déssèche à nouveau les couches supérieures de la terre, et ces courtes averses, auxquelles succèdent des périodes de sécheresse, ne sont guère utiles qu'aux plantes

dont les racines pénètrent jusqu'aux couches profondes de la terre, où l'air entre les particules de terre est humide.

Partant de ces considérations, il est extrêmement intéressant de remarquer à quelle époque la germination des graines a lieu. Sans doute serait-il justifié de présumer qu'au moins certaines graines mettraient à profit les premières averses pour germer, afin d'obtenir une période de végétation aussi longue que possible, mais il n'en est pas ainsi. Déjà en mai, il tomba un peu de pluie, et au mois de juin, on put même enregistrer plusieurs grosses averses : en dépit de cela, si étrange que cela paraisse, pas une seule plantule ne perça le sable nu. La germination ne commence que pendant la seconde moitié de la saison des pluies, alors que la quantité de pluie a atteint son maximum, et que les intervalles qui séparent les averses sont aussi courts qu'ils peuvent le devenir à Tombouctou. Ce sont de toute évidence les périodes de sécheresse qui présentent le plus grand danger pour les faibles plantules, dont le premier but consiste à atteindre avec une racine primaire aussi longue que possible l'eau de pluie qui s'enfonce. Il suffit que ces chétives plantes soient exposées à quelques jours seulement de sécheresse pour qu'elles meurent en grand nombre. Alors que par exemple un grand nombre de plantes annuelles désertiques du Sahara septentrional mettent précisément à profit les premières pluies (MURBECK, 1919, pag. 35), les espèces qui poussent dans ces régions de pluies d'été sont ainsi faites qu'elles ne profitent pas de la première occasion pour germer, mais »attendent« le moment le plus favorable.

En considérant la figure hydrothermique ci-dessous (fig. 1), on verra que le pointillé marquant la pluie accuse un maximum

très accentué qui tombe en juillet. Cela montre également que la durée des intervalles critiques de sécheresse entre les averses a maintenant atteint son minimum. C'est alors seulement que la germination commence, avec une soudaineté surprenante. Ce n'est pas comme chez nous, pour les

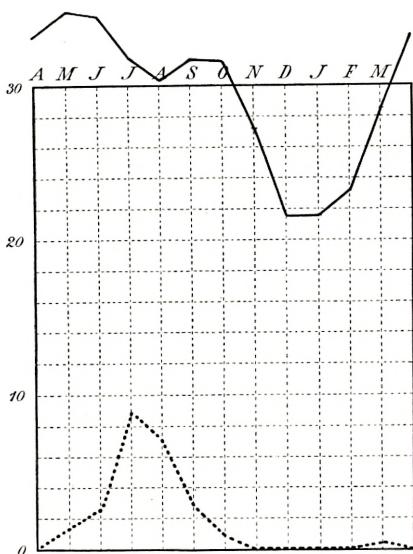


Fig. 1. Figure hydrothermique de Tombouctou.

plantes printanières, où une espèce paraît d'abord, puis une autre au bout de quelques semaines. Non, à Tombouctou, toutes les espèces et tous les individus germent en même temps, dans l'espace de quelques jours (1 à 3). Comme par miracle, on voit un jour le sol se soulever en petits monticules, sous lesquels on distingue de petites tiges jaunes et recroquevillées, qui se redressent dès le lendemain et portent des

feuilles vertes. Ainsi, le sable aride et nu se recouvre en quelques jours d'un frais tapis vert où les premières fleurettes rayonnent déjà au soleil.

L'air est maintenant saturé d'humidité, et la température dépasse 40° à midi. La terre étant fertile, les plantes ont les meilleures conditions possibles, — cependant que les êtres humains déperissent. Pour les plantes, il s'agit avant tout d'exploiter les chances que le climat leur donne et de sortir saines et sauvées de la période la plus critique de leur vie: la germination. En 1927, la germination à Tombouctou eut lieu entre les 10 et 15



Fig. 2. Plantule fleurissante d'une Chaméphyte, *Farsetia ramosissima*, d'environ 16 jours. $\times \frac{5}{6}$.

Vidensk. Selsk. Biol. Medd. IX, 4.

Fig. 3. Plantule fleurissante d'une Chaméphyte, *Gynandropsis pentaphylla*, d'environ 16 jours. $\times \frac{5}{6}$.

2

juillet; plus avant dans l'été, il n'y a plus de germination dans les terrains secs.

Le développement de la plantule se fait également avec une rapidité verligineuse. Ainsi, l'espèce commune de *Boerhaavia repens* avait déjà semé ses graines 8 ou 10 jours après que la plante mère avait germé. Et dans l'espace d'une quinzaine, la plupart des autres espèces portaient des fleurs, voire même des fruits (comme *Tribulus*). Quel Phanérogame pourrait présenter dans d'autres climats un cours de vie aussi rapide? (Voir Fig. 2 et 3).

Les feuilles de certaines espèces présentent un dessous d'un rouge vif, pour se protéger sans doute de la réverbération de la lumière. A peine 8 jours après la germination, le marché de Tombouctou offre une richesse de couleurs vertes et rouges, formées en longues bandes irrégulières qui montrent le cours suivi par les ruisseaux de pluie. La forêt d'*Acacia* ressemble à une savane, dont le sous-bois est formé de plantules poussées des graines qui sont venues chercher abri sous les arbres au cours des tempêtes, comme les flocons de neige dans les forêts de chez nous. Les dunes sont couvertes d'une belle verdure printanière, et les gouttes d'eau brillent sur les feuilles des Graminées. Les gazelles et les bêtes fauves quittent leur gîte près de l'eau pour rôder dans les environs, car maintenant, il y a de la nourriture partout. Les tisserins happent en chantant les brins d'herbe, et bientôt, les premiers nids se balancent au sommet des *Acacia*, tandis que les premiers gros fourmilions s'ébattent lourdement dans l'air. Les grenouilles coassent et les premiers serpents sortent de leur sommeil, laissant sur leur passage de longs sillons dans le sable. Voilà le printemps à Tombouctou!

Nous avons vu dans ce qui précède comment les graines de presque toutes les espèces étaient disséminées partout; durant les mauvaises saisons qui vont suivre, la nature procède elle-même à une »sélection naturelle« qu'il est fort intéressant de suivre. Il en résulte que vers la fin de la période de sécheresse, on trouve les stations d'inégale humidité peuplées de facies spéciales des espèces qui ont su, dans un endroit donné, se tirer le mieux d'affaire. La flore primaire présente un tout autre aspect pendant la période pluvieuse, où les conditions sont les meilleures possibles, et où les graines de toutes les espèces peuvent germer où qu'elles soient tombées. Grâce à cette dissémination caractéristique, la flore est partout d'une étonnante uniformité. La table ci-dessous servira à illustrer la composition de cette flore d'été éphémère; suivant la méthode statistique de RAUNKIÆR, il a été pris:

25 échantillons de $^{1/10}$ m²:

Boerhaavia repens	100 %
Phyllanthus niruri	32 -
Tribulus terrestris	12 -
Gieseckia pharnaceoides	8 -
Corchorus tridens	8 -
Sesamum alatum	8 -
Chloris Prieuri	4 -
Eragrostis ciliaris	4 -
Gynandropsis pentaphylla . . .	4 -

Le terrain exploré se trouvait situé sur une dune un peu en dehors de Tombouctou, où, un mois plus tôt, il n'y avait pas une ombre de végétation.

4. Les Thérophytes (Th.) et les Chaméphytes (Ch.) bisannuelles.

La figure I démontre que la pluie atteint son point culminant très soudainement, les intervalles entre les averses devenant de plus en plus longs. Une période sèche, fut-elle seulement de quelques jours, est dangereuse surtout pour les jeunes plantules. Il arrive déjà au mois d'août que la pluie fasse défaut durant toute une semaine, et sur les lieux les plus élevés, les plantes commencent alors à se faner; les feuilles s'enroulent et se disposent verticalement pour que les rayons du soleil ne les frappent que sur un angle aussi petit que possible, tout en laissant apparaître leur dessous rouge. Les Thérophytes ne forment plus ni fleurs ni feuilles et seuls les derniers fruits formés arrivent à mûrir. Vers la fin du mois d'août, la courte période de végétation proprement dite de la flore éphémère est terminée, et dès le mois de septembre, on voit les Thérophytes mortes sur le sable brûlant. Au cours de la période de sécheresse, elles finissent par disparaître, soit brûlées, soit mangées par les mammifères ou les insectes, et les derniers restes sont enfin balayés par le vent.

Les individus qui ont germé dans les endroits les plus arides ne vivent souvent que quelques semaines; il en est bien autrement de la vie des plantes qui croissent sur les terrains bas, et qui peuvent mettre à profit l'humidité du sol; un grand nombre d'exemplaires peuvent dans ce cas traverser la période de sécheresse comme Chaméphytes. La flore en question présente de nombreux et intéressants exemples qui montrent qu'une espèce donnée peut représenter 2 (et même parfois 3) différents types biologiques. Et cela est le cas précisément des espèces les plus com-

munes, comme les *Boerhaavia*, *Tribulus*, *Farsetia*, *Sesamum*, *Amaranthus*, *Gynandropsis*, *Ipomoéa*, *Portulacca* et autres, que j'ai tous trouvés vers la fin de la période de sécheresse croissant isolément comme individus vivaces (Ch).

Ces exemplaires, qui sont persistants, présentent en outre la particularité d'être toujours verts en toute saison et de développer un très petit nombre de feuilles et de fleurs, de sorte que les plantes recueillies peuvent porter des fruits à tous les stages de leur développement. Le repos en hiver n'est donc que relatif, il ne se forme pas à proprement parler de bourgeons persistants recouverts d'écaillles,— feuilles et entre-noeuds sont seulement plus petits en hiver. C'est le cas non seulement des arbres, mais aussi des espèces dont, normalement, tous les individus sont vivaces.

Les Phanérophytes sont les seules qui demandent plusieurs années pour pouvoir porter des fleurs; chez les autres types biologique les individus fleurissent l'année même où ils ont germé. Et dans un climat tropical moins périodique, peut-être certaines des espèces qui, à Tombouctou, sont des Thérophytes, pourraient-elles continuer à vivre sous forme d'autres types biologiques. On voit donc que dans de nombreux cas, le type biologique n'est pas caractère constant d'une espèce donnée, ainsi que c'est le cas, le plus souvent, de la flore des régions plus septentrionales.

On trouve près de Tombouctou différentes associations de Thérophytes, chacune spécialement adaptée aux conditions offertes par la station où elles croissent. Conformément à ce qui précède, on voit que les plantes ne fleurissant qu'une fois se répartissent en plusieurs types qui diffèrent entre eux tant au point de vue de leur durée d'existence qu'au point de vue morphologique. Ainsi, les

espèces éphémères mentionnées ci-dessus, croissant dans les stations les plus sèches, présentaient cette caractéristique que leur vie ne dépasse pas la moitié d'une période de pluie (c'est-à-dire env. 10 jours à deux mois). Les premiers axes formés se développent tout de suite sous forme de poussée ascendante, dont la hauteur peut varier entre 15 et 35 cm, et il ne se forme point de rosette à la base de la tige primaire.

Chose curieuse, il existe également une flore de Thérophytes d'espèces annuelles estivales dans les terrains très humides et très vaseux, c'est-à-dire dans les endroits qui, au cours de l'inondation (durant la période pluvieuse) ont été submergés. Lorsqu'au cours de la période de sécheresse l'eau baisse de nouveau, le terrain mis à sec se recouvre d'un tapis serré de Graminées, de Cypéracées, etc., caractérisées par leur petite taille (5 à 15 cm de haut) et par leur forme cespitueuse. Ces espèces présentent souvent une rosette de feuilles à la base; elles forment sans cesse de nouvelles pousses et peuvent croître l'hiver comme l'été parce qu'elles ont toujours libre accès à l'eau, grâce à l'humidité du terrain où elles poussent. Elles ne meurent que lorsque les lacs sont de nouveau remplis d'eau, mais à ce moment-là, beaucoup de ces Thérophytes ont végété pendant au moins $\frac{3}{4}$ d'année. A mesure que l'eau baisse, les graines germent sur la terre nue, et l'on trouve ainsi des facies à différentes distances de l'eau, chose que nous illustrerons de plus près par les analyses statistiques ci-dessous, opérées dans de petits étangs à l'ouest de la ville. Il a toujours été pris 25 échantillons de $\frac{1}{10} \text{ m}^2$ d'après la méthode de RAUNKIÆR. La végétation des terrains les plus bas est mentionnée d'abord, et porte pour ce motif les plus petits numéros.

1. A proximité de l'eau, la végétation présentait en un endroit donné la composition suivante:

	%	Type biologique
<i>Bergia ammannoides</i>	100	HH.
<i>Ammania senegalensis</i>	84	HH.
<i>Fimbristylis diphyllea</i>	84	Th.
<i>Cyperus pygmaeus</i>	4	Th.
<i>Anticharis linearis</i>	8	Th.
<i>Scirpus supinus</i>	8	Th.

Près de l'eau les deux petites Hélophytes, *Bergia* et *Ammania* constituent donc les espèces dominantes. Mais dans d'autres terrains également bas, on trouve des associations pures de petites Cypéracées, où particulièrement *Cyperus pygmaeus* et *Fimbristylis diphyllea* dominant souvent totalement, et où *Oldenlandia capensis* peut former localement le gros de la végétation.

2. Si nous abandonnons le pré vaseux aux Thérophytes pour examiner la végétation autour de la limite supérieure du terrain submergé, nous voyons que les tables ci-dessous montrent de quelle manière caractéristique les types biologiques changent, les Thérophytes commençant à céder la place à d'autres types biologiques:

	%	Type biologique
<i>Fimbristylis diphyllea</i>	100	Th.
<i>Eragrostis albida</i>	100	H. & Th.
<i>Oldenlandia capensis</i>	52	Th.
<i>Digitaria marginata</i>	16	H. & Th.
<i>Cynodon dactylon</i>	12	H.
<i>Anticharis linearis</i>	12	Th.
<i>Scoparia dulcis</i>	8	Th. & Ch.

La végétation qui se trouve à la limite séparant le pré de la dune est intéressante à plusieurs points de vue. C'est en réalité ici que se trouvent les meilleures stations autour de Tombouctou, car ici, les plantes ne sont pas menacées par l'inondation, et en toute saison, elles ont accès aux couches humides du sol par leurs racines; grâce à cela, les espèces croissant ici ont la vie relativement longue, et nous rencontrons ici la plupart des Hémicryptophytes, si rares dans cette flore.

Et pour ce qui concerne les herbes hapaxanthiques, elles ont pris dans cette région intermédiaire un développement en type spécial; elles sont en effet devenues bisannuelles, caractérisées par leur hauteur; les moins hautes ont plus de 35 cm et les exemplaires les plus élevés atteignent de 2 à 4 mètres. Sur les bords du Niger, on voit souvent de véritables »forêts« de ces herbes géantes dont les couronnes, portées par un long et solide »tronc«, peuvent sortir de l'eau lorsque les inondations commencent. Il y a ainsi beaucoup d'espèces de *Sesbania*, d'*Aeschynomene*, de Malvacées, etc.

Ces bisannuelles (qui ne présentent souvent qu'une rosette peu développée formée de grandes feuilles basilaires), sont précisément en raison de leur grande taille moins exposées à succomber sous l'inondation que les petites Thérophytes croissant dans la vase. Certaines peuvent assurément vivre plus d'une année, mais elles ne fleurissent qu'une seule fois.

L'espèce bisannuelle qu'on rencontre le plus ordinairement autour de Tombouctou est *Ambrosia senegalensis*, qui germe pendant la période de pluie et qui, au cours de la période de sécheresse, se développe en plante d'env. 35 cm de haut, pourvue de nombreuses pousses dressées sans

ramifications, portant de nombreuses feuilles mais point de fleurs. Cet état végétatif se termine seulement à la saison de pluie suivante, car les pousses deviennent alors deux fois plus longues et se terminent par une grosse inflorescence composée.

Contrairement à nos bisannuelles familières, qui sont des Hémicryptophytes, il faut considérer celles qui croissent près de Tombouctou comme Chaméphytes, parce que leurs boutons survivent à toutes les saisons au-dessus de l'écorce terrestre. Quelques individus de certaines espèces (comme *Solanum nigrum*) peuvent même vivre plus d'une année, et ils forment alors un intéressant intermédiaire entre les autres Chaméphytes ou plutôt les Nano-Phanérophytes, tout en laissant peut-être deviner la manière dont il faut s'imaginer que ces types biologiques descendent les uns des autres.

Un troisième type de Thérophytes est représenté par *Mollugo cerviana* qui diffère des autres Thérophytes croissant en terrain sec en ce qu'il est pourvu d'une rosette très accentuée, formée de grandes feuilles, à la base de l'axe primaire. C'est une plante très fine et délicate, le plus souvent haute de seulement 10 cm environ; dans l'espace de quelques semaines, ses premières graines sont déjà mûres. Sans doute une seule averse pourrait-elle suffire pour lui permettre d'accomplir tout son petit cours de vie, mais à Tombouctou, où les conditions sont bien meilleures que cela, elle continue à former de nouveaux axes fleuris tant que dure la période de pluie. Elle contraste beaucoup au milieu des robustes Thérophytes des pluies d'été sur les dunes; elle est visiblement adaptée pour vivre dans les conditions moins avantageuses (au point de vue de la chaleur surtout) qui s'offrent dans les régions des

pluies d'hiver septentrionales. Ce point de vue s'accorde avec le fait que l'espèce est répandue jusqu'en Europe du Sud.

Une étude plus approfondie montrerait sans doute qu'il y a lieu de distinguer les Thérophytes (Nano-Thérophytes) des déserts aux pluies d'hiver comme type spécial, adapté à se contenter d'un minimum de chaleur et d'eau, chose qu'on reconnaît à la petite taille des individus; peut-être la rosette fait-elle même fonction de réservoir, pour l'eau ou autre aliment rapidement recueilli.

K. GRAM m'a montré une collection d'espèces provenant du Sahara septentrional, et J. CLAUSEN une collection de la Californie, et dans les flores des deux contrées, on retrouvait un nombre assez important de ces Thérophytes hautes de quelques centimètres seulement, pourvues de rosette et d'un axe primaire presque sans ramifications; et beaucoup d'entre elles n'avaient reçu qu'une seule averse durant tout leur cours de vie.

Les conditions systématiques montrent également que les Thérophytes de Tombouctou diffèrent sensiblement des espèces qu'on rencontre dans les pays méditerranéens, — qui sont surtout des Caryophyllacées et des Crucifères. En effet, près de Tombouctou, on ne rencontre point de Caryophyllacées, mais une seule Crucifère, (*Farsetia*), le plus souvent en forme de buisson (Ch.). La plupart des rares Thérophytes originaires d'ici sont des Graminées.

O. PAULSEN démontra déjà (1911, p. 141) que les Th. de longue durée sont le plus richement représentées dans les contrées septentrionales où l'été n'est pas trop aride. Plus loin vers le Sud, les espèces éphémères augmentent progressivement en nombre.

5. Hémicryptophytes (H.).

La table p. 23 a déjà montré comment, à la limite supérieure de la région des inondations, les Thérophytes sont remplacées par des Hémicryptophytes. On rencontre ce type biologique en nombre le plus grand à partir de 0 jusqu'à 2 m du pied de la dune, où l'humidité enraye partiellement les tourbillons de sable si dangereux, — et il ne se manifeste que chez quelques Graminées. La table ci-dessous touchant une série d'échantillons statistiques pris dans cette curieuse région intermédiaire montre la composition de la végétation :

	$25 \times \frac{1}{10} \text{ m}^2$	%	Type biologique
Eragrostis albida	100		H.
Digitaria marginata	44		H.
Scoparia dulcis	24		Th. (& Ch.)
Vahlia oldenlandioides	12		Th. (- Ch.)
Ambrosia senegalensis	4		Th. (- Ch.)

Au pied des dunes, nous trouvons donc une étroite ceinture où les Hémicryptophytes dominent; mais celles-ci manifestent aussi une tendance à devenir Th., car les plantules fleurissent dès l'année de la germination, et un grand nombre succombe ensuite au cours de la période de sécheresse suivante, — ce qui est par exemple fréquemment le cas de *Latipes*. *Scoparia*, très commune, est Ch. tant qu'elle croît sur la dune, mais le plus souvent, elle pousse en terrain plus bas, et reste alors Th. Il en est de même de *Vahlia*. Enfin, *Ambrosia* représente les grandes espèces bisannuelles antérieurement citées, qui caractérisent si bien la région intermédiaire.

Le fait de la présence, dans l'endroit mentionné, des H. s'explique peut-être par cette circonstance que la plupart des espèces ne supportent ni la submersion ni l'invasion par les tourbillons de sable. Plus haut sur la dune, se trouve exceptionnellement le *Cynodon*, mais les seuls H. réellement originaires de ces lieux ne sont guère que *Cyperus conglomeratus* dont les formations cespiteuses sont souvent remplies de sable mouvant, ce qui pourrait peut-être faire considérer cette plante comme Géophyte. Parfois, seules les feuilles sortent du sable, mais elle règle alors elle-même la profondeur en développant des pousses verticales à entre-noeuds tendus. Elle présente en outre cette particularité d'être, autant que je sache, la seule de la flore qui ne fleurisse pas l'année de la germination, mais qui doit passer par une année de »consolidation« avant de pouvoir porter des fleurs.

Parmi les autres Hémicryptophytes il y en a qui présentent des stolons radicans (*Sporobolus*, *Chloris gayana*, *Cynodon*), capables de propager la plante végétativement. Cependant, *Eragrostis pallescens*, espèce la plus abondante, présente une grande touffe serrée, qui rappelle étonnamment bien nos touffes de Graminées familières.

Dans la région des savanes, plus loin vers la Sud, et sur les bords du Niger, les H. sont beaucoup plus nombreuses, et forment, avec les Graminées annuelles, la partie principale du tapis de végétation.

Quelques H. montrent une tendance marquée à devenir Chaméphytes, les entre-noeuds inférieurs des brins étant longs et présentant des pousses latérales végétatives, persistantes, comme chez *Cynodon*, *Sporobolus*, *Chloris gayana*; enfin, ceci est toujours le cas de *Panicum neglectum* (Ch. typique). Il est ainsi naturel de supposer que les H. descendent des Ch.

6. Chaméphytes (Ch.).

A la limite supérieure de la région des inondations, où les H. se trouvent toujours, les Chaméphytes commencent à se manifester. Les échantillons statistiques suivants montrent comment la végétation peut être composée, les échantillons étant pris à une hauteur de 2 m environ au-dessus du niveau de l'eau:

	25 échantillons de $\frac{1}{10} \text{ m}^2$	%	Type biologique
Eragrostis pallescens	64		H.
Cynodon dactylon	64		H.
Eragrostis albida	8		H.
Scoparia dulcis	4		Ch.
Aristida adscensionis (& A pal-			
lida)	4		"
Échantillons à vide	4		"

Les échantillons vides montrent que la végétation commence à se clairsemmer, la station se trouvant plus haut, au pied de la dune proprement dite, — et nous trouvons maintenant des espèces d'*Aristida*, Graminées Ch. typiques, qui composent une partie souvent importante de la végétation des dunes.

Au milieu de la même dune, la végétation présentait la composition suivante:

	%	Type biologique
Tephrosia purpurea	56	Ch.
Aristida adscensionis	36	Ch.
Heliotropium undulatum	16	Ch.
Cyperus conglomeratus	16	H.
Indigofera sessiliflora	4	Ch.
Chrozophora brocchiana	4	Ch.
Balanites aegyptiaca	4	M.
Launaea integrifolia	4	Ch.
Échantillons à vide	8	

Sur la dune sèche proprement dite, les espèces dominantes sont donc des Ch., et les Légumineuses forment enfin une partie caractéristique de la végétation. C'est une règle connue qu'on trouve beaucoup de Légumineuses dans les endroits les plus secs, détail qui est en rapport sans doute avec la manière particulière dont ces plantes assimilent l'azote.

Même sur les sommets les plus desséchés des dunes, on trouve toujours de la végétation pendant la période de sécheresse; les individus sont cependant épars, laissant entre eux de grands espaces nus. On trouve en quelques endroits certains individus en forme d'arbisseaux, comme *Leptadenia spartium*, *Zizyphus jujuba*, *Acacia tortilis* et *Panicum neglectum*. En d'autres endroits, ce sont les sous-arbisseaux qui dominent, et le plus souvent, on trouve donc:

soit 1) une végétation de Glumiflores, où les espèces dominantes sont *Aristida* (*A. adscensionis* & *pallida*) et *Cyperus conglomeratus*,

ou bien

2) une végétation de Légumineuses, que nous illustrerons le plus clairement par les analyses suivantes:

	25 × 1/10 m ²	%	Type biologique
<i>Aristida</i> (<i>A. adscensionis</i> & <i>pallida</i>)	60		Ch.
<i>Cyperus conglomeratus</i>	64		H.
<i>Tephrosia purpurea</i>	4		Ch.
<i>Leptadenia lancifolia</i>	4		M.
Echantillons à vide	16		

Sur un autre sommet de dune aride, l'analyse donna le résultat suivant:

	%	Type biologique
Tephrosia obcordata	60	Ch.
Cyperus conglomeratus	20	H.
Aristida pallida	16	Ch.
Farsetia ramosissima	4	Ch.
Tephrosia purpurea	4	Ch.
Echantillons à vide	28	

Dans d'autres stations analogues, *Tephrosia purpurea* joue le rôle d'espèce dominante; on trouve également, quoiqu'en nombre moins grand, *Rhynchosia*, *Crotalaria arenaria*, *Indigofera diphylla* et *I. sessiliflora*.

On voit donc que dans les endroits les plus désertiques, ce sont les Chaméphytes qui dominent pendant la sécheresse, et *Cyperus conglomeratus*, de forme cespiteuse, et ressemblant à une Graminée, fait contraste avec les autres espèces par son étrange aspect.

Les Chaméphytes diffèrent profondément les unes des autres, et présentent une série de types qui pourront servir à former des classifications secondaires en-deçà du type principal (RAUNKIÆR):

Les Chaméphytes — Sous-Arbisseaux.

C'est le type le plus commun dans les environs de Tombouctou, et qui se répartit à son tour en types divers:

a) Le type Candélabre: (Fig. 4 a). L'axe primaire de plusieurs espèces porte à la base un nombre de branches longues, ramifiées seulement à la base, souvent ascendantes en forme d'arc. Chez certaines espèces, ces branches longues atteignent jusqu'à 50 cm de longueur, formant ainsi transition vers les N. Certaines sont fortement velues, et leurs feuilles peuvent tourner la pointe ou le rebord

vers la lumière, comme *Tephrosia abcordata*, *Daemia*, *Aerva*. Il y a également des espèces qui ressemblent nettement à des herbacées (*Sesamum*, *Glossonema*), tandis que d'autres sont plutôt arborescentes (*Abutilon*, *Melhania*, *Chrozophora*).

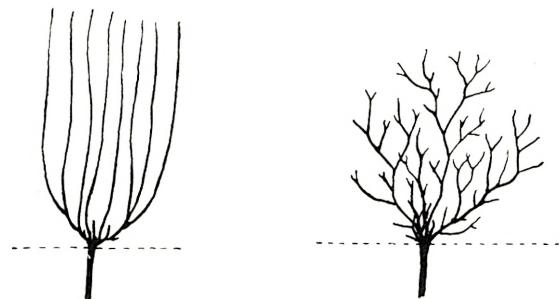


Fig. 4. Figures schématiques de la forme de la couronne chez les Chaméphytes:

4 a: Type Candélabre. 4 b: Type à Couronne sphérique.

b) Le type à Couronne sphérique (Fig. 4 b): Ils ressemblent à de petits arbres, l'axe primaire développant déjà à la base de nombreuses branches serrées, qui portent à leur tour d'innombrables pousses à ramifications, enchevêtrées les unes dans les autres, de façon à s'abriter

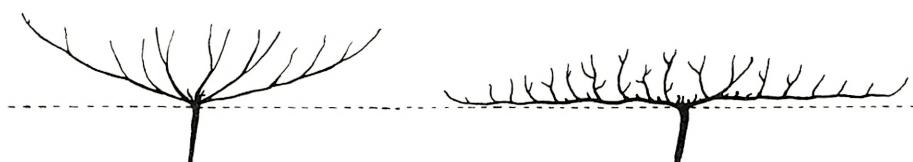


Fig. 4 c: Type à Couronne ombellifère.

Fig. 4 d: Chaméphyte active.

mutuellement. Comme chez le type précédent, toutes les pousses sont de géotropisme négatif, et elles n'entrent pas en contact avec la terre surchauffée. Ce type, très apparent, est assez commun; on le rencontre par exemple chez les espèces suivantes, plutôt arborescentes: *Farsetia*, *Pavonia*

Kotschyi, Crotalaria arenaria, Spermacoce globosa et Pulicaria crispa, — ainsi que chez quelques espèces plutôt herbacées, comme *Centaurea* et *Launaea integrifolia*.

c) Le type à Couronne ombelliforme (Fig. 4 c): La couronne est composée d'une série de branches longues étendues vers les côtés, comme chez l'*Acacia* à ombelle; ils rappellent quelque peu les types à couronne sphérique, mais les pousses sont moins ramifiées et elles ne sont pas enchevêtrées. Elles ne touchent pas le sol, mais les branches sont disposées horizontalement à quelques centimètres (5 à 15) au-dessus du sol; elles sont raides, pas tout-à-fait transversalement géotropiques, et placées en angle aigu par rapport à la direction de la pesanteur.

Ces espèces évitent le dessèchement qui résulterait du contact avec le sable brûlant. Toutes les espèces croissant autour de Tombouctou sont velues, et le matin, j'ai pu souvent les trouver couvertes de rosée. Il est intéressant de constater que les plantules d'*Acacia tortilis* présentaient également les particularités de ces Chaméphytes. Le type est représenté par exemple par: *Indigofera diphylla*, *I. sessili-flora*, *Tribulus*, *Tephrosia purpurea*, *Pavonia hirsuta*, *Sida grewioides*, *Euphorbia scordifolia*. Parmi ceux-ci, seules les Malvacées sont arborescentes, les autres étant plutôt des herbes et formant ainsi transition vers les suivantes.

Chaméphytes actives.

Les Ch. les plus hautes ont tendance à devenir arborescentes, ce sont seulement des parties tout-à-fait courtes des pousses qui périssent; elles sont protégées par un solide revêtement velu.

Par opposition à celles-ci, les Ch. actives sont couchées sur le sol, en contact avec la surface de la terre (Fig. 4 d),

surchauffée souvent jusqu'à 70°; elles sont parfois entièrement lisses et à feuilles quelque peu succulentes. A l'exception de *Bergia suffruticosa*, qui présente une couche liégeuse brunâtre, elles ont toutes nettement l'aspect d'herbacées, écorce verte et fraîche.

Les individus présentent des branches longues horizontales relativement courtes et solides, qui forment des pousses verticales si rapprochées les unes des autres que certaines espèces se rapprochent des plantes en coussinet (*Neurada*).

Les espèces les plus caractéristiques faisant partie de cette catégorie sont les Aizoacées, dont *Trianthema pentandra* est le plus répandu, de même que *Boerhaavia repens*, *Cucumis* et *Citrullus colocynthis*.

Neurada se distingue des autres Ch. actives en ce qu'elle est fortement tomenteuse. Elle est fortement ramifiée et ses touffes sont fréquemment remplies de sable mouvant. Celui-ci tue pourtant souvent des feuilles, au grand détriment de toutes les plantes qui se maintiennent près du niveau du sol.

Chaméphytes passives.

Merremia présente des tiges molles, longues de plus d'un mètre, couchées sur le sable en terrain assez sec, où j'eus du reste l'occasion de constater que le dessus des feuilles pouvait être couvert de gouttes de rosée. Mais c'est, avec *Cucumis* et *Citrullus*, la seule espèce dans la flore qui présente typiquement ce type biologique rare.

Mais toutes les lianes peuvent en outre accidentellement prendre la forme de Ch. passives, chose qui se produit lorsqu'elles ne trouvent pas d'appui; c'est le plus souvent le cas dans ces lieux pauvres en végétation; elles se traînent alors sur le sable, la pointe des pousses cher-

chant dans tous les sens, et enchevêtrées les unes dans les autres. En dépit de cette étonnante façon de pousser, les lianes se développent étrangement bien; elles fleurissent, forment des branches longues végétatives, etc. *Rhynchosia*, qui est un sous-arbrisseau, se rencontre plus souvent sans appui qu'avec; il en est de même de *Combretum aculeatum*, qui est arborescent. Même la plus puissante des lianes arborescentes, *Cocculus*, est parfois couchée sur le sable; je n'ai cependant jamais rencontré de *Momordica* sous cette forme.

Comme nous l'avons démontré, les Chaméphytes caractérisent la végétation de ces contrées arides, où elles ne sont pas exposées à être ombragées par les Phanérophytes. Et de différentes manières visibles, elles sont adaptées à la vie de Xéophyte. Chez beaucoup (toutes?) j'ai ainsi trouvé une forte racine primaire longue de plusieurs mètres, dont les vaisseaux étaient si grands qu'ils étaient visibles à l'oeil nu. Cette racine peut certainement traverser les couches de terre desséchées de la surface et s'enfoncer suffisamment dans la terre pour que les racines (peut-être par effet osmotique?) là où l'air renfermé entre les particules de terre est suffisamment humide, puissent se procurer de l'eau. Ce sont précisément ces espèces, dont la vie est relativement plus longue que celle des Thérophytes, qui ont le temps de développer une racine si puissante contrairement aux espèces (Th) qui peuvent se contenter au cours d'une végétation courte mais humide, d'absorber par leurs courtes racines chevelues l'eau disponible dans les couches de terre supérieures.

Presque toutes les espèces de Chaméphytes peuvent végéter et fleurir en toute saison; elles sont donc toujours vertes, mais aucune ne présente de bourgeons persistants, couverts de feuilles écailleuses. Bien qu'il n'y ait pas de

défoliation proprement dite, où les feuilles tombent et les branches vives se dépouillent, elles présentent toutes la faculté de réduire la vaporisation, en laissant se faner des parties de pousses toutes entières; c'est donc ce qu'on entend par des sous-arbrisseaux, nom qui désigne ainsi également une adaptation intéressante, apparentée sans doute à la faculté qu'ont d'autres plantes de se dépouiller; quoi qu'il en soit, c'est bien une adaptation parfaite, pour cette raison qu'elle est plastique. En effet, le sous-arbrisseau peut à n'importe quel moment abandonner des parties de ses pousses d'accord avec les conditions extérieures et intérieures.

Presque toutes les Chaméphytes présentent une écorce fraîche et verte; celle-ci représente apparemment un organe d'assimilation accessoire pour l'hiver, moins vaporisante et moins sujette au dessèchement que les feuilles. On rencontre également cette écorce verte chez les Phanérophytes. Elle représente une adaptation intéressante que j'espère pouvoir approfondir de plus près dans un ouvrage anatomique ultérieur (HAGERUP, 1930).

Une autre qualité qui caractérise les Chaméphytes, c'est leur tendance plus ou moins marquée à devenir Thérophytes. Les plantules de toutes les espèces fleurissent l'année même où elles ont germé. Chez de rares espèces (*Launaea*, *Centaurea*), il se forme une rosette de larges feuilles à la base de l'axe primaire, tout comme si la plante était bisannuelle; bientôt pourtant l'axe primaire apparaît et développe des fleurs; beaucoup de plantules meurent ensuite au cours de la période de sécheresse, ayant ainsi accompli leur cours de vie comme Thérophytes. Chez *Farselia* (Fig. 2), par exemple, il n'y a que peu d'individus qui deviennent seulement Th., mais chez

de nombreuses autres espèces (*Boerhaavia repens*, *Ipomaea*, *Euphorbia*, *Tribulus*, *Gynandropsis*, *Gieseckia*, *Scoparia*) seuls de rares exemplaires survivent à la sécheresse. Dans les deux cas, les espèces en question présentent donc très nettement deux types biologiques, chose qui sera exposée de plus près dans la description détaillée de chaque espèce. Il faut donc pouvoir se représenter que les Thérophytes peuvent provenir de Chaméphytes. En effet, au point de vue de durée, on peut suivre une ligne de développement continue.

Contrairement, aux Phanérophytes, les Chaméphytes ne vivent que quelques années. Ainsi, l'une des espèces les plus hautes, *Tephrosia obcordata*, meurt, près de Tombouctou, au bout de 4 ou 5 ans; il est le plus riche lorsqu'il a à peu près deux ans; chez les individus plus âgés, les nouvelles pousses deviennent de plus en plus faibles, jusqu'à ce qu'elles cessent tout-à-fait de se former, et que la plante meure. Normalement, aucun individu n'est annuel chez cette espèce. Comme nous l'avons dit, peu d'individus devenaient Th. chez *Farsetia*; chez par ex. *Scoparia* beaucoup d'individus le deviennent; enfin, chez *Ipomaea dissecta*, presque tous les exemplaires meurent au cours de l'année de la germination; comme échelon final du développement, nous voyons enfin que tous les individus d'une espèce donnée meurent l'année même de la germination et qu'ainsi, l'espèce est devenue Thérophyte.

7. Phanérophytes (Ph.).

Les Chaméphytes les plus fortement développées forment une transition régulière vers les arbrisseaux les moins hauts; ainsi, pour certaines espèces (comme par exemple *Aerva*), il est difficile de juger à quel type biologique il

faut les attribuer. Le doute est encore plus grand si l'on fait valoir ce point de vue que la limite de hauteur doit être portée aussi bas que 25 cm. (RAUNKIÆR). Cette limite, d'excellente application dans la flore danoise, n'est pas entièrement satisfaisante à Tombouctou, où, chez beaucoup d'espèces, l'on trouve des individus persistants dont la hauteur, quelquefois supérieure à 25 cm, est souvent aussi moins grande. Ainsi, dans les circonstances qui se manifestent près de Tombouctou, la limite en question n'est-elle pas tout-à-fait pratique. Quant à la question de savoir si l'expérience acquise dans la petite station examinée peut s'appliquer aux Chaméphytes du monde entier, elle ne peut naturellement être tranchée qu'après examen.

On obtient cependant une répartition pratique en fixant la limite entre Chaméphytes et Phanérophytes à 35 cm ($\frac{1}{3}$ m), ou en la portant peut-être même à 40 cm? Dans ce cas, en effet, il sera toujours facile, dans la flore en question, de décider si une espèce donnée est Ch. ou Ph. On pourrait cependant aussi opter pour le maintien de la limite de 25 cm et répartir alors les Nano-Phanérophytes en deux classes de grandeur.

Si, malgré tout, j'ai choisi dans les données de statistique suivantes de maintenir la limite de 25 cm pour les Chaméphytes, c'est que j'ai tenu à pouvoir comparer directement les chiffres avec ceux obtenus déjà par d'autres botanistes. Par contre, dans ce qui précède, plusieurs N. bas ont été mentionnées comme Ch. pour des raisons tout-à-fait pratiques.

Nano-Phanérophytes (N).

Ce type biologique est représenté dans la flore par un petit nombre d'espèces toujours vertes ayant plutôt le carac-

tère de buissons branchus et épineux, hauts d'un demi-mètre à deux mètres, et croissant dans les endroits très secs, où, avec les Ch., ils forment une partie caractéristique de la végétation, dans le »semi-désert« entre le Sahara et les forêts d'*Acacia* sur les bords du Niger.

Contrairement aux Ch., la plupart sont des plantes arborescentes véritables; seuls *Solanum incanum*, *Calotropis* etc., sont des sous-arbrisseaux. Lorsqu'ils croissent isolément sur la dune, ils arrivent généralement à hauteur d'homme; par contre, dans les stations mieux protégées, comme à la lisière de la forêt d'*Acacia*, ils deviennent beaucoup plus grands et sont alors Micro-Phanérophytes; *Bauhinia* atteint ainsi souvent 3 m de haut lorsqu'il croît près du fleuve; *Combretum*, n'est généralement qu'un buisson d'environ un mètre et demi lorsqu'il pousse isolément en terrain sec, alors qu'en forêt, il peut se développer en sous-liane haute de 3 ou 4 mètres.

L'espèce la plus commune est *Leptadenia spartium*, dit »sans-feuilles«, qui compose vers le Nord, avec *Zizyphus jujuba* et *Panicum neglectum*, la végétation presque toute entière.

Gymnosporia (Celastrus) présente comme *Prunus spinosa* des épines divariquées sur les branches, et peut, comme ce dernier, former de petits taillis ou pousser isolément. Il en est à peu près de même de *Cadaba* et *Bauhinia*, qu'on rencontre cependant assez rarement près de Tombouctou.

Par opposition aux Ch., la plupart des N. sont lisses ou pubescentes. Seuls *Solanum* et *Zizyphus* sont tomenteux. *Calotropis* présente des feuilles succulentes et glauques, et *Bauhinia* et *Cadaba* sont recouvertes d'une mince couche cireuse.

Micro-Phanérophytes (M).

Celles-ci se rattachent en transition naturelle aux N; en effet, beaucoup de ces dernières pourraient à juste titre être considérées comme M, type biologique dominant dans la forêt d'*Acacia* antérieurement décrite, qui recouvre de grandes étendues de terrain d'humidité moyenne, où les racines atteignent sans doute les couches humides du sol. Près de Tombouctou, nul arbre ne dépasse une hauteur de 8 mètres, et la forêt est à considérer pour cette raison comme végétation de Micro-Phanérophytes à sous-bois de Thérophytes.

Les savanes des contrées un peu plus méridionales rappellent fortement la forêt d'*Acacia*; mais sous les arbres un peu élevés, on rencontre une végétation dont un grand nombre de Graminées (*Andropogon*) qui peuvent être soit des Th. soit des H.

Prise en général, la forêt d'*Acacia* est à feuilles caduques, l'espèce dominante, *A. tortilis*, étant dépourvu de ses feuilles pendant la période de sécheresse. *A. albida* est dépourvu de feuilles pendant la saison des pluies, mais toutes les autres espèces restent plus ou moins entièrement toujours vertes; au point de vue de la quantité, elles ne jouent cependant qu'un rôle secondaire, et même en hiver, elles ne présentent l'aspect que de rares taches vertes.

L'espèce qui occupe le second rang au point de vue du nombre est *Balanites aegyptiaca* qui forme localement presque toute la végétation et qui attire le regard par la couleur vert vif des branches.

De même que dans les payes méditerranéens, les bourgeons de toutes les espèces sont remarquablement petits et présentent la particularité de n'être pas, en général,

couverts d'écaillles non vertes. Souvent, chaque aisselle peut renfermer plusieurs bourgeons (accessoires), ce qui contribue à rendre la ramifications plus serrée et enchevêtrée; presque toutes les espèces sont très épineuses, les lianes seules étant sans épines.

Sur les branches de toutes les espèces, on trouve dans l'écorce une couche verte très apparente, qui peut à son tour être recouverte d'une mince couche de liège blanc ou rougeâtre. Le bois proprement dit est également vert le plus souvent, et même à la loupe, les couches annuelles sont difficiles à distinguer. Ceci provient peut-être de ce que l'action vitale est en général peu périodique. La température est favorable durant toute l'année (voir Fig. I). Les racines pénètrent jusqu'à l'eau souterraine et le tissu d'assimilation bien protégé des branches peut fonctionner sans doute pendant toute l'année.

Apparemment, les arbres ne se disputent presque pas la place, car ils ne se touchent presque jamais, et les branches cherchent la lumière par diffusion horizontale.

Pendant la sécheresse, la terre qui se trouve entre les arbres et au-dessous de ceux-ci est presque dépourvue de végétation. Mais dès que la saison des pluies commence, une riche végétation de Thérophytes couvre le sous-bois. La plupart n'est pas du tout xeromorphe; on peut ainsi trouver souvent de belles Graminées à larges feuilles (*Brachiaria*), tout comme dans nos forêts familières. Autour des racines, on voit fréquemment des taches glauques provenant d'une Cyanophycée (*Symploca muscorum* (Ag.)) ressemblant au protonème de mousse.

A la cime des arbres, un magnifique *Loranthus* rouge attire le regard. Mais, chose curieuse, les épiphytes manquent totalement en toute saison. Je n'ai trouvé des orchidées

dées, des fougères, des mousses, des lichens, des algues aérophiles ni au faîte des arbres, ni sur le tronc.

On trouve des lianes puissantes qui couvrent parfois toute la couronne d'un arbre. Les plus importantes sont: *Cocculus*, *Momordica*, et, près des bords du Niger, *Coccinia moghadd*.

Aucune M. n'est fortement velue; chez plusieurs, les feuilles sont quelque peu succulentes. Chez *Salvadora* on aperçoit dans la feuille de nombreuses glandes et l'arbre a une odeur pénétrante, rappelant de très près celle de *Lepidium ruderale*. L'écorce a un goût très prononcé et les nègres se servent des branches, déchiquetées à l'extrémité, comme brosses à dents.

Du reste, on trouvera des détails complémentaires au sujet de chaque espèce dans la partie systématique (p. 44—101).

8. Autres types biologiques (G & HH).

Les types biologiques mentionnés dans ce qui précède sont les plus communs et ceux qui dominent. L'apparition d'autres types biologiques dans les formations principales présente un caractère plus »accidentel«.

Alors que les plantes bulbeuses dominent tout-à-fait dans les autres régions arides de l'Afrique, les Géophytes (G) sont remarquablement rares près de Tombouctou. Ce caractère négatif intéressant de la flore ressort pour la première fois lorsqu'on se trouve devant les admirables fleurs blanches de *Pancratium Sahareae* se balançant sur le sable des dunes. Il apparaît dès le commencement de la période des pluies et les longues feuilles glauques sont enroulées plusieurs fois autour de leur propre axe, chose dûe sans doute à ce que le germe de la bulbe (se trouvant à 25 ou 35 cm de profondeur) a dû se frayer

un passage à travers l'épaisse couche de sable et forcer pour ainsi dire la sortie.

Etonnamment rares sont les espèces à rhizomes; pourtant, il semblerait facile de percer une matière comme le sable, mais sans doute faut-il tenir compte de ce que le sable se trouve surchauffé presque quotidiennement.

Toutefois *Cyperus maculatus* présente de longs rhizomes minces rappelant ceux de *Carex arenaria*; outre celui-ci, on n'en trouve que chez *Glossonema* (Ch); chez les deux espèces, les rhizomes sont enfouis très profondément au-dessous des couches de sable supérieures surchauffées.

On trouve enfin autour des petites nappes d'eau, dans ces dernières, ainsi que dans certains plis de terrain entre les dunes, quelques plantes aquatiques. En quelques endroits, tout près de la grande Mosquée, on peut trouver des nappes d'eau entièrement couvertes de *Wolffia hyalina*, seul Hydrophyte typique de la flore. On voit pousser et fleurir dans la vase les petites plantes *Bergia* et *Ammania* qui se multiplient rapidement par leurs graines; à côté de cela, certains individus survivent aux inondations au moyen des rhizomes ancrés au fond de l'eau, et dès que l'eau baisse de nouveau, ils développent des pousses adventives.

Dans le sable humide se trouvait en un rare endroit la petite fougère *Marsilia gymnocarpa* Brongn., qui est persistante. Pendant la sécheresse, elle perd presque toutes ses feuilles, laissant voir ses sporocarpes noirs et luisants. Durant la saison des pluies, les rhizomes continuent à pousser soit dans le sable humide, soit à la surface et peut-être les plantes sont-elles mêmes recouvertes d'une mince couche d'eau. Sans doute faut-il considérer cette plante curieuse comme Ch, ou plutôt comme H; elle survit, en effet, à la mauvaise saison, couverte en partie de sable

absolument sec et supporte d'être exposée à un dessèchement intense.

9. Description systématique des types biologiques et de la distribution géographique de chaque espèce.

La matière décrite et commentée dans ce qui précède est d'application plus ou moins générale. Cependant, comme les types biologiques de RAUNKIÆR n'ont été appliqués dans les Tropiques que dans une mesure très restreinte, il est bien compréhensible que les présentes études doivent présenter à divers points de vue quelques tâtonnements. Afin de donner aux savants la possibilité de corriger ou d'approfondir éventuellement mes points de vue, je tiens à donner ci-dessous la description des éléments sur lesquels se trouve basé le présent ouvrage.

Pour chaque espèce, les grandes lignes de la distribution géographique ont en outre été indiquées, ceci pouvant présenter de l'intérêt pour la compréhension du type biologique caractérisant certaines espèces.

Le tableau comprend tous les Phanérogames trouvés par moi près de Tombouctou, disposés sans égards pour le système, de telle sorte que les familles se succèdent par ordre alphabétique; en-deçà des familles, les genres et les espèces sont disposés de manière analogue. Les commentaires au sujet de chaque espèce sont accompagnés de nombreux détails (concernant spécialement la périodicité) non mentionnés dans ce qui précède.

Aizoaceæ.

Glinus lotoides Loefl. Ch.

Plante velue, haute de 5 à 15 cm., forte racine pivotante du sommet de laquelle partent de nombreuses bran-

ches radiaires non radicantes, couchées sur la terre, soit pressées contre celle-ci, soit avec les extrémités des branches quelque peu relevées, notamment si elles n'ont pas libre accès à la pleine lumière du jour. Elle végète en toute saison et fleurit sans interruption. Oliver indique qu'elle est ☽, chose qui ne peut guère être le cas près de Tombouctou. Au point de vue du type biologique l'espèce rappelle *Trianthema pentandra*, et c'est un Ch. typique, actif ou passif suivant les circonstances.

L'espèce ne prend jamais la forme de Xéophyte typique, mais elle est le plus riche en terrain quelque peu humide et est assez répandue depuis l'Europe méridionale jusqu'à l'Afrique du Sud. Le matériel d'herbier du Musée a montré que cette plante est Ch. également dans les contrées chaudes des autres parties du monde. Mais il est également possible qu'à la limite Nord des endroits où elle est répandue, elle puisse prendre la forme de Th. en succombant sous le froid de l'hiver?

Gieseckia pharnaceoides L. **Ch. (-Th.).**

La plupart des plantules ne sont pas persistantes, mais Th. Il existe cependant toujours des exemplaires vivaces qui végètent aussi pendant la période la plus sèche. Au point de vue du type biologique les plantes rappellent tout-à-fait *Glinus*, et sont Ch. Les tiges sont fortement pressées contre le sol et sont disposées en rayons sur le sommet d'une forte racine pivotante. Cette espèce, lisse et quelque peu succulente, ne prospère pas dans les stations les plus arides; il y a lieu cependant de la considérer plutôt comme Xéophyte.

Elle est répandue depuis le Cap jusqu'au Sahara, mais

on ne la trouve pas dans les stations plus septentrionales que Tombouctou.

Limeum viscosum Fenzl. Ch. (-Th.)

Identique à la précédente au point de vue du type biologique. Elle est portée ⊖, mais dans les environs de Tombouctou, j'ai trouvé de nombreux exemplaires vivaces, Ch. typiques.

L'espèce est originaire des contrées désertiques tropicales. Vers le Nord, on la trouve jusqu'en Sénégambie et jusqu'à Kordofan, et à Tombouctou, elle est près de sa limite Nord.

Mollugo cerviana Ser. Th.

Plante annuelle dressée, très délicate, haute de 5 à 10 cm, pouvant accomplir en très peu de temps son cours de vie, et par conséquent bien adaptée à une courte période de végétation. L'espèce est très répandue depuis l'Afrique du Sud jusqu'à l'Europe septentrionale, où elle peut croître en terrain très sec sous forme de Th.

Mollugo verticillata L., Ch. (-Th.).

Plante couchée, lisse, haute de 5 à 15 cm, ne prospérant que dans les endroits pas trop secs, près de la limite supérieure de la région des inondations. Doit être considérée plutôt comme Mésophyte.

L'espèce est portée Th., mais les rares exemplaires que j'ai pu trouver avaient survécu à la période de sécheresse, et avaient plus d'un an. Le matériel d'herbier a démontré également que la plante est susceptible de présenter les deux types biologiques.

Elle est originaire des Tropiques d'Amérique et ne se rencontre pas plus au Nord que Tombouctou.

Semonvillea pterocarpa J. Gay. **Ch. (-Th.).**

Plante vivace, lisse et ascendante croissant sur les dunes arides et fleurissant en toute saison, mais particulièrement pendant la saison des pluies. Elle présente une forte racine pivotante, et tout comme chez les autres Aizoacées, les nouvelles pousses partent du sommet de cette dernière ou de la base des pousses adventives. La hauteur de la plante varie entre 20 et 40 cm, et son type biologique est Ch. Oliver indique qu'elle est ♂, chose qu'elle peut être également à Tombouctou. L'espèce est répandue dans les contrées désertiques des deux côtés de l'Equateur, mais elle est surtout fréquente sur une étroite ceinture s'étendant au Sud du Sahara, depuis la Sénégambie jusqu'à Kordofan.

Trianthema crystallina V., **Ch.**

Je n'ai eu à ma disposition que quelques rares exemplaires vivants, mais ils montrent, de même que les échantillons séchés des autres contrées, que l'espèce se comporte comme *T. pentandra*; elle est couchée sur le sol et vivace, les pousses se rajeunissant à leur base. L'espèce ne se rencontre qu'aux Tropiques (également en Asie) ainsi qu'en Australie; on la trouve en Afrique jusqu'au cours supérieur du Nil. A Tombouctou, il y a cependant lieu de la considérer comme espèce méridionale.

Trianthema pentandra L. **Ch.**

Les branches partent du sommet d'une forte racine pivotante, et sont couchées sur le sable. La croissance peut avoir lieu en toute saison, mais particulièrement pendant la période des pluies. L'espèce est plutôt Xérophyte, mais ne se rencontre pourtant pas dans les stations les plus sèches; elle prospère le mieux comme Mésophyte, et est

toujours vivace. Très répandue dans les contrées des deux côtés de l'Equateur, on la trouve également tout au Nord de Tombouctou (Sahara Central).

Trianthema polysperma Hochst. Th.

Petite espèce annuelle, dont les branches sont couchées sur le sol. Rare près de Tombouctou, on ne la trouve aux Tropiques qu'en Afrique et en Asie, dans des stations pas trop sèches, comme par exemple dans les replis des dunes. Les graines germent pendant la saison des pluies. Elle est connue en Afrique à partir de Kordofan.

Amaranthaceae.

Achyranthes aspera L., Th. (-Ch.).

Plante dressée, haute de 50 cm, dont la présence a été constatée seulement en un seul endroit dans la forêt d'*Acacia*, près de Tombouctou, sous forme d'exemplaires annuels; dans la région des savanes (par exemple au Sénégal) où l'espèce est répandue, elle prend cependant le plus souvent la forme de Ch. Très connue dans les parties chaudes de l'Ancien Monde, on la trouve jusqu'à la Méditerranée.

Aerva tomentosa Forsk. N.

Sous-arbrisseau dressé, fortement branchu et tomenteux, végétant aussi pendant la période de sécheresse, et composant alors une partie caractéristique de la végétation autour de Tombouctou. Les parties persistantes de la plante mesurent env. $\frac{1}{4}$ à $\frac{1}{2}$ m de haut. C'est une Ch. typique, commune jusqu'à la Méditerranée.

Amaranthus blitum L. N.

Cosmopolite qui croissait en un certain endroit sous forme d'exemplaires d'un demi-mètre de haut, comme mau-

vaise herbe dans un jardin. Quelques-uns des individus présentaient une tige d'une épaisseur d'env. 3 cm et avaient survécu à la sécheresse. La plante est donc ici une Phanérophyte herbacée, alors que dans les contrées plus septentrionales (comme le Danmark) c'est une Th., car elle est alors tuée par le froid de l'hiver.

Amaranthus graecizans L. Ch. (et Th.).

Croît en grande abondance dans les endroits secs sous forme d'une plante dressée, lisse et très ramifiée, qui survit dans beaucoup de cas à la sécheresse comme Ch. Beaucoup d'exemplaires sont cependant uniquement Th. Elle est très répandue en Afrique et dans d'autres pays chauds.

Amaryllidaceae.

Pancratium Saharæ Coss. G.

Seul Géophyte bulbeux de la flore. Croît isolément dans les endroits très secs, où ses fleurs merveilleuses sortent en pleine période pluvieuse de la bulbe profondément enfoncée dans le sol (à 25 cm environ au-dessous de la surface). L'espèce n'est connue qu'au Sahara, et près de Tombouctou elle atteint la limite méridionale de son domaine de croissance.

Asclepiadaceae.

Calotropis procera Ait., N.

Sous-arbrisseau dressé, lisse et succulent, haut de 1 à 3 m, végétant en toute saison, mais riche surtout pendant la période des pluies. Après la fructification, les extrémités des pousses meurent et les pousses rajeunissantes poussent le plus souvent si bas qu'il y a lieu de considérer la plante comme N.

Espèce répandue jusqu'au Sahara septentrional, qu'on trouve également au Sud de l'Equateur, dans les régions arides.

Daemia cordata R. Br. Ch.

Herbe dressée très velue, haute d'env. 50 cm, dont la forte racine pivotante porte des branches longues, volubles à l'extrémité, mais raides et relativement épaisses à la base. Ce n'est que la partie inférieure des pousses qui survit à la période de sécheresse, et l'année suivante, les pousses rajeunissantes se forment en cet endroit, et leur partie supérieure, et la plus longue, est donc annuelle.

Je n'ai trouvé de cette plante désertique de l'Afrique du Nord que deux exemplaires près de Tombouctou; de même que dans son véritable pays d'origine, elle y était Ch. (bisannuelle?).

Glossonema nubicum Dene. Ch.

Herbe dressée, glauque et lisse, haute d'env. $\frac{1}{3}$ de mètre présentant cette particularité intéressante d'être l'une des rares espèces pourvues de longs rhizomes très profondément enfouis dans le sol, au-dessous des couches de sable supérieures surchauffées. Seule une partie, longue de quelques centimètres, de la base des pousses aériennes survit à la période de sécheresse.

On trouve cette rare espèce en plusieurs endroits près de Tombouctou, par groupes assez étendus, dans des endroits très secs. Du reste, elle n'est connue qu'en quelques rares stations de l'Afrique du Nord tropicale.

Leptadenia lancifolia Dene. M.

Liane toujours verte, haut-grimpante, qui atteint le sommet des arbres les plus élevés. C'est un sous-arbrisseau xérophytique dont le tronc, gros comme le bras, est recouvert à la base d'une épaisse couche de liège déchiqueté. (DIELS, 1918, pag. 490).

Elle est très répandue en Afrique tropicale et assez commune près de Tombouctou, où elle atteint la limite Nord de son aire d'occurrence représentée par une zone s'étendant de la Côte de Guinée jusqu'au Sahara et allant de l'Atlantique jusqu'à la Mer Rouge.

Leptadenia spartium Wight. **M.** (-**N.**).

Sous-arbrisseau dressé, fortement branchu, portant seulement sur les plus jeunes pousses des feuilles rudimentaires. Suivant K. GRAM, l'espèce n'atteint pas plus de 2 m de haut dans le Sahara septentrional, et c'est donc ici une N.; par contre, près de Tombouctou, où la plante est également répandue, elle atteint souvent 3 et même 4 mètres, et elle est donc à considérer comme M.

Cette XérophYTE prononcée est également très verte pendant la sécheresse et semble végéter pendant toute l'année. Ce n'est qu'à la base que le tronc, qui est souvent de l'épaisseur d'un bras, présente une mince couche de liège lisse (DIELS, 1918, pag. 490).

Son domaine naturel est le Sahara, mais elle n'atteint guère tout-à-fait la Méditerranée. On la trouve également en grand nombre sur les dunes de sable le long du Niger, mais elle est ici proche de sa limite Sud.

Borraginaceae.

Heliotropium ovalifolium Forsk. **Ch.** (-**Th.**).

Plante ascendante de 20 à 35 cm de haut, croissant en terrain d'humidité moyenne. Quelques-uns des rares exemplaires se trouvaient être des Th. prononcées, tandis que la tige de certains autres présentait une base ligneuse, qui avait en tous cas un an. L'espèce peut donc selon toute apparence être Th. et Ch.

Cosmopolite tropicale, cette plante est près de sa limite Nord à Tombouctou.

Heliotropium undulatum Vahl. Ch.

Sous-arbrisseau dressé et hispide, qui prospère dans les endroits très secs; elle se développe également bien comme Mésophyte et reste verte toute l'année. Le plus souvent, c'est une Ch. typique, mais elle atteint parfois une hauteur de 30 à 40 cm.

L'espèce est fréquente près de Tombouctou; elle est en outre commune à partir de l'Equateur, jusqu'à la Méditerranée.

Capparidaceae.

Cadaba farinosa Forsk. M. (-N.).

Arbrisseau très ramifié, toujours vert et dressé, à écorce non verte. On le rencontre assez fréquemment dans la forêt d'*Acacia* et il prospère également bien dans les stations très sèches, où il atteint une hauteur de 2 à 4 m; ces plantes peuvent cependant fleurir déjà avant d'avoir atteint un mètre de haut.

Originaire des parties septentrionales des Tropiques, cette espèce atteint presque sa limite Nord près de Tombouctou.

Gynandropsis pentaphylla D. C. Th. (-Ch.).

Plante grasse dressée et ramifiée, de 25 à 50 cm de haut, le plus souvent Th. Il existe cependant un petit nombre d'individus persistants, dont les tiges deviennent ligneuses à la base et donnent naissance à des pousses rajeunissantes, végétant aussi pendant la période de sécheresse (Fig 3).

Ce cosmopolite tropical est très fréquent autour de Tom-

bouctou, mais on ne le rencontre sans doute guère plus vers le Nord dans le Sahara.

Celastraceae.

Celastrus senegalensis Lam. M. (-N.).

Arbrisseau dressé toujours vert et fortement ramifié, dont les branches ne sont pas vertes, mais recouvertes d'une écorce brun-rouge foncé ou blanchâtre, et pourvues d'épines divariquées. Espèce assez commune dans les endroits secs, sous forme d'exemplaires d'une hauteur de 1 à 3 mètres.

On la rencontre des deux côtés de l'Equateur et vers le Nord, jusqu'aux pays méditerranéens.

Combretaceae.

Combretum aculeatum Vent. N. (-M.).

Arbrisseau touffu, toujours vert formant à sa base de nombreuses branches longues, dont la partie inférieure est dressée verticalement mais dont les extrémités sont recourbées horizontalement vers les côtés. L'espèce est assez nombreuse près de Tombouctou dans les endroits secs; elle croît ici presque toujours isolément et ne dépasse souvent pas la hauteur d'homme. Dans d'autres contrées (plus méridionales, comme dans la savane), j'ai rencontré souvent des exemplaires qui avaient trouvé d'autres plantes pour appui et se développaient comme des lianes s'élevant à plusieurs mètres de hauteur, et par conséquent M; exceptionnellement, l'espèce peut se développer également de la sorte près de Tombouctou.

Répandue sur une étroite zone s'étendant sur les contrées septentrionales sèches de l'Afrique tropicale depuis la Mauritanie jusqu'au Haut-Nil, elle atteint sa limite Nord près de Tombouctou.

Commelinaceæ.

Commelina Forskålæi Vahl. **G.** (Th.?).

Les parties de cette plante, si intéressante à plusieurs égards, qui s'élèvent au-dessus du sol, ne vivent que pendant les quelques mois que dure la période pluvieuse. En conséquence, elle rappelle d'étonnante près, par son aspect extérieur, les Commélinacées des forêts tropicales à la saison des pluies, aux tiges et aux feuilles un peu grasses et fragiles. Aussi présente-t-elle un aspect des plus bizarres sur le sommet des dunes de sable, où elle forme par endroits une végétation compacte. Les feuilles inférieures supportent des pousses étiolées à feuilles rudimentaires à fleurs fermées et sans pétales susceptibles de former des fruits. Ces stolons s'enfoncent verticalement dans le sol (et leur extrémité se transforme en petit bulbe persistant, qui constitue l'organe de multiplication essentiel de la plante?).

Cosmopolite tropical, connu en Afrique des deux côtés de l'Equateur, et atteignant près de Tombouctou sa limite Nord.

Compositæ.

Ambrosia senegalensis DC. **Ch.** (⊖).

De la base de la plante partent de nombreuses pousses dressées sans ramifications, de 50 cm à un mètre de haut, terminées par une inflorescence. Pendant la sécheresse, elle reste verte et n'a que 25 à 50 cm de haut. Les fleurs sortent seulement à la saison des pluies. Elle est donc bisannuelle.

On la rencontre des deux côtés de l'Equateur, et à Tombouctou — où elle est très nombreuse à la limite du domaine des inondations, elle est proche de sa limite

Nord. Elle est prochement apparentée à *A. maritima*, très répandue dans les pays méditerranéens et portée Th. par Oliver.

Centaurea senegalensis DC. Ch. (-N).

Plante dressée fortement ramifiée, croissant dans les endroits très secs et végétant durant toute l'année. Les pousses rajeunissantes peuvent partir de toutes les aisselles de la pousse, mais il est cependant rare que la plante atteigne plus de 50 cm de haut. Les plantules présentent cette particularité de commencer par une rosette à grande feuilles comme si l'espèce était bisannuelle. Mais déjà pendant l'année de la germination, l'axe primaire sort et fleurit.

Plante originaire des parties les plus septentrionales de l'Afrique tropicale, de la Sénégambie jusqu'en Egypte.

Grangea maderaspatana Poir. Ch.

Plante toujours verte, fortement ramifiée, de 25 cm environ de haut, le plus souvent couchée sur le sable dans les endroits d'humidité moyenne. Ce n'est que lorsqu'elle est exposée à l'ombre qu'elle se dresse au milieu de la végétation environnante. La plupart des exemplaires sont vivaces et ce n'est qu'une petite partie des pousses qui meurt au cours de la période de sécheresse.

Commune en Afrique tropicale (et en Asie) de l'embouchure du Nil jusqu'au Zambèze.

Launaea Chevalieri O. Hoffm. et Muschl. Ch. (⊖) -Th.

La tige est dressée, faiblement ramifiée, haute d'env. 50 cm. Habituellement, cette plante ressemble tout-à-fait à *Sonchus oleraceus* et il en a été trouvé de rares exemplaires comme mauvaise herbe dans un jardin au sol assez

humide. La graine semble germer déjà pendant la période de sécheresse, et il se forme une rosette à grandes feuilles peu prononcée; la tige primaire continue cependant à croître, et vers la fin de la période pluvieuse, la plupart des graines sont disséminées.

Cette plante, ☽ ou ☾ n'est connue qu'à Tombouctou.

Launaea integrifolia nov. sp. Ch.

Sous-arbrisseau Chaméphyte fortement ramifié et glauque, haut de 15 à 50 cm, à tiges rondes et rayées enchevêtrées les unes dans les autres. A la base de l'axe primaire se trouve une rosette à grandes feuilles larges et dentées qui périssent au bout de peu de temps. Les feuilles inférieures de la tige, peu nombreuses, sont cordiformes-oblongues, longues d'env. 2 cm, larges d'env. $\frac{1}{2}$ cm, vers le bout entières, arrondies ou obtuses avec une petite pointe; la base des feuilles à dents espacées et à oreilles sinuées. Les feuilles supérieures de la tige sont nombreuses, petites (2 à 5 mm de longueur), cordiformes, amplexicaules et entières. Pédoncules des capitules à ramification dichotomique, longs d'env. 2 cm et supportant plusieurs petites bractées cordiformes, amplexicaules. Capitules nombreux, cylindriques, longs de 1 à $1\frac{1}{2}$ cm sur 3 mm d'épaisseur. Bractées extérieures de l'involucre (au nombre de 8 environ) herbacées, cordiformes, à base très épaissie vers l'époque de la maturité du fruit. Bractées intérieures de l'involucre, au nombre de 5, lancéolées oblongues, minces, à marges membraneuses et à extrémités tomenteuses.

Fleurs jaune-soufre clair (comme *Lactuca muralis*). Il y a environ 8 (6 à 9) fleurs extérieures, et en-deçà de celles-ci 3 ou 5 autres fleurs à disposition centrale.

Fruits prismatiques tronqués à 4 nervures et légèrement

aplatis, à base à 4 cornes, légèrement rétrécis vers l'extrémité, sans cependant former un véritable bec. Fruits extérieurs pubescents, fruits intérieurs lisses.

Pappus blanc, persistant, souvent recourbé unilatéralement, pourvu d'env. 10 forts rayons entre lesquels se trouvent de nombreux autres rayons plus courts et plus souples, presque de la longueur du fruit.

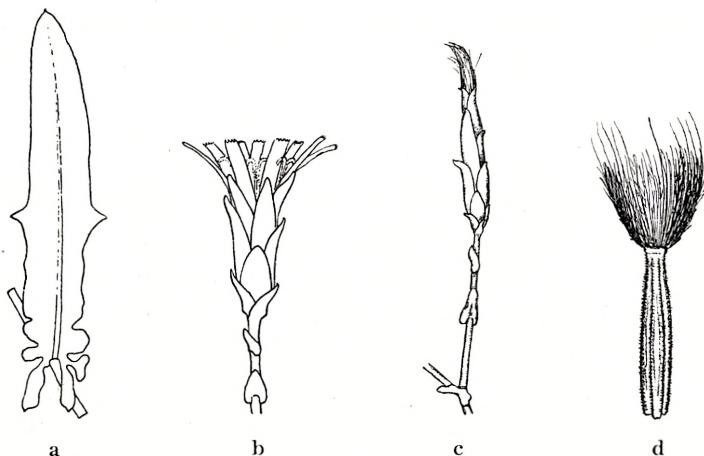


Fig. 5. *Launaea integrifolia* nov. sp.
a: feuille; b: capitule; c: id. à fruits; d: fruit extérieur.

Plante très commune près de Tombouctou, où elle croît dans les endroits très secs et végète pendant toute l'année.

Pulicaria crispa Benth. et Hook. N.

Sous-arbrisseau fortement branchu, tomenteux et presque sphérique, qui fleurit pendant toute l'année dans les stations très arides. Sa hauteur varie entre 25 et 50 cm et son type biologique est par conséquent N.

L'espèce est très répandue du Cap Vert jusqu'aux Indes, et l'on peut la poursuivre jusqu'en Tunisie et en

Algérie méridionales. C'est une plante désertique typique qui constitue près de Tombouctou une espèce septentrionale.

Convolvulaceae.

Ipomaea dissecta Willd. Th. (-Ch.).

L'année de la germination, il se forme une rosette de feuilles de l'aisselle desquelles il se développe bientôt de longues pousses décombantes qui fleurissent. L'axe primaire croît verticalement en l'air et fleurit, sans cependant atteindre plus d'un demi à 2 cm de haut. Peu d'individus survivent à la sécheresse et les stolons poursuivent leur croissance. La plante peut de ce fait devenir au moins bisannuelle, mais la plupart des individus sont cependant Th.

Très répandue des deux côtés de l'Equateur, on ne la trouve guère plus au Nord que Tombouctou.

Merremia angustifolia Hallier. Ch. (-Th.).

Baker et Rendle indiquent (chez Oliver) que l'espèce est annuelle et voluble, mais les rares exemplaires trouvés près de Tombouctou étaient nettement vivaces et présentaient de longues pousses toujours vertes couchées sur le sable aride et dont l'extrémité continuait à croître.

Très répandue des deux côtés de l'Equateur, l'espèce est près de sa limite Nord à Tombouctou.

Cruciferae.

Farsetia ramosissima Hochst. N. (-Ch.).

Sous-arbrisseau presque sphérique de $\frac{1}{3}$ — $\frac{3}{4}$ de m de hauteur, à nombreuses pousses ascendantes faiblement ramifiées, se renouvelant par la base et demeurant vertes toute l'année, même dans les stations très arides (Fig. 2).

Espèce rare, mais cependant connue depuis l'Océan Atlantique jusqu'à la Mer Rouge à peu près à la même latitude que Tombouctou.

Cucurbitaceae.

Citrullus vulgaris Schrad. Th.

Th. puissante à longues tiges couchées sur le sable.

Il est peu-être douteux que l'espèce croisse à l'état sauvage près de Tombouctou; elle est du reste très répandue dans les pays assez chauds.

Citrullus colocynthis Schrad. Ch.

Rappelle au point de vue morphologique l'espèce précédente; l'axe primaire est toutefois vivace et l'espèce est Ch.

Corallocarpus corallinus (Fenzl.) Cogn. Ch.?

Espèce curieuse, succulente, à branches longues fragiles et grasses de 1 à 2 mètres, qui dépérissent presque totalement jusqu'à leur base au moment de la sécheresse, ce qui fait que la plante est Ch.

Elle n'existe qu'en un unique endroit près de Tombouctou sous forme de liane au-dessous de l'*Acacia tortilis*. En Afrique, on n'a trouvé cette plante rare que dans des endroits espacés aux Tropiques vers l'Est. Le long du Niger, je l'ai découverte en plusieurs endroits sur les dunes.

Cucumis prophetarum L. Ch.

Rappelle tout-à-fait *Citrullus colocynthis*: la racine primaire est très longue et épaisse; les tiges sont soit étendues sur le sable très sec, soit rampantes. Pendant la sécheresse, l'extrémité des pousses meurt tandis que la base continue à vivre et conserve ses feuilles vivantes.

Espèce très commune près de Tombouctou et du reste très répandue aux Tropiques; vers le Nord, elle s'étend au-delà du Sahara central, jusqu'en Egypte.

Momordica balsamina L. M.

Liane puissante dont le tronc peut atteindre jusqu'à l'épaisseur d'un bras. Les pousses sont toujours vertes et végètent également pendant la période de sécheresse; souvent, pourtant, les extrémités meurent. Elle prospère dans les endroits très secs et couvre souvent la couronne des arbres les plus élevés ou grimpe sur les clôtures basses des jardins. Pendant la saison des pluies, de nombreuses graines germent, mais beaucoup de plantules meurent au moment de la sécheresse.

L'espèce est très répandue aux Tropiques, mais elle ne doit guère croître à l'état sauvage dans les stations plus septentrionales.

Cyperaceae.

Cyperus conglomeratus. Rottb. avec var. *proteinolepis* (Steud.) Kük. H. (-G.?).

Croît en touffe serrée, le plus souvent de 10 à 20 cm d'épaisseur, ce qui fait que par son mode de croissance, cette plante rappelle beaucoup de nos Cypéracées et Graminées familières ce qui lui donne un aspect très bizarre au milieu de toutes les Ch. sur les dunes.

Lorsqu'il y a des tourbillons de sable, la touffe en est remplie et s'élève pour cette raison au-dessus du niveau du sol.

Le développement des pousses est bisannuel comme chez beaucoup de Carices septentrionales; il se forme une rosette de longues feuilles filiformes et glauques, persi-

stantes, et ce n'est que l'année suivante que la tige perce et forme une inflorescence. Aux endroits où la pousse se trouve en contact avec le sable aride et brûlant, elle est protégée par des feuilles fanées, écailleuses. Le court rhizome est placé horizontalement à env. 5 à 10 cm au-dessous du niveau du sol.

Autour de Tombouctou, cette plante typique du Sahara se trouve communément sur les dunes les plus arides. Elle est du reste connue dans toutes les parties du Monde, et on la rencontre en Afrique jusqu'au Sahara septentrional.

Cyperus pumilus L. var. *patens* (Vahl) Boeck. **Th.**

Th. grèle, haute d'env. 5 cm tout-à-fait identique à la précédente au point de vue biologique.

Très répandue en Afrique tropicale des deux côtés de l'Equateur, elle atteint autour de Tombouctou sa limite septentrionale.

Cyperus (Juncellus) pygmaeus Rottb. **Th.**

Th. fortement cespiteuse de 5 à 15 cm de haut, germant dans la vase humide lorsque les inondations sont passées et succombant lorsque l'eau monte et la submerge.

Cosmopolite tropical qu'on rencontre en Afrique jusqu'aux pays méditerranéens.

Cyperus rotundus L. var. *tuberosus* (Rottb.) forma *transiens*
Boeck. **H.** (-G?).

Présente, comme *Carex arenaria*, de longs et minces rhizomes, rampant en tous sens en grande profondeur. Lorsque l'extrémité des pousses croît en l'air, il se forme une rosette de feuilles, et l'année suivante, la tige perce

pour se terminer par une inflorescence. Cette espèce est toujours verte, de même que la précédente, et sa hauteur est d'env. 25 cm; les pousses rajeunissantes partent d'une profondeur de quelques centimètres seulement. Cette plante présente du reste cette particularité de se développer également dans les endroits secs et très humides.

Très répandue en Afrique des deux côtés de l'Equateur jusqu'aux pays méditerranéens.

Fimbristylis diphylla Vahl. Th.

Th. cespiteuse de 10 à 20 cm de hauteur, identique à la précédente au point de vue biologique.

Très répandue dans les contrées tropicales et tempérées, elle forme des formations compactes dans tous les endroits humides autour de Tombouctou.

Fimbristylis exilis Roem. et Schult. Th.

Petite Th. cespiteuse de 15 à 25 cm croissant dans les endroits très secs.

Très répandue et très commune en Afrique tropicale, on ne doit guère la rencontrer au Nord de Tombouctou.

Scirpus corymbosus Heyne. G.

Plante d'env. $\frac{3}{4}$ de m de hauteur à court rhizome rampant, se trouvant, en terrain humide, à quelques centimètres au-dessous de la surface du sol.

Autour de Tombouctou, il ne s'en trouvait que quelques rares exemplaires, mais l'espèce est très répandue des deux côtés de l'Equateur, et vers le Nord, on la trouve jusqu'en Egypte.

Scirpus Lugardi C. B. Clarke. Th.

Cette délicate petite Th. se rallie entièrement, au point de vue du type biologique, aux autres petites Cypéracées annuelles, comme *Cyperus pygmaeus*, avec laquelle elle croît.

Espèce rare, groupée en quelques endroits, au Sud de l'Equateur.

Scirpus maritimus L. Héloph.

De ce cosmopolite, il ne se trouvait dans un pré qu'un unique exemplaire, qui correspondait au point de vue biologique à ceux du Danemark.

Scirpus supinus L. Th.

Th. de 20 à 35 cm, formant une végétation compacte en terrain vaseux. La graine germe déjà avant que l'inondation soit complètement passée, lorsque la profondeur de l'eau permet à l'extrémité des feuilles d'atteindre la surface de l'eau. On peut constater pour cette raison que les feuilles inférieures sont recouvertes d'une mince couche de vase.

Très répandue des deux côtés de l'Equateur, notamment dans la zone tempérée, on la rencontre jusqu'aux pays méditerranéens, Tombouctou constitue le point central de sa distribution.

Elatinaceae.

Bergia ammanoides Roth. Héloph.

Plante dressée, ramifiée, haute de 15 cm environ, formant par endroits une végétation compacte dans la vase. La plus grande partie de la plante ne vit qu'un an, mais la base de la tige persiste au cours de l'inondation, et reste couchée au fond de l'eau; lorsque l'eau se retire, il se forme de nombreuses pousses latérales partant des parties de tige couchées dans la vase, et qui ont pris racine.

Très répandue dans les régions plutôt chaudes de l'ancien monde, elle atteint à Tombouctou sa limite septentrionale.

Bergia suffruticosa Fenzl. Ch.

Sous-arbrisseau typique à tiges rampantes, longues de plus d'un mètre d'où partent de nombreuses pousses courtes ascendantes, hautes d'env. 25 cm et toujours vertes, à belles fleurs roses.

Commun dans les endroits très secs autor de Tombouctou, il est répandu dans les parties septentrionales des Tropiques de l'ancien monde.

Euphorbiaceae.

Chrozophora brocchiana Vis. N.

Sous-arbrisseau tomenteux, dressé, fortement branchu, haut de 50 à 75 cm, demeurant vert en toute saison, très caractéristique sur les dunes les plus arides.

Répandue dans les parties les plus septentrionales des Tropiques africaines arides, c'est une plante saharienne typique qui trouve à Tombouctou le point central de sa distribution.

Euphorbia granulata Forsk. Ch. (-Th.).

Petite plante curieuse, toujours verte, aux pousses nombreuses à disposition stelliforme, fortement pressées contre le sable brûlant dans les stations très arides. Elle présente une forte racine primaire, verticale, et des pousses dont l'extrémité ne vit que durant une seule période de croissance, et se renouvellent par la base. Feuilles glauques et diffuses.

Très répandue aux Tropiques d'Afrique (et en Asie), jusqu'en Tunisie méridionale et en Egypte.

Euphorbia scordifolia Jacq. Ch.

Présente une forte racine primaire pourvue d'un cercle de pousses d'env. 25 cm de hauteur, dressées, tomenteuses courbées en arc, se renouvelant par leur partie la plus basse, ce qui fait que l'espèce se trouve à la limite des H.

Cette espèce caractérise les endroits très secs autour de Tombouctou. Brown indique (chez Oliver) qu'elle est ⊖, mais autour de Tombouctou, la plupart des exemplaires sont nettement vivaces et appartiennent même aux espèces qui végètent le plus fortement pendant la période de sécheresse, attirant alors le regard par leurs belles inflorescences blanches.

Elle est assez répandue dans les parties septentrionales des régions désertiques de l'Afrique tropicale, de la Sénégambie jusqu'au Haut-Nil, sur une étroite zone juste au Sud du Sahara.

Phyllanthus niruri L. Ch. (Th.).

Plante toujours verte d'env. 25 cm de haut, à forte racine primaire portant plusieurs branches longues horizontalement ascendantes à courtes pousses étendues horizontalement. Certains individus sont seulement annuels, mais on rencontre également beaucoup d'exemplaires pendant la période de sécheresse, dans les endroits d'humidité moyenne.

L'espèce constitue une mauvaise herbe tropicale très répandue, qui atteint à Tombouctou sa limite septentrionale.

Gramineae.*Andropogon gayanus* Kunth. H.

Robuste Graminée, fortement cespitueuse, d'env. 1 m à 1 m 50 de haut, croissant dans les endroits assez secs. Je n'en ai rencontré que quelques rares exemplaires peut-être

plantés, — les chaumes servant à couvrir les toits. Le développement des pousses est bisannuel; les feuilles se fanent en partie pendant la sécheresse, et dès le début de la saison des pluies, les inflorescences sortent de la terre même.

L'espèce est répandue des deux côtés de l'Équateur et se rencontre jusqu'au Sahara central.

Aristida adscensionis L. Ch.

Les tiges hautes de 50 cm sont assemblées en touffes ouvertes, toujours vertes, constituant une partie considérable de la végétation sur les dunes les plus arides. Les pousses rajeunissantes partent soit de la base des tiges près du niveau du sol, comme chez les H., mais à une hauteur de 15 à 25 cm du sol, des pousses peuvent également partir des tiges; ces pousses survivent à la sécheresse et l'espèce est donc à considérer comme Ch.

Espèce très répandue des régions tempérées, qui est près de sa limite méridionale à Tombouctou.

Aristida meccana Hochst. Ch. (-Th).

Sous le rapport du type biologique, cette espèce est identique à la précédente. Elle est cependant Mésophyte dans la formation d'*Eragrostis albida* et elle était très richement représentée dans un certain endroit.

Elle est originaire de l'Arabie et de l'Afrique orientale et sa présence à Tombouctou constitue donc un cas occidental isolé.

Aristida pallida Steud. Ch.

Au point de vue morphologique et du type biologique elle rappelle tout-à-fait *A. adscensionis*, et elle prospère dans les stations les plus sèches sous forme d'une Ch. pâle, toujours verte.

Cette rare espèce est originaire de la Nubie.

Brachiaria Hagerupii Hitchcock. Th.

Graminée cespiteuse de 50 cm de haut à larges feuilles, croissant dans les endroits d'humidité moyenne côte à côte avec l'espèce suivante. Les rares exemplaires trouvés étaient annuels et croissaient sur une pente sablonneuse, à environ 1 kilomètre à l'Ouest de la ville, — comme seule station jusqu'ici connue.

Brachiaria regularis Stapf. Th.

Rappelle beaucoup la précédente; les exemplaires trouvés étaient exclusivement annuels, mais des recherches plus approfondies permettraient peut-être de constater que les deux espèces peuvent être vivaces?

Cette espèce s'est rencontrée depuis le Sahara jusqu'au Transvaal, mais à Tombouctou, où elle atteint sa limite septentrionale, elle constitue une plante de sous-bois caractéristique sous l'*Acacia tortilis*.

Cenchrus catharticus Delile. Th. (-Ch.).

Graminée basse dont les piquants des fruits compliquent sensiblement les excursions dans le terrain. La plupart des exemplaires sont seulement annuels, mais on rencontre cependant partout, — même dans les endroits les plus arides, — des exemplaires qui maintiennent l'existence durant toute la sécheresse, formant des pousses latérales fraîches, vertes et fleuries, partant des aisselles, et qui se comportent tout comme dans les espèces d'*Aristida*.

Elle est très répandue aux Tropiques, notamment dans les contrées tempérées d'Afrique, et jusqu'aux pays méditerranéens.

Chloris gayana Kunth. **H.**

Espèce de 75 cm à 1 m 25 de haut, à stolons étendus sur la terre d'humidité moyenne, et formant par les noeuds des racines et des pousses latérales qui continuent à se ramifier et forment une nouvelle touffe.

Connue en Afrique du Sud, son domaine de distribution proprement dit est l'Afrique tropicale, limité au Nord à peu près par la bordure septentrionale du Sahara.

Chloris Prieurii Kunth. **Th.**

Espèce dressée, fortement cespiteuse à longues feuilles minces, ce qui en fait un fourrage des plus appréciés de l'endroit. Pendant la sécheresse, je n'en ai découvert qu'un seul exemplaire en terrain humide, alors que pendant la saison des pluies, on la rencontre partout, même dans les stations les plus arides. Tous les individus trouvés autour de Tombouctou étaient annuels, mais dans les régions de savane, plus loin vers le Sud, elle semble pouvoir devenir H.

L'espèce a été rencontrée en outre en quelques rares autres endroits de l'Afrique, presque au même degré de latitude que Tombouctou, d'où il faut conclure que c'est là son centre de distribution.

Chloris punctulata Kunth. **Th.**

Rappelle exactement la précédente au point de vue du type biologique.

Elle est connue dans les régions un peu plus septentrionales et orientales: Nubie, Abyssinie, Kordofan.

Cynodon dactylon (L.). **H. (-Ch.).**

Forme par endroits des taches de végétation toujours vertes, assez grandes et serrées, sur terrain d'humidité

moyenne. Aux endroits où la plante a pris racine se forment trois sortes de pousses: 1) de longs stolons écaillieux, décolorés, qui s'enfoncent profondément dans le sable, et qui, en arrivant à la surface, forment une nouvelle touffe. 2) D'autres stolons étendus sur le sable, dont la longueur peut dépasser 1 mètre, et qui sont pourvus de feuilles ordinaires; à certains intervalles, ces stolons prennent également racine, contribuant ainsi à la multiplication végétative de la plante. En dehors de ces deux sortes de branches longues, la plante développe en outre 3) de nombreuses pousses courtes de 10 à 30 cm de haut, verticalement dressées, à courts entre-noeuds et à feuilles nombreuses. Ces pousses courtes peuvent se terminer par une inflorescence, mais le plus souvent, elles demeurent purement végétatives et constituent la pousse la plus importante de la plante pour ses fonctions d'assimilation.

Cosmopolite très commun qu'on retrouve vers le Nord jusqu'en Europe, et vers le Sud, jusqu'au Cap. Au Danemark, où l'espèce se trouve quelquefois transportée, elle est également vivace.

Dactyloctenium aegyptiacum (L.). Th.

Espèce non xéromorphe à larges feuilles. Au point de vue du type biologique, elle rappelle *Chloris Prieuri*, et comme lui, elle est annuelle.

Cosmopolite des contrées tropicales et subtropicales, elle est également très répandue en Afrique, des deux côtés de l'Équateur.

Digitaria marginata Link. H. (-Ch. -Th.).

Mésophyte de 20 à 40 cm de haut, à feuilles assez larges, croissant en touffes serrées, immédiatement au-dessus

de la marque supérieure du niveau d'eau. Pendant la sécheresse, les feuilles se fanent en partie, et dans les cas les plus nombreux, les tiges se fanent également presque jusqu'à la base; parfois, pourtant, il se trouve aussi des parties de tiges persistantes, à 20 ou 30 cm de hauteur. L'espèce peut ainsi être Ch., H., et sans doute aussi Th.

Se rencontre partout dans les Tropiques, de même que dans quelques contrées subtropicales. Tombouctou se trouve au Nord de son centre de distribution.

Eleusine verticillata Roxb. **Th.**

Un unique exemplaire seulement a été trouvé de cette espèce à larges feuilles; il croissait en terrain sec et était sans doute seulement annuel?

C'est un cosmopolite tropical, rencontré en Afrique en quelques rares endroits, vers l'Est.

Eragrostis albida Hitchcock. **H.**

Cette petite plante délicate forme d'une manière très caractéristique une végétation compacte à la limite supérieure des inondations.

Les feuilles assez larges sont involutées et sétiformes, réunies en touffe serrée à la base de la plante. Elle végète toute l'année durant, et c'est une des plantes fourragères les plus précieuses pendant la saison sèche, vu qu'elle se renouvelle sans cesse près du niveau du sol, et se comporte comme nos Graminées (H.) familières.

Jusqu'ici, elle n'est connue qu'à Tombouctou, où elle constitue une riche plante de prairie abondante partout où elle trouve une station appropriée.

Eragrostis cambessediana (Kunth). Th.

Espèce dressée, haute d'env. 35 cm, croissant par petites touffes ouvertes dans les prés, côte-à-côte avec *E. albida*, à laquelle elle ressemble beaucoup; *Eragrostis cambessediana* est cependant relativement plus grand et plus grêle, et ne croît que dans les terrains suffisamment bas pour que l'inondation l'atteigne; il est par suite annuel et pourvu de feuilles plus larges.

L'espèce est connue en quelques rares endroits de l'Afrique tropicale, entre la Sénégambie et la Côte de Guinée. Elle est commune autour de Tombouctou, mais moins richement représentée que *E. albida*.

Eragrostis ciliaris (L.) Link. Th.

Touffe ouverte pouvant atteindre jusqu'à 50 cm de hauteur, à chaumes solides et à larges feuilles. N'étant point xéromorphe, elle ne parvient pas à survivre à la période de sécheresse, car elle croît dans les endroits très secs, formant un élément secondaire de la riche végétation qui se développe au cours de la saison pluvieuse. Ressemble à *E. major* Host.

Cosmopolite répandu en Afrique depuis le Cap jusqu'en Mauritanie et en Haute-Egypte. Doit être considérée à Tombouctou plutôt comme espèce méridionale.

Eragrostis pallescens Hitchcock. H.

Au point de vue du type biologique, c'est une espèce des plus intéressantes de cette flore; elle rappelle en effet entièrement la plupart de nos Graminées familières, par ex. *Avena pratensis*. Croît par touffes serrées et basses et présente de larges feuilles pouvant s'enrouler en cas de

sécheresse. Même pendant la sécheresse, elle reste partiellement verte et fleurit, mais elle végète cependant le plus richement pendant la saison des pluies, formant alors un grand nombre de chaumes solides d'env. 75 cm de haut, pourvus d'inflorescences.

L'espèce n'est connue jusqu'ici qu'à Tombouctou, où elle est commune dans les endroits assez secs, et ne croît jamais en terrain si bas que l'inondation puisse l'atteindre.

Eragrostis tenuiflora Rupr. Th.

Espèce cespiteuse, annuelle, croissant dans les endroits secs, où ses chaumes fins forment une partie tout-à-fait insignifiante de la végétation de Graminées.

Cette espèce, semblable à *E. tremula* (Lam.) si commune dans les régions de savane, est connue également en quelques autres endroits de l'Afrique tropicale et subtropicale.

Latipes senegalensis Kunth. H.

De même que *Eragrostis pallescens*, elle présente une touffe serrée, vivace, à proximité directe de la surface de la terre, mais presque toutes les feuilles se fanent entièrement pendant la sécheresse. Les pousses, hautes d'env. 35 cm, à base ascendante, portent de larges feuilles épaisses pouvant s'enrouler pendant la sécheresse.

Commune dans les endroits secs des environs de Tombouctou, elle est connue en outre au Sénégal.

Panicum neglectum Roem. et Schult. Ch.

Prochement apparenté au *P. turgidum*, il croît, comme ce dernier, dans les endroits élevés les plus arides, sous forme de sous-arbrisseau de 50 cm à 1 m, fortement

ramifié, à feuilles relativement petites, mais à tiges nombreuses d'un vert vif, qui constituent apparemment les organes d'assimilation les plus importants de la plante; à cet égard, il rappelle donc *Leptadenia spartium*, ces deux espèces représentant souvent la partie essentielle de la végétation des dunes autour de Tombouctou. Les pousses rajeunissantes partent des aisselles, tant à l'extrémité des branches longues qu'à leur base. La plante demeure verte toute l'année, mais elle végète et fleurit le plus richement pendant la saison des pluies.

L'espèce n'est connue qu'en de très rares endroits de l'Afrique tropicale.

Pennisetum ciliare (L.). Th. (-Ch.).

Au point de vue du type biologique il correspond tout-à-fait à *Cenchrus*, qui lui ressemble beaucoup. La plupart des exemplaires sont annuels, mais de très rares individus survivent pourtant à la sécheresse et forment de petites pousses à quelques centimètres au-dessus de la surface de la terre, et se comportent par conséquent en Ch.

Se trouve dans les régions assez chaudes du Monde entier; répandue en Afrique depuis le Cap jusqu'à la Mer Méditerranée.

Sporobolus spicatus (Vahl) Kunth. H.

La tige, haute d'env. 25 cm, est pourvue à la base de nombreuses pousses courtes portant des feuilles raides, coriaces et enroulées sur elles-mêmes, toujours vertes et piquantes à l'extrémité. Il se développe également des branches longues, étendues sur le sol, et à chacun de leurs noeuds s'établissent de nouvelles touffes, les pousses des aisselles perçant immédiatement, pour prendre racine et se

ramifier. Cette XérophYTE végète également pendant la sécheresse, mais ce n'est qu'à la saison des pluies que la plupart des inflorescences sortent des rosettes qui ont passé l'hiver à proximité de la surface de la terre; la formation des pousses est donc bisannuelle.

A Tombouctou, cette plante est proche de sa limite méridionale; au Nord, elle pénètre jusqu'au Sahara central, en Egypte, et vers l'Est, jusqu'aux Indes.

Tragus racemosus (L.) Kunth. Th.

Espèce à larges feuilles dont les tiges, qui peuvent atteindre jusqu'à 50 cm de hauteur, sont réunies en petites touffes lâches croissant en terrain très sec. Au point de vue du type biologique, elle correspond tout-à-fait à *Cenchrus*, — de très rares individus étant persistants, — mais de beaucoup le plus grand nombre est seulement annuel.

L'espèce est répandue depuis le Cap jusqu'à la Mer Méditerranée, et se rencontre en outre dans les régions assez chaudes de presque toutes les parties du Monde.

Vitiveria nigritiana (Benth.) Stapf. H.

Cette belle Graminée croît en touffes dressées, serrées, à hauteur d'homme, formant une compacte végétation sur d'immenses terrains le long du Niger. Des courts rhizomes se forment dans l'écorce terrestre de nombreuses pousses courtes rajeunissantes, à feuilles raides, rubanaires, longues de 75 cm sur 1 cm de large, et pouvant se plier le long de la nervure centrale. Pendant la sécheresse, les feuilles ne se fanent qu'en partie, à moins qu'elles ne soient détruites totalement par incendie. Le développement des pousses est bisannuel, et vers la fin de la période de

sécheresse, la croissance reprend et se poursuit jusqu'à ce qu'elle ait atteint son maximum à la période des pluies, la plante s'ornant alors d'un grand nombre de grosses inflorescences. Autour de Tombouctou, on n'en trouve que de rares exemplaires, peut-être plantés en raison de la valeur de cette plante comme fourrage pendant la sécheresse et de l'utilité des chaumes pour la couverture des toits.

L'espèce est répandue dans les contrées assez chaudes de l'Afrique, depuis la Sénégambie et le cours supérieur du Nil jusqu'à la Mozambique, vers le Sud.

Leguminosae.

Acacia albida Delile. M.

Peut atteindre 5 à 8 mètres de hauteur, et constitue ainsi le plus grand des arbres qu'on trouve autour de Tombouctou. Le tronc, presque de la hauteur d'un homme, est recouvert d'une épaisse écorce en liège crevassé. Les branches, recouvertes d'une mince couche de liège d'un blanc éclatant, sont divariquées de telle manière à leurs ramifications extrêmes, que la couronne prend une forme plus ou moins ombrellaire, — le sommet ne formant cependant pas une surface absolument plane, mais le plus souvent un peu arrondie. L'arbre perd bien ses feuilles, mais d'une manière très curieuse: il porte en effet des feuilles pendant la période de sécheresse (de Novembre à Mai) et reste dépouillé pendant la saison la plus favorable, — fait observé déjà et antérieurement décrit par Chevalier (1928, p. 62), qui estime que cette périodicité particulière est devenue héréditaire chez l'espèce, en réalité originaire des régions de pluies d'hiver plus septentrielles. Pendant la sécheresse, on peut cependant toujours

trouver tout au moins quelques individus ayant conservé le tout ou partie de leurs feuilles.

Cette Mésophyte, qui croît isolément autour de Tombouctou, est du reste répandue depuis la Mozambique jusqu'à l'Asie Mineure.

Acacia arabica Willd. (*A. scorpioides* (L.) A. Chev.). **M.**

Arbre qui peut atteindre dans d'autres contrées jusqu'à 15 m de hauteur (Chevalier) mais qui n'a autour de Tombouctou que généralement 5 mètres. Le tronc est court, à écorce noire ou brun foncé et ne présente qu'une très mince couche de liège. Les branches, à écorce rouge brun, sont le plus souvent divariquées horizontalement, de sorte que la couronne devient hémisphérique, tout en se rapprochant de la forme ombrellaire.

Cet arbre ne croît pas dans les endroits les plus secs, mais le plus souvent dans le sable, suffisamment près de l'eau pour que les racines puissent atteindre, même pendant la sécheresse, les couches humides du sol. Conformément à ceci, il doit rester sans doute quelques feuilles en toute saison sur la plupart des individus. Au sujet du changement de feuilles, les individus pris isolément diffèrent cependant de caractère, mais prise en général, l'espèce doit être toujours verte?

Autour de Tombouctou, on ne trouve que des exemplaires isolés de cette Mésophyte, d'ailleurs répandue jusqu'aux Indes. En Afrique, l'espèce croît depuis le Natal jusqu'en Afrique septentrionale, mais elle est surtout répandue dans les parties septentrionales des contrées tropicales et elle est originaire de Tombouctou.

Acacia senegal (L.) Willd. M.

Arbrisseau très ramifié de 3 à 5 mètres à écorce d'un blanc éclatant et à branches divariquées mais non disposées sur un même plan, ce qui fait que la couronne n'a pas la forme d'ombrelle très prononcée. Sans doute est-il en partie nu pendant la sécheresse, mais je ne saurais trancher cette question exactement, vu qu'il ne se trouvait que de rares exemplaires isolés autour de Tombouctou.

L'espèce est répandue sur une zone assez étroite s'étendant le long de la limite méridionale du Sahara; on la trouve depuis l'Océan Atlantique jusqu'à la Nubie méridionale et de là jusque dans les contrées chaudes des autres parties du Monde.

Acacia tortilis Hayne (= *A. fasciculata* Guill. et Perr.) M.

Espèce dont la hauteur atteint le plus souvent environ 5 mètres, qui représente l'arbre le plus commun autour de Tombouctou, où il forme des forêts étendues et assez touffues entre la ville et le Niger. Cet arbre prospère également dans les endroits très secs, mais il se développe le mieux comme Mésophyte. Les branches sont divariquées horizontalement en plusieurs étages, ce qui donne à la couronne une forme irrégulière, plus proche toutefois de la forme hémisphérique qu'ombrelliforme. L'écorce est rouge ou jaunâtre sur les branches; sur le tronc, elle est plus foncée et la couche liégeuse n'est que très mince. La racine primaire, très longue et très puissante, croît verticalement vers en bas, de sorte qu'elle atteint peut-être dans toutes les stations les couches humides du sol. Il se forme en outre de nombreuses racines secondaires, extrêmement longues et horizontales, si proches de la surface du sol qu'elles sont souvent parti-

ellement découvertes par les tourbillons de sable; sans doute leur objet est-il d'ancrer l'arbre au sol pendant les grands ouragans, et leurs fonctions sont sans doute importantes pour la nourriture de l'arbre au cours de la saison des pluies, lorsque les couches supérieures de la terre ne sont pas desséchées.

Cet intéressant développement du système des racines s'observe très nettement sur les bords du Niger, lorsque l'érosion provoquée par les eaux a causé des éboulements. L'arbre demeure vert pendant toute la saison des pluies, mais il est (totalement ou partiellement?) nu pendant la sécheresse.

Plante saharienne typique s'avançant jusqu'au 10^e degré de latitude Nord, qu'on trouve au Nord jusqu'à l'Algérie-Tunisie méridionale, et qui est connue du Sénégal jusqu'en Arabie.

Alysicarpus vaginalis DC. Th.

Plante annuelle de 20 à 35 cm, à pousses courbées ascendantes. Autour de Tombouctou, il ne s'en trouvait que quelques rares exemplaires; l'espèce est plus nombreuse aux bords du Niger, notamment comme mauvaise herbe dans les champs cultivés.

Commune aux Tropiques du monde ancien, elle a été également transportée en Amérique, mais on ne doit guère la rencontrer plus au Nord qu'à Tombouctou.

Bauhinia rufescens Lam. M.

Arbre toujours vert, fortement branchu, de 2 à 4 mètres, à petites feuilles coriaces et glauques et à branches rougeâtres qui se recouvrent en vieillissant d'une mince couche de liège d'un blanc éclatant.

Il croît dans les endroits secs ou d'humidité moyenne; rare autour de Tombouctou; il est plus nombreux le long du Niger, et endémique dans les parties septentrionales de l'Afrique tropicale; on ne le rencontre cependant guère plus au Nord qu'à Tombouctou.

Cassia obovata Collad. Th. (-Ch.).

Les rares exemplaires trouvés n'étaient qu'annuels, à tige dressée, d'env. 25 cm; Oliver indique pourtant que son rhizome est vivace, chose que j'ai pu moi-même constater dans les régions plus au Sud (région des savanes) et la tige herbacée et succulente se fane alors presque jusqu'à la surface du sol.

Cosmopolite tropical répandu en Afrique de l'Equateur jusqu'à la Mauritanie, le Sahara central, le Haut-Nil et qui est à Tombouctou à une certaine distance de sa limite septentrionale.

Cassia occidentalis L. Ch.

Ne croissait peut-être pas dès l'origine à l'état sauvage autour de Tombouctou, où il ne s'en trouvait que de rares exemplaires. La tige est herbacée, haute d'env. 1 m, mais elle se fane par le sommet, de sorte que seule la base ligneuse persiste.

Croît dans les endroits d'humidité moyenne; très répandu partout aux Tropiques.

Crotalaria arenaria Benth. Ch.

Sous-arbrisseau bas (de 25 cm environ) fortement velu, toujours vert, à nombreuses branches vertes, se rajeunissant par la base.

Il croît sur les dunes très arides, où il constitue une espèce des plus communes et des plus caractéristiques.

L'espèce n'est du reste connue qu'en de rares endroits en Mauritanie, en Sénégambie (Chevalier) et en Nigéria.

Indigofera anabaptista Steud. (= *I. Hochstetteri* Baker).
Th. (-Ch.).

L'axe primaire est dressé, mais il meurt après avoir fleuri, et la plante forme alors des branches longues partant des aisselles inférieures, et étendues sur le sol ou présentant des extrémités quelque peu ascendantes. La racine primaire est un peu boursouflée; les feuilles sont glauques, légèrement velues et restent toujours vertes.

Elle croît dans les endroits d'humidité moyenne et est le plus souvent annuelle; certains individus sont cependant persistants comme Ch. Autour de Tombouctou, l'espèce n'est guère nombreuse et elle atteint partiellement ici sa limite méridionale; elle est connue du reste en Arabie et en Afrique du Nord-Est.

Indigofera aspera Perr. Ch. (-Th.?).

Axe primaire herbacé, haut de 50 cm à 1 m, dressé, ramifié par la base. Les rares exemplaires trouvés étaient tous bisannuels et avaient germé en terrain assez humide. La pauvreté du matériel n'a malheureusement pas permis d'établir si la plante en question pouvait devenir vivace.

N'a été trouvée qu'en de rares endroits de l'Afrique tropicale, la limite septentrionale traversant la Sénégambie et le Haut-Nil.

Indigofera diphylla Vent. Ch.

D'une très longue racine primaire part un cercle de pousses velues, fortement ramifiées, divariquées presque horizontalement, mais pourtant élevées de 5 à 10 centi-

mètres au-dessus du sable brûlant. C'est un sous-arbrisseau toujours vert et une plante de désert typique, capable de végéter toute l'année et se rajeunissant continuellement par la base des pousses. Il prospère sur les dunes les plus arides, où l'on rencontre une végétation particulière de sous-arbrisseaux bas appartenant aux Légumineuses: *Indigofera sessiliflora*, *Crotalaria arenaria*, *Tephrosia obcordata*.

Au point de vue morphologique, cette plante est remarquable par l'étrange uniformité du développement des pousses latérales, des inflorescences et de la disposition des feuilles.

On ne la connaît qu'en de rares endroits de l'Afrique tropicale, depuis la Mozambique jusqu'au cours supérieur du Nil et à la Sénégambie; autour de Tombouctou, elle est commune.

Indigofera parviflora Heyne. Th.

Plante dressée à axe primaire robuste et à branches partant de la base. Durant la saison des pluies, elle se trouve en nombre réduit autour de Tombouctou; elle est du reste répandue depuis le Cap Vert en passant par l'Abyssinie et les Tropiques d'Asie, jusqu'en Australie du Nord.

Indigofera sessiliflora DC. Ch.

Rappelle aux points de vue morphologique et du type biologique tout-à-fait *I. diphylla*, mais présente une ramification encore plus uniforme.

Commune autour de Tombouctou, elle est connue également en Sénégambie et en Mauritanie.

Indigofera viscosa Lam. Th. (-Ch.).

Plante de 50 à 75 cm, fortement ramifiée, à poils glandulaires, croissant dans les endroits d'humidité moyenne

et se comportant à peu près comme *I. aspera*. Les rares exemplaires recueillis avaient germé pendant la sécheresse et avaient environ trois quarts d'année. Baker indique que c'est une bisannuelle ou annuelle.

Cosmopolite tropical dont la limite septentrionale en Afrique se trouve à peu près au degré de latitude de Tombouctou.

Psoralea plicata Del. N.

Sous-arbrisseau toujours vert d'env. $\frac{1}{3}$ à $\frac{2}{3}$ de mètre, à axe primaire dressé, formant à la base de solides branches longues. Toute la plante est couverte de poils blanchâtres; il en émane un fort parfum qui rappelle celui de *Melilotus*.

Il ne se trouvait autour de Tombouctou que quelques rares exemplaires de cette plante saharienne typique. On la connaît en outre depuis le Cap jusqu'au Sahara du Nord et en Egypte; elle est également répandue à travers l'Arabie et les Indes.

Rhynchosia memnonia DC. N. (-Ch.).

L'axe primaire n'atteint pas une longueur considérable, mais de sa base partent de fortes branches longues mollement étendues sur le sable lorsque la plante croît isolément. Par contre, si elle rencontre un appui à proximité, les pousses grimpent de 1 à 3 m en l'air, et cette belle petite liane se développe surtout bien sur les haies d'*Acacia* qui entourent les jardins des indigènes. A sa partie supérieure, la tige est herbacée et au cours de la sécheresse, elle meurt souvent presque jusqu'à la base; en toute saison, on trouve cependant quelques pousses à feuilles fraîches couvertes de poils blanchâtres et portant de rares fleurs;

la période de végétation proprement dite ne tombe toutefois qu'à la saison des pluies.

Cette Xérophyte est répandue depuis le Cap jusqu'en Egypte et passe par l'Arabie jusqu'en Afghanistan, mais elle n'est pas connue plus à l'Ouest qu'au Soudan français.

Sesbania pubescens DC. Ch. (-Th.?).

Axe primaire solide, dressé, à nombreuses branches longues partant de la base. Croît dans les endroits assez humides, germe déjà pendant la sécheresse, et rappelle au point de vue du type biologique *Indigofera aspera* et *I. viscosa*; fait partie, comme ces derniers, des bisannuelles puissantes, se développant bien dans les terrains inondés situés le plus haut, où elles peuvent s'élever au-dessus du niveau de l'eau, et ainsi végéter pendant plus longtemps que les petites Th. (*Bergia*, *Ammania*), immédiatement couvertes par l'eau montante, et tuées. Cette espèce diffère de la plupart des autres du même genre en ce qu'elle est velue et qu'elle ne constitue pas une Hygrophyte aussi typique que les autres.

Autour de Tombouctou, elle est abondante en un certain endroit; elle est en outre répandue depuis la Mozambique jusqu'à l'Egypte méridionale, sa limite septentrionale passant par Tombouctou.

Tephrosia obcordata Baker. N.

Sous-arbrisseau toujours vert d'env. 50 cm, à nombreuses pousses dressées partant de la base. Cette Xérophyte typique est partout très soyeuse; elle fleurit et végète durant toute l'année, mais le plus fortement pendant la saison des pluies, et c'est alors qu'apparaissent presque toutes les fleurs.

Cette plante a été trouvée depuis la Mauritanie jusqu'à Kordofan, en de rares endroits. Autour de Tombouctou, elle est commune et elle constitue sur les dunes l'espèce caractéristique.

Tephrosia purpurea Pers. N.

De la base de la plante partent plusieurs branches solides, longues d'env. $\frac{1}{3}$ à $\frac{3}{4}$ de m et herbacées, mais dont la base ascendante est persistante et toujours verte. C'est un sous-arbrisseau à branches divariquées et à feuilles velues; il peut parfois former par endroits une compacte végétation, mais même alors, il ne domine guère, et le sol reste toujours visible sous les plantes, en raison des entre-nœuds relativement longs qui séparent les feuilles fines, — les branches jouant apparemment un rôle important en tant qu'organes d'assimilation.

Cosmopolite tropical qu'on rencontre en Afrique depuis la Mozambique jusqu'au Sahara Central et la Haute-Egypte, et qui est commun autour de Tombouctou dans les endroits très secs et d'humidité moyenne.

Lemnaceæ.

Wolffia hyalina (Del.) Hegelmaier. **Héloph.**

Petite plante aquatique flottante rappelant *Lemna minor* et couvrant la surface des réservoirs d'eau situés hors de la ville, où elle est de la plus grande gêne pour les indigènes.

Répandue en Afrique orientale depuis la Mozambique jusqu'à la Basse-Egypte; à Tombouctou, c'est l'endroit le plus occidental où elle se trouve.

Loranthaceae.

Loranthus globiferus A. Rich. M.

Ce parasite est toujours vert et devient par conséquent particulièrement apparent lorsqu'il croît au sommet d'arbres entièrement ou presque dépourvus de feuilles comme *Zizyphus* et *Acacia*. Les tiges vertes ont env. 35 cm, elles sont raides et se ramifient par la base. Le plus souvent, il pousse en pleine lumière au sommet des arbres, mais il vient également bien à l'ombre, sur les branches plus basses, et il est assez commun autour de Tombouctou.

Espèce orientale qu'on trouve depuis la Nigéria du Nord jusqu'en Abyssinie.

Lythraceae.

Ammania senegalensis Lam. Héloph.

Petite plante d'env. 15 cm, formant par endroits le gros de la végétation dans la vase, à côté de *Bergia ammannoides*, à laquelle elle ressemble de très près en ce qui concerne le type biologique. Seules les tiges succulentes survivent à l'inondation, et sur ces dernières, il se forme des pousses adventives aussitôt que l'eau est redevenue basse.

Cosmopolite tropical répandu en Afrique de Madagascar jusqu'à la Haute-Egypte et le Sénégal; sa limite septentrionale passe par Tombouctou, où l'espèce est commune.

Malvaceae.

Abutilon muticum Webb. N.

Sous-arbrisseau dressé d'env. 50 cm, à nombreuses branches longues sans ramifications et à grandes feuilles glauques fortement velues. Près de Tombouctou, il est

assez richement représenté en un certain endroit juste au Sud de la ville; il est du reste répandu dans les parties septentrionales arides de l'Afrique tropicale, du Cap Vert, en passant par le Sahara Central jusqu'à l'Asie tropicale.

Pavonia hirsuta Guill. et Perr. Ch.

Du sommet de la forte racine primaire partent, en disposition radiaire, plusieurs pousses longues de plus d'un mètre, qui sont couchées sur le sol et donnent naissance à de nombreuses pousses courtes verticales et fleuries.

Ce beau sous-arbrisseau à grandes fleurs et fortement velu partout est assez commun dans les endroits d'humidité moyenne autour de Tombouctou. On le trouve en outre depuis le Sénégal jusqu'à la Haute-Egypte sur une étroite zone; inconnu dans la zone du calme, on le retrouve au Sud de l'Equateur.

Pavonia Kotschyi Hochst. Ch. (N.).

Petit sous-arbrisseau xéromorphe d'env. $\frac{1}{3}$ de m, fortement velu, de type analogue à celui de *Sida grewioides*. Croît dans les endroits secs; il est presque nu pendant la sécheresse; c'est pendant la période pluvieuse que se place sa période de végétation et de floraison proprement dite.

Se trouve sur une étroite zone qui part de Tombouctou, où il est commun, et s'étend jusqu'à l'Arabie.

Sida grewioides Guill. & Perr. Ch.

Ce sous-arbrisseau toujours vert présente une forte racine primaire dressée, à la base de laquelle se forment des pousses latérales ascendantes. Toute la plante est couverte de poils stelliformes et elle se rencontre dans les stations les plus arides sans être toutefois couchée sur le sable. Elle est répandue depuis l'Océan Atlantique jusqu'à

l'Arabie, sa limite septentrionale passant à peu près par le degré de latitude de Tombouctou et sa limite méridionale étant marquée par la Mozambique.

Menispermaceae.

Cocculus leaeba DC. M.

Cette liane, dont le tronc, qui atteint jusqu'à 10 cm d'épaisseur, est recouvert d'écorce blanche, crevassée, présente de longues pousses rampantes (à gauche) pouvant atteindre le sommet des arbres les plus élevés, qu'elle couvre alors d'un feuillage touffu, toujours vert. Lorsqu'elle germe loin du voisinage des arbres, elle peut également se développer solidement, mais elle rampe alors sur le sol. C'est une Xéophyte prononcée, à feuilles succulentes, assez épaisses et glauques; au cours de la sécheresse, quelques branches meurent le plus souvent et il y a lieu pour cette raison de la désigner plutôt comme sous-arbrisseau.

Il est assez commun autour de Tombouctou, où il atteint sans doute partiellement sa limite méridionale; il est connu en outre dans les parties les plus septentrionales de l'Afrique tropicale aride, du Cap Vert en passant par l'Egypte, et jusqu'aux contrées désertiques des Indes. Dans le Sahara Central, sa limite septentrionale se trouve au 28—29 degré (Chevalier).

Nyctaginaceae.

Boerhaavia repens L. Th. (et Ch.).

Plante assez succulente, lisse ou velue, à pousses de 25 cm à 1 m de long, soit ascendantes, soit mollement étendues sur le sable, et pourvues de pousses plus courtes et dressées. L'espèce présente cependant ceci de remarquable qu'elle peut visiblement représenter deux types bio-

logiques: la plupart des individus sont seulement annuels; ils n'atteignent que 15 à 25 cm de hauteur, leurs tiges, herbacées, sont presque dressées, et ils forment pendant la saison des pluies une compacte végétation sur de grandes étendues. Pendant la sécheresse, on peut rencontrer également partout des exemplaires isolés portant des fleurs et des pousses courtes à feuilles vertes; même sur les dunes les plus arides, on en rencontre alors une forme velue, à longues pousses ligneuses, partiellement ensevelies sous le sable torride. La forme lisse se rencontre également à l'état vivace, de préférence dans les stations d'humidité moyenne.

Cosmopolite tropical très répandu, allant au Nord jusqu'au Sahara Central et la Haute-Egypte; à Tombouctou, il faut le considérer plutôt comme espèce méridionale.

Boerhaavia verticillata Poir. N.

Sous-arbrisseau typique à écorce mince, d'un blanc éclatant, recouvrant les tiges de 1 à 2 m de long, qui sont étendues sur le sable ou plus souvent dressées entre les arbrisseaux plus élevés, prenant ainsi la forme de sous-lianes.

Autor de Tombouctou, on ne le trouve que dans une seule station très sèche; il constitue ici une espèce plutôt septentrionale, connue jusque dans le Sahara du Nord, d'où elle s'étend en Arabie et en Asie tropicale. Connue aussi dans les régions de la Mozambique.

Oenotheraceae.

Jussiaea acuminata Sw. Ch. (◎).

Axe primaire robuste, dressé, de 50 cm à 1 m 50, à nombreuses pousses latérales ascendantes. Appartient aux

grandes bisannuelles si caractéristiques pour le sol humide. Autour de Tombouctou, on la trouve en un certain endroit à côté de *Sesbania pubescens*; elle atteint ici sa limite septentrionale et est généralement répandue en Afrique tropicale des deux côtés de l'Equateur; elle est connue en outre en Amérique.

Orobanchaceae.

Orobanche ramosa L.? G.

Parasite sur les racines d'env. 15 cm de haut, trouvé en grande quantité dans un certain endroit. Espèce septentrionale, généralement répandue de l'Europe Centrale jusqu'à l'Abyssinie.

Palmae.

Hyphaene thebaica Mart. M.

Cette espèce si importante au point de vue du type biologique n'était représentée à Tombouctou que par un unique exemplaire. Elle se trouvait à son état de jeunesse caractéristique, où la courte tige noueuse est couchée sur le sol et présente le caractère d'un rhizome. Sur les bords du Niger, l'espèce est beaucoup plus nombreuse et forme souvent des taillis de la hauteur d'un homme, toujoursverts, refuge de prédilection de la panthère. Ce n'est que lorsque la plante va fleurir que les grands troncs caractéristiques dichotomes s'élèvent au-dessus du bocage de palmiers bas.

Répandue sur une zone qui s'étend juste au Sud du Sahara, de la Gambie, par l'Egypte jusqu'en Arabie; dans la région des savanes et sur les bords du Niger, elle forme souvent une végétation compacte.

Pedalineae.

Sesamum alatum Thonn. Ch. (-Th.).

Plante dressée d'env. $\frac{1}{3}$ à $\frac{2}{3}$ de m à axe primaire raide, à la base de laquelle il se forme de rares mais puissantes branches longues. Les individus persistants sont toujours verts et peuvent également fleurir pendant la sécheresse, bien que la plante ne soit pas particulièrement xéromorphe et croisse dans les endroits très secs. C'est néanmoins pendant la saison des pluies que se place sa période de végétation proprement dite et c'est alors que germent et que fleurissent également beaucoup d'individus annuels.

Autour de Tombouctou, l'espèce est très abondante; elle se trouve également par endroits le long du Sahara méridional, de la Mauritanie jusqu'à la Mer Rouge et elle est connue d'ailleurs au Sud de l'Equateur.

Polygalaceae.

Polygala triflora L. Ch. (-Th.).

Existe en deux types biologiques différents:

1) Soit comme Th., — et c'est dans ce cas une plante basse de 2 à 15 cm, très ramifiée, le plus souvent couchée sur le sol ou bien ascendante, à entre-noeuds courts et un nombre relativement grand de feuilles.

2) Soit fréquemment comme espèce vivace, et c'est alors un sous-arbrisseau toujours vert de 25 à 50 cm de haut, à longues pousses minces et dressées portant peu de feuilles et dont les branches semblent constituer les organes d'assimilation les plus importants. (Certaines pousses sont fréquemment déformées par des galles de pucerons).

Croît dans les dunes très arides; fréquente autour de Tombouctou sous les deux formes. Angola est l'endroit

le plus au Sud où l'espèce se rencontre; elle est en réalité originaire d'une zone qui longe le Sahara méridional, — de la Mauritanie par le Sahara central et l'Abyssinie jusqu'aux Indes.

Portulaccaceae.

Portulaca oleracea L. Th. (-Ch.).

L'une des rares espèces succulentes proprement dites de la Flore. Sa tige primaire porte plusieurs branches longues ramifiées d'env. 25 cm, et à feuilles lisses. Elle est toujours verte et végète également pendant la sécheresse; c'est cependant pendant la saison des pluies qu'a lieu la germination; l'espèce peut couvrir alors de grandes étendues de terrain et elle appartient, avec *Boerhaavia repens*, aux espèces les plus nombreuses. La plupart des exemplaires ne deviennent que Th. et je n'ai point trouvé de plante qui eût plus de deux ans.

Se trouve sur toute la Terre dans les climats chauds; connue en Afrique de la Côte de Guinée au Sahara central.

Portulaca quadrifida L. Ch. (-Th).

Herbe lisse formant presque tapis, à tiges filiformes d'env. 25 cm, rampantes et prenant racine aux noeuds. Oliver indique que c'est une Th., chose qui ne peut guère être exacte à Tombouctou, car la plante y végète également pendant la sécheresse, comme Ch. toujours verte. La plante entière, et notamment les feuilles, sont fortement succulentes.

A Tombouctou, l'espèce n'était représentée que dans une unique petite station, sous forme de mauvaise herbe dans un jardin. Elle est d'ailleurs répandue partout dans les Tropiques et connue en Afrique de l'Equateur à l'Abyssinie.

Rhamnaceae.

Zizyphus jujuba Lam. M.

C'est en général un arbrisseau de 2 à 4 m à écorce blanche et lisse, et plus rarement un petit arbre à tronc bas, mince, recouvert d'une écorce crevassée. Les pousses sont parfois longues et grimpantes, au moyen d'épines. Pendant la sécheresse, il arrive qu'il soit complètement dépourvu d'écorce, mais comme règle générale, les branches conservent un nombre plus ou moins grand de feuilles. Des parties plus ou moins grandes des pousses meurent également et la plante est à considérer pour cette raison plutôt comme sous-arbrisseau.

Elle forme une partie assez fréquente et assez caractéristique de la végétation des dunes, mais on la rencontre également dans la forêt d'*Acacia*, où elle s'élance davantage et a tendance à se développer comme sous-liane.

Très répandue aux Tropiques, on la trouve en Afrique des deux côtés de l'Equateur. A Tombouctou, il faut la considérer plutôt comme espèce méridionale.

Rosaceae.

Neurada procumbens L. Ch. (Th.).

Petite plante tomenteuse à forte racine primaire et à branches longues à disposition radiaire, soit couchées sur le sable, soit ascendantes; de ces dernières partent à leur tour des pousses courtes, verticales, de 5 à 15 cm de hauteur. Elle forme souvent de petites touffes serrées, remplies de sable, — les extrémités des branches parvenant seules jusqu'à l'air libre. OLIVER et MURBECK (1916) indiquent que c'est une Th. mais la plupart des exemplaires trouvés étaient nettement vivaces et végétaient durant toute

l'année. Pendant la sécheresse, l'extrémité de la plupart des pousses meurt, mais de leur base, il se forme en toute saison de petites pousses courtes, verticales, à feuilles et à quelques fleurs. Les exemplaires trouvés n'avaient cependant guère plus de 2 ou 3 ans. Elle est originaire des contrées désertiques de l'Afrique du Nord, et des exemplaires d'herbier provenant de ces contrées ont prouvé que là aussi, l'espèce a plus d'un an. (Voir MURBECK, 1916).

Autour de Tombouctou, où l'espèce atteint partiellement sa limite septentrionale, cette XérophYTE est assez commune dans les stations les plus arides; vers l'Est, elle est répandue jusqu'aux Indes.

Rubiaceae.

Mitracarpum scabrum Zucc. Ch. (⊖).

La forte racine primaire porte de nombreuses pousses longues, dressées, d'env. $\frac{1}{3}$ de m, dont la base ascendante est ligneuse et se ramifie. Hiern indique que c'est une Th., mais les rares exemplaires ici trouvés avaient survécu à la sécheresse sous forme de petites plantes cespiteuses, toujours vertes; au moment de la saison des pluies, les extrémités fleuries des branches longues se développent. La pauvreté du matériel ne permet pas d'établir si la plante est en état de continuer à vivre pendant la période de sécheresse suivante, mais comme elle peut survivre à toutes les saisons, il doit y avoir lieu de la qualifier d'au moins bisannuelle.

Il croît près de la limite supérieure des terrains inondés et ses racines doivent sûrement atteindre les couches humides du sol pendant toute l'année. Il est répandu depuis le Congo jusqu'à la Mauritanie et la Nubie et doit par

conséquent être considéré comme originaire de Tombouctou, où on le rencontre en quelques endroits en nombre réduit.

Oldenlandia capensis L.-fil., Th.

Petite plante succulente très ramifiée, de 5 à 15 cm, appartenant aux petites Th. si caractéristiques dans la région des inondations; elle y forme par endroits une végétation compacte, d'un vert vif.

Répandu du Cap jusqu'à la Syrie.

Oldenlandia senegalensis Hiern. Ch. (⊖). (-Th.).

Plante presque lisse d'env. $\frac{1}{2}$ m, à rares pousses dressées faiblement ramifiées. Autour de Tombouctou, elle ne se trouvait qu'en un seul endroit, croissant par-ci par-là à la limite supérieure de la région des inondations. Elle est du reste connue du Sénégal à l'Afrique orientale et s'étend au Sud jusqu'à la Côte de Guinée; autour de Tombouctou, elle atteint partiellement sa limite septentrionale.

Spermacoce globosa Schum. et Thonn. N.

Sous-arbrisseau d'env. $\frac{1}{2}$ m. fortement branchu, à pousses raides, lisses et dressées, toujours vertes et formant fleurs et feuilles en toute saison, particulièrement cependant pendant la saison des pluies. Il n'est pas très xéromorphe, et les rares exemplaires trouvés autour de Tombouctou croissaient dans le sable dans les endroits d'humidité moyenne, où les racines étaient susceptibles d'atteindre les couches humides du sol.

On le connaît aux Tropiques tant en Amérique qu'en Afrique, où on le rencontre à partir de la Mozambique jusqu'aux limites du Sahara méridional, de la Sénégambie

à Tombouctou. Sur les bords du Niger, à la courbe la plus septentrionale décrite par le fleuve, c'est une espèce commune et caractéristique.

Salvadoraceae.

Salvadora persica Garcin. M.

Présente souvent l'aspect d'un arbre de 3 à 5 m de hauteur, dont le tronc court, de 10 à 20 cm d'épaisseur, est tordu et blanc et dont les branches vertes, pendantes à l'extrémité, sont recouvertes d'écorce blanche. Dans la forêt d'*Acacia*, il se développe souvent en sous-liane à longues branches effilées qui se frayent un passage entre les branches des autres arbres et s'étendent sur leurs couronnes. Les feuilles sont épaisses, toujours vertes et odorantes comme *Lepidium*.

Croît dans les endroits très secs et d'humidité moyenne; assez commun autour de Tombouctou, d'où l'espèce doit être considérée comme étant originaire. Connu en outre dans les régions désertiques de l'Afrique du Sud et du Nord, passe par le Sahara central et l'Arabie, jusqu'aux Indes.

Saxifragaceae.

Vahlia oldenlandioides Roxb. Ch. (⊖). (-Th.).

Plante ramifiée, velue, raide et dressée d'env. $\frac{1}{3}$ de m, croissant dans les endroits les plus élevés des terrains inondés à côté de *Scoparia*, et assez commune autour de Tombouctou.

Vers le Sud, on l'a rencontrée jusqu'à Madagascar, et la limite septentrionale de sa distribution va du Sénégal en passant par Kordofan, jusqu'aux Indes. Autour de Tombouctou, elle est près de sa limite septentrionale.

Scrophulariaceae.

Anticharis linearis Hochst. Th.

Th. raide, dressée, faiblement ramifiée de 15 à 25 cm, croissant en terrain humide à l'état isolé au milieu d'autres petites plantes.

Cette espèce, commune autour de Tombouctou, se rencontre des deux côtés de l'Equateur; sa limite septentriionale va des Iles du Cap Vert en passant par la Nubie et l'Arabie, jusqu'aux Indes.

Scoparia dulcis L. Ch. (-Th.).

De la forte racine primaire part un grand ou un petit nombre de pousses de 25 à 35 cm, raides, dressées, ramifiées, à feuilles lisses. Le plus souvent, il croît sur le terrain inondé, et est alors toujours annuel; il n'est cependant pas rare de le rencontrer au pied des dunes où il n'est pas exposé à se trouver submergé; il constitue dans ce cas un exemple intéressant d'espèces pouvant représenter deux types biologiques, — les exemplaires croissant dans les endroits les plus secs devenant vivaces.

C'est une Mésophyte tropicale ordinaire qu'on trouve en Afrique des deux côtés de l'Equateur, et qui au Nord va jusqu'à la Haute-Egypte.

Solanaceae.

Solanum incanum L. N.

Sous-arbrisseau épineux et tomenteux de 1 à $1\frac{1}{2}$ m, fortement branchu et à couronne toujours verte, presque sphérique.

Cette Xérophyte typique n'est représentée que par de rares

exemplaires autour de Tombouctou, mais il est d'ailleurs répandu de l'Afrique du Sud à l'Egypte, et de là plus vers l'Est, en passant par l'Arabie; il y a donc lieu de le considérer comme originaire de Tombouctou.

Solanum nigrum L. var. N.

Cette espèce connue se trouve en quelques endroits comme mauvaise herbe dans les jardins. Alors que par exemple au Danemark, la plante est tuée à l'arrivée du froid de l'hiver, elle peut continuer à vivre à Tombouctou sans être tuée par la sécheresse parce qu'elle croît en terrain si bas que les racines sont à même de parvenir jusqu'aux couches humides du sol. Elle devient alors une plante de 50 cm à 1 m à tige ligneuse à la base de 1 à 2 cm d'épaisseur; elle végète et fleurit alors toute l'année durant et peut avoir plus d'un an. Au point de vue biologique, elle répond à *Amaranthus blitum* et ces deux espèces croissent en général côte à côte.

Très répandue des régions chaudes jusqu'aux régions tempérées du Monde entier, elle est connue en outre de l'Afrique du Sud à l'Afrique du Nord.

Sterculiaceae.

Melhania Denhamii R. Br. Ch.

Cet intéressant petit arbrisseau nain présente une très longue racine primaire d'où partent de nombreuses branches longues d'env. 35 cm, qui sont ascendantes et ramifiées seulement à la base, et dont l'extrémité meurt pendant la sécheresse. Cette plante est toujours verte, à feuilles et à tiges très tomenteuses, ces dernières se renouvelant par la base.

Elle croît en grand nombre sur les dunes, souvent aux côtés de *Sida grewioides*, très analogue au point de vue biologique. C'est une plante rare, trouvée en quelques endroits de la Mauritanie jusqu'aux Indes.

Waltheria americana L. N.

Arbrisseau dressé, fortement velu, d'env. 1 m à rares pousses longues, faiblement ramifiées, qui continuent parfois à pousser en monopode; la limite entre les pousses annuelles n'est pas marquée par des écailles, mais les entre-noeuds sont un peu plus courts à l'extrémité des pousses annuelles.

Seuls quelques rares exemplaires se trouvaient sur une dune aride; l'espèce est du reste très répandue dans les Tropiques, y compris celles des autres parties du Monde.

Tiliaceae.

Corchorus tridens L. Th.

Plante presque lisse d'env. 10 à 20 cm, à rares tiges ascendantes. C'est une Th. qui croît dans les endroits d'humidité moyenne près de la limite supérieure des terrains inondés.

Autour de Tombouctou, elle est assez commune; elle est connue en Afrique de l'Abyssinie à la Mozambique et vers l'Est, jusqu'aux Indes et l'Australie.

Verbenaceae.

Lippia nodiflora Rich. Ch.

Plante basse et vivace formant tapis, à longues pousses couchées, aux noeuds desquelles se forment des racines. Les feuilles sont toujours vertes, succulentes, recouvertes

de poils raides espacés. Elle ne se trouvait qu'en un seul endroit d'humidité moyenne, non submergé au cours des inondations.

Très répandu par toute l'Afrique, il est connu en outre dans les régions assez chaudes de l'Asie et de l'Amérique.

Stachytarpheta angustifolia Vahl. Th.

Plante dressée, lisse, d'env. 15 à 25 cm, croissant à la limite supérieure des régions inondées. Elle végète le plus richement pendant la saison des pluies, mais doit germer sans doute avant celle-ci. A la base de la tige primaire se trouve une rosette soutenant des axes raides et ascendants terminés par une inflorescence et se ramifiant dichotomiquement.

En Afrique, l'espèce est répandue dans les Tropiques des deux côtés de l'Equateur; autour de Tombouctou, elle est près de sa limite septentrionale.

Zygophyllaceae.

Balanites aegyptiaca Delile. M.

Arbre ou arbrisseau curieux de 3 à 5 m à tronc court atteignant jusqu'à 25 cm d'épaisseur, présentant une couche épaisse de liège crevassé de couleur claire. Les branches, faiblement velues, sont d'un vert très apparent et pourvues de longues épines également vertes de 1 à 10 cm. La forme de la couronne varie suivant son âge: lorsque l'arbre est jeune, la couronne est conique ou cylindrique, tandis que l'arbre plus âgé présente une couronne irrégulièrement hémisphérique mais jamais ombrelliforme. Les pousses sont très ramifiées, à extrémités souvent longues et effilées et pendantes, comme sur nos »arbres pleureurs« (*Betula*

par ex.). La manière dont les feuilles succulentes se renouvellent peut être considérée comme caractéristique pour la plupart des espèces croissant autour de Tombouctou: Les différents exemplaires se comportent très différemment et de nouvelles feuilles peuvent se développer en toute saison. La plupart des exemplaires n'en ont pas moins ce qu'on pourrait qualifier de »feuillaison générale« une fois dans le courant de la saison pluvieuse; la floraison a lieu alors également, les pousses nouvellement formées se terminant par une inflorescence. Mais les branches considérées isolément ont souvent une périodicité étonnamment indépendante; et sur des arbres dont la plupart des pousses ont donné naissance à des feuilles nouvelles au cours de la période pluvieuse, on trouve en général certaines pousses dont les bourgeons sont au repos tandis que les autres poussent; les bourgeons, qui se trouvent à leur stade d'hiver pendant l'été, peuvent ainsi arriver à la feuillaison en hiver ou en d'autres saisons sans qu'il soit possible d'indiquer de raison exogène pour cette périodicité remarquable, dont la nature est apparemment en partie autogène. Quant à la défoliation, elle s'effectue encore plus irrégulièrement: un petit nombre de feuilles tombe pendant toute l'année, mais c'est au cours de la sécheresse que la plupart tombent, et l'arbre devient ainsi de plus en plus pauvre en feuilles, sans cependant arriver à s'en trouver totalement dépouillé. Les feuilles se maintiennent le plus longtemps sur les jeunes et robustes branches longues. Mais même très pauvre en feuilles, l'arbre présente un aspect remarquablement vert, en raison du contenu de chlorophylle de l'écorce.

Cette Xéophyte toujours verte représente, après l'*Acacia tortilis*, l'arbre le plus nombreux autour de Tombouctou,

et y forme par endroits une végétation compacte. Connue de l'Afrique tropicale jusqu'à la Haute-Egypte, elle est répandue en outre de la Mauritanie, en passant par le Sahara central (jusqu'au 27^e degré) jusqu'à l'Arabie et la Palestine. Autour de Tombouctou, elle se trouve donc au milieu de son centre de distribution.

Tribulus terrestris L. Ch. (-Th.).

Cette mauvaise herbe connue de l'Europe du Sud pousse en très grand nombre dans les endroits très secs autour de Tombouctou sous une forme (*T. Sahara* A. Chev.) présentant la particularité d'être très tomenteuse sur toutes les parties de la plante; les entre-noeuds sont en outre relativement courts et épais. Plus robuste que l'espèce principale, elle présente surtout ceci d'intéressant qu'elle est le plus souvent vivace, contrairement à la forme principale, généralement annuelle. C'est du reste un sous-arbrisseau toujours vert à longue et forte racine primaire d'où partent plusieurs tiges d'env. 25 cm ascendantes, jamais couchées sur le sable et se renouvelant par la base. Il végète et fleurit en toute saison mais le plus richement pendant la saison des pluies.

L'espèce collective est cosmopolite et répandue par toute l'Afrique.

10. Conclusions.

Tombouctou se trouve dans une des régions de pluies d'été tropicales les plus brûlantes de la Terre. La température de l'air est répartie avec tant d'égalité sur les différentes saisons (voir fig. 1) que les fluctuations ne peuvent guère influencer sensiblement la végétation. La plus basse température enregistrée pendant 4 ans fut en moyenne de

6,7° et la plus élevée de 47,7° (HANN). La température moyenne de l'année est de 29,1°.

Quant à la distribution des masses pluviales, elle est sensiblement plus périodique, ce qui ressort de la fig. 1.

La quantité totale d'eau de pluie, — peu considérable, puisqu'elle n'atteint que 229 mm en moyenne, — est répartie sur une seule et courte période de 3 à 4 mois tombant au milieu de l'été. Ce n'est que pendant très peu de temps au milieu de la période pluvieuse que les plantes ne se trouvent pas exposées à souffrir de la sécheresse. C'est au point culminant de ce court et humide plein été que germent les innombrables graines disséminées dans toutes les stations par les tornades.

Au cours de l'»hiver« qui succéde à la période des pluies a lieu la sélection des types biologiques les mieux adaptés dans les pénibles conditions qui se présentent, car la sécheresse devient aussi intense qu'au Sahara et l'humidité de l'air est souvent si réduite qu'il n'est pas possible de la mesurer avec certitude (env. 8 %).

Ce n'est cependant pas dans l'air que les plantes se trouvent menacées par les conditions les plus extrêmes; en effet, la température des couches supérieures du sol est portée souvent au double de ce qu'elle est dans l'air. J'ai pu mesurer ainsi jusqu'à 70° dans le sable alors que l'air n'avait qu'un peu plus de 40°. A ces hautes températures correspond toujours une humidité relative proportionnellement faible. Les couches d'air inférieures, en contact direct avec le sol, sont surchauffées au même degré que celui-ci, mais plus haut dans l'air et plus bas dans la terre, la température diminue très rapidement. On peut observer d'accord avec ce qui précède que beaucoup d'espèces

présentent une très longue racine primaire verticale qui ne se ramifie pas du tout vers le haut mais seulement lorsqu'elle a atteint les couches du sol plus profondes, relativement fraîches et humides.

A plusieurs égards, les espèces xérophiles persistantes sont extérieurement adaptées aux conditions présentes d'une telle manière qu'on peut directement l'observer. Chez certaines, les feuilles sont recouvertes d'une mince couche de cire ou de poils, ces derniers pouvant être:

- 1) vésiculeux, remplis d'eau, comme chez *Trianthema polysperma*;
- 2) poils glandulaires visqueux: *Indigofera viscosa*, *Gynandropsis*;
- 3) écussonnés, comme chez *Chrozophora*;
- 4) piquants: *Solanum incanum* et chez plusieurs fruits;
- 5) raides, ramifiés: *Farsetia*, Malvacées, etc.;
- 6) tomenteux: *Daemia*, *Aerva*, *Tephrosia obcordata* et *Neurada*.

Peu d'espèces sont à feuilles succulentes: *Portulacca* en est l'un des exemples les plus prononcés; chez les Aizoacées, les feuilles sont plus faiblement succulentes, mais il n'est même pas nécessaire de les faire mourir dans l'eau bouillante avant de les faire sécher.

Il a déjà été question dans ce qui précède de différents caractères d'organisation analogues qui doivent certainement contribuer à protéger les plantes contre le dessèchement.

Mais lorsque la question de caractériser la flore de Tombouctou au point de vue de géographie des plantes se présente, on constate que ces caractères morphologiques extérieurs s'y prêtent mal, bien qu'on soit en droit de

s'attendre à ce que dans un climat désertique aussi nettement périodique, on trouverait des espèces même remarquablement bien adaptées. Il en est certainement ainsi, car si l'on plantait près de Tombouctou des arbres fruitiers des Tropiques (*Musa*, *Mangifera*, par. ex. ou autres) en leur donnant les soins les plus assidus: arrosage, ombre, etc., ils mourraient néanmoins, parce que l'air y devient trop sec. Ce n'est pas la température de l'air qui est néfaste en soi, car dans des régions plus au Sud (Jebba, Nigéria anglaise) on a vu se développer parfaitement par exemple *Mangifera* dans une température de plus de 40° de chaleur à condition que l'air ne fût pas sec.

En considérant un seul des caractères paraissant constituer à la fois la défense la plus sûre et la plus visible de la plante contre la vaporisation — une couche serrée de duvets blancs remplis par. ex. d'air, — je pus cependant assez vite me rendre compte de l'inutilité relative de ce moyen de protection. En effet, les pousses des espèces même les plus tomenteuses (*Neurada*, *Rhynchosia*) ne pouvaient supporter de séjourner seulement pendant une demi-heure dans une boîte à herboriser fermée: si je n'avais soin de les asperger d'eau, elles étaient complètement desséchées avant que je fusse rentré d'une excursion même de courte durée.

On serait disposé sans doute à considérer les plantes à tiges succulentes comme les mieux adaptées au point de vue morphologique. Chose curieuse, il n'en croît aucune à l'état sauvage autour de Tombouctou; comme plante de clôture, *Opuntia* est cultivé par contre dans un certain endroit d'humidité moyenne. Vers la fin de la période de sécheresse, cette Xérophyte présentait cependant un aspect bien lamentable: toutes les plus jeunes pousses, insuffi-

samment soutenues par leur tissu de soutien intérieur, pendaient verticalement vers le sol et présentaient une surface sèche et ridée, les réservoirs d'eau étant visiblement près d'être épuisés. Mais la pluie se mit alors à tomber (au dernier moment, apparemment) et les pousses se redressèrent.

Même les espèces les mieux protégées semblent être exposées à une grande perte d'eau. On est donc porté à croire que ce sont les racines qui détiennent un pouvoir osmotique d'une efficacité correspondante, grâce auquel elles trouvent l'eau nécessaire.

Malheureusement, cette capacité n'est guère applicable dans la géographie des plantes pratique (statistique).

On trouve également par exemple en Danemark des espèces à feuilles aussi nettement succulentes que chez les Aizoacées de Tombouctou: par exemple chez beaucoup d'espèces de *Sedum*, *Sempervivum*, *Saxifraga*, un grand nombre d'*Halophytes*, etc. Même le revêtement blanc tomenteux ne se rencontre pas rarement au Danemark (*Verbascum*), et l'on peut même en constater la présence chez des plantes croissant en terrain humide (*Epilobium hirsutum*, *Gnaphalium uliginosum*, *Mentha* sp. *Cineraria* et autres). De cette manière, en poursuivant la comparaison entre les autres caractères xéromorphes l'un après l'autre, on serait obligé de reconnaître que cette méthode ne suffit pas pour caractériser la région dont on étudie la flore par opposition à tant d'autres. Ceci s'accorde avec l'impression toute spontanée qu'on recueille au cours d'une première expédition d'orientation dans les dunes autour de Tomboutou; en effet d'un point de vue tout extérieur, les plantes qui croissent sur la côte occidentale du Jutland semblent par-

faîtement aussi bien protégées que celles qu'on rencontre près de Tombouctou.

Pour arriver à un résultat positif, j'essayai d'appliquer les recherches statistiques de *Raunkiær* sur les types biologiques. Il est vrai qu'il est plus difficile de déterminer le type biologique aux Tropiques que dans les régions tempérées et que les données sont parfois un peu incertaines parce que plusieurs espèces peuvent représenter deux types biologiques différents, mais il faut voir là uniquement la preuve de la plasticité des organismes vivants, grâce à laquelle il est aussi difficile de les serrer dans des manuels floristiques que de les faire entrer dans les cadres étroits des chiffres. C'est là une difficulté qui accompagne n'importe quel système biologique naturel.

En dépit de cela, il n'en reste pas moins que la flore de Tombouctou peut être caractérisée de la plus belle manière à l'aide des méthodes **RAUNKIÆR**.

La station relativement la plus sèche pour une plante qui croît près de Tombouctou, c'est le sable même ou bien les couches d'air inférieures surchauffées par le sable. Les plantes montrent pour cela une tendance marquée à fuir la surface du sol en disposant leurs feuilles et leurs pousses à une certaine distance du sol; les rosettes basiliaires sont rares et quant aux pousses aériennes, elles sont longues, à entre-noeuds inférieurs tendus, qui ont pour mission de soulever les feuilles au-dessus du niveau du sol. Inversement, la hauteur à laquelle les plantes s'élèvent dans l'air pour s'exposer à l'influence desséchante des vents a également des limites; c'est ainsi que les arbres restent bas — environ 2 à 5 m: Nano-Phanérophytes (**N**) et Micro-Phanérophytes (**M**).

Les Hémicryptophytes (**H.**) sont rares et les Chaméphytes (**Ch.**) représentent le type biologique dominant. Le fait que ce sont précisément ces dernières qui sont bien adaptées aux conditions présentes autour de Tombouctou s'explique facilement par les détails donnés ci-dessus sur ces mêmes conditions.

Pour illustrer la rigueur des conditions des plantes, il y a lieu de mentionner ce détail curieux que la plupart des types biologiques ont tendance à devenir Thérophytes; c'est cependant le cas spécialement des Chaméphytes. A l'exception des Phanérophytes, les plantules de presque toutes les espèces de la flore fleurissent l'année même de la germination; une grande partie de ces jeunes individus succombe ensuite au cours de la période de sécheresse suivante et prend ainsi la forme de Thérophytes. Au point de vue génétique, cela revient à dire que les Thérophytes peuvent provenir de tous les autres types biologiques. Pour ce qui est des Phanérophytes, il faut cependant s'imaginer que ce développement se produit indirectement avec d'autres types biologiques (les Chaméphytes par exemple) comme intermédiaire.

D'un point de vue génétique, on comprend donc aisément aussi le fait intéressant que certaines espèces peuvent se présenter sous forme de deux types biologiques différents. Cette circonstance complique la statistique sur les types biologiques, notamment pour les Chaméphytes, qui ont la tendance la plus marquée à devenir Thérophytes. 26 % des 138 espèces de la flore présentent de nombreux individus persistants et de rares individus qui meurent au cours de l'année de la germination; dans les tableaux, je les ai considérées comme Chaméphytes (**Ch.**).

On trouve 10 % de bisannuelles, qui sont en outre Chaméphytes, contrairement à nos espèces familières, qui sont Hémicryptophytes.

11 % des 138 espèces se comportent de telle manière que la plupart des individus sont annuels, mais il se trouve également partout des exemplaires persistants. Ce sont d'ailleurs les espèces les plus communes (*Boerhaavia repens* par exemple) qui se comportent de cette manière. Dans la statistique, on pourrait choisir différents moyens, mais comme il serait sans doute difficile de tomber d'accord au sujet de la bonne route à prendre, j'ai indiqué ces 11 % de cas douteux d'une telle manière que d'autres botanistes puissent se servir de mes données en partant d'autres points de vue:

1) On pourrait faire figurer ces 11 % au nombre des Ch. comme des Th. en partant de ce point de vue que les espèces en question présentent peut-être deux types génétiques différents. Ainsi, chez *Tribulus* par exemple, les individus vivaces (*T. Saharae* A. Chev.) présentent en effet un autre aspect que les individus annuels (*T. terrestris*).

2) On pourrait également chercher à déterminer le type biologique qu'ont les espèces en-deçà de leur centre principal de distribution. Mais ce point de vue reviendrait à dire qu'on considère le type biologique comme un caractère spécifique de l'espèce. D'ailleurs, cette méthode ne peut être appliquée dans la pratique parce qu'il ne serait pas toujours possible de se procurer le matériel d'herbier d'espèces rares nécessaire et que les renseignements fournis par les manuels floristiques ne sont pas toujours exacts, mais souvent insuffisants pour permettre de déterminer le type biologique.

3) On pourrait enfin faire valoir qu'une espèce doit être

rapportée au type biologique dont elle revêt le plus souvent la forme. L'erreur commise en affectant les 11 % de cas douteux aux Th. équivaudrait à peu près à celle provenant de ce que certaines Ch. pouvant prendre la forme de Th. sont considérées comme Ch. parce que c'est en général ce type biologique qu'elles représentent. De cette manière, l'estimation devient logique, et la flore comprend alors en tout 25 % de Th.

A titre de comparaison, j'ai indiqué dans le tableau ci-dessous en dehors du spectre normal de RAUNKIÆR celui d'autres régions tropicales et subtropicales arides (étudiées par RAUNKIÆR et BØRGESEN):

	Nombre d'espèces	S.	E.	MM.	M.	N.	Ch.	H.	G.	HH.	Th.
1. St. Thomas et St. Jean ¹	904	2	1	5	23	30	12	9	3	1	14
2. Aden (Arabie) ¹	176	1	0	0	7	26	27	19	3	0	17
3. Dwarka (Inde anglaise) ²	28	4	0	0	0	14	50	7	4	0	21
4. Près de Las Palmas ²	41	0	0	0	0	22	34	12	0	0	32
5. Désert de Libye ¹ .	194	0	0	0	3	9	21	20	4	1	42
6. El Golea (Sahara central) ¹	169	0	0	0	0	9	13	15	5	2	56
7. Tombouctou	138	0	1	0	11	12	36	9	3	3	25
8. Spectre normal ¹ ..	1000	2	3	8	18	15	9	26	4	2	13

¹ suivant RAUNKIÆR.

² » BØRGESEN.

Une comparaison avec le spectre normal permet ainsi de se faire une idée très nette, exprimée en chiffres, des particularités de la flore au point de vue de la distribution des types biologiques. Les grands arbres (MM) (de plus de 8 m) manquent complètement, alors que dans le spectre normal, il en figure 8 %; même les arbres plus bas (M et N) sont inférieurs en quantité à la normale.

Quant au nombre de Géophytes (G.) et de (H. H.) il est à peu près normal. Par contre, il est très caractéristique que les Hémicryptophytes ne représentent que 9 %, alors que ceux du spectre normal s'élèvent à 26 %; la flore se trouve ainsi très nettement caractérisée par rapport à la végétation des savanes si répandue plus au Sud, où le pourcentage d'Hémicryptophytes est sensiblement plus élevé, — à en juger par ma première impression.

Un détail également caractéristique, c'est le pourcentage de Thérophytes (25 %), d'un côté nettement supérieur à la normale (13 %), mais cependant moins élevé qu'au Sahara central (56 % à El Golea), où le peu de pluie qui tombe n'est pas réuni en une période pluvieuse favorable par an, comme cela est le cas à Tombouctou.

Le chiffre le plus remarquable de tous, c'est néanmoins celui qui représente les 36 % de Chaméphytes, car non seulement il diffère très profondément des 9 % du spectre normal, mais il caractérise en outre le »semi-désert« de Tombouctou par rapport au désert proprement dit, situé immédiatement au Nord (El Golea), où les Thérophytes dominent aux dépens des Chaméphytes. Dans la savane, il n'y a pas non plus autant de Chaméphytes que dans le »semi-désert« de Tombouctou.

Comme commenté ci-dessus, la forte prédominance des Chaméphytes peut s'expliquer de la manière suivante:

Le fait que tant de plantes sont persistantes à Tombouctou (plutôt qu'au Sahara) s'explique par la longue racine primaire dont elles sont pourvues, grâce à laquelle elles peuvent pénétrer jusqu'aux couches humides du sol. La présence de petites nappes d'eau dans les dunes même

pendant la sécheresse fait supposer que la surface de l'eau souterraine ne peut guère être distante que de 5 m environ.

Le fait que si peu de plantes sont couchées sur le sable est dû à ce que celui-ci se surchauffe si fortement. D'un autre côté, les plantes arborescentes ne s'élèvent pas dans l'air à des hauteurs où elles s'exposeraient à l'influence desséchante des vents brûlants. On comprend donc facilement que les arbisseaux bas et serrés soient les mieux adaptés à ce climat. Mieux que les Thérophytes, les Chaméphytes savent tirer parti de *toutes* les saisons. Elles sont en activité même pendant la période la plus aride, elles sont toujours vertes et présentent en outre pour la plupart une écorce remarquablement verte.

Ceci s'exprime de la manière la plus nette et la plus concise d'après de système RAUNKIÆR par cette définition: »La végétation autour de Tombouctou est un «semi-désert» où les sous-arbisseaux-Chaméphytes prédominent à raison de 36 %«.

Les espèces qu'on rencontre dans le climat arctique des Chaméphytes diffèrent profondément des espèces tropicales rencontrées autour de Tombouctou. Ainsi, les Chaméphytes arctiques ne »fuient« pas la surface du sol comme à Tombouctou; elles reposent précisément sur cette dernière, qui ne présente pas de températures extrêmes, nuisibles et dangereuses, — mais fournit au contraire une température favorable et est en outre protégée en hiver par une couche de neige. Beaucoup ne limitent pas la transpiration en jetant des parties entières de leurs pousses; elles ne sont par conséquent pas sous-arbisseaux mais arbisseaux proprement dits. Enfin, les branches des Chamé-

phytes arctiques sont recouvertes d'une couche de liège de couleur foncée, par opposition à celles des contrées tropicales qui, à l'exception de *Bergia suffruticosa*, présentent une écorce verte et pleine de sève permettant aux plantes, grâce à un tissu assimilant, protégé contre la transpiration, de tirer profit même de la saison la moins favorable, — chose qui n'est pas possible aux Chaméphytes arctiques; en effet, elles sont couchées dans la nuit et le froid sous la neige (à l'abri de la sécheresse toutefois) alors que celles des régions tropicales recueillent et la lumière et la chaleur pendant la sécheresse (mais sont exposés à la sécheresse). Enfin, la température relativement élevée de la surface du sol est très précieuse pour les plantes arctiques.

C'est sur les 1) dunes qu'on trouve la végétation (de Chaméphytes) la plus xéromorphe de la région. On trouve en outre au bord de l'eau et dans le terrain susceptible d'être atteint par l'inondation un 2) pré avec de nombreuses petites Mésophytes annuelles (Th.). Enfin, il se développe sur 3) le terrain intermédiaire séparant les dunes des prairies une végétation spéciale d'espèces vigoureuses bisannuelles (Ch.) ainsi que quelques Hémicryptophytes (26 %).

Le tableau ci-dessous donne le résultat en % de l'estimation statistique des types biologiques en-deçà de ces trois catégories de terrain:

	Nombre d'espèces	E	M	N	Ch.	H.	G.	HH.	Th.
Dune	97	1	15	15	37	5	3	0	24
Terrain intermédiaire	27	0	0	13	50	26	0	0	11
Prairie	14	0	0	0	0	0	7	29	64

C'est également au point de vue phyto-géographique que la flore de Tombouctou est intéressante. Ainsi, les familles suivantes, qui caractérisent les régions désertiques plus septentrionales, y sont absentes: *Caryophyllaceae*, *Chenopodiaceae*, *Polygonaceae*, *Typhaceae*, *Resedaceae*, *Tamaricaceae*, *Plumbaginaceae*, *Libatae*, et en fait de *Cruciferae*, on n'en trouve qu'une seule espèce.

J'ai étudié dans ses grandes lignes la distribution géographique de chaque espèce, en cherchant surtout à déterminer le centre principal de leur distribution. En prenant ce principe pour point de départ, j'ai pu en conclure que seulement 11 des 138 espèces sont septentrionales, alors que 40 autres appartiennent aux régions plus méridionales. Ce sont en partie des éléments guinéens ou soudanais et la limite septentrionale de la plupart des espèces passe par Tombouctou, vu qu'elle suit la limite méridionale du Sahara. Certaines sont particulières au semi-désert alors que d'autres s'étendent davantage vers l'Équateur ou bien vers le Sahara. 12 espèces appartiennent aux régions plus orientales tandis que 2 seulement (*Latipes senegalensis* et *Indigofera sessiflora*) sont occidentales.

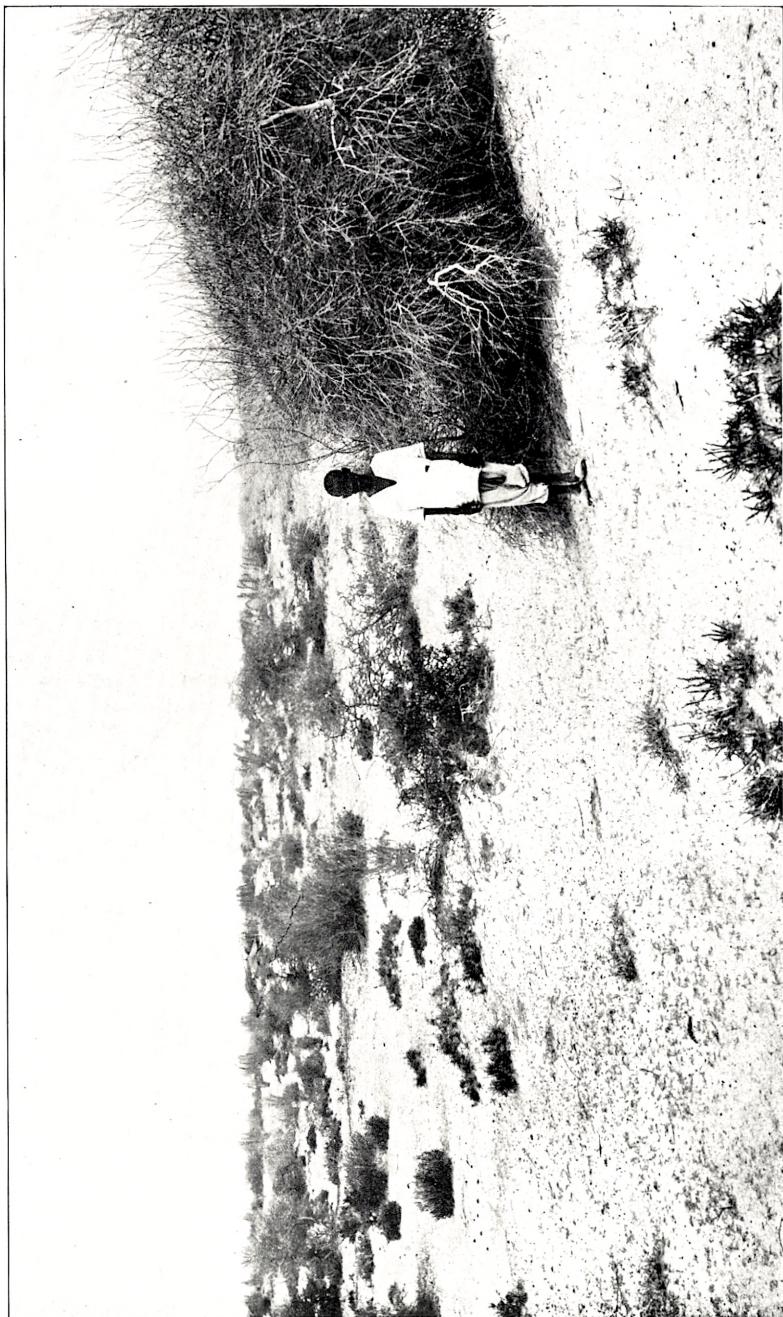
Le fait que la plupart des espèces appartiennent ainsi aux régions plus orientales et méridionales est particulièrement intéressant, car cela semble indiquer la direction de laquelle un grand nombre d'espèces doit avoir immigré. Ceci s'explique à son tour par le fait que les graines de la plupart des espèces se disséminent au moyen du vent; or, les puissantes tornades viennent toujours de l'Est ou du Sud-Est. Si une espèce s'aventure trop avant vers le Nord, elle périt dans le grand désert, dont la limite méridionale constitue une ligne de séparation très caractéristique au point

de vue de géographie des plantes. Cette limite passe en partie à Tombouctou: on peut la déterminer nettement, de même que celle d'autres zones au point de vue de la géographie des plantes, à l'aide d'une détermination statistique des types biologiques de Raunkiær, — actuellement la méthode la plus parfaite qui existe pour trouver ces limites biologiques géographiques.

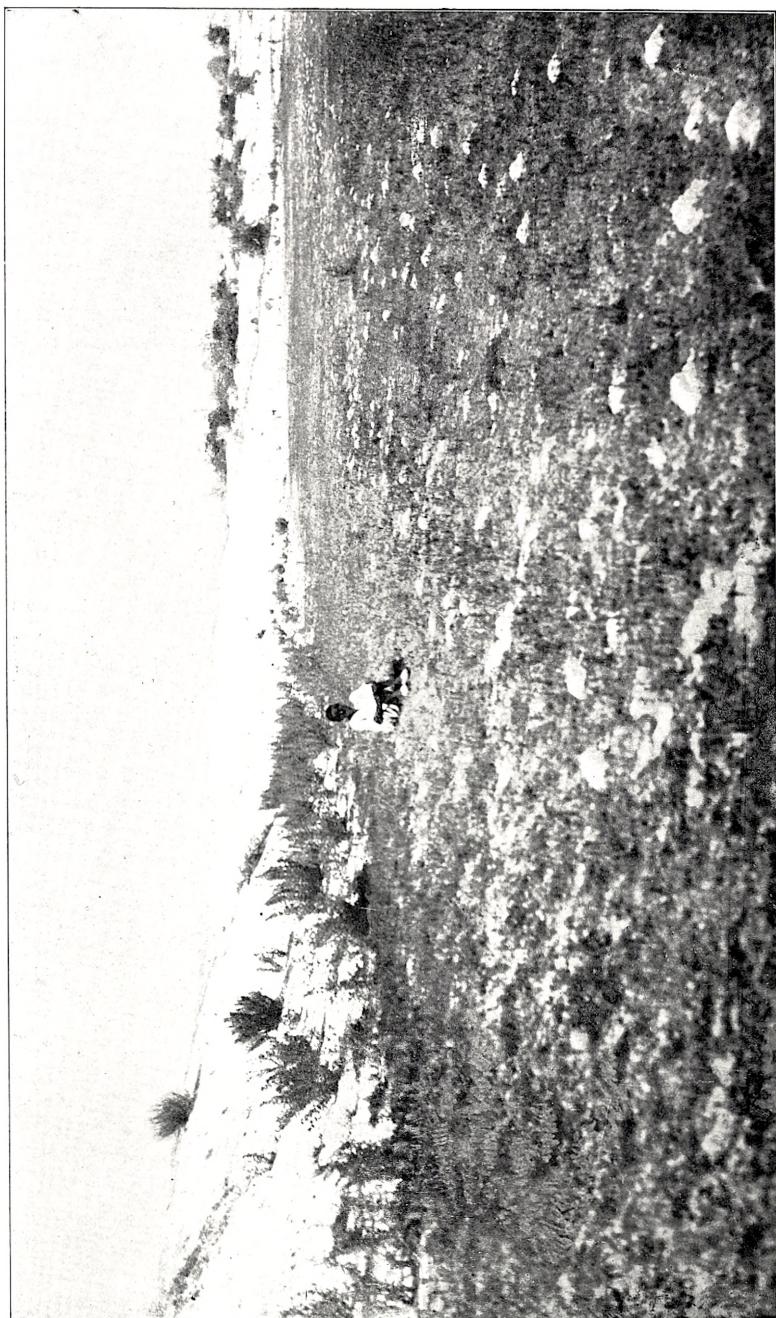
LITÉRATURE

- BATTANDIER et TRABUT (1902): Flore de l'Algérie et de la Tunisie, Alger.
- BÖRGESEN, F. (1929): Vegetation of Dwarka etc. Journ. of the Indian Bot. Society. Vol. VIII, No. 1.
- CHEVALIER, AUG. (1910): Mon exploration botanique du Soudan français. Bull. du Muséum d'histoire naturelle. No. 5, p. 307.
- (1900): Les Zones et les provinces botaniques de l'Afrique Occidentale Française. C. R. Ac. Sc., t. CXXX, p. 1205—8.
 - (1908): L'Afrique Occidentale Française. Paris.
 - (1920): Exploration botanique de l'Afrique Occidentale Française. I. Paris.
 - (1925): Biogéographie, chez: Martonne, Emm. Géographie physique. Paris.
 - (1928): Revision des *Acacia* etc. Les végétaux utiles de l'Afrique etc. Fasc. X.
- CHEVALLIER, L. (1905—6): Troisième note sur la flore du Sahara. Bull. herb. Boiss. 2. Ser. V. p. 440 et VI, p. 90—102.
- DIELS, L. (1916): Beiträge zur Flora der Zentral-Sahara und ihrer Pflanzengeographie. Beiblatt zu d. bot. Jahrb. Nr. 120. Bd. LIV. Hf. 5.
- (1918): Über Wurzelkork bei Pflanzen stark erwärmerter Böden. Flora. NF. p. 490.
- DURAND, TH. et SCHINZ, HANS: Conspectus Florae Africæ. Bruxelles.
- ENGLER, A. (1925): Pflanzenwelt Afrikas. Bd. V, Hf. 1. Vegetation der Erder. Leipzig.
- HAGERUP, O. (1930): Über die Bedeutung der Schirmform der Krone von *Acacia seyal* Del. Dansk botanisk Arkiv. Bd. 6, Nr. 4.
- HANN, J. (1910): Handbuch der Klimatologie. Bd. II, 1... Stuttgart.

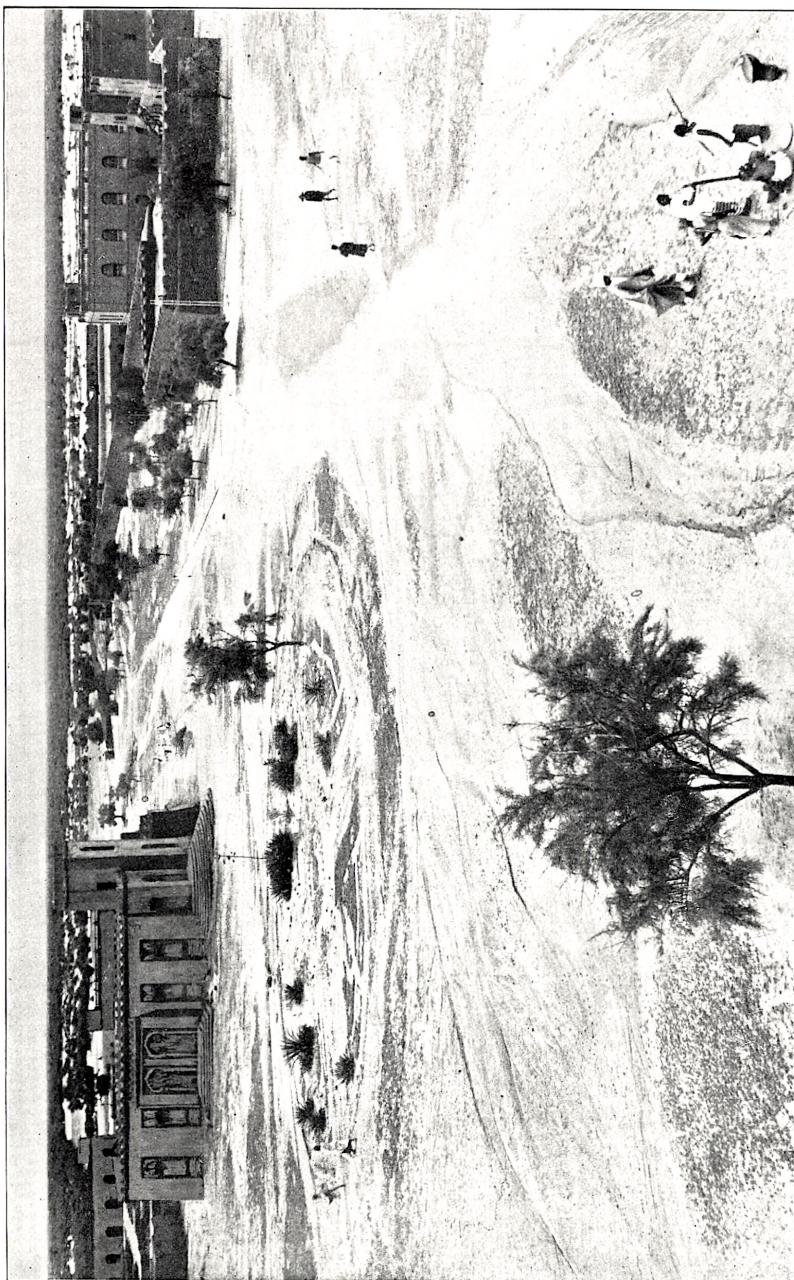
- HITCHCOCK, A. S. (1929): Three new grasses from French Sudan. *Journ. Washingt. Ac. Sc.* Bd. 19, p. 303—304.
- HUTCHINSON, J. and DALZIEL, J. M. (1927—28): Flora of West tropical Africa. London.
- MURBECK, Sv. (1916): Über Neuradoideen etc. Lunds Universitets Årsskrift. N. F., Avd. 2, Bd. 12, Nr. 6.
- (1919): Beiträge zur Biologie der Wüstenpflanzen, I. Lunds Universitets Årsskrift. N. F., Avd. 2. Bd. 15, Nr. 10.
 - (1920): Beiträge zur Biologie der Wüstenpflanzen, II. Lunds Universitets Årsskrift. N. F., Avd. 2, Bd. 17, Nr. 1.
- MUSCHLER, R. (1912): Flora of Egypt. I—II. Berlin.
- OLIVER, O. and THISELTON-DYER, W. T.: Flora of tropical Africa. London.
- PAULSEN, OVE (1911): Træk af Vegetationen i Transkaspiens Lavland. København.
- RAUNKIÆR, C. (1905): Types biologiques pour la géographie botanique. Acad. Royale des Sci. et des Lettres de Danemark. Bull. de l'année 1905, Nr. 5. Copenhague.
- (1910): Statistik der Lebensformen als Grundlage für die biologische Pflanzengeographie. Beih. Bot. Centralblatt, Bd. 27. Abt. 2.
 - (1918): Über das biologische Normalspektrum. Acad. Royale des Sci. et des Lettres de Danemark.
 - (1918): Recherches statistiques sur les formations végétales. (Acad. Royale des Sci. et des Lettres de Danemark).
- VOLKENS, G. (1887): Die Flora der ägyptisch-arabischen Wüste. Berlin.



Végétation de dune à Nano-Phanérophytes (*Acacia tortilis* et *Leptadenia spartium*) et Chaméphytes (*Panicum neglectum*) au premier plan.

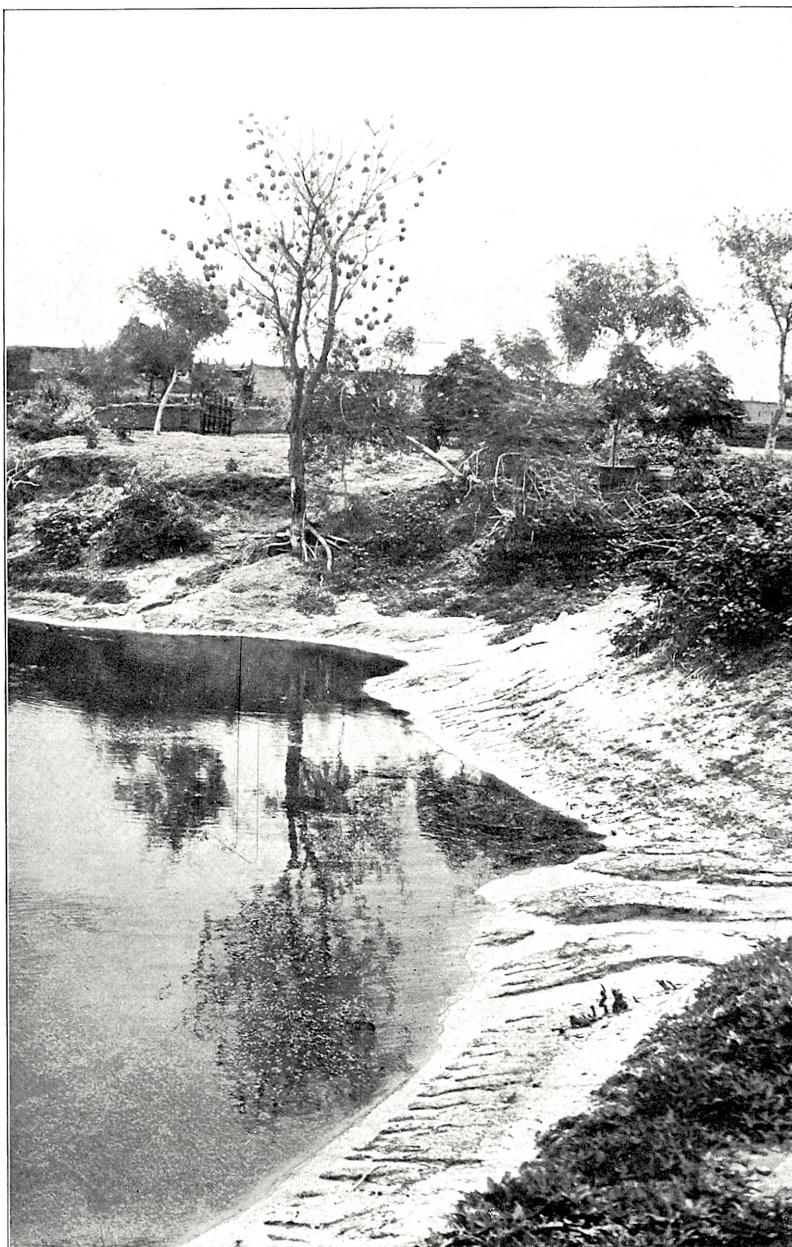


Prairie à petites Thérophytes (*Cyperaceae, Gramineae*). Au pied de la dune : *Ambrosia* (Chaméphyte ☺).



Germination sur le marché de Tombouctou le 20 juillet 1927, où les torrents de pluie ont ridé le sable.

Les taches foncées sont les plantules.



Le Réservoir d'eau de Tombouctou. Dans le fond, *Acacia albida*, dépouillé en pleine saison des pluies.



a. *Acacia albida* vers la fin de la période pluvieuse. Exemplaire partiellement nu, et (dans le fond) d'autres exemplaires à feuilles.



b. *Zizyphus jujuba*.

BIOLOGISKE MEDDELELSER

UDGIVNE AF

DET KGL. DANSKE VIDENSKABERNES SELSKAB

6. BIND (KR. 18,10):

	Kr. Ø.
1. LUNDBLAD, O.: Zur Kenntnis der Quellenhydracarinen auf Møens Klint nebst einigen Bemerkungen über die Hydracarinen der dortigen stehenden Gewässer. Mit 7 Tafeln und 5 Textfiguren. 1926	5.00
2. BØRGESEN, F.: Marine Algae from the Canary Islands, especially from Teneriffe and Gran Canaria. II. Phæophyceæ. 1926	6.00
3. OSTENFELD, C. H.: The Flora of Greenland and its Origin. 1926	3.35
4. FIBIGER, JOHANNES and MØLLER, POUL: Investigations upon Immunisation against Metastasis Formation in Experimental Cancer. With 5 plates. 1927	2.75
5. LIND, J.: The Geographical Distribution of some Arctic Micromycetes. 1927	1.50
6. BØRGESEN, F.: Marine Algae from the Canary Islands, especially from Teneriffe and Gran Canaria. III. Rhodophyceæ. Part 1. Bangiales and Nemalionales. 1927	4.50
7. LINDHARD, J.: Nogle Undersøgelser over den respiratoriske Kvotient under kortvarigt Muskelarbejde. 1927	1.00

7. BIND (KR. 14,85):

1. RAUNKIÆR, C.: Dominansareal, Artstæthed og Formationsdominanter. 1928	1.75
2. PETERSEN, C. G. JOH.: On some Biological Principles. 1928	2.00
3. VIMTRUP, BJ.: Undersøgelser over Antal, Form, Bygning og Overflade af Glomeruli i Nyren hos Mennesker og nogle Patte-dyr. 1928	1.30
4. BENSLEY R. R. og VIMTRUP, BJ.: Undersøgelser over de Rouget'ske Cellers Funktion og Struktur. En Metode til elektiv Farvning af Myofibriller. 1928	1.00
5. THOMSEN, OLUF: Die Erblichkeit der vier Blutgruppen des Menschen, beleuchtet durch 275 Nachkommenschaftsindividuen in 100 AB (IV)-Ehen (nebst 78 Kindern, von denen nur der eine (AB)-Elter bekannt ist). 1928	1.00
6. KROGH, A. and HEMMINGSEN, A. M.: The Assay of Insulin on Rabbits and Mice. 1928	0.70
7. JOHNSSON, J. W. S.: L'Anatomie mandchoue et les Figures de Th. Bartholin, étude d'iconographie comparée. 1928	2.00
8. KEMP, TAGE: Om Kromosomernes Forhold i Menneskets somatiske Celler. 1929	1.75
9. WEIS, FR.: Fysiske og kemiske Undersøgelser over danske Hedejorder. Med særligt Henblik paa deres Indhold af Kolloider og Kvælstof. With a Resumé in English. 1929	8.25

Kr. Ø.

8. BIND (KR. 14,95):

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 Mme Paul Lemoine. Avec 4 planches. 1929. 4.50
2. THOMSEN, OLUF og KETTEL, KARSTEN: De menneskelige Isoagglutininers og tilsvarende Blodlegemerereceptorers Styrke i forskellige Levealder. Med 1 Tayle. 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 Brodiæi and Actinococcus subcutaneus. With one plate. 1929. 2.40
5. THOMSEN, OLUF og KETTEL, KARSTEN: Kvæntitative Undersøgelser over de menneskelige Isoagglutininer Anti-A og Anti-B. 1929. 0.65
6. MADSEN, Th. et SCHMIDT, S.: Toxine et antitoxine diptériques. 1930. 2.00
7. LUNDBLAD, O.: Die Hydracarinen 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

9. BIND (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 anti-difteriske Serum's Stabilitets- og Neutralisationsforhold med særligt Henblik paa Reaktionshastigheden imellem Toksin og Antitoksin. 1930. 5.50
4. HAGERUP, O.: Études des Types biologiques de Raunkiær dans la flore autour de Tombouctou. Avec 5 Planches. 1930. 5.25

10. BIND (under Pressen):

1. JENSEN, AD. S.: Der grosse europäisch-sibirische Kreuzschnabelzug 1927. 1930. 1.00