

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab.
Biologiske Meddelelser. **XV**, 8.

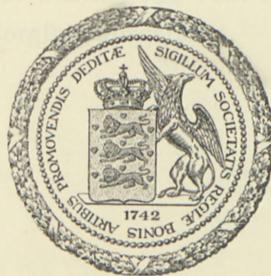
BLÜTENBIOLOGISCHE STUDIEN. I.

DIMORPHIE UND MONOMORPHIE BEI *ARMERIA*

VON

JOHS. IVERSEN

WITH A SUMMARY IN ENGLISH



KØBENHAVN

EJNAR MUNKSGAARD

1940

Det Kgl. Danske Videnskabs Selskab.
Biologisk Meddelelse, N:o 1.

BLUTEMBIOLOGISKE STUDIER I

DIMORPHIE UND MONOMORPHIE
BEI ARTERIA

AF
JOHNS IVERSEN

WITH A SUMMARY IN ENGLISH



KØBENHAVN
EJHART WILHELMSEN

Printed in Denmark
Bianco Lunos Bogtrykkeri A/S

VORWORT

Ausgangspunkt der vorliegenden Arbeit war die Beobachtung der Blütendimorphie bei *Armeria*, die ich im Sommer 1938 während eines Aufenthalts auf Skallingen machte. Die ersten Stadien der Untersuchung wurden im Skallinglaboratorium ausgeführt, wo ich die besten Arbeitsbedingungen fand. Später habe ich die Untersuchung noch anderorts fortgesetzt.

Bei meiner Arbeit mit *Armeria* bin ich von verschiedenen Personen und Institutionen aufs freundlichste unterstützt worden. Allen, die mir geholfen haben, danke ich herzlich. Meinen besonderen Dank möchte ich richten an Museumsinspektor Dr. O. HAGERUP, Kopenhagen, Professor Dr. ROLF NORDHAGEN, Bergen, und Direktor M. P. PORSILD, Den danske arktiske Station Disko, durch deren Hilfeleistungen meine Arbeit sehr wesentlich gefördert worden ist.

Die Zeichnungen wurden von Frk. INGEBORG FREDERIKSEN mit grosser Sorgfalt ausgeführt.

I. Pollen- und Griffeldimorphie bei *Armeria*.

Im Sommer 1938 machte ich die Beobachtung, dass *Armeria vulgaris* zwei scharf getrennte Pollentypen aufweist, die stets an verschiedenen Pflanzen gefunden werden. Der naheliegende Gedanke, dass die beiden Pollentypen verschiedenen Rassen dieser polymorphen Art angehören, erwies sich bald als irrig. Gleichviel ob man Populationen in nassen, salzigen Marschwiesen oder im trockenen, salzfreien Dünensande untersuchte, war das Ergebnis dasselbe: überall wurde gefunden, dass etwa 50 % der Pflanzen den einen, und etwa 50 % den anderen Pollentypus besaßen. Offenbar handelte es sich um eine blütenbiologische Erscheinung. Eine genauere Untersuchung ergab denn auch, dass die Pollendimorphie mit einer Griffeldimorphie verbunden war.

Besser als viele Worte erhellen die Figuren 2 und 3 die beiden Typen bei *Armeria*, die ich im folgenden als Linie A und Linie B bezeichnen will.

Die Pollenkörner der Linie A besitzen eine sehr grobe, bienenwabenartige Netzstruktur. Die Wände, welche die »Kammern« trennen, sind durch Verschmelzung hoher, nach aussen verdickter Papillen entstanden. Da diese Verschmelzung nicht vollkommen ist, sind die Wände von langgestreckten Löchern durchbrochen; an der Aussenseite sind sie mit Dörnchen gewimpert. Die Griffel zeichnen sich durch sehr schwach gewölbte Narbenpapillen aus; die Narben besitzen dadurch eine fast glatte Oberfläche.

Bei Linie B ist die Struktur der Pollenexine sehr viel

feiner: bei oberflächlicher Betrachtung bemerkt man meist nur zahlreiche kleine Wärzchen; bei genauerer Beobachtung sieht man aber, dass sich die Wärzchen unten vereinigen und zusammen eine netzförmige Struktur ähnlicher Art wie bei Linie A bilden, nur sind die Maschen sehr viel feiner, kleiner und niedriger. Dörnchen und Löcher sind kaum ohne Immersionsobjektiv zu erkennen. Die Griffel unterscheiden sich durch stark vorspringende Narbenpapillen; die Narben haben daher eine raue (papillöse) Oberfläche. Ausserdem sind sie schlanker als bei Linie A (vgl. Fig. 2 und 3).

In der Länge der Griffel und Staubgefässe finden sich dagegen keine deutlichen Unterschiede zwischen den Linien A und B.

Der Sinn dieser eigentümlichen Differenzierung der Pflanzen in zwei Typen tritt ausserordentlich schön hervor, wenn man die Gynoeceen junger Früchte herauspräpariert und im Mikroskop untersucht.

Fig. 4 und 5 stellen zwei solche Gynoeceen dar. Wie man sieht, sind die Griffel fast bis zum Grunde frei. Im untersten Drittel der Griffel findet sich ein dichter Bestand von Haaren; dieses Merkmal ist charakteristisch für die Gattung *Armeria* zum Unterschied von der nahe verwandten *Statice*. Die obere Hälfte der Griffel wird von den Narben eingenommen.

Im Gewirr von Haaren zu unterst auf den Griffeln findet man beinah immer zahlreiche Pollenkörner, die dort hängen geblieben sind. Sie gehören fast ausschliesslich zu derselben Linie wie der Fruchtknoten, es handelt sich also offenbar um Pollenkörner derselben Blüte. Damit dies auf den Bildern (Fig. 4 und 5), die sonst nicht schematisiert sondern direkt nach der Natur gezeichnet sind, deutlich

hervortreten konnte, sind die A-Pollenkörner weiss, die B-Pollenkörner schwarz dargestellt.

Abgesehen von dem Haargürtel zu unterst auf den Griffeln, wo gestrandete Pollenkörner leicht im dichten Gewirr zurückgehalten werden, haften auf den Griffeln junger Früchte im allgemeinen nur solche Pollenkörner, die auf den Narben gekeimt, und deshalb durch die hinterwachsenden Pollenschläuche in den Griffeln fest verankert sind. Zu meiner Freude konnte ich nun feststellen, dass fast alle auf den Narben haftenden Pollenkörner zu der entgegengesetzten Linie des Fruchtknotens gehören, d. h. auf A-Narben findet man nur B-Pollenkörner, auf B-Narben nur A-Pollenkörner (vgl. Fig. 2 u. 3). Die Figuren 4 und 5 stellen willkürlich gewählte Beispiele eines A- und B-Fruchtknotens dar. Auf letzterem sieht man neben zahlreichen A-Pollenkörnern auch ein einzelnes, welches zur eigenen Linie gehört. Das kann vorkommen; ich habe 60 Gynoecien, die sich gleichmässig auf die beiden Linien verteilen, bezüglich der anhaftenden Pollenkörner mit folgendem Ergebnis untersucht¹: Auf den A-Narben wurden 14 A-, aber 310 B-Pollenkörner gefunden, auf den B-Narben 19 B-, aber 343 A-Pollenkörner. Mit andern Worten: 96 % der Pollenkörner auf den A-Griffeln gehörten zur B-Linie, und gleicherweise 95 % der Pollenkörner auf den B-Griffeln zur A-Linie. Die vereinzelt Pollenkörner auf den Narben, die zur eigenen Linie gehören, sind wohl z. T. blos zufällig hängen geblieben², ebenso wie die Pollenkörner von

¹ Die jungen Früchte wurden vorher kurz mit heisser verdünnter Kalilauge gespült.

² Ausnahmsweise habe ich aber doch ein vereinzelt gekeimtes B-Pollenkorn auf der B-Narbe nachweisen können; der Wuchs des Pollenschlauchs war in dem einen Fall, den ich näher untersuchte, abnorm: der Schlauch wuchs aufwärts gegen die Griffelspitze.

Gramineen, *Plantago*, *Aster* u. a. Pflanzen, die man ab und zu auf den Narben junger *Armeria*-Früchte antrifft. Ursprünglich haben dort sicher viele solcher Staubkörner gehaftet, mit der Zeit fallen sie aber ab, da sie unter normalen Verhältnissen nicht durch Keimschläuche verankert werden. Daraus muss man folgenden Schluss ziehen: A-Pollenkörner vermögen nur in B-Narben, B-Pollenkörner nur in A-Narben hineinzuwachsen. Demnach sind diese beiden Typen also auch physiologisch verschieden: sie sind intersterile Linien, es muss eine ständige Kreuzung zwischen ihnen stattfinden, sonst geschieht keine geschlechtliche Vermehrung.

Um diese Auffassung experimentell prüfen zu können, habe ich einige Kulturversuche angestellt. Aus einem dichten *Armeria*-Bestand auf Skallingen habe ich drei grosse Blöcke ausgegraben und mit Wurzeln und Erde in grossen Kästen nach Als versandt, wo ich sie in drei Gärten eingepflanzt habe, die mehrere Kilometer voneinander und noch weiter entfernt von natürlichen *Armeria*-Wuchsorten gelegen waren. Der eine ausgepflanzte Bestand enthielt sowohl A- als auch B-Pflanzen. Aus den andern beiden Beständen hatte ich vorher alle A- bzw. B-Pflanzen entfernt, so dass in beiden nur die eine Linie vorhanden war. Diese »reinen« Bestände wuchsen in ganz isolierten Höfen, aus deren Gärten ich vorsichtshalber die angepflanzten Gartenformen von *Armeria* sorgfältig entfernt hatte; die Möglichkeit, dass meine Kulturen durch fremde *Armeria*-Pollen bestäubt würden, war also soweit möglich ausgeschlossen.

Die Auspflanzung wurde 1938 vorgenommen, und schon im folgenden Jahr konnte festgestellt werden, dass weder die A- noch die B-Anpflanzung irgend eine Frucht gebildet hatte;

die Fruchstande beider Bewachungen waren taub. Dagegen war die Fruktifikation normal und reichlich in dem dritten, gemischten Bestand. Dieser Versuch hat also bestatigt, dass beide Linien vollstandig selbststeril sind.

Die Bestaubungsbiologie von *Armeria* ist bereits von mehreren Verfassern untersucht worden (z. B. KNUTH 1891, WARMING 1906, S. 309), doch ist die Dimorphie bei *Armeria* offenbar bisher ubersehen worden. Die Bluten von *Armeria* sind protandrisch. Anfangs sind die mit Pollen bedeckten Antheren nach innen gerichtet, wahrend die Griffel nach aussen abstehen. Spater krummen sich die Griffel nach innen, und KNUTH halt es fur wahrscheinlich, dass nunmehr Selbstbestaubung eintreten kann, falls eine Insektenbestaubung ausgeblieben sein sollte. WARMING meint dagegen, dass eine Selbstbestaubung nur durch den Wind herbeigefuhrt werden konnte, da die Narben und Antheren sich auch in diesem Zustande nicht beruhren.

Nun ist es ja leicht zu verstehen, dass diese verschiedenen Bewegungen der Antheren und Griffel wie auch die Protandrie nicht dazu dienen die Selbstbestaubung anfangs zu hindern, spater eventuell zu fordern, da eine Selbstbefruchtung ausgeschlossen ist.

Damit ein Fruchtansatz entstehen kann, muss Kreuzbestaubung eintreten, und die Bluten von *Armeria* sind denn auch vorzuglich auf Insektenbestaubung eingerichtet (Farbe, Duft, Nektar). KNUTH hat uber 30 verschiedene Insekten als Besucher beobachtet, hauptsachlich Hummeln, Bienen, Fliegen und Schmetterlinge. Man findet auch fast immer reichliche Fruktifikation bei unserer heimischen *Armeria*, und die grosse Anzahl von Staubkornern auf den Narben der jungen Fruchte zeugt ja ebenfalls von dem Fleiss der Insekten.

II. Monomorphe *Armeria*.

Armeria vulgaris setzt, wie wir gesehen haben, nur dann Frucht an, wenn die Narben mit Pollen der entgegengesetzten Linie bestäubt werden, was infolge der Grösse und Klebrigkeit der Pollenkörner nur durch Vermittlung von Insekten geschehen kann.

Wie verhält es sich nun aber mit den hocharktischen *Armeria*-Formen, besonders der *Armeria labradorica*, die noch an der Nordküste Grönlands gedeiht? Hier müssen die Bedingungen für Insektenbestäubung zum mindesten äusserst ungünstig sein.

Ich untersuchte deshalb aus Grönland mitgebrachtes Material. Es stellte sich dabei heraus, dass hier die Dimorphie fehlte. Wie aus Fig. 6 erhellt, stehen sowohl die Pollenkörner als auch die Narben morphologisch so ziemlich in der Mitte zwischen denen der Linien A und B der *Armeria vulgaris*. Die Skulptur der Pollenexine ist bedeutend gröber als bei der B-Linie; manche Pollenkörner stehen denen der A-Linie sehr nahe, immerhin ist die Skulptur bei den meisten deutlich zarter und niedriger und die Maschen sind kleiner und zahlreicher (Fig. 6). Bemerkenswert ist eine starke Variabilität selbst innerhalb desselben Staubbeutel; bei *Armeria vulgaris* war sie bei beiden Linien nur sehr gering. Die Griffel besitzen fast ebenso stark hervorspringende Narbenpapillen wie bei der B-Linie der dimorphen Form, in der Dicke der Narben entsprechen sie dagegen eher der A-Linie.

Die Narben waren dicht besetzt mit gekeimten, durch Pollenschläuche fest verankerten Staubkörnern (Fig. 6), die völlig denjenigen entsprachen, die noch in den Staubbeuteln derselben Blüte vorhanden waren.

Eine Prüfung der reichhaltigen arktischen Sammlungen des Botanischen Museums, København, ergab, dass *Armeria* in der ganzen Arktis monomorph ist (siehe Fig. 10).

Die Monomorphie wird von Selbstfertilität begleitet. Diese prinzipiell so wichtige Erscheinung geht deutlich aus folgenden Tatsachen hervor:

1. Selbst in jungen Blüten findet man gewöhnlich zahlreiche gekeimte Staubkörner auf den Narben. Infolge der Protandrie kann Selbstbestäubung nämlich schon eintreten, ehe die Blüten sich öffnen. Trotzdem die Griffel zu diesem frühen Zeitpunkt ihre normale Gestalt noch nicht erreicht haben, wachsen die Pollenschläuche in die Narben hinein. Wie später (S. 31) näher dargelegt wird, ist die merkwürdig unentwickelte, plumpe Gestalt des Gynoeciums der monomorphen Armerien (vgl. Fig. 4 und 5 mit Fig. 7) als direkte Folge einer solchen sehr früh erfolgten Selbstbefruchtung anzusehen. Nach der Häufigkeit dieser Erscheinung zu urteilen, muss Selbstbefruchtung die Regel, Fremdbefruchtung dagegen eine seltene Ausnahme sein.

2. Die Fruktifikation der monomorphen *Armeria* ist offenbar immer gut. Auf meine Anfrage schreibt mir Herr Direktor M. P. PORSILD, Den danske arktiske Station Disko, wie folgt: »Ich erinnere mich nicht, jemals Insektenbesuch gesehen zu haben, welcher Bestäubung herbeiführen könnte, und doch ist die Fruchtbarkeit sehr gross.«

Es ist klar, dass diese Selbstfertilität von ausserordentlich grossem Vorteil für eine hocharktische Pflanze ist, die nicht durch den Wind bestäubt wird: sie wird unabhängig von den äusserst spärlich vorkommenden Insekten. Auch ist die frühe Befruchtung — ehe noch die Griffel voll entwickelt sind — insofern ein Vorteil, als damit die Ent-

wicklung der Früchte beschleunigt wird, was bei dem kurzen Sommer der Arktis von besonderer Bedeutung sein kann.

III. Systematische Probleme.

a. Über die Einteilung von *Armeria*.

Armeria labradorica und verwandte Formen werden von einigen Forschern als selbständige Arten aufgefasst, während andere sie nur als schwache Formen innerhalb der sehr polymorphen Art *A. vulgaris* bewerten. Es war denn auch bisher nicht möglich ein Merkmal zu finden, das nicht auch bei irgend einer *Vulgaris*-Form auftritt. Das neue Merkmal aber, die Monomorphie, trennt die arktischen Formen scharf von allen europäischen Arten. Um über das gesamte Areal der monomorphen Armerien Klarheit zu erhalten, habe ich Herbarienmaterial aus den botanischen Museen in Kopenhagen, Bergen, Stockholm, Upsala und Göteborg besichtigt, das mir von den erwähnten Museen freundlichst zur Verfügung gestellt worden war.

Als Ergebnis der Untersuchung konnte folgendes festgestellt werden (siehe Fig. 10 und 11): Während *Armeria* in Nordasien und Amerika ausschliesslich monomorph ist, finden sich in dem europäisch-mediterranen Verbreitungsgebiet nur dimorphe Arten, — wenn wir von dem Vorkommen von *Armeria labradorica* im nordöstlichsten Zipfel von Europa absehen. Die Areale der monomorphen bzw. dimorphen Armerien sind scharf getrennt, nur auf Grönland und in Lappland berühren sie sich (vgl. S. 22—23).

Hiermit dürfte der systematische Wert dieses Merkmals

erwiesen sein. In Wirklichkeit lässt sich die sehr gleichförmige Gattung *Armeria* in zwei wohlbegrenzte Sektionen — *Dimorphae* und *Monomorphae* — einteilen. Die geographische Verbreitung dieser Sektionen geht ohne weiteres aus Fig. 11 hervor.

Die übliche auf WALLROTH (1844) und BOISSIER (1848) zurückgehende Einteilung beruht auf Merkmalen der Frucht. Je nach dem, ob die Fruchtkelche nur auf den Rippen oder auch auf den Zwischenfeldern behaart sind, werden die Arten den Sektionen *Barbatae* Wallr. (*Pleurotrichae* Boiss.) oder *Mastrucatae* Wallr. (*Holotrichae* Boiss.) zugeteilt. Spätere Forscher wie DRUCE (1903) und BLAKE (1917) wollen ebenfalls diesem Merkmal besonderen Wert beilegen. Dieser Auffassung kann ich nicht beipflichten.

Zweifellos sind die Behaarungsmerkmale der Frucht erblich fixiert: ein pleurotriches Individuum verbleibt pleurotrich unabhängig von den Umweltbedingungen; soweit hat DRUCE recht in seiner Erörterung (1903, S. 69—70). Dadurch unterscheidet sich dieses Merkmal aber keineswegs von andern Merkmalen wie etwa der Behaarung des Schaftes, der Behaarung der Blätter oder der Form der Hüllblätter; auch sie sind bei demselben Individuum durchaus konstant. Ferner ist die Grenze zwischen pleurotrichen und holotrichen Pflanzen nicht so scharf wie verschiedene Autoren ausführen. Es gibt alle Übergänge zwischen ganz kahlen und völlig behaarten »Zwischenfeldern«; irgendwo muss die Grenze willkürlich gelegt werden. Viel wesentlicher ist aber ein anderer Einwand: Eine Reihe von Arten enthalten sowohl pleurotriche als auch holotriche Formen. Es gibt an der dänischen und norwegischen Küste wohl kaum eine *Armeria*-Population, bei

der nicht holotriche und pleurotriche Individuen Seite an Seite stehen (vgl. auch TURESSON 1922 und KNUD JESSEN 1938, S. 229). Hier zwei oder mehr Arten zu unterscheiden, ist einfach unmöglich. Nicht besser geht es bei anderen natürlichen systematischen Einheiten; WALLROTH's und BOISSIER's Einteilungsprinzip führt zu einer allzu grossen Zersplitterung der Gattung in Arten, das geht schon aus der Unmenge von Arten in DE CANDOLLES PRODRONUS hervor. Die meisten dieser »Arten« sind nur als Varietäten oder Ökotypen aufzufassen.

Dagegen ist die Einteilung von *Armeria* in *Dimorphae* und *Monomorphae* sehr leicht durchzuführen; Übergangsformen scheinen ganz zu fehlen.

b. Sektion *Monomorphae*.

Der monomorphe Formenkreis umfasst folgende der in BOISSIER's Monographie in D. C. Prodronus angeführten Arten: *Holotrichæ*: *A. labradorica*, *A. sibirica*, *A. androsacea*. *Pleurotrichæ*: *A. arctica*, *A. scabra*, *A. chilensis*, *A. brachyphylla*, *A. andina*, *A. macloviana*, *A. sanguinolenta*. Da der systematische Wert dieser Arten sehr umstritten und eine Übersicht nunmehr, nach Ausscheidung der dimorphen Arten, leichter zu erreichen ist als früher, soll hier der Versuch gemacht werden, eine neue Bearbeitung des monomorphen Formenkreises — d. h. der amerikanischen und nordasiatischen Arten — zu geben.

Die verschiedenen arktischen Formen (*A. labradorica*, *A. sibirica*, *A. arctica*, *A. scabra* und *A. sanguinolenta*) lassen sich zu einer einzigen Art vereinigen, die als *A. scabra* Willd. zu bezeichnen ist. Dieser Name ist anscheinend in Vergessenheit geraten, er ist aber bedeutend älter als die

ändern (Willd. herb. Roem. et Sch. 1817—20). Ich habe das Typ-Exemplar von *A. scabra* nicht gesehen, es kann sich aber nur um eine monomorphe Form handeln. Als Fundort wird »Asia borealis« angegeben; ich habe monomorphe Pflanzen aus Nordasien gesehen, die sehr gut mit WALLROTH's und BOISSIER's Beschreibungen übereinstimmen.

Innerhalb von *A. scabra* — im weiteren Sinne — finden sich, wie angeführt, sowohl holotriche als auch pleurotriche Sippen, und es scheint, dass der Behaarung des Fruchtkelches in diesem Falle wirklich systematische Bedeutung zukommt (vgl. BLAKE 1917, S. 3—4). In Nordamerika stellte BLAKE fest, dass das gesamte untersuchte Material aus den östlichen Teilen (incl. Grönland) zur holotrichen *A. labradorica* gehörte, während er im Westen nur die pleurotriche *A. arctica* vorfand. Diese Feststellung kann ich auf Grund des von mir untersuchten Herbariummaterials bestätigen (siehe Fig. 10), doch findet sich die holotriche Sippe auch in den North West Territories, und im nördlichen Alaska finden sich Übergangsformen. Auf der anderen Seite der Bering Strasse setzt sich das Areal der holotrichen Sippe ohne Unterbrechung fort im Areal der *A. sibirica*, welche von der *A. labradorica* kaum verschieden sein dürfte. MALTE (1934) schreibt allerdings, dass *A. sibirica* »according to the original description in D. C. Prodr., p. 678, has obtuse leaves and the bracts slightly shorter than the fruiting calyx. All the Canadian Arctic *Armeria* which the writer has seen has the leaves from sharply acute to acutish, and the bracts are as long or longer than the fruiting calyx.« Dieses Urteil ist aber unhaltbar, wenn man grösseres Material untersucht. Die Form der Blattspitze wechselt beträchtlich, ich kann aber nicht sehen, dass sich die sibirische *Armeria*

in dieser Hinsicht anders verhält als die nordamerikanische. Ich habe Pflanzen aus Grönland und aus Kanada mit extrem stumpfen Blättern gesehen; andererseits besitzen die meisten sibirischen Herbarienexemplare, die ich besichtigt habe, zugespitzte Blätter. Viel besser steht es auch nicht um das andere Merkmal. Die Brakten sind an sibirischen wie an amerikanischen Exemplaren ungefähr von der Länge der Fruchtkelche, durchschnittlich dürften sie an sibirischen etwas kürzer, an amerikanischen etwas länger sein, doch gibt es sowohl hier wie dort Ausnahmen von der Regel. Wenn BOISSIER als Unterschied angibt, dass *A. sibirica* im Gegensatz zu *A. labradorica* kahle Schäfte besitzt, so ist das vollends irreführend, da auch *A. labradorica* am häufigsten kahle Schäfte besitzt. Zweifellos sind also *A. sibirica* und *A. labradorica* in der gleichen Unterart zu vereinigen, die dann als *A. scabra* subsp. *labradorica* zu bezeichnen ist; »*A. labradorica* Wallr. 1844« ist nämlich älter als »*A. sibirica* Turcz.« ex. BOISSIER 1848. BOISSIER (1848) schreibt: (Turcz. in pl. Dahur. exs.), nach freundlicher Mitteilung von Dr. A. BESCHERER, Genève, findet sich aber im Herbarium DC. keine Diagnose, und der Name *sibirica* ist nicht mit Turczaninoffs sondern mit Boissiers Handschrift geschrieben.

Die nordamerikanischen pleurotrichen Armerien sind neuerdings von BLAKE (l. z.) behandelt. BLAKE vereinigt sie (*A. arctica*, *A. sanguinolenta* und *A. andina* β *californica*) zur *Statice arctica* (Cham.) Blake, die er der holotrichen *Statice labradorica* (Wallr.) Hubbard & Blake entgegenstellt. Meiner Ansicht nach stehen aber die arktisch-borealen pleurotrichen Formen (*A. arctica*) der *A.*labradorica* näher als der pazifischen *californica*, welche von BOISSIER als Varietät von *A. andina* aufgefasst wurde. Die nordasiatischen

pleurotrichen Armerien schliessen sich ohne Lücke an Alaskas und so vereinigen wir sie in der subsp. *arctica*, die sich von der gewöhnlich kahlen *A.*labradorica* noch durch behaarte Blätter unterscheidet. Das Verbreitungszentrum dieser Unterart liegt am Bering Meer, im Norden geht sein Areal in das der *A.*labradorica* über. Auch ausserhalb des zusammenhängenden Areals der subsp. *arctica* werden noch im arktischen Sibirien gelegentlich pleurotriche Fruchtkelche angetroffen, und an der Grenze der beiden Unterarten finden sich Übergangsformen.

Die kalifornische *Armeria* ähnelt im Behaarungsmerkmal des Fruchtkelchs zweifellos der pleurotrichen Form von *A. scabra*. Schon habituell weicht sie aber bedeutend ab; alle Teile der Pflanze sind grösser und gröber, die Blätter sind breiter und verschmälern sich nicht gegen die Spitze, so wie es bei *A. scabra* fast immer der Fall ist; die Blattspitze ist sehr stumpf oder häufig ganz abgerundet. Das beste Unterscheidungsmerkmal liefern wohl die Blüten. Während die Kronblätter bei *A. scabra* klein sind und die Spitzen der Kelchblätter kaum überragen, sind sie bei der kalifornischen Form bedeutend grösser und ragen etwa ein paar Millimeter aus dem Blütenkopf hervor. Dazu kommen die sehr abweichenden klimatischen Anforderungen: *Armeria californica* wächst in einem gemässigten Regenklima, *A. arctica* ist arktisch-boreal. Will man nicht alle monomorphen Formen zu einer einzigen Art vereinigen, so muss *A. californica* von den arktischen Formen getrennt werden.

Die Systematik der südamerikanischen *Armeria* ist schwierig. Auf den Falklandsinseln findet sich eine anscheinend recht distinkte Form, die der kalifornischen *Armeria* nahe steht und habituell kaum von ihr zu unterscheiden ist; doch sind die Blüten kleiner. Auch die *Ar-*

meria der hohen Anden steht zufolge BOISSIER der kalifornischen Form sehr nahe. Diese drei Formen sind wohl am besten als geographische Varietäten oder Unterarten derselben Art aufzufassen, welche dann den Namen *A. macloviana* bekommt; dieser Name ist nämlich älter (1831) als *A. andina*.

Die zweite südamerikanische Art ist die sehr polymorphe *A. chilensis*. Von *A. macloviana* unterscheidet sie sich durch schmälere, mehr oder weniger zugespitzte Blätter und durch ihren abweichenden, weniger groben Habitus. Die Art tritt in verschiedenen Varietäten oder Ökotypen auf. Es gibt eine dürre Steppenform (*A. chilensis* s. str.) mit sehr schmalen, fast borstenartigen, skleromorphen, steif aufrechten oder etwas gekrümmten Blättern, die getrocknet eine hellgraue Farbe annehmen. An den feuchten Gestaden der Magellan Strasse wächst die an *Armeria maritima* erinnernde var. *magellanica* mit schlafferen, getrocknet dunkleren Blättern und behaarten Blättern und Schäften. Breitblättrige Übergangsformen zu *A. macloviana* treten auf.

BOISSIER'S *A. androsacea* soll sich durch holotriche Früchte von den andern südamerikanischen Arten unterscheiden. Das Merkmal versagt aber, die Behaarung des Fruchtkelches variiert weitgehend, es kommen holotriche Formen vor, die in andern Merkmalen *A. chilensis* mit ihren Varietäten oder *A. macloviana* mit ihren Varietäten vollständig entsprechen.

Wir erhalten demnach folgende Einteilung der Sektion *Monomorphæ*:

- A. Die ganze Pflanze ist kräftig und grob. Blätter breit und derb, oben nicht verschmälert, Spitze abgerundet oder mindestens sehr stumpf. Kahl.

A. macloviana (Cham.) comb. nov.

Der Typus auf den Falklandsinseln. Krone klein.
subsp. *andina* (Poeppig), comb. nov. Hochgebirge
der Anden. Polsterpflanze mit stark verlängerter
Sprossachse.

subsp. *californica* (Boiss.), comb. nov. Pazifisches
Nordamerika. Krone ziemlich gross, etwa 2 mm
länger als der Kelch.

B. Blätter schwächtiger, oben verschmälert und meist mehr
oder weniger zugespitzt.

I. Nördlich zirkumpolar. Krone klein, etwa von der
Länge des Kelchs oder wenig länger.

A. scabra (Willd.) comb. nov.

subsp. *arctica*. (Cham.) nov. comb. (syn. *A. san-*
guinolenta Wallr.). Fruchtkelch pleurotrich.
Blätter typisch behaart. Arktisch-boreal.
Alaska—Ostsibirien mit Kamtschatka.

subsp. *labradorica* (Wallr.) nov. comb. (syn.
A. sibirica Turcz.). Fruchtkelch holotrich,
Blätter selten behaart. Hocharktisch-zirkum-
polar.

II. Südamerika. Krone klein, etwas länger als der
Kelch. Meeresstrand und Hügelland im süd-
lichen Chile und Argentinien.

A. chilensis Boiss.

Polymorph. Wichtig ist var. *magellanica*:
Blätter und Schäfte behaart. Magellan-
Länder.

c. *Armeria vulgaris* Willd.

Wie viele Arten etwa man innerhalb der Sektion *Dimor-*
phae unterscheiden kann, ist vorläufig noch ganz unklar,

zweifelloos lässt sich aber nur ein Bruchteil von BOISSIERS Arten aufrechterhalten; eine neue monographische Bearbeitung wäre sehr erwünscht.

Im nördlichen Europa unterscheidet BOISSIER 5 Arten. *Holotrichae*: *A. maritima*, *A. pupigera*. *Pleurotrichae*: *A. pubescens*, *A. elongata* und *A. Halleri*. Diese und andere Formen dürfen als Varietäten oder Ökotypen aufgefasst werden, jedenfalls gehen sie völlig ineinander über und gehören deshalb zur gleichen Art (siehe GAMS 1927, TURESSON 1922, WILLY CHRISTIANSEN 1932).

Den besten Überblick über den grossen Formenkreis der *Armeria vulgaris* erhält man, wenn man ihn vom ökologischen Gesichtspunkt aus betrachtet. Gemeinsam für alle Arten der Gattung *Armeria* ist ein Bedürfnis: sie müssen infolge ihres ganzen Aufbaus an lichtoffenen Orten wachsen, sie vertragen keine Beschattung. Daher findet sich *Armeria* nur dort, wo Wald oder anderer dichter Pflanzenwuchs fehlt, — ob das nun durch ungünstiges Klima, hohen Salzgehalt im Boden, periodische Überschwemmungen oder menschliche Kultureingriffe bedingt ist.

Der Hochgebirgstypus wächst oberhalb der Waldgrenze und ist eine Polsterpflanze mit kurzen, breiten und derben Blättern. Hierher gehört *A. alpina* aus der alpinen Region Mittel- und Südeuropas. Sie ist der geographisch am besten isolierte Typus und wird daher gern als gute Art angesehen. Ein breiter Waldgürtel trennt sie von andern Wuchsorten der *Armeria*. Nur am Fuss der Pyrenäen, an der atlantischen Küste, besteht die Möglichkeit der Mischung mit Strandformen, und gerade hier findet man denn auch Übergangsformen zur *A. vulgaris* var. *maritima*.

Eine habituell sehr ähnliche, breitblättrige, alpine Form

findet sich im Hochgebirge Islands. Sie wird gewöhnlich zur *A. maritima* gerechnet, weil Schaft und Blätter behaart sind; doch handelt es sich um einen ausgeprägten Hochgebirgsökotypus. Geographisch ist sie von der Strandform weniger gut isoliert als *A. alpina*, es fehlt der trennende Waldgürtel; Zwischenformen sind daher häufiger. Diese Rasse verdient grössere Aufmerksamkeit, weil sie ein Bindeglied zwischen *A. vulgaris* und *A. alpina* darstellt. In den schottischen Hochgebirgen wächst offenbar dieselbe alpine Rasse (Herbariumexemplar, etikettiert: Ben Lawers at 3000 ft. Perth: Scotland. 7. 88. C. A. BENNET). Es scheint, dass *Armeria vulgaris* var. *planifolia* Syme sich auf diese Form bezieht (vgl. DRUCE 1903), weshalb auch die isländische alpine Pflanze als var. *planifolia* zu bezeichnen ist. Auch auf den Färöer Inseln findet sich diese Varietät; und es ist interessant, dass, nach freundlicher Mitteilung von Dr. TYGE BÖCHER, diese alpine Form früher blüht als die Strandform auf den Färöern. DRUCE gibt nämlich ebenfalls an, dass *A. planifolia* 3 Wochen früher blüht als der »Typus«. Der Unterschied zwischen *A. alpina* und *A. vulgaris* var. *planifolia* besteht namentlich darin, dass erstere typisch kahl ist, während letztere jedenfalls auf den Blättern Haare trägt. Das Merkmal ist aber nicht immer stichhaltig. Von 22 untersuchten *A. alpina*-Exemplaren aus den Pyrenäen besaßen 4 behaarte Blätter. Auch ist der Schaft bei *A. alpina* nicht immer kahl und bei var. *planifolia* nicht immer zottig. Der Fruchtkelch ist bei der schottisch-isländischen Hochgebirgsrasse bald pleurotrich, bald holotrich. *A. alpina* ist gewöhnlich pleurotrich, doch hebt GAMS (1927) hervor, dass auch holotriche Individuen vorkommen. Es finden sich demnach keine durchgehenden Unterschiede zwischen *A. alpina* und *A. vulgaris* var. *planifolia*, und es ist deshalb

vielleicht richtiger, *alpina* als Unterart in den Formenkreis von *A. vulgaris* einzubeziehen.

Var. maritima, der Typus des Meeresstrandes, hat niedrige, behaarte Schäfte und kurze, schmale, graue und etwas sukkulente Blätter (Blattanatomie siehe TURESSON 1922). Das Wurzelsystem ist ziemlich schwach. Die Hüllblätter sind stumpf oder mit kurzer aufgesetzter Spitze (Abbildungen bei CHRISTIANSEN 1932). Diese Rasse ist ausgeprägt halophil und gleichzeitig die am meisten atlantische von allen *A. vulgaris*-Formen (vgl. CHRISTIANSEN 1932).

Var. elongata wächst auf trockenem Sandboden. Sie hat tiefgehende Wurzeln, hohe, schlanke und kahle Schäfte, dünne, etwas verbreiterte Blätter und ist die kontinentalste Rasse der sonst überwiegend atlantischen *A. vulgaris* (vgl. CHRISTIANSEN l. z.). Die Verbreitung dieser Form ist durch die menschliche Waldrodung stark begünstigt worden. Sie ist zweifellos eine sehr junge Rasse, die entweder aus der *var. maritima* (RUHLAND 1915) oder aus der *var. alpina* (GAMS 1927) hervorgegangen ist. Im ersten Falle sind die binnenländischen Vorkommnisse nach der menschlichen Waldrodung vom Meeresstrande aus, im anderen Falle von den Alpen aus besiedelt worden. Beide Möglichkeiten haben viel für sich.

In Dänemark finden sich hauptsächlich Übergangsformen zwischen den Varietäten (Ökotypen) *maritima* und *elongata* (IVERSEN 1936), man hat sie als *var. intermedia* zusammengefasst. Falls *A. elongata* — wie GAMS (l. z.) annimmt — aus der *A. alpina* hervorgegangen ist, so ist *var. intermedia* als Kreuzungsprodukt zwischen der *var. maritima* und der *var. elongata* anzusehen. Besteht RUHLAND'S Auffassung zurecht (siehe oben), so ist *A. elongata*

dagegen aus dem Formenkreis der *A. intermedia* hervorgegangen.

TURESSON (1927) hat eine Reihe von *Armeria*-Populationen statistisch untersucht, woraus sehr instruktiv hervorgeht, wie sich der Formeninhalt von der schwedischen Westküste zur Ostseeküste und zum Binnenland nach und nach ändert.

Äusserst spezialisiert sind die Ökotypen var. *Halleri* und var. *purpurea* (*A. alpina* var. *purpurea*). Die erstere steht der var. *maritima* nahe und findet sich an Stellen, wo jahrhundertlanger Bergbau einen an Schwermetallen reichen Boden geschaffen hat und wo der Wald nicht gedeihen mag (siehe GAMS 1927 und CHRISTIANSEN 1932). Die var. *purpurea* endlich hat sich den speziellen Verhältnissen am Bodensee angepasst. Sie wächst dort in der im Sommer wasserbedeckten, im Frühjahr und Herbst aber sehr trockenen Strandzone, wo nur einige speziell angepasste Formen zu wachsen vermögen (BAUMANN 1914).

Alle diese Formen gehen, wie gesagt, ineinander über. Dagegen fällt *Armeria *labradorica* im nördlichen Norwegen und in Grönland vollständig ausserhalb des Formenkreises von *Armeria vulgaris*. Es finden sich keinerlei Übergangsformen, im Gegenteil, hier wo *A. vulgaris* mit *A. *labradorica* zusammenstösst, ist der Unterschied zwischen ihnen besonders auffällig. *A. vulgaris* ist in Nordnorwegen und Grönland eine halophile Küstenpflanze, während *A. *labradorica* in der öden Felsenheide (»Fjeldmark«) zu Hause ist. *A. vulgaris* tritt im nördlichen Norwegen und an der grönländischen Nordgrenze (Dunholmene) in einer sehr niedrigen, stark behaarten Form auf, während *A. *labradorica* daselbst hochwüchsig und fast kahl ist. Die Blütenblätter sind bei der *A. vulgaris* auch an der Nordgrenze

viel grösser als der Kelch, während die Krone von *A. *labradorica* klein und unansehlich ist. Trotzdem das beste Unterscheidungsmerkmal — die Dimorphie bei *A. vulgaris* — bisher unbekannt war, haben die norwegischen Botaniker die »*A. sibirica*« stets richtig bestimmt. Auch KOLDERUP ROSENVINGE, der die grönländische Vegetation aus eigener Anschauung kannte, hatte eine richtige Auffassung von der Grenze zwischen *A. vulgaris* und »*A. sibirica*«, was seine stichhaltigen Bestimmungen beweisen. Spätere »Revisionen« des grönländischen Materials haben dagegen Verwirrung hervorgebracht, die scharfe Grenze wurde verwischt. Unglücklicherweise wurden auch *A. vulgaris*-Formen auf den Färöern und anderorts zu *A. »sibirica*« gestellt, und so ist die falsche Auffassung entstanden, dass diese Arten an ihren Grenzen ineinander übergehen.

d. Verzeichnis des untersuchten

Armeria-Materials.

Blüten monomorph:

1. *Armeria scabra* subsp. *labradorica*.

Arktisches Europa,

Norwegen: *Troms Fylke*: Maalselven: Langfjeldene (J. N. V.); Dödesfjeldet (Holmboe 1914); Storefjeldet (Holmboe 1914); Mauken (Holmboe 1915); Rostafjeld (E. Taylor 1907). Lyngen: Birtavarre (Haglund & Källström 1899, Notö 1897); Paratind (Holmboe 1914); Vestre Rappovarre (Holmboe 1914); Østre Rappovarre (Holmboe 1914); Nuorttavagge (Sam. Mårtenson 1914); Lulle (Holmboe 1911); Favresvarre (Holmboe 1914); Storfjord (Notö 1909); Agjeg (Holmboe 1905); Nordreisen: (A. Blytt 1891; A. Notö 1896); Venevarre (A. E. Fridtz 1898, Notö 1904); Gatbovarre (A. Sandmark 1917); Javroaiype (Peter & Selander 1906). *Finmarken*: Vardöe, Svartnæs (Th. M. Fries 1864; Sommerfelt 1858). Rørselv Porsangriæ (J. M. Normann); Silbatjokka v. Skoganvarre (R. Nordhagen 1934).

Kola: *Laponia murmanica*: Semostrow (Brotherus 1887). *Laponia varsugae*: Tshavanga (Kihlman 1869).

Waigatsj: South Shore W. (N. W. I. 1897); Cap Grebenij (Kjellman & Lundström 1875).

Arktisches Nordasien.

Uralia polaris: distr. superiore Sob, Jeletzky road (Gorodkov 1924).

Jennisseisk: Galtschicha 71° N. (A. Tolmatchew 1926); Insula Nasonowski ostrow 71° N. (Enander 1914); Dudinka (H. W. Arnell 1876); fl. Boganida 71°10'4" (Exp. Sibir. Acad. 1843); Taimyr 73°30'4" (Exp. Sibir. Acad. 1843).

Jakutsk: Ad fl. Olenek et Lenam infer. (Czekanowski 1875); Bulkur pr. 72° (N. H. Nilsson 1898).

Bering Strasse: Pitlekaj 67°0'5" N., 173°24' W.¹.

Zentralasien.

N-Mongolei und Changai: Mongoi-dabosch (Ikonnikov-Galitzky 1926).

Arktisches Nordamerika.

Alaska: Tigara near Point Hope² (Knud Rasmussen 1924).

North West Territories: Orpigtujaq isl. in Baker Lake (Birket Smith 1922, Bangsted 1924), Bernard Harbour 68°47' N. 114°46' W. (Frits Johansen 1915); Chesterfield (P. Freuchen 1923); Chesterfield Inlet 63°40' 93°0' W. (M. O. Malte 1928); Repulse Bay (Parry 1821).

Baffin Land: Cape Dorset 64°10' N. 76°30' W. (M. O. Malte 1928); Eclipse Sound east of Mitimatalik (P. Freuchen 1924); Mitimatalik, Ponds Inlet (Th. Mathiassen 1923). Lake Harbour 62°49' N. 69°55' W. (M. O. Malte 1927).

King William Land: Malerualik (Knud Rasmussen 1923); Gjøa Harbour 68°38' N. 96°26' W. (Godfred Hansen 1904).

Ellesmereland: 76°23' N. 81°30' W. (H. G. Simmons 1899).

North Devon Island: Dundas Harbour 74°33' N. 87°17' W. (M. O. Malte 1927).

Halbinsel Labrador: Port Burwell, Hudson Strait (J. M. Macoun 1910; M. O. Malte 1927; Frits Johansen 1927). Head of Nachwak Bay, Torngate Region (Woodworth 1926). Wakeham Bay, Hudson Strait (Frits Johansen 1927, M. O. Malte 1928); Erik Cave. Cape Wolstenholm (Frits Johansen 1927). Labradoria rev. Heldenberg (Dr. Barth 1892). Labrador 1840.

¹ Übergang zur var. *arctica*: pleurotriche und holotriche Individuen gemischt. Blätter spärlich behaart — kahl.

² Übergang zur var. *arctica*. Holotrich, aber Blätter behaart.

Quebec: Gaspé County. Mt. Albert 900—1050 m. (J. F. Collins and M. L. Fernald 1905).

Newfoundland: Region Bay of Islands, Blomidon Mountains (M. L. Fernald and K. M. Wiegand 1910). Straits of Belle Isle, Savage Point (M. L. Fernald u. a. 1925).

Nord-Grönland: *Adam Bierings Land* (P. Freuchen 1912). *Thule Distr.* Inglefield Bay (G. Olsen 1917); Murchison Sound, Mac Connich Bay 77°40' (J. Noe Nygaard 1921); Thule (Lauge Koch 1916).

West-Grönland: *Upernivik Distr.* Toppen af Tassiusak 73°27' (Rydens Eksp. 1887); Ingnerit Fjord 72°3' (M. P. Porsild 1911). *Umanak Distr.* Umanatsiak (1843). *Godhavn Distr.* Ekigtok (M. P. Porsild 1898). *Godhavn* (M. P. Porsild 1939). *Ritenbek Distr.* Disko. Vajgatskysten, Iquagnak (M. P. Porsild 1902) Atanikerdluk (N. Hartz 1890). *Jakobshavn Distr.* Pakitsok 1833, *Christianshaab Distr.* Colon. Christianshaab. Kunguak. 1835. Kunguak in Tasiusak 69°3' (S. Hansen 1888). *Egedesminde Distr.* Egedesminde (R. Brown 1867); *Holsteinborg Distr.* Tiggak i Ndr. Strømfjord (P. H. Sørensen 1894); Holsteinborg (Deichmann 1909); Sarfanguak (Warming-Holm 1884); Itivnek i Ikertok Fjord (Warming-Holm 1884); Ungoriarfik, N. Strømfjord (Kornerup 1879). *Godthaab Distr.* Zwischen Kapisilik und Kangersunek 64°30' N. (Johs. Iversen 1938).

Ost-Grönland: *Scoresby Sund*: Moskusoksefjorden 73°44'; NW-Küste von Loch Eyne 73°55'; Westküste von Ymer Ø 73°20'; NW-Küste von Clavering Ø 74°25' (Seidenfaden 1929); Sabine Ø 74°50' (C. Kruuse 1900); Danmarks Havn (Lundager 1908); Hvalrosodde (Lundager 1908); Ella Ø (Th. Sørensen 1932). *Angmagsalik Distr.* Tasiusak nahe Angmagsalik (C. Kruuse 1902; Bøgvad 1920; M. Jørgensen 1933).

2. *Armeria scabra* subsp. *arctica*.

Nordasien.

Tschuktschen-Halbinsel: St. Lawrence Bay, 65°30' N., 171° W. (Kjellman 1879); *Kamtschatka*: Klutschenskaja volcano (R. Malaise 1927); Lopatka¹ (Riederer).

Nordamerika.

Alaska: Sin. Schischmaren (Cham. 1816); Port Clarence 65°5' N. 166° W. (Kjellman 1879); Priblof islands: St. Paul (E. Hul-tén 1932); Kadiak Island, Vicinity of Karluk (Cloudsley Rutter 1903).

¹ Fruchtkelche zwischen den Rippen schwach behaart.

3. *Armeria macloviana* subsp. *californica*.

British Columbia: British Columbia (Wm. Scott 1893); Vancouver Island, Distr. of Renfrew (Rosendal, J. Brand 1901); Vancouver Island, vic. of Victoria (J. Macoun 1893).

Washington: Marysville (J. M. Grant 1928).

Oregon: By the sea, Chetko (Th. Howell 1884).

California: Santa Cruz (Johs. Clausen 1928); Marin Co. Point Reyes (H. P. Bracelin 1930); Pacific Grove (A. D. E. Elmer 1903; Skjot Petersen 1928).

4. *Armeria macloviana* subsp. *andina*.

Prov. Nuble. Bãnas de Chillan, Aguas Calientes. alt. ca. 2200 m. (E. Werdermann 1927); Lago Nahuel Huapi, Sierra Lopez nordsluttning (E. Ljungner 1933); Patag. andina, Zeballos-Gio-Passet (C. Skottsberg 1908).

5. *Armeria macloviana* s. str.

Falklands-Inseln: West Falkland, Roy Cove (C. Skottsberg 1907);
I. de los Estados: Puerto Cook (Castellanos 1934); Puerto St. Juan (Castellanos 1934).

6. *Armeria chilensis*.

Distr. Chubut: Valle Koslowsky (C. Skottsberg 1908).

Distr. Santa Cruz: In campo suffruticosa ad prædium Richmond (Durén 1905). Tehuelchen, 250 m (A. Donat 1928); Tør Mark. Lat. S. 49°4' Long. W. 72°12'. 205 m (J. Högberg 1901).

Distr. Magallanes: Inter Eberhardt et R. Tres Pasos (O. Borge 1899); Prope Sandy Point (W. R. F. Hohenacker);

Tierra del Fuego: Canal Beagle, allm. Klippstrand (M. Gusinde 1922).

Blüten dimorph.

Folgende Arten oder Varietäten sind untersucht worden: *A. allioides*, *A. alpina* mit var. *purpurea*, *A. alpinifolia*, *A. berlingensis*, *A. cæspitosa*, *A. cariensis*, *A. choulettiana*, *A. duriæi*, *A. fasciculata*, *A. gaditana*, *A. juncea*, *A. maderensis*, *A. majellensis*, *A. mauritanica*, *A. nebrodensis*, *A. plantaginea*, *A. rumelica*, *A. splendens*, *A. undulata*, *A. vulgaris* mit ihren Varietäten var. *elongata*, var. *halleri*, var. *maritima*, var. *planifolia*.

Folgende grönländische Fundorte gehören zur *A. vulgaris*:

Süd-Grönland: Tumia 59°55' (Eberlin 1885); Kematuisalik, Kitsigsut Øerne ca. 60° (A. Jessen 1894); Øen Akia ved Julianehaab (G. Meldorf 1899); Na-ah. Torsukatak (1829); Ilua (Lundholm 1889); Ataneritsok, Igaliko (Rosenvinge 1888); Sermilik, Itivdlersuak Bugt (Bøgvad 1932); Nunarsuak 60° (Lindholm 1890); Egoaluit, Igaliko Fj. 60°47' (A. E. Porsild & M. P. Porsild 1925); Cap Farvel (Sylov 1881); Sisardlugtok i Igaliko Fj. (C. Petersen 1880); Narsak (Rosenvinge 1888); Ivigtut (Lindhard 1899).

Ost-Grönland: Dunholmen, 69°55' (O. Hagerup 1924).

IV. Über die biologische Bedeutung von Blütendimorphie und Parasterilität.

Die Blütendimorphie bei *Armeria* ist ja eine Erscheinung die sehr an die Dimorphie der heterostylen Pflanzen erinnert; nur die traditionelle Definition des Heterostylie-Begriffs hindert uns daran, *Armeria* als heterostyl zu bezeichnen. Seit DARWIN (1862) ist die Frage nach der Bedeutung (dem »Zweck«) der Heterostylie dahin beantwortet worden, dass durch sie eine Selbstbestäubung verhindert, die Fremdbestäubung dagegen stark gefördert wird; in neuester Zeit wurde jedoch die Richtigkeit dieser Deutung bezweifelt (UBISCH 1925).

Auf die Blütendimorphie von *Armeria* ist diese Erklärung nicht anzuwenden. Selbstbefruchtung ist infolge der vorhandenen Selbststerilität ausgeschlossen, und es ist nicht einzusehen, wie eine Förderung der Fremdbestäubung durch die Dimorphie stattfinden sollte. Vielmehr ist die Dimorphie als eine an und für sich ganz bedeutungslose Begleiterscheinung der physiologischen Differenzierung anzusehen. Es verhält sich offenbar hier so wie oft in der Natur, wo bedeutungslose morphologische Merkmale (Zähnelung der Blätter, Behaarung u. s. w.) mit ent-

scheidenden physiologischen Unterschieden gekoppelt sind.

Falls dies richtig ist, bedeutet die Dimorphie nur, dass sich das Vorhandensein zweier physiologisch verschiedener Linien bemerkbar macht. Danach ist es gerechtfertigt, diese physiologische Seite des Problems in den Vordergrund des Interesses zu rücken.

Die Bedeutung der physiologischen Differenzierung ist bei *Armeria* natürlich dieselbe wie bei anderen selbststerilen Pflanzen. Bei mehr oder minder ausgeprägter Selbststerilität muss man immer das Vorkommen mehrerer konstitutionell verschiedener intersteriler Linien annehmen (CORRENS 1912), die sich allerdings in der Regel morphologisch nicht unterscheiden lassen.

Der Sinn dieser merkwürdigen, im ganzen Pflanzenreich so häufigen Einrichtungen ist offenbar folgender: Die aufgezwungene oder jedenfalls ungemein geförderte Kreuzung bewirkt, dass die vielen Gene, welche die Art besitzt, beständig umgruppiert werden. Unter der grossen Zahl von Samen, die hervorgebracht werden, sind kaum zwei vollkommen gleich hinsichtlich ihrer Erbanlagen. Die Art ist deshalb sozusagen geschmeidig, sie vermag sich den Veränderungen im Wuchsort, Klima u. s. w. anzupassen, immer verfügt sie über neue Kombinationen von Erbanlagen, unter denen die natürliche Zuchtwahl die jeweils besten auswählt.

Der Formenkreis von *Armeria vulgaris* ist ein typisches Beispiel hierfür. Auf Skallingen z. B. wachsen Individuen mit kahlen und behaarten Schäften, von hohem und niedrigem Wuchs, mit pleurotrichen und holotrichen Fruchtkelchen u. s. w., Seite an Seite und spotten wegen ihrer freien Merkmalkombinationen allen Klassifikationen. Die ökologische Amplitude des Formenkreises ist ausser-

ordentlich gross: *Armeria* wächst in der nassen, stark salzigen Marsch so gut wie im trockenen, ausgelaugten Dünensande. Nun ist es höchst unwahrscheinlich, dass dieselbe Pflanze unter so extrem verschiedenen Bedingungen gedeihen kann, und man muss deshalb eine physiologische Variabilität annehmen, die der morphologischen entspricht, die aber trotz ihrer Unanschaulichkeit für die Pflanzenart und damit auch für das Verständnis unseres Problems viel wichtiger ist. Auf Skallingen bilden alle diese morphologischen und physiologischen Varianten eine einzige grosse Familie; in der Marsch wie auf der Düne findet man dieselben morphologischen Merkmalkombinationen, wenn sich auch die statistische Häufigkeit der Merkmale allmählich von der Marsch zu Düne hin ändert. Zweifellos sind alle Formen, auch die physiologischen Extreme — etwa die Marschform — stark heterozygotisch und spalten deshalb morphologisch und physiologisch sehr verschiedenartige Typen ab.

Eine »homotypische«, selbstfertile Art tendiert dagegen zur Homozygotenbildung. Dadurch werden viele Rassen gebildet, die jede für sich bestimmten Umweltbedingungen angepasst ist. Da die Diasporen einer solchen Rasse genau die gleichen speziellen Typen hervorbringen wie die Eltern es waren, ist eine Population aus solchen Pflanzen nicht anpassungsfähig, wenn die Umweltbedingungen sich ändern.

Ein Formenkreis von Selbstbestäubern erstarrt sozusagen in isolierten Sippen, während ein kreuzender sich ständig erneuert. Das muss sich auch in dem Formeninhalt der Populationen eines Selbstbestäubers ausdrücken.

THORVALD SØRENSEN (1938) hat in einer sehr interessanten Arbeit über Variation und Vererbungsverhältnisse bei *Ranunculus auricomus* darauf aufmerksam gemacht,

dass die Variabilität bei den Ranunkelarten von verschiedenem Charakter ist. Während z. B. *Ranunculus acer* die gewöhnliche binomiale Variabilität hinsichtlich verschiedener Merkmale aufweist, ist die Variation bei der sich hauptsächlich vegetativ vermehrenden *Ranunculus repens* und bei der pseudogamen *Ranunculus auricomus* sprungweise, d. h. die Individuen innerhalb eines Bestandes gehören entweder zu derselben Form oder sie können in mehrere verschiedene, scharf trennbare Formen unterschieden werden. Ungefähr ebenso — wenn vielleicht auch kaum so ausgeprägt — muss sich auch die Variabilität eines Selbstbestäubers verglichen mit der eines Fremdbestäubers verhalten. Leider verfüge ich nicht über das notwendige Beobachtungsmaterial, um die Variabilität der monomorphen und dimorphen Armerien an ihren Standorten vergleichen zu können.

V. Ist Monomorphie oder Dimorphie das Ursprüngliche bei *Armeria*?

Wie schon erwähnt, fasse ich Monomorphie und Selbstfertilität bei *Armeria* als eine sekundäre Erscheinung auf; ich tue es auf Grund folgender Beobachtungen und Erwägungen:

1. Die dimorphen Arten sind selbststerile Insektenbestäuber, die monomorphen selbstfertile Selbstbestäuber. Da der ganze Blütenbau bei den *Plumbaginaceen* auf Insektenbestäubung eingerichtet ist, müssen die Selbstbestäuber aus Insektenbestäubern abgeleitet werden.

2. Die Blüten der monomorphen Arten scheinen — verglichen mit dimorphen — in gewisser Hinsicht reduziert zu sein. Im Verhältnis zu den schlanken und eleganten Griffeln bei *Armeria vulgaris* verbleiben die Griffel bei den

monomorphen Armerien gewöhnlich merkwürdig embryonisch und plump, mit schwach entwickeltem Haargürtel (vgl. Fig. 3 und 4 mit Fig. 7). Wie erwähnt ist eine sehr früh erfolgte Selbstbefruchtung als Ursache hierfür anzusehen; infolge der Protandrie und Selbstfertilität kann Selbstbefruchtung schon vor der normalen Entfaltung der Griffel eintreten. Nach erfolgter Befruchtung wird die weitere Entwicklung der Griffel abgebrochen, die Blütenblätter kräuseln sich und ziehen sich ein. Eine südamerikanische Pflanze bildete eine überraschende Ausnahme. Sie zeichnete sich durch schlanke, wie bei *A. vulgaris* aus den Blüten weit herausragende Griffel aus. Ich vermutete endlich eine dimorphe amerikanische *Armeria* gefunden zu haben. Eine nähere Untersuchung ergab aber, dass die Staubbeutel steril waren. Aus diesem Grunde hatte keine Selbstbestäubung stattfinden können, die Griffel hatten ihre normale — bei den monomorphen Armerien sonst unterdrückte — Gestalt angenommen. Das deutet darauf hin, dass die Selbstfertilität — die mit der Monomorphie zusammenhängt — sekundären Ursprungs ist.

3. Nicht nur *Armeria*, sondern auch die nächstverwandten Gattungen (*Statice* und *Limoniastrum*) besitzen genau dieselbe Pollen- und Griffeldimorphie (vgl. Fig. 8 und 9), und auch die Gattung *Acantholimon*, die im Griffelbau bedeutend abweicht, hat genau dieselben beiden Pollentypen. Offenbar ist diese Dimorphie ein gemeinsames Merkmal der ganzen Unterfamilie *Staticoideae*, nur innerhalb *Armeria* habe ich Monomorphie beobachtet. Daraus darf man wohl schliessen, dass schon die Stammform der erwähnten Gattungen dimorph gewesen ist.

4. Das Verbreitungszentrum von *Armeria* ist das mediterran-lusitanische Gebiet. Hier findet sich die Mehrzahl

der Arten, und von hier aus hat sich die Gattung ausgebreitet (vgl. MAURY 1886). Alle untersuchten Arten dieses Gebiets sind aber dimorph (siehe S. 26). Monomorph sind nur einige einander nahestehende Arten, die fern ihrer ursprünglichen Heimat neue Gebiete besiedelt haben. Falls Monomorphie das primäre wäre, müsste man annehmen, dass sich monomorphe Relikte in der ursprünglichen Heimat — etwa in isolierten Hochgebirgen — erhalten hätten.

5. Die Entstehung der selbstfertilen monomorphen *Armeria* lässt sich als Anpassung an den Insektenmangel in der Arktis zwanglos erklären. Wie in einer folgenden Arbeit eingehend dargelegt werden soll, ist Alaska als Ausgangspunkt der monomorphen *Armeria* anzusehen. Hier ist sie offenbar mutativ entstanden und hat — dank ihrer Selbstfertilität — in dem Refugium bei Alaska als einzige *Armeria* die Eiszeit überdauert, worauf sie sich nach Süden, Osten und Westen ausgebreitet und neue Arten gebildet hat, die aber selbst in insektenreichen Gebieten die einmal eingebüßte Parasterilität nicht wieder zurückbekommen.

In einer jüngst erschienenen Abhandlung über dimorphe (heterostyle) und monomorphe (homostyle) *Primula*-Arten der Sektion *Candelabra* diskutiert ERNST (1938) eingehend die phylogenetischen Probleme. Frühere Untersuchungen von ERNST hatten zu der Hypothese geführt, dass für den Formenkreis der Gattung *Primula* eine selbstfertile, monomorphe Stammform anzunehmen ist, aus der dann durch mutative Abänderungen die heterostylen Formen entstanden seien. In seiner neuen Arbeit weist ERNST nun innerhalb der Sektion *Candelabra* eine Reihe solcher monomorphen Arten nach, und fasst sie entsprechend seiner Theorie als relativ ursprüngliche »phylogenetische Relikte« auf.

Dass die dimorphe Blütenplastik letzten Endes aus einer

monomorphen abzuleiten ist, sehe ich auch als höchst wahrscheinlich an. Die Monomorphie der jetzigen monomorphen Armerien ist aber, wie ich zu beweisen versucht habe, keine primäre sondern eine abgeleitete Erscheinung. Die Entstehung der Dimorphie geht bei *Plumbaginaceen* sicher weit zurück. Eine andere Frage ist es natürlich, ob dasselbe auch bei *Primula* der Fall ist.

VI. Über die Entstehung der monomorphen *Armeria*-Arten aus einer dimorphen Stammform.

Daran dass die monomorphe *Armeria* aus einer dimorphen Form hervorgegangen ist, lässt sich kaum zweifeln; auf welche Weise ist sie aber entstanden?

Der Gedanke lag nahe, dass eine Chromosomenverdopplung zu Grunde lag. Dann würde die monomorphe *Armeria* eine Parallele zu *Empetrum hermaphroditum* darstellen, die ja nach HAGERUPS (1927) Untersuchungen tetraploid ist. *Empetrum hermaphroditum* ist zwitterig geworden anstatt zweihäusig, d. h. monomorph anstatt dimorph.

Um die Frage entscheiden zu können, habe ich Herrn Professor ROLF NORDHAGEN, Bergen, und Herrn Direktor M. P. PORSILD, Disko, gebeten, mir lebendes bzw. fixiertes Material von *Armeria *labradorica* aus Grönland bzw. Lapland zuzusenden. Beide Herren waren so liebenswürdig meinen Wunsch zu erfüllen. Vergleichsweise bekam ich fixiertes Material der beiden Linien von *Armeria vulgaris* von meinen beiden gepflanzten Beständen auf Als. Dr. OLAF HAGERUP übernahm freundlichst die zytologische Untersuchung und stellte fest, dass die arktische *Armeria* dieselbe Chromosomenzahl besitzt wie die heimische (siehe Fig. 1).

Aus Hagerups Untersuchung geht also hervor, dass die Monomorphie bei *Armeria labradorica* nicht durch Chromosomenverdopplung entstanden ist. Dies steht in Einklang mit den Ausführungen von ERNST (1938) betreffs der monomorphen *Primula*-Arten: »es kann«, sagt ERNST (S. 217), »von einer sekundären Entstehung des Blüten-

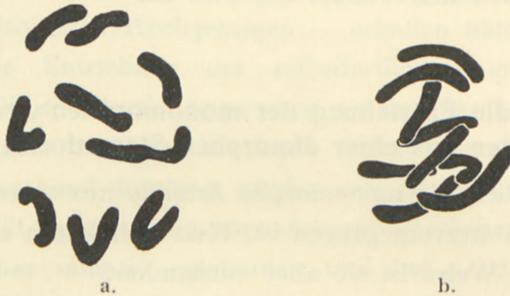


Fig. 1 a. *Armeria vulgaris*, B Linie. $20/5$ 39. $n = 9$. I. Teilung in der Mikrospore. $\times 1920$. b. *A. *labradorica*. Disko 1939. I. Teilung in der Mikrospore. $\times 1920$ (O. HAGERUP).

monomorphismus als Folge einer Chromosomenverdopplung in der *Candelabra*-Sektion keine Rede sein.«

Die monomorphe *Armeria* muss, da keine Chromosomenverdopplung vorliegt, offenbar durch mutative Änderung einer A- oder B-Linie entstanden sein. Man könnte nun erwarten, dass experimentelle Untersuchungen diese Frage beleuchten würden. Das scheint in der Tat der Fall zu sein. Bei Kreuzungsversuchen zwischen monomorphen (*Armeria *labradorica* aus Finmarken) und dimorphen Pflanzen (*A. vulgaris* var. *maritima*, Dänemark) konnte festgestellt werden, dass die Pollenkörner der monomorphen Pflanzen wohl in die eigenen Narben und in die Narben der B-Pflanzen, nicht aber in die der A-Pflanzen hineinwachsen konnten. Der Pollen der monomorphen Pflanzen entspricht also physiologisch —

wie auch morphologisch — dem Pollen der A-Linie der dimorphen *Armeria*. Andererseits konnte ausser dem eigenen Pollen sowohl der B-Pollen als auch der A-Pollen im Griffel der monomorphen Pflanze wachsen. Diese Beobachtung lässt sich am einfachsten folgendermassen erklären: Im Fruchtknoten der A-Pflanzen wird ein Hemmstoff gebildet, der die Keimung der A-Pollen hemmt, während ein anderer Hemmstoff in den B-Griffeln das Keimen der B-Pollenkörner hemmt¹. Bei der selbstfertilen monomorphen *Armeria *labradorica* fehlt sowohl der eine wie der andere Hemmstoff, und man kann daher annehmen, dass die monomorphe *Armeria* ursprünglich aus einer A-Pflanze entstanden ist, indem die Bildung des Hemmstoffes im Griffel unterdrückt worden ist.

VII. Schluss.

In der vorliegenden Arbeit ist nur ein Teil der Probleme, die mit Dimorphie und Monomorphie bei *Armeria* zusammenhängen, eingehender behandelt worden. Die phylogenetischen Probleme sind im vorigen Abschnitt aufgeworfen worden, eine gründliche Bearbeitung auf geologischer und pflanzengeographischer Grundlage bleibt aber einer folgenden Arbeit vorbehalten. Die physiologisch-genetische Seite der Problemstellung konnte diesmal auch nur kurz berührt werden. Die notwendigen experimentellen Untersuchungen sind im Gange, können aber, da mehrere Generationen von Pflanzen erforderlich sind, erst nach einigen Jahren fertig werden.

¹ Das Vorhandensein eines solchen Hemmstoffes wurde von YASUDO (1932) im Griffel der selbststerilen *Petunia violacea* nachgewiesen.

Summary.

1. We find a marked pollen- and style-dimorphism in *Armeria vulgaris* and the closely related genera, *Statice* and *Limoniastrum* (Figs. 2—3 and 8—9).

2. Both types (line A and line B) are completely parastерile, since the A-pollen grain can only grow in the B-stamen while the B-pollen grain grows but in the A-stamen (Figs. 2—5). This observation has been confirmed in culture experiments.

3. The arctic *Armeria*, however, is monomorphic and self-fertile. The style stands nearest to line B, the pollen grains approach mostly line A, but both of them are somewhat intermediary (Figs. 6—7).

4. According to Dr. O. HAGERUP'S analysis, the dimorphic *Armeria vulgaris* has the same number of chromosomes as the monomorphic *Armeria *labradorica* (Fig. 1).

5. According to the typical features of dimorphism and monomorphism, respectively, the very homogeneous *Armeria* can be separated into two distinctly different groups, *Dimorphae* and *Monomorphae*.

6. The species growing in the European-mediterranean area are dimorphic; in South America, North America and North Asia, however, only monomorphic species are to be found (Figs. 10—11).

7. An attempt has been made to give a new classification of the species within the monomorphic group (see p. 13—18). The different forms of *Armeria vulgaris* Willd. are discussed.

8. Parastерility is important because of its promoting influence on the mixing of genes; the variability of *Armeria vulgaris* is in agreement with this interpretation. Dimorphism in itself, however, is presumably without any importance.

9. Dimorphism and parasterility are primary characteristics of *Armeria*; monomorphism and self-fertility, however, are secondary.

10. In the styles of the monomorphic *A. *labradorica* grow both A-pollens and B-pollens of *A. vulgaris*. Furthermore, it is to be noted that the pollens of *A. *labradorica* could grow in the B-styles but not in the A-styles of *A. vulgaris*.

11. We must, therefore, assume that the monomorphic *A. *labradorica* primarily originates from an A-line by recession of an inhibitor in the style.

12. The physiological and phylogenetic problems involved in dimorphism and monomorphism of *Armeria* will be discussed in following papers.

Literatur.

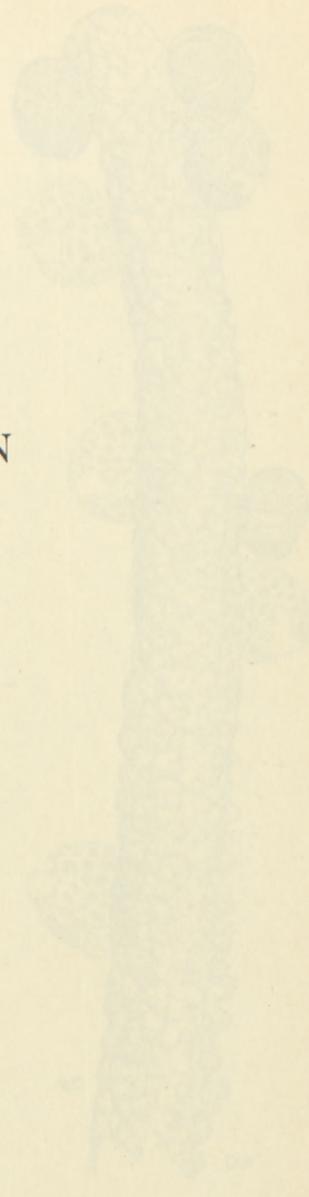
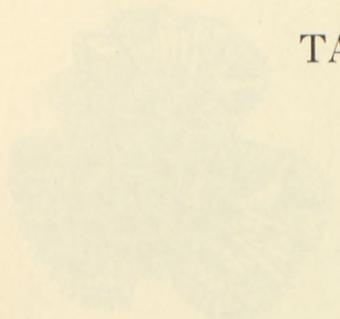
- BLAKE, S. F. 1917: *Statice* in North America. Rhodora 19.
- BAUMANN, E. 1911: Die Vegetation des Untersees. Stuttgart.
- BOISSIER, E. 1848: *Plumbaginaceae* in DC. Prodrromus XII.
- BRIEGER, F. 1930: Selbststerilität und Kreuzungssterilität im Pflanzenreich und Tierreich. Berlin.
- CHRISTIANSEN, WILLY 1932: *Plumbaginaceae* in Lebensgesch. d. Blütenpflanzen Mitteleuropas. Bd. IV, Abt. 1.
- CORRENS, C. 1913: Selbststerilität und Individualstoffe. Biol. Zbl.
- DARWIN, Ch. 1877: The Different Forms of Flowers and Plants of the same Species.
- DRUCE, G. C. 1901: On the British Species of Sea-Drifts and Sea-Lavenders. Journ. of the Linnean Society. Vol. 35.
- ERNST, A. 1938: Stammesgeschichtliche Untersuchungen zum Heterostyliëproblem. Ber. d. Schweizer. Botan. Gesellsch. Bd. 48.
- GAMS, H. 1927: *Plumbaginaceae* in G. Hegi, Illustrierte Flora von Mitteleuropa, Bd. V. 3. Teil. München.
- HAGERUP, O. 1927: *Empetrum hermaphroditum* (Lge) Hagerup. Dansk Botanisk Arkiv. Bd. 5. Nr. 2.
- IVERSEN, JOHS. 1936: Biologische Pflanzentypen als Hilfsmittel in der Vegetationsforschung. Dissertation. Levin & Munksgaard, København. (Medd. fra Skallinglaboratoriet).
- JESSEN, KNUD 1938: in KNUD JESSEN and A. FARRINGTON: The Bogs at Ballybetagh near Dublin. Proceedings Royal Irish Academy XLIV, B. No. 10.
- KNUTH, P. 1891: Die Bestäubungseinrichtungen von *Armeria maritima* Willd. Bot. Zentralbl., XLVIII.
- MALTE, M. O. 1934: Critical Notes on Plants of Arctic *Armeria*. Rhodora Vol. 36.
- MAURY, PAUL 1886: Études sur l'organisation et la distribution géographique des Plumbaginacées. Annales des Sciences Naturelles Lév. 7. Bd. 4.

- RUHLAND, W. 1915: Untersuchungen über die Hautdrüsen bei *Plumbaginaceen*. Jahrb. f. wiss. Bot. 55.
- SØRENSEN, THORVALD 1938: Ranunkelstudier II. Om Variation og Nedarvningsforhold hos *Ranunculus auricomus*. Zusammenfassung: Ranunkelstudien II. Über Variation und Vererbungsverhältnisse bei *Ranunculus auricomus* L. Botanisk Tidsskrift. Bd. 44. København.
- TURESSON, GÖTE 1922: The Genotypical Response of the Plant Species to the Habitat. Dissert. Lund.
- UBISCH, G. v. 1925: Genetisch-physiologische Analyse der Heterostylie. 's Gravenhage. Bibliographia Genetica 2.
- WALLROTH, FR. W. 1844: Monographie d. Gewächs-Gattung *Armeria* Willd. Beiträge z. Botanik II.
- WARMING, E. 1906: Dansk Plantevækst I Strandvegetationen. København.
- YASUDO, S. 1932: On the Special Substance that inhibits Selffertilization. The Botanical Magazine. Vol. 46. Tokyo.
-

INHALTSANGABE

	Seite
I. Pollen- und Griffeldimorphie bei <i>Armeria vulgaris</i>	4
II. Monomorphe <i>Armeria</i>	9
III. Systematische Probleme.	
a. Über die Einteilung von <i>Armeria</i>	11
b. Sektion <i>Monomorphae</i>	13
c. <i>Armeria vulgaris</i> Willd.	18
d. Verzeichnis des untersuchten <i>Armeria</i> -Materials.....	23
IV. Über die biologische Bedeutung von Blütendimorphie und Parasterilität	27
V. Ist Monomorphie oder Dimorphie das Ursprüngliche bei <i>Armeria</i> ?	30
VI. Über die Entstehung der monomorphen <i>Armeria</i> -Arten aus einer dimorphen Stammform	33
VII. Schluss	35
Summary	36
Literatur.....	38

TAFELN



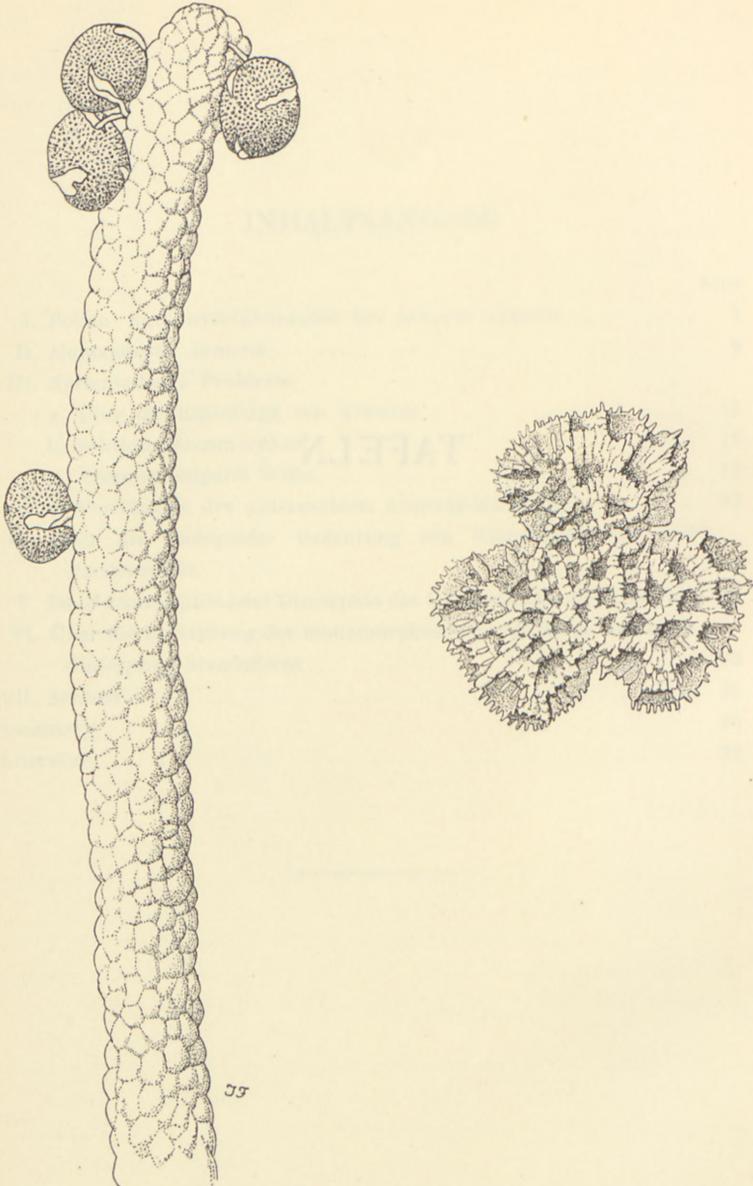


Fig. 2. *Armeria vulgaris*. Griffelspitze ($\times 250$) und Pollenkorn ($\times 500$) der A-Linie. Auf der Narbe 4 gekeimte B-Pollenkörner.

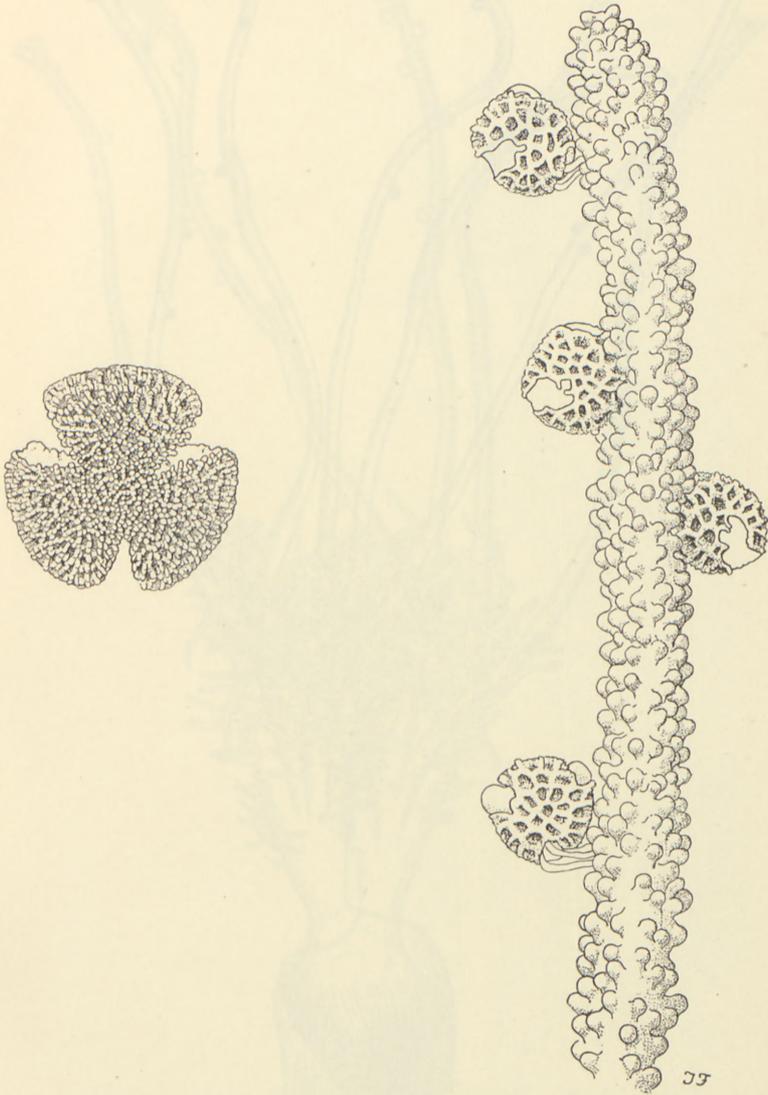


Fig. 3. *Armeria vulgaris*. Griffelspitze ($\times 250$) und Pollenkorn ($\times 500$) der B-Linie. Auf der Narbe 4 gekeimte A-Pollenkörner.

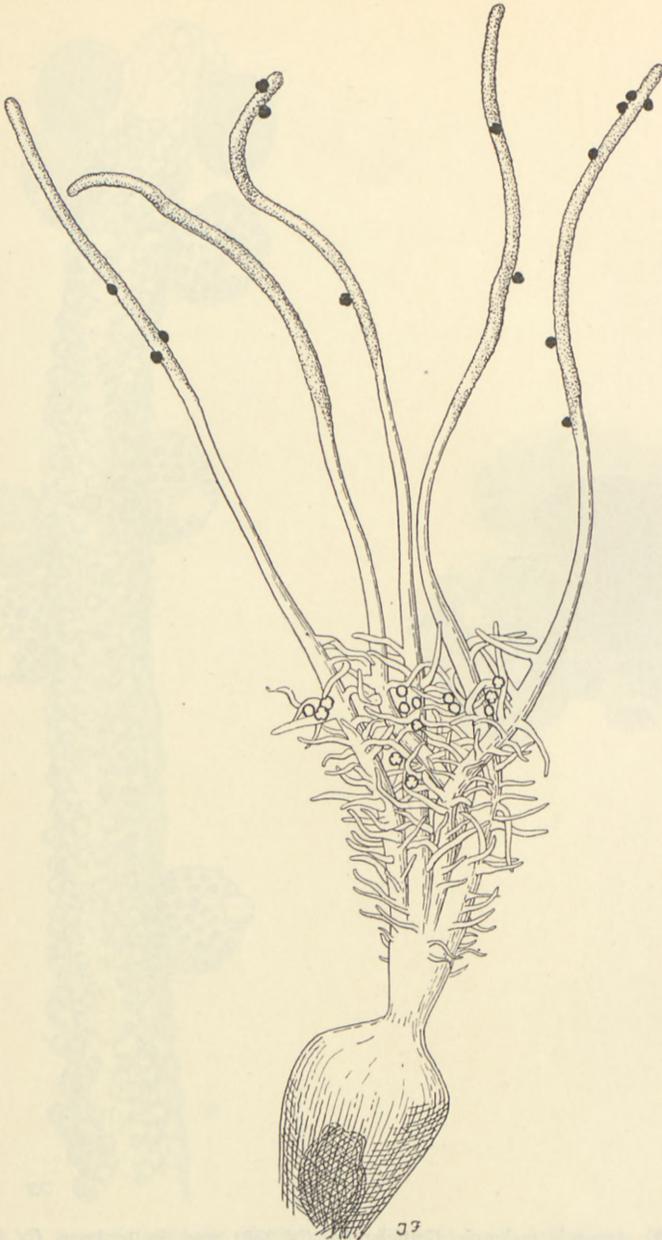


Fig. 4. Befruchtetes *Gynoecium* der Linie A. Pollenkörner der A-Linie weiss, der B-Linie schwarz gezeichnet. $\times 25$.

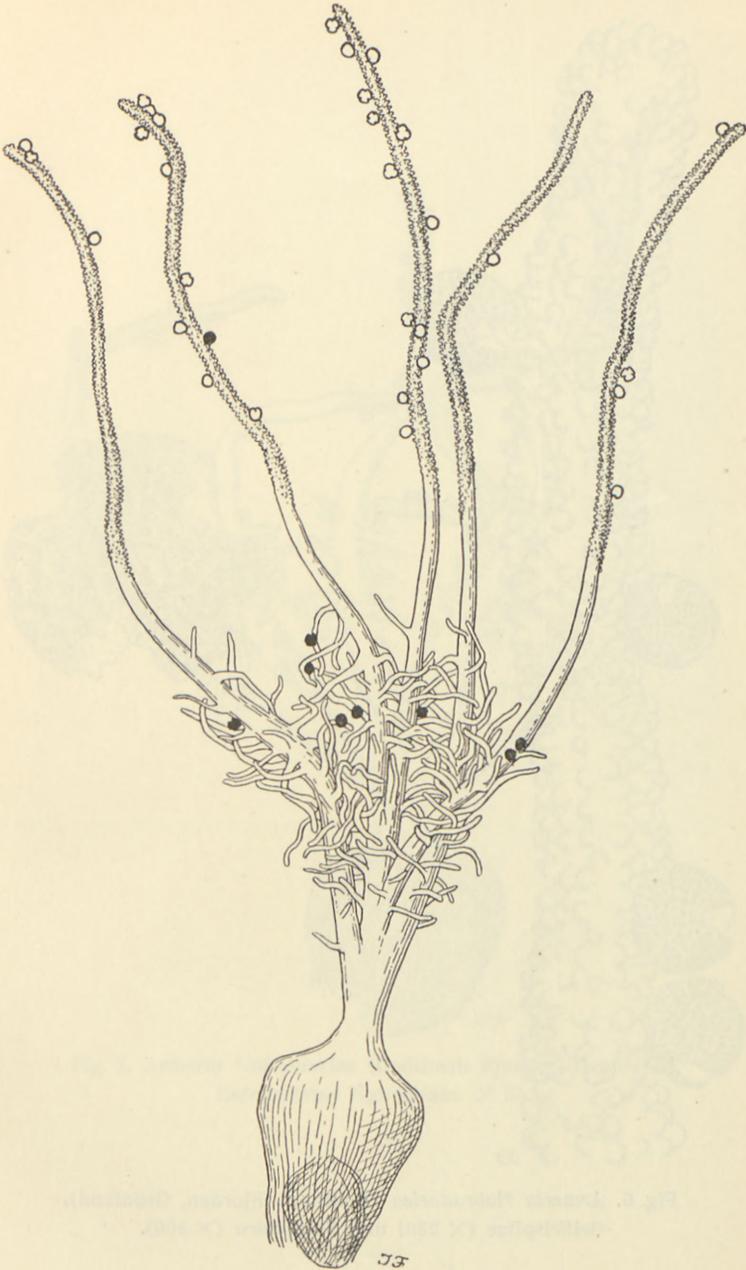


Fig. 5. Befruchtetes *Gynoecium* der B-Linie (vgl. Fig. 3). $\times 25$.

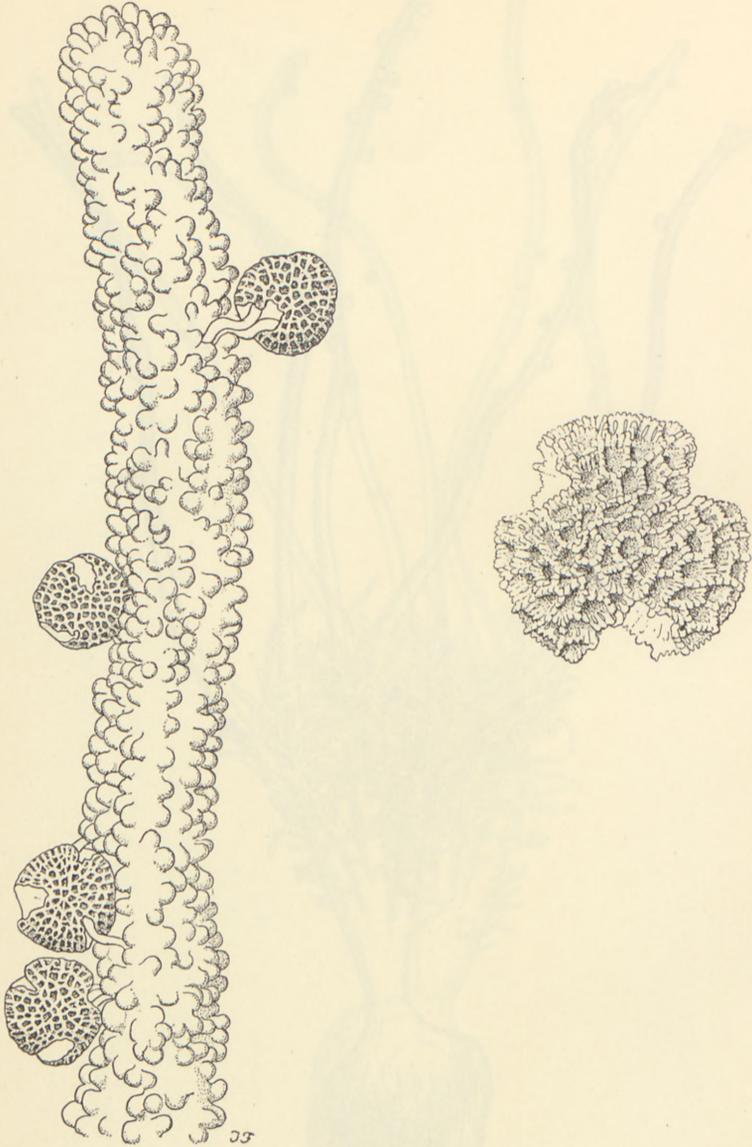


Fig. 6. *Armeria *labradorica* (Godthaab Fjorden, Grönland).
Griffelspitze ($\times 250$) und Staubkorn ($\times 500$).

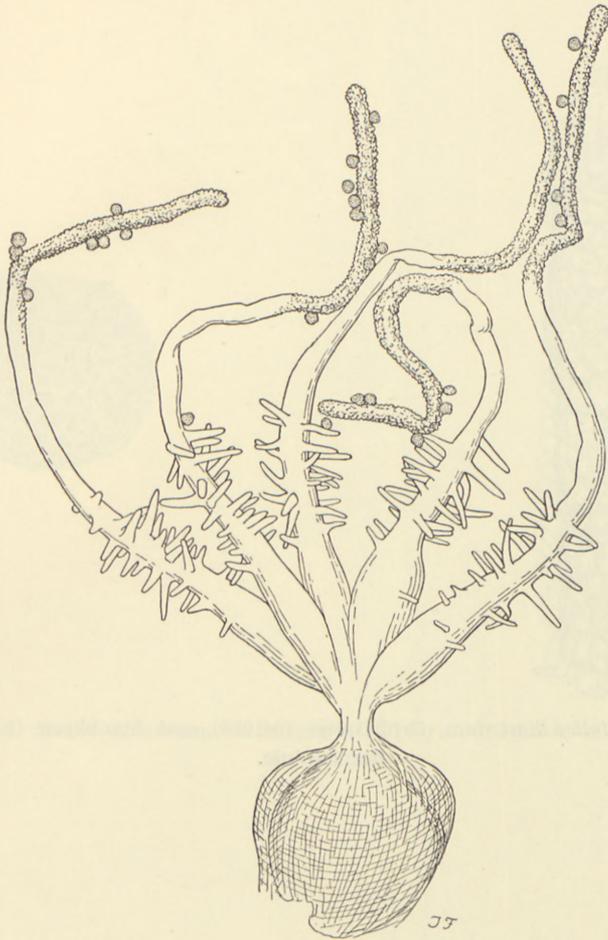


Fig. 7. *Armeria *labradorica* (Godthaab Fjorden, Grönland).
Befruchtetes Gynoeium. $\times 25$.

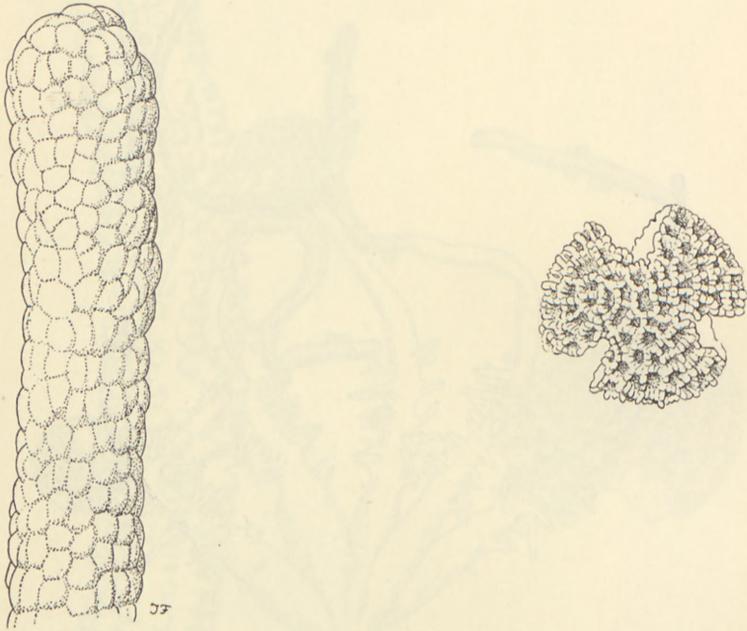


Fig. 8. *Stactis limonium*, Griffelspitze ($\times 250$) und Staubkorn ($\times 500$)
der A-Linie.

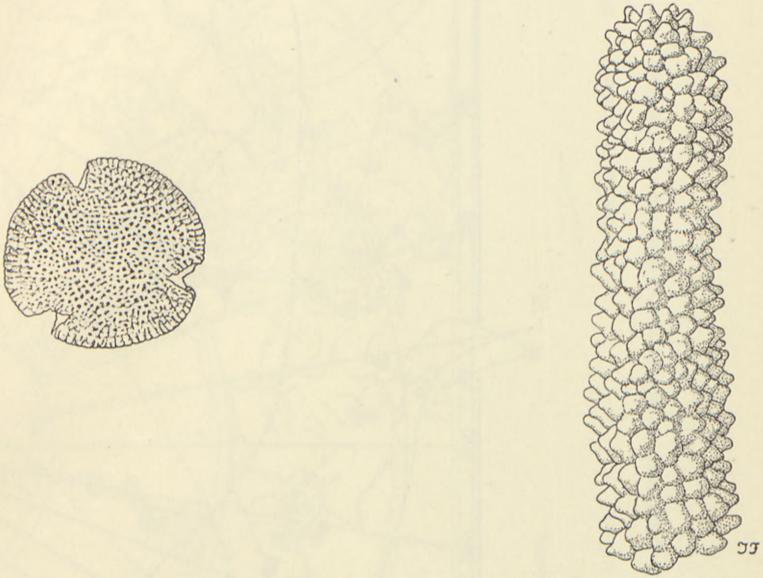


Fig. 9. *Stalice limonium*, Griffelspitze ($\times 250$) und Staubkorn ($\times 500$)
der B-Linie.

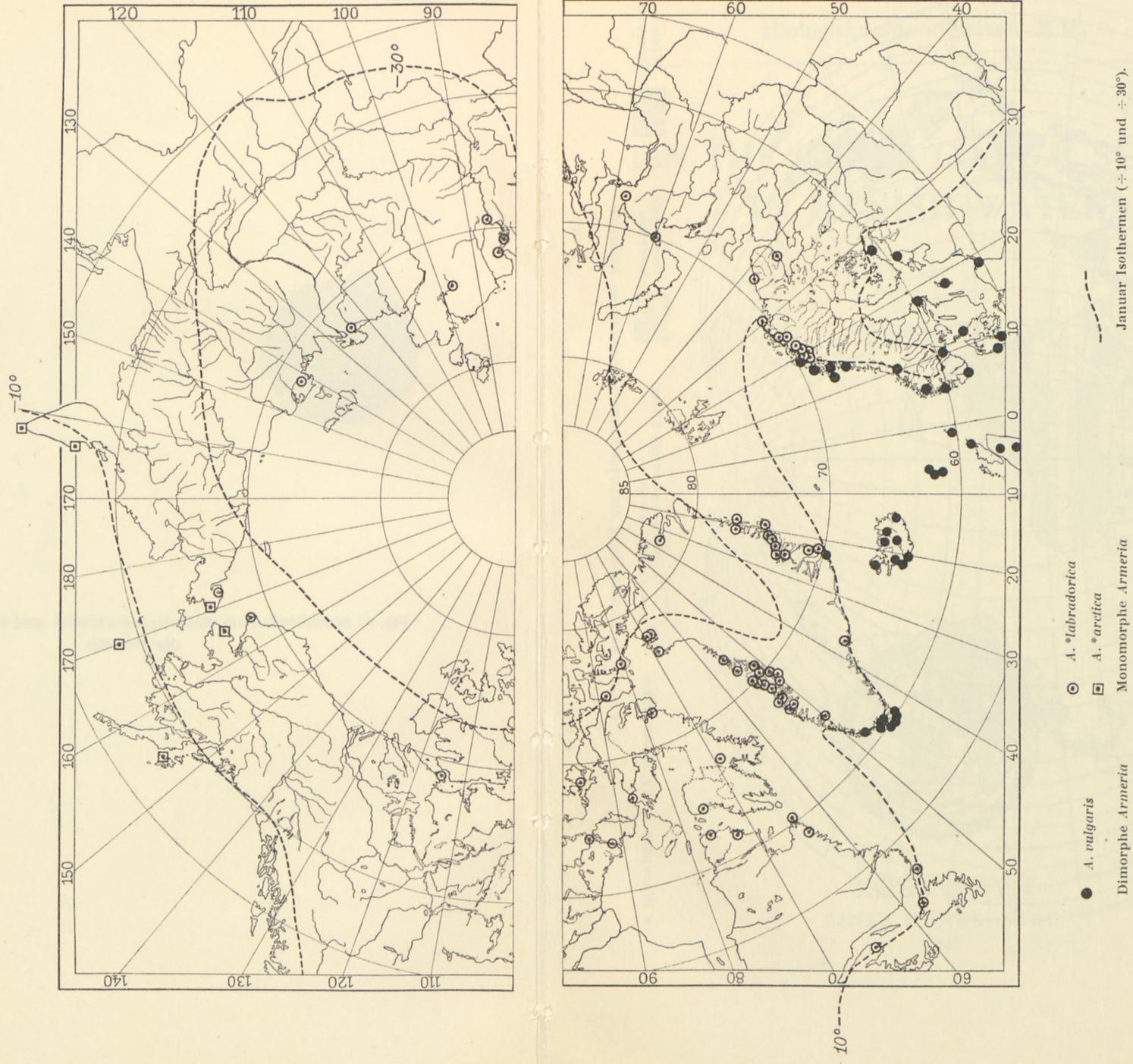


Fig. 10. Verbreitung dimorpher und monomorpher *Armeria* im Norden.

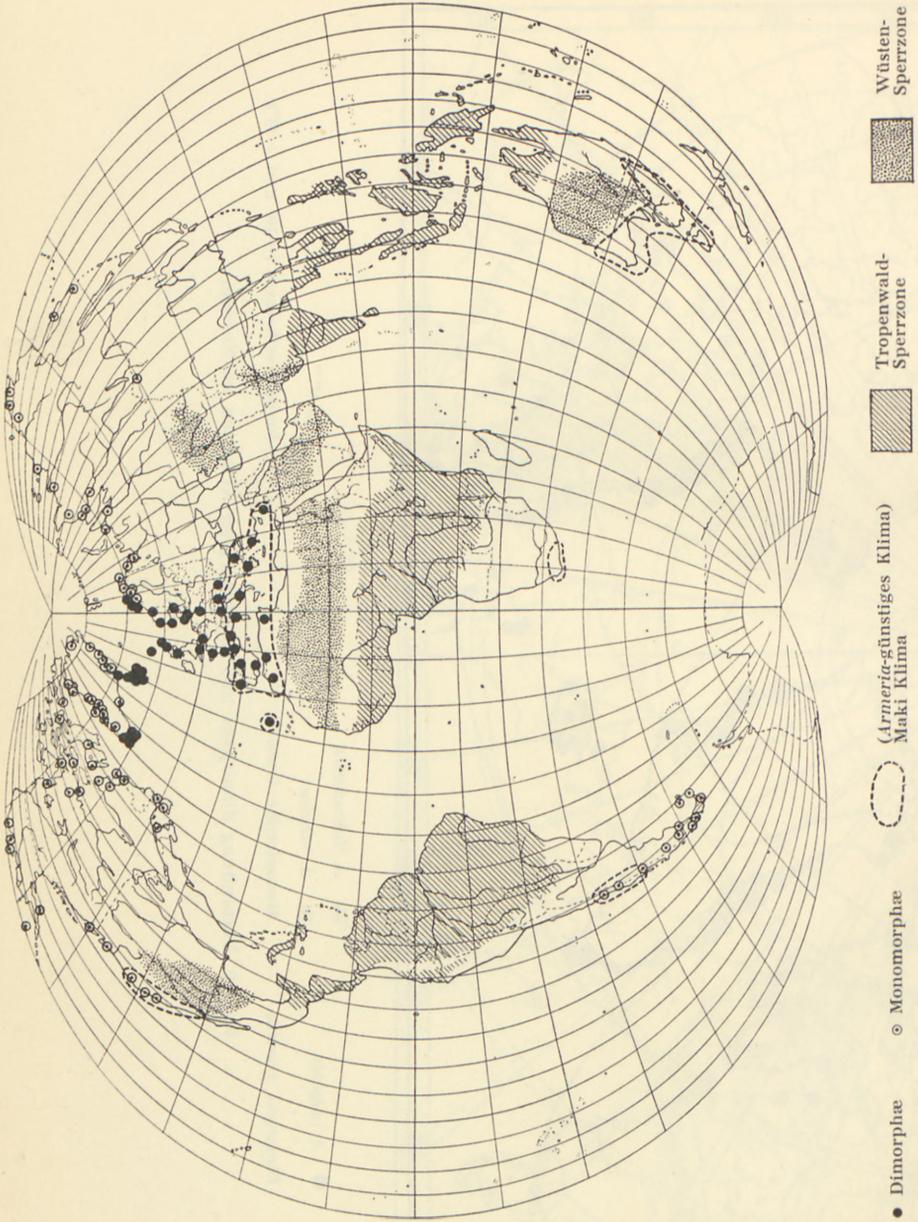


Fig. 11. Totalausbreitung dimorpher und monomorpher Armerien.