

BOTANISKA NOTISER

FÖR ÅR 1919

UTGIFNE

AF

C. F. O. NORDSTEDT

Häftet 1.

DISTRIBUTÖR:

C. W. K. GLEERUP, FÖRLAGSBOKHANDEL
LUND

LUND 1919, BERLINGSKA BOKTRYCKERIET

2132

Ekologiska och fysiologiska studier på Hallands Väderö. II.

Af HENRIK LUNDEGÅRDH.

Del. II. Till kännedom om strandväxternas fysiologi och anatomi.

A. Osmotiskt tryck.

Tryckbestämningarna ha utförts dels medels den vanliga plasmolysmetoden, dels genom en turgorspänningsmetod. För plasmolysbestämningarna användes 1-normallösningar, hvilka sedan utspäddes med dest. vatten i koncentrationer varierande med 0,10 eller 0,05 mol. Alla mätningar gjordes med byretter. Lösningarna portionerades ut i doser om 10 ccm i små skålar af Petrityp. Snitten togos i följd. I flera fall var det icke möjligt att upptäcka tydlig plasmolys i mesofyllcellerna, på grund af plasmats färglöshet och kloroplasternas benägenhet att desorganiseras eller gå i systrofe, utan jag måste då nöja mig med epidermisceller på ytsnitt. Jämförelser ha visat, att rätt stora tryckskillnader mellan epidermis och mesofyll kunna förekomma. På rötter lyckades det mig icke få tillförlitliga värden.

Plasmolysmetoden lider af det principiella felet, att man blott får reda på den afspända protoplastens tryck, alltså det maximumvärde, som en fullständigt visnen cell förmådde uppbringa. Om man emellertid betänker, att sugkraften betingas af mättningsdeficitet (se RENNER 1913 a), och att i verkligheten sällan full mättning föreligger, så kan detta maximumvärde ha sin stora betydelse för jämförande undersökningar. För att i någon mån komplettera tryckbestämningarna har jag likväl gjort en del turgoruttänjningsbestämningar. För detta ändamål fästes ett mikrotömsnitt af objektet medelst paraffin på tvänne kanter vid ett stort täckglas, som lades på min

apparat för permeabilitetsundersökningar (1911 s. 25). Därpå tillsattes succesive starkare lösningar. Genom mätning af enstaka i synfältet liggande celler kan man se, när turgorn upphäves. Jag vill ej försumma att nämna, att dessa turgorbestämningar gjordes hösten 1915, medan de nedan angifna tryckvärdena härleda sig från sommaren 1918. Vidare hänföra sig de förra värdena utslutande till mesofyllceller, vanligen ur pallisadväfnaden.

Som kriterium på att plasmolys uppnåtts, togs det stadium, då ungefär halfva antalet celler visa svag, men tydlig plasmolys. Iakttagelserna började 3 minuter efter det objektet lagts i lösningen och fortgingo med vissa mellanrum vanligen under ett par timmars tid — detta för att utröna, ifall permeabilitet spelade in. I följande tabell sammanställer jag mina resultat. Alla värden äro, utom hvad de 1915 utförda bestämningarna beträffar noggranna på 0,05 mol.

Tabell I.

Strandväxternas osmotiska tryck.

Art	Väfnad	Plasmolyticum	Gränskoncentration i mol.	Tryck i atm.	Turgorutspän. i %
<i>Armeria elongata</i> ...	mesofyll	NaCl	0.75	27.73	8.5
		glykos	0.95	21.28	
		NaCl	0.50	18.5	
	epidermis	NaCl	0.50-0.55	18.49	
			0.50		
<i>Aster tripolium</i>	epidermis		0.55	20.35	
		NaCl	0.80	29.58	
		MgCl ₂	0.60	32.14	
		Ca(NO ₃) ₂	0.50	26.79	
<i>Atriplex latifolium</i>	mesofyll ¹	NaCl	0.50	18.5	26
	mesofyll	NaCl	> 1.0	> 37	12.5
	epidermis	NaCl	1.0	36.98	
			1.0	36.98	

Art	Väfnad	Plasmolyticum	Tränskoncentration i mol.	Tryck i atm.	Turgorutspän. i %	
<i>Atriplex latifolium</i>	epidermis	NaCl	1.0	36.98		
			0.95	35.13		
			0.85	31.13		
			0.80	29.28		
			0.90	33.28		
			M: 34.39			
<i>Atriplex litoralis</i> ²			MgCl ₂	0.80	42.85	
			CaCl ₂	0.85	45.08	
			Ca(NO ₃) ₂	0.90	46.77	
			NaCl	> 1.0	> 37	
<i>Crambe maritima</i> ¹		rörsocker	0.5	11.2	18.7	
<i>Cochlearia officinalis</i> ¹	mesofyll	NaCl	0.33	12.2	12.1	
<i>Glaux maritima</i> ...	mesofyll		NaCl	0.80	29.28	14.3
			glykos	0.90	20.2	
			KNO ₃ ¹	0.70	25.9	
			epidermis	NaCl	0.50	
<i>Honckenya peploides</i>	mesofyll		glykos	0.8-0.9	17.9-20.2	
			NaCl	0.45	16.5	
				0.50	18.5	
			M: 17.5			
			epidermis	NaCl	0.40	14.8
	stomata	NaCl		0.35	12.9	
				0.40	14.8	
				0.40	14.8	
			0.50	18.5		
			0.50-0.55			
	0.50					
<i>Rumex crispus</i>	mesofyll	KNO ₃ ¹	0.50	18.5	10	
<i>Salsola kali</i>	grundparenkym i st. epidermis (blad)	NaCl	0.70	25.9		
			0.30	11.1		
			epidermis (stängeln)	MgCl ₂	0.55	30.6

Art	Väfnad	Plasmolyticum	Gränskoncentration i mol.	Tryck atm.	Turgorutspän. i %
<i>Salsola kali</i>	epidermis	MgCl ₂	0.50	27.1	
		Ca(NO ₃) ₂	0.55		
<i>Sedum maximum</i> ¹ (ljusform fr. stranden)	mesofyll	rörsocker	0.30	6.7	28
<i>Sedum maximum</i> ¹ (skuggform fr. skogen)	»	»	0.25	5.5	13
<i>Solanum dulcamara</i> ¹ (ljusform fr. stranden)	mesofyll	NaCl	0.5	18.5	12.5
<i>Solanum dulcamara</i> ¹ (skuggform fr. alkärr, ljus 0.016) ...	»	NaNO ₃	0.5	18.5	8
<i>Scirpus maritimus</i>	mesofyll	NaCl	0.60	22.2	
<i>Spergularia salina</i>	mesofyll	NaCl	0.80	29.4	
	epidermis	glykos	> 1.00	> 22.4	
		NaCl	0.45	18.5	
		Ca(NO ₃) ₂	0.50	24.5	
<i>Suaeda maritima</i> ¹	mesofyll	rörsocker	0.30	7.5	

Jag har i ofvanstående tabell tagit med resultatet af de enskilda bestämningarna för hvarje objekt, för att man skall få en föreställning om tryckets variabilitet och värdenas tillförlitlighet. Beträffande de 1915 gjorda bestämningarna gör jag en viss reservation för exaktheten, emedan den då använda tekniken icke medgaf så stor noggrannhet som vid de förlidna sommar utförda försöken. I allmänhet äro de förra värdena påfallande låga; hvilket kanske berättigar till slutsatsen, att trycket på senhösten är lägre än på högsommaren; de från hösten härrörande

¹ Dessa bestämningar gjordes på hösten 1915.

² På grund af svårigheten att urskilja plasmolys är denna bestämning ej otvifvelaktig. Epidermiscellerna lämpade sig tyvärr ej heller för försök.

bestämningarna äro likväl alltför få, för att jag vill uttala något bestämdt påstående i denna riktning.

En blick på de enskilda värdena ger vid handen, att där samma plasmolyticum användts, dessa gå ganska litet isär. Eftersom alla värdena hänföra sig till olika exemplar, ofta från vidt skilda lokaler, så torde kunna sägas, att under likartade yttre betingelser trycket varierar föga. Hur olika betingelser verka, kommer jag senare till. Jämföra vi emellertid värdena för samma växt med olika plasmolytica, så frapperas vi af att rörsocker och glykos i allmänhet ge de lägsta trycken. Därefter kommer NaCl, medan de ur de tvåvärdiga salterna beräknade trycken utfalla betydligt högre. Dessa olikheter bero med största sannolikhet icke på olika permeabilitet, ty de nedan anförda undersökningarna ge till resultat, att permeabiliteten för alla salter är ingen eller ytterst ringa, utan de torde åtminstone till en del böra förklaras genom den enkla omständigheten, att de isotoniska koefficienter, som ligga till grund för tryckuträkningen, endast gälla med exakthet för koncentrationer om cirka 0,1 mol (jag har använt mig af de af FRTING (1915 s. 602) härledda konstanterna). Som dissociationsgraden vid denna utspädning är större än vid de afsevärdt högre koncentrationer, som jag har behöft använda, inses utan vidare, att de beräknade trycken bli för höga, hvilket naturligtvis i särskild grad måste bli fallet med de ur tvåvärdiga salter ernådda värdena. Som jag ännu tyvärr icke haft tillfälle att göra noggranna parallellbestämningar med sockerlösningar, kan jag icke ange koefficienternas storlek för koncentrationer mellan 0,5 och 1,0 mol.; eljest hade jag naturligtvis begagnat mig af dem för tryckberäkningarna, hvilka nu bli ganska approximativa. De tvenne parallellbestämningar med glykos och NaCl som jag utfört (på *Armeria* och *Glaux*-mesofyll; best. på epidermis af den senare gjordes på olika exemplar) ge som värden för i vid omkr. 0,9 mol. 1,12 och 1,27; här-

till kommer ett något osäkert värde efter en bestämning på *Spergularia* — 1,25. Dessa värden äro emellertid sannolikt för låga. Vid omkr. 0,10 mol. koncentration är $i = 1,71$ (FITTING a. st. 1915). Jag anser mig emellertid, som sagdt, icke kunna bygga några vidare beräkningar på dessa fåtaliga bestämningar. Likaså måste jag helt afstå från något ställningstagande till det högst märkliga förhållandet, att de tvåvärdiga salterna visa sig nästan isosmotiska med ekvimolekylära klornatriumlösningar. De i tabellen gjorda tryckuträkningarna få stå som de stå, äfven om deras värde är ganska relativt ¹. De borde, om inte annat, kunna egga till efterundersökningar.

En granskning af tabellen ger vid handen, att mesofyllet i allmänhet har högre tryck än epidermis, hvarvid likväl bör ihågkommas, dels att plasmolysen är svårare att iakttaga på de förra cellerna, dels att mesofyllcellerna ju kunna ha en annan turgoruttänjning än epidermis-cellerna, af hvilka skäl någon försiktighet bör utöfvas vid jämförelse mellan de med plasmolysmetoden vunna resultaten. För den föreliggande undersökningen är en eventuell tryckskillnad mellan mesofyll och epidermis af mindre betydelse. I litteraturen föreliggande uppgifter af HANNIG 1912, FABER 1913 o. a. synas visa, att det ej är en allmän regel, att epidermis har lägre tryck än mesofyllet. FITTING (1911) och FALCK (1913 s. 348) funno högre tryck i mesofyllet. Hvad beträffar stomatas slutceller ha de, som bekant, och som bestämningarna på *Honckenya* visa, högre tryck än hudcellerna i öfrigt. Trycken äro, som synes, delvis ganska höga. För öfversiktighetens skull ordnar jag i följande tabell växterna efter stigande tryck, bestämdt med NaCl.

Trycken äro förhållandevis höga, utan att likväl nå upp till värden, som kunna jämföras t. ex. med

¹ Från kemiskt håll ha bestämningar på i vid olika koncentrationer utförts (se t. ex. FITTING 1911 s. 237). Jag har emellertid ansett det riktigare hålla mig till FITTINGS fysiologiskt bestämda värden.

Tabell II.

Arter	Plasmol. Gränskonc. i mol. NaCl	
	epid.	mesof.
<i>Cochlearia officinalis</i>	—	0.33
<i>Honckenya peploides</i>	0.40	0.47
<i>Solanum dulcamara</i>	—	0.50
<i>Scirpus maritimus</i>	—	0.60
<i>Armeria elongata</i>	0.50	0.63
<i>Aster tripolium</i>	0.50	0.67
<i>Salsola kali</i>	—	0.70
<i>Glaux maritima</i>	0.50	0.80
<i>Spergularia salina</i>	0.45	0.80
<i>Atriplex latifolium</i>	0.95	> 1.0

de af FITTING (1911) på ökenväxter funna. FALCK (1913 s. 353) har hos några alfvarväxter (*Helianthemum* o. a.) funnit ej obetydligt högre tryck än de ofvannämnda. Af saltstrandväxter har FALCK undersökt *Plantago maritima*, som hade ett tryck motsvarande 0,4 mol. KNO_3 (GANONG [1903 s. 363], som undersökt rothåren, får ungefär samma värde). Af tidigare undersökningar må nämnas STANGE (1892 s. 307), som fann plasmolyskoncentrationen för stängeln af *Plantago maritima*, *Salsola kali* och *Cochlearia officinalis* 0,24 mol. NaCl. Hur pass tillförlitliga dessa ovanligt låga värden äro kan icke afgöras, enär STANGE ej tagit hänsyn till möjlig permeabilitet för plasmolyslösningen. GANONG (1903 s. 358) har plasmolyserat rothåren af några halofyter med »hafsvatten» och funnit trycket hos *Salicornia* = ung. 0,5 mol., *Suaeda* = 0,39 mol., *Atriplex hast.* och *litor.* = 0,24 mol., om man sätter hafsvattnets salthalt = 3,5 %.

Samtliga växter, som anförts i ofvanstående tabeller, tillhöra supralitoralregionen. Hvad vi först och främst lägga märke till, är det låga trycket hos de succulenta *Sedum* och *Suaeda*. Att succulens och lågt

celltryck gå hand i hand framgår af tidigare litteraturuppgifter. Enligt LIVINGSTON (1906, s. 74) ha *Cereus* och *Opuntia* tryck af blott 5,5—5,9 atmosfärer, relativt låga värden (0,4—0,5 gm KNO_3) fick FITTING (1911, s. 247) för *Opuntia* och de af FALCK (1913, s. 349) för *Sedum acre*, *album* och *rupestre* bestämda trycken (0,2 gm KNO_3 ; epidermisceller) äro ungefär af samma storlek som de af mig bestämda¹. Ekologiskt är ju detta, såsom framhållits af de nämnda forskarna, ganska lätt begripligt, alldenstund succulensen i och för sig är det bästa skyddet mot vissnande. Å andra sidan måste dessa lågosmotiska succulenter, som FITTING (1911 s. 247) framhäfver, mycket lättare stryka med, om betingelserna bli extremt ogynnsamma (långvarig torka).

Hvad de halofila och något succulenta *Cochlearia*, *Crambe* och *Honckenya* beträffar, så är deras tryck påfallande ordinärt. Ingen af dem går heller ned till samma nivå som exempelvis *Aster* eller *Spergularia*. Huruvida deras rötter (jag tänker särskilt på *Honckenya*) gå ned till en nivå som kunde tänkas genomdränkt af saltvatten, kan jag icke säga; det är som bekant mycket svårt att gräva upp ett oskadat exemplar af strandväxterna, på grund af deras ytterst spensliga rotsystem. Att salthalten i yttskiktet aftar hastigt med afståndet från vattnet har WARMING (1906 s. 291) öfvertygat sig om, och jag kan bekräfta hans uppgifter. Marken i *Festuca ovina*—*Carex-arenaria*-associationen vid Sandhamn (se I s. 278) innehöll sålunda intet spår NaCl (jfr även s. 269), och detsamma var förhållandet i *Armeriazonen* och till och med i *Cakiletum* på Vingaskär (på 10 cms djup). [Eftersom öfverstänkningen väsentligen sammanhänger med kustens beskaffenhet, kan naturligtvis på andra lokaler mera salt påträffas (se FRÖDIN 1912 s. 41 f.)].

¹ Ännu några liknande uppgifter återfinnas hos RENNER (1913 b. s. 666).

Honckenya har emellertid, liksom andra halofyter, förmåga att upplagra koksalt i cellerna och därigenom reglera sitt tryck, ifall marktrycket skulle bli för stort. Analysen af ett normalt *Honckenya*-exemplar från sandstranden nedanför stationen visade en halt af 1,16 % klorid (beräknadt som NaCl), räknadt efter friskvikt¹. Detta motsvarar en NaCl-koncentration i cellerna om 0,2 mol. Då samma exemplars osmotiska tryck var 0,4—0,5 mol., så är alltså salthalten skulden till omkr. hälften af detsamma.

Jag tog nu fyra plantor och placerade dem i preparatrör innehållande resp. 0 %, 0,5 %, 2 % och 4 % NaCl. Efter ungefär två veckor analyserades plantorna med följande resultat:

Tabell III.

Odlad i:	Saltakkumulation hos <i>Honckenya</i> . Utseende vid försökets slut:	Salthalt
0 % NaCl	Vuxit kraftigt och bildat nya rothår	1.16 %
0.5 % »	Frisk och växande; blott några blad vid basen gula.....	2.09 %
2 % »	Åtskilliga blad ha i akropetal följd gulnat.....	3.49 %
4 % »	Slak och gulnande; bladen något skrup- na ehuru delvis vid lif.....	6.83 %

Af dessa försök framgår, att *Honckenya* har en afsevärd saltlagringsförmåga, och den måste därigenom också arbeta upp sitt osmotiska tryck. En salthalt af 3,5 % är ju ung. 0,6 mol., en salthalt af 6,8 % ung. 1,2 mol. Det intressanta med denna saltlagring är att

¹Metodiken var följande. Plantorna vägas, skäras därefter sönder och malas under tillsats af något vatten i en porslinsmortel till fint mos. Efter utspädning kokas massan under 1/2 timme, hvarefter filtreras. Filtratet neutraliseras med NaOH och titreras med silverniträt och kaliumkromat som indikator. På liknande sätt förfors vid jordanalyserna; här får likväl provvet längre tid stå tillsammans med dest. vatten, innan kokningen sker.

växten upprätthåller ett ganska afsevärdt öfvertryck af omkring 2 % = 0,4 mol. öfver mediets tryck. Saltet upptages sålunda inte helt enkelt till koncentrationsjämvikt. Hur man fysiologiskt skall tyda detta, är icke alldeles klart. Vore fenomenet af enkel fysikalisk art, så måste man anta en ojämn fördelning, mot hvilket antagande likväl strider det faktum, att den relativa saltöfvervikten icke är konstant. Den är vid låga ytterkoncentrationer mycket större än vid höga. Sannolikt föreligger här ett fenomen af mera komplicerad art, där det lefvande plasmats verksamt medarbetar, hvilket antagande stöddes af TRÖNDLES (1918) fynd (jfr nedan).

En roll spela dessa tryckakkomoderingar i naturen såtillvida som de säkerställa växtens existens under extrema förhållanden, t. ex. öfverstänkning eller högvatten. Däremot torde utbredningen bestämmas af saltets kemiska eller kemisk-fysikaliska giftverkan, hvilken äfvenledes kan afläsas af Tabell III. Vi se, att plantorna trifvas egentligen blott i det rena vattnet, eller i hvarje fall i koncentrationer under 0,5 %, ehuru de högre koncentrationerna uthärdas längre eller kortare tid. Redan i 0,5 % uppträda oförtydbara vantrefnadsymptomer. Det är alltså utan vidare klart, att *Honckenya* ogärna går ned till *Spergularia*- eller *Aster*-nivån. Sannolikt finnas af denna växt, liksom af öfriga halofyter, raser med olika hårdighet. Somliga individ äro starkt succulenta, med nästan ägglika blad och trycket är hos dem afsevärdt högre än hos de normala, där bladens tjocklek blott är 1 à 2 mm. Jag har uppmätt den starkt succulenta formens epidermistryck till 0,6 mol.; den vanliga formens tryck är blott 0,4 (se Tab. I).

Odlingsförsök gjordes äfven med *Armeria*, som ju tillhör en högre nivå än de senast omnämnda växterna. Fyra små tufvor från bergkomplexet bakom stationen placerades i lösningar om resp. 0, 0,5, 1 och 2 procent

salt. Efter två veckor var den i rent vatten vuxna tufvan fullt frisk, med kraftig nybildning af rötter från rotstocken; därjämte hade blomknopparna slagit ut. Den i 0,5 % vuxna var likaledes frisk, men rotbildning saknades, äfven blomningen uteblef och några bruna blad i periferien angåfvo, att det var dåligt med trifseln. De öfriga exemplaren vissnade ned, fortast det i 2 % vuxna. Någon saltanalys utfördes ej på dessa plantor, eftersom försöket tydligt gaf vid handen, att saltanpassningen hos *Armeria* är minimal. Att denna växt har svårt att närma sig strandens nedersta nivå är sålunda klart. Något salt tål naturligtvis *Armeria*, liksom öfriga »fakultativa halofyter». Men till och med i *Placodium*zonen vid Ödegården (I s. 268) var salthalten i marken, alltså blott cirka 40 meter från hafvet, minimal. Och på en sådan klippstrand sändas icke rötterna ned till någon saltvattensnivå. För att exakt bestämma *Armerias* salthärdighet kräfväs vidare försök.

Det relativt höga tryck, som utmärker *Armeria*, 0,5—0,75 mol., torde böra sättas i samband med växtsättet. Den är ju bunden vid smala klippsprickor eller till kanten af ängsmarken och utsättes för periodisk torka, hvaraf dess xerofila karaktär tillräckligt förklaras. Man bör ju också betänka den intensiva uttorkning, som består af hafsvinden, oaktadt dess stora fuktighet. *Solanum dulcamara*, som bäst trifs på klapper eller klippskrefvor, torde äfvenledes finna användning för sitt tryck om 0,5 mol.

Om *Salsola* torde ungefär detsamma som sades om *Honckenya* här kunna anföras, med den skilnaden, att den förra är mycket mera xerofil. Äfven *Salsola* har en högst betydlig förmåga att akkumulera NaCl; särskilda försök i den riktningen har jag emellertid icke anställt. Kulturförsök i sand visa, att den uthärdar mycket växlande betingelser, hög fuktighet liksom stark

torka; vidare tål den godt vid bevattning med saltvatten i ungefär samma grad som *Honckeya*.

För stor salthärdighet utmärker sig *Plantago maritima*. Den höll sig frisk efter tre veckors bevattning med 2 % NaCl. Inplanterade exemplar af *Chenopodium glaucum*, *Glaux* och *Aster dogo* emellertid ut vid bevattning med så stark saltlösning¹. Utomordentlig salthärdighet utmärker däremot *Spergularia salina*. Ifrån den skyddade sandstrandens lägsta nivå upphämtade exemplar (jfr I s. 278) trufdes synbarligen i 1 % NaCl-lösning; till och med en 3-procentig lösning dödar icke denna växt, äfven i till hälften nedsänkt tillstånd. Dess ganska höga tryck förklaras af växtplatsen; som i del I nämnts lefver den under högvatten helt eller delvis submerst. Giftverkan från saltets sida tyckes knappt förekomma. En intressant sak är emellertid, att epidermistrycket blott uppmättes till 0,45 mol. NaCl på plantor från den nämnda lokalen. Hafsvattnet vid stranden har enligt af mig utförd analys en halt af 2,176 % klorid, beräknad som NaCl, hvilket är 0,38 mol. Däraf följer, att under högvattnets inverkan hudcellerna måste befinna sig i nästan afspändt tillstånd. Det mättningsdeficit, mesofyllet förmår uppbringa, blir däremot ungefär lika med det hos normala hygroyter (0,80—0,38 = 0,42 mol.). Om *Glaux* gäller, hvad trycken beträffa, ungefär det-samma, de äro blott något högre. Däremot är *Glaux* betydligt mindre motståndskraftig för saltets kemiska inflytande och tål ej heller längre tids nedsänkning under vattenytan.

Den på ungefär samma nivå som *Spergularia* lefvande *Scirpus maritimus* har äfvenledes ett relativt lågt tryck; om man betänker att rötterna här konstant stå nedsänkta i 0,38 mol. NaCl (åtminstone var detta fallet i de af mig

¹ Vid dessa, liksom vid de nedan skildrade försöken, skedde bevattningen med för alla exemplar lika vätskemängd (krukorna voro lika stora).

undersökta exemplaren från Sandhamn), så återstår för mesofyllet blott ett trycköfverskott af 0,22 mol.

Det genomgående relativt ringa disponibelt tryck, som utmärker de obligata halofyterna, får naturligtvis ses i samband med den goda vattentillförseln, hvilken ju hos dem som stå med rötterna i hafvets nivå aldrig sinar. Redan ett mycket ringa mätningsdeficit torde räcka till att framkalla en vattentransport ifrån marken upp emot bladen. Ett trycköfverskott torde därför egentligen vara nödvändigt blott för uppehållandet af en viss för den mekaniska stadgan erforderlig turgorutspänning, hvarjämte ju transpirationsströmmen är ett oundgängligt transportmedel för närsalter (se nedan). Ekologiskt sedt kan sålunda halofyternas xerofytkaraktär knappast förklaras ur markens »fysiologiska torrhet», denna kompenseras genom en ringa tryckökning; förresten är ju mycket litet bekant om styrkan af de krafter, hvilka i vanlig mark motarbeta vattenupptagandet. — En annan, äfvenledes af SCHIMPER (1891) uttalad hypotes är som bekant, att den xerofila byggnaden skulle utgöra skydd mot för starkt saltupptagande genom transpirationen. Jag har gjort ett par försök i afsikt att utröna, om en starkare transpiration också betingar rikligare saltupptagning.

Två exemplar af *Aster* från stranden nedanför stationen inplanterades i krukor, hvilkas sand genomdränktes med en 2-procentig NaCl-lösning, hvarefter krukorna genom omlindande af stanniol skyddades för obehörig afdunstning. Det ena exemplaret placerades ute, det andra i laboratoriet. Exemplaren vägdes före och efter försöket, som varade i tre dygn. Som det under tiden regnade duktigt och det utomhus stående exemplaret var oskyddadt, hade vikten här stigit 4,82 gr., antagligen på grund af att något vatten samlats i vecken af stanniolen. Jag kan emellertid tryggt påstå, att transpirationen hos detta exemplar var betydligt ringare än hos det inomhus stående, där den belöpte sig till 4,76 gr. pro 1,63 gr. friskvikt,

hvilket afsevärda belopp till en del förklaras af att bladen vid försökets slut icke voro fullt turgescenta ehuru friska. Saltanalysen gaf nu till resultat, att det föga transpire-rande exemplaret innehöll 2,31 % NaCl, medan det starkt transpirerande innehöll 3,72 %, räknadt efter friskvikt. Analys af ett direkt utifrån taget exemplar gaf 2,38 %. Äfven om man tar i betraktande, att värdet för det transpirerande exemplaret är något för högt till följd af att friskvikten vid nedsatt turgescens blir för låg, så synes likväl försöket bevisa, att saltupptagandet gynnas af en förstärkt transpiration.

Ett liknande försök gjordes med *Atriplex latifolium*. Det ena exemplaret ställdes här i klorcalciumexsiccator, medan det andra ställdes i ett glasskåp, där luften hölls mycket fuktig. Äfven här indränktes sanden före försöket med 2 % NaCl. Efter en vecka innehöll exiccator-exemplaret 4,22 % NaCl medan det andra exemplaret innehöll 4,07 %. Här är skillnaden alltså högst obetydlig, men resultatet går i samma riktning. Tillsvidare synes mig följaktligen den uppfattningen böra beaktas, att halofyterna, såvida de icke vilja få för mycket salt i sina väfnader, torde behöfva inskränka sin transpiration. Likväl bör varnas för ensidig uppfattning. Det är ju ytterst permeabiliteten som afgör, huruvida salt kommer in, och öfver upptagandets hastighet, ehuru naturligtvis den genom en snabb transpiration betingade hastiga transporten ur roten måste medföra ett brant koncentrationsfall och en ökad diffusion. Slutligen tyckas de förut meddelade försöken med saltakkumulation ge vid handen, att permeabiliteten är reglerbar. Det är alltså icke uteslutet, att saltupptagandet begränsas äfven på andra vägar än genom inskränkning af transpirationen (jfr äfven WARMING 1909 s. 222 och den här citerade litteraturen). När RENNER (1913 b s. 679) säger, »dass die salzpflanzen meistens sehr hohe osmotische drucke haben», och antyder att den fysiologiska torrheten torde betinga detta, så vill

jag blott mot detta erinra att man i de angifna fallen icke har reda på, om inte det höga trycket (enl. CAVARA 1905, FABER 1913 FITTING 1911 upp till 60 à 70 atm.) beror på ett ofrivilligt saltupptagande. Tryckbestämningarna borde kompletteras med saltanalyser. Beträffande de för periodisk uttorkning utsatta halofyterna, till hvilka ju åtskilliga ökenväxter äro att räkna, gälla naturligtvis samma synpunkter som för xerofyter i allmänhet. —

Äfven med *Atriplex latifolium* har jag gjort några odlingsförsök, anordnade på samma sätt som för *Salsola*, *Glaux* och *Aster*. Efter fyra veckor hade de med resp. 0 %, 0,5 % och 1 % vattnade plantorna bibehållit sin friskhet. Vattnade med 2 % NaCl dogo emellertid exemplaren. Som vid dessa försök krukorna icke isolerats med stanniol, skedde antagligen genom afdunstningen en ringare ökning af koncentrationen utöfver bevattningsvätskans (här torde böra anmärkas, att bevattningskvantiteten togs ganska hög, så att sanden för hvarje gång utsköljdes från ev. anrikadt salt; detta gäller alla odlingsförsöken i krukor). På de förut omnämnda plantorna, som i sju dagar stått i exsiccator, resp. fuktig luft, bestämdes epidermiscellernas osmotiska tryck. Det utgjorde för fukt-exemplaret 0,80 mol., för exsiccator-exemplaret 1,0 mol. NaCl. Som redan i normala exemplar trycket varierar mellan dessa gränser (se tabell I), kan icke med säkerhet påstås, att en abnormt hög transpiration medför en regulativ tryckförhöjning. Äfven olika salthalt i marken tycks rätt obetydligt influera på det osmotiska trycket. De i tabell I angifna bestämningarna utfördes på exemplar från olika lokaler, dels själfva vattenlinjen, dels ofvanför, vidare dels på uppräta, dels på prostrata exemplar (event. former). Med hänsyn till detta måste trycket anses hålla sig påfallande konstant.

Att likväl en viss regulationsförmåga finnes, framgår af följande försök. Fyra små exemplar af en starkt

antokyanhaltig form inplanterades i paraffinerade krukor och bevattnades med 0 %, 0,5 %, 1 % och 2 % NaCl. Efter två veckor visade epidermiscellerna följande plasmolysförhållanden:

Tabell IV.

Bevattning med:	0 %	0,5 %	1 %	2 % NaCl.
1 mol. NaCl	stark plasmol.	stark plasmol.	svag-enstaka	ingen plasm.
0,95 »	tydlig »	tydlig »	ingen	» »
0,90 »	svag »	svag—tydlig	»	» »
0,85 »	ingen »	svag—ingen	»	» »

Vid försökets slut voro alla exemplar, med undantag af det med 2 % vattnade, friska och växande. 2 % — exemplaret var något skrumpet. Ehuru dessa plantor icke analyserades, måste jag likväl af andra försök (se nedan) dra slutsatsen, att salt upptages i ett visst förhållande till ytterkoncentrationen (ehuru icke i så stora mängder som hos *Honckenya*). Att tryckökningen det oaktadt är så pass obetydlig, torde bero på att cellerna, i den mån som saltet anhopas, borteliminera en del af de öfriga i cellsaften förefintliga, osmotiskt verksamma ämnena. Jag erinrar i detta sammanhang om PRINGSHEIMS (1906) undersökningar, som äfven visa att trycket vid växlande betingelser gärna håller sig omkring ett normalvärde. En kraftig, på Oreskär förekommande form af *Atriplex latifolium*, som jag sedan närmare skall skildra, påträffas dels i skrefvor uppe på skäret, dels nere i vattenlinjen, där de eljest gröna bladen äro nästan gula och afsevärdt tjockare¹. De gröna exemplaren ha en salt-

¹ Enligt hvad aman. TURESSON upplyst mig, torde det här röra sig om två tydligt skilda former. Då jag i denna uppsats i öfrigt använt mig af den hittills gängse, säkerligen alltför rymliga artbenämningen *latifolium* (Wg.), vill jag för konsekvensens skull göra det äfven här. Se vidare TURESSON, Grupp- och artbegränsning inom släktet *Atriplex*, som utkommer i Bot. Notiser 1919.

halt af 0,74 % och ett epidermistryck af 0,85 mol., de gula ha en salthalt af 1,90 % och ett tryck af 0,90—0,95 mol. Medan alltså salthalterna differera på 0,2 mol., är skillnaden mellan de verkliga trycken blott 0,05—0,1 mol. Man bör sålunda anta, att samtidigt med det abnorma saltupptagandet, mer än 0,1 mol. annan osmotiskt verksam substans borteliminerats. — Liknande resultat erhöles med *Aster*-plantor från litoralen och supralitoralen. Hos de förra (hvilkas salthalt var = 2,38 %) uppmättes ett epidermistryck af 0,60 mol. $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$; de senare visade ett tryck om 0,45—0,50 mol. Här är alltså regulationen sämre.

I jämförelse med *Honckenia* är saltakkumuleringen i *Atriplex* minimal, åtminstone hvad beträffar den gula, i öfre litoralzonen huserande formen. Sannolikt äger denna form medel att motverka eller afstänga saltupplagring och kan just tack vare denna egenskap gå så långt ned. Exemplar af den lilla röda formen i nedre supralitoralen gå äfven ganska långt ned, så att de vid högvatten bli nedsänkta. Jag analyserade salthalten i ett dylikt exemplar, som under ett svårt oväder 25—28 VI 1918 stod i vattenlinjen. Den belöpte sig till 2,5 %, alltså obetydligt högre än hafsvattnets koncentration.

Enahanda förhåller sig *Aster*. Exemplar af denna växt tagna från samma nivå som den gula *Atriplex*-formen hade en salthalt af 2,38 %. *Honckenia* skulle under samma betingelser kommit upp till 3,5 % (se tabell III).

Mina undersökningar visa, att halofyterna med afseende på saltakkumulering och tryckregulationer förhålla sig olika och att dessa olikheter sannolikt äro af afgörande betydelse för zonerings vid hafsstranden. De halofyter, som kunna inskränka saltupplagringen till ett minimum (= hafsvattnets koncentration), förmå uthärda, att rötterna konstant genomdränkas med saltlösning; de kunna tydligen tränga långt ned, såvidt öfriga betingelser tillåta detta. Hit höra *Atriplex* och *Aster*. De halofyter där-

emot, hvilka i likhet med *Honckeya* lagra en myckenhet salt, måste uppsöka de zoner af stranden, där koncentrationen i marken håller sig lägre och de aflösas sedermera uppåt af de fakultativa halofyterna.

Hvad tryckregulationerna beträffar, så ha dessa naturligtvis en öfre gräns, som redan STANGE påvisat (1892). Huruvida våra nordliga halofyter äro i stånd till en så oerhörd uppskrufning af trycket som de af FITTING (1911) i salta öknerna iakttaga, få vidare undersökningar utvisa. Redan genom saltlagringen i den i 4 % NaCl vuxna *Honckeya* kommer trycket emellertid upp till omkr. 45 atm., och man får väl anta, att cellerna hjälpa till ytterligare att göra trycket ändå något högre. Tyvärr försummade jag att bestämma osmotiska trycket på dessa exemplar. Någon ekologisk betydelse har denna extrema tryckhöjning icke. Koncentrationen i marken på den nivå, där *Honckeya* har sitt hemvist, stiger med säkerhet aldrig till 4 %, utan torde äfven vid svår torra hålla sig på ett vida lägre värde. — Det är emellertid klart, att äfven en ganska ringa salthalt kan bli farlig, när markfuktigheten nedgått till ett minimum, så att koncentrationen i de tunna, jordpartiklarna omhöljande vattenlamellerna blir hög (jfr FRÖDIN 1912 s. 43). Men markfuktigheten går aldrig ned så långt vid hafsstranden. Under inflytande af temperaturväxlingar och äfven eljest på grund af koncentrationsfallet sker en kontinuerlig diffusion af vattenånga från grundvattensnivån, som ju vid hafvet ej ligger djupt, upp till de öfre skikten, där den kondenseras. Så var t. ex. i *Elymetum* vid Sandhamn (I s. 278) sanden icke lufttorr efter flera veckors regnlöshet. Någon bestämning på salthalten gjordes icke för denna plats. Gå vi emellertid till siffrorna för strandmarken vid Ödegården (I s. 269), så innehöllo *Placodium*zonens tufvor efter flera veckors torra ännu 0,55 gr vatten och 6,8 mg. koksalt per 15 ccm volym. Detta gör en koncentration af omkr. 1 % i markvattnet, men som vattenhalten endast bestäm-

des intill lufttorrhet och den absoluta vattenmängden torde vara åtminstone tre gånger så stor, och som därjämte en del salt är adsorptivt bundet kan koncentrationen i markvattnet skattas till allra högst $\frac{1}{3}$ %. Men ett tryck om 0,05 mol., som detta skulle motsvara, kan icke tänkas i nämnvärd mån fysikaliskt hindra vattenupptagandet.

Genom denna beräkning ha vi alltså fått en förklaring på de relativt låga trycken hos de xerofila fanerogamerna t. ex. *Salsola*, *Sedum* o. a., vid hafsstranden. — Ytterligare ett bevis för, att dessa ej ha att kämpa mot något afsevärdare mottryck i marken lämna bestämningarna för hafs- och skogsformer af *Sedum maximum* och *Solanum dulcamara* (se tabell I).

Hos *Sedum* är strandformens tryck 20 % högre än kärrformens; hos *Solanum* äro de uppmätta trycken lika. I turgescens tillstånd har alltså blott den förstnämndas xerofila form högre sugkraft. Här är likväl att lägga märke till en intressant sak. Ju mer turgescensen minskas, desto tydligare framträder strandformens ändamålsenlighet, i det att där, som synes i tabellen, turgorutspänningen är större. Mättningsdeficitet kan alltså stiga till en avsevärd grad, innan växten vissnar. Med en förkortning af 20 % har strandformens mesofyllcell ökat sitt tryck till öfver 8 atm., medan skuggformens i afspändt tillstånd blott kommer upp till omkr. 6 atm. På liknande sätt förhåller sig *Solanum*. — I hvilket fall som helst kan man likväl af den jämförelsevis obetydliga reglering som härmed ernås dra den slutsatsen, att det inte är så farligt med marktorrheten vid hafsstranden. Jag vill i detta sammanhang nämna, att FALCK (1913 s. 355) fann mycket obetydligt högre tryck för samma växter på alfvaren och i löfängar. Detta stämmer ju med mina fynd; hvartill likväl bör anmärkas, att FALCK icke tagit hänsyn till turgoruttänjningens eventuella olikheter.

B. Halofyternas permeabilitetsförhållanden.

I anseende till det mer eller mindre rikliga saltupptagande, som utmärker halofyterna, är det af stort intresse att veta något om dessa växters permeabilitetsförhållanden. Jag har gjort ett antal bestämningar enligt plasmolysmetoden; hvad metoden i öfrigt angår, hänvisar jag till hvad som anförts i föregående paragraf.

Mina bemödanden gingo framförallt ut på att pröfva permeabiliteten för klornatrium. Men för jämförelses skull undersöktes äfven andra salter. Hade jag börjat dessa undersökningar i förhoppning att finna afsevärd saltpermeabilitet utvecklad hos halofyterna, så blef jag grundligt lurad, alldenstund nästan samtliga undersökta växter visade en synnerligen ringa eller knappt mätbar permeabilitet för klornatrium. Resultatet är så mycket märkligare som nyligen FITTING (1917) och TRÖNDLE (1918) påvisat afsevärd genomsläpplighet för salter för ett flertal objekt (FITTING undersökte endast epidermisceller af *Tradescantia*, TRÖNDLE däremot rötter af *Lupinus*, blad af *Acer*, *Salix* och *Buxus*). OSTERHOUT (1915, 1916) fann likaledes afsevärd permeabilitet för en hel rad salter hos *Laminaria* och *Spirogyra*. Jag själf fann ganska stark permeabilitet för en del salter hos rötterna af *Vicia faba* (1911). På detta ställe äro tidigare fynd öfver permeabilitetsförhållanden citerade.

Jag använde mig, som förut nämnts, af principiellt samma metod som FITTING och TRÖNDLE, dvs. bredvid hvarandra tagna snitt lades i en serie lösningar af 0,05 mol. koncentrationsdifferens, och plasmolystillståndet kontrollerades med korta mellanrum. Ett tillbakagående af plasmolysen betyder att saltet släppts in, och tillbakagångens hastighet blir ett mått för permeabilitetens storlek. Man kan med denna metod lätt beräkna, hur mycket salt som i tidsenheten passerat in i cellen. Om t. ex. ett par minuter efter snittets iläggande plas-

molys erhöills i $0,50$ mol., men efter 30 min. först de i $0,55$ mol. liggande snitten visade plasmolys, så måste under denna tid $0,05$ mol. ha passerat in i cellen; beräknadt per timme blir det $0,025$ mol, hvilket tal då är ett exakt uttryck för permeabiliteten.

Enligt hvad FITTING (1915) och senare TRÖNDLE funnit, går endosmosen af salter in i plasmolyserade celler med aftagande hastighet; saltupptagandet är i början ganska snabbt, för att småningom enligt en parabolisk kurva nedsjunka till ett minimumvärde. TRÖNDLE (1918 s. 53) tyder detta märkliga förhållande som ett trötthetsfenomen, under hänvisning till att permeabiliteten för salter ej är en blott fysikalisk process utan beror på protoplasmats direkta verksamhet. Ehuru dessa rön gjorts på snitt och inturgescenta celler, låte sig tänkas, att en liknande trötthet gör sig gällande under naturliga förhållanden, hvilket möjligen kunde ge förklaring till den ringa permeabilitet som halofyterna visa. Jag tror emellertid icke mycket på den möjligheten af den orsak, att äfven permeabiliteten för andra, i hafsvattnet icke eller blott till ringa mängd förekommande salter befanns obetydlig; hvarförutom må erinras om OSTERHOUS fynd att den i hafvet lefvande *Laminaria* utmärkes af stor permeabilitet för ett flertal salter. Den aftagande permeabiliteten hos plasmolyserade celler torde böra uttydas som en specialföreteelse, som har ganska liten betydelse för växtens lif.

Jag lämnar i nedanstående tabell en sammanfattning af mina resultat. Oaktadt mina iakttagelser bekräfta det af FITTING och TRÖNDLE härledda förhållandet, att permeabiliteten aftar med tiden, har jag icke ägnat någon större uppmärksamhet däråt, utan nöjt mig med att konstatera plasmolysens tillbakagång i längre intervall, oftast timmar. De efterföljande siffrorna ha i allmänhet beräknats efter ställningen 6 tim. efter försökets början och äro sålunda att betrakta som genomsnittsvärden; de

ange, uttryckt i mol., den mängd af ämnet, som under loppet af en timme passerat in i cellerna.

Tabell V.

Permeabiliteten hos några halofyter.

Arter:	NaCl	MgCl ₂	CaCl ₂	Ca(NO ₃) ₂	KNO ₃
<i>Armeria elongata</i>	0.12	—	—	—	—
<i>Aster tripolium</i>	0.022	0.0	—	0.0	—
<i>Atriplex latifolium</i>	0.016	0.0	0.03	0.007	—
<i>Honckenia peploides</i>	0.0	—	—	—	0.12
<i>Glaux maritima</i>	0.0	—	—	—	—
<i>Salsola kali</i>	0.074	0.0	—	—	—
<i>Spergularia salina</i>	0.012	—	—	0.0	—

Siffrorna utgöra i allmänhet medelvärden ur flera bestämningar. På *Honckenia* gjordes exempelvis fyra bestämningar, på *Atriplex* fem, på *Salsola* fyra osv. Värdena variera ganska mycket. Däremot har jag ej lyckats utfinna något sammanhang mellan permeabiliteten och ljuset; äfven det osmotiska trycket synes vara oberoende af ljusverkan, hvarom jag öfvertygat mig vid jämförelse mellan normalt belysta plantor och sådana som längre tid stått i mörker.

Den största permeabiliteten för klornatrium visar bland de undersökta växterna *Armeria*, därefter *Salsola*, hvilket är anmärkningsvärdt såtillvida som dessa äro att räkna till de fakultativa halofyterna. De öfriga, obligat halofila växterna, ha ingen eller knappt mätbar permeabilitet för klornatrium. Till jämförelse kan nämnas, att de af TRÖNDLE undersökta objekten (se ofvan) visade ofantligt mycket större genomsläpplighet för detta ämne (TRÖNDLE 1918 a. s. 118 ff.). Man kan däraf med ett visst berättigande dra den slutsatsen, att den obetydliga permeabiliteten är en tillpassning i af-sikt att så vidt möjligt utestänga saltet. Det kan icke förnekas, att den ringa permeabiliteten för

hafsvattnets salter (NaCl och MgCl_2) måste utgöra ett effektivt skydd för t. ex. kortare tids öfverstänkning eller öfversköljning, vid högvatten, bränningar o. dyl. Äfven för den vanliga tiden af ett barometerminimum — tre dagar — skulle det icke hinna passera in mer än $0,16 \times 72 = 1,152$ mol klornatrium i celler med samma permeabilitet som den hos *Atriplex* uppmätta. Och denna siffra måste ju betydligt öfverskrida det verkliga upptagandet hos den intakta växten, emedan försöken gjorts på snitt med frilagda celler, medan ju de intakta väfnaderna erbjuda mycket ringare diffusionsyta i förhållande till volymen. Mina bestämningar röra tillsvidare blott bladepidermis. På rötterna har det ännu ej lyckats mig att göra några användbara iakttagelser. Men under förutsättning, att permeabiliteten hos rot-epidermis och rothår icke är större än hos bladepidermis, kan man tryggt påstå, att *Atriplex*, *Aster*, *Glaux*, *Spergularia*, liksåväl som den högre upp lefvande *Honckenya* äro vid kortare öfversvämmningar förskonade för ett omåttligt saltupptagande.

Annorlunda ter sig saken vid konstant genomblötning med saltvatten. Redan den omständigheten, att *Honckenya* o. a. faktiskt upptaga afsevärda kvantiteter salt, ehuru permeabiliteten är omätbar, bevisar ju, att i den intakta växten måste råda delvis andra förhållanden än i de frilagda och plasmolyserade cellerna, och att permeabilitetsbestämningar enligt plasmolysmetoden äro ganska litet användbara, när det gäller att ta reda på hvad en växt tar upp och icke tar upp under sin lefnad. Med tillhjälp af transpiration hinner under loppet af veckor och månader pumpas upp åtskilligt, fast den genom plasmolyförsök bestämda direkta genomsläppligheten synes lika med noll¹. Sådant kan endast afgöras genom kemisk analys. Däremot anser jag, som

¹ Att det skulle bestå direkt proportionalitet mellan transpiration och saltlagring, är naturligtvis osannolikt (jfr nedan).

nämnts, permeabilitetsbestämningarna kunna lämna vissa upplysningar beträffande skydd mot plötslig och öfvergående saltinverkan på de underjordiska och ofvanjordiska organen. Vidare undersökningar på denna punkt torde icke sakna sitt intresse

C. Strandväxternas transpiration.

Öfver halofyternas transpiration föreligga redan åtskilliga undersökningar (se WARMING 1909 s. 223; JOST 1913 s. 62 och den här citerade literaturen). Jag har därför ingen anledning att i föreliggande uppsats närmare gå in härpå, utan inskränker mig till att meddela några transpirationsvärden, som jag utrönt i samband med mina öfriga undersökningar. De medtagas här endast för att utfylla bilden af Väderöns strandvegetation.

Sommaren 1915 gjordes medels vägning eller potetometer några bestämningar på de naturliga ståndorterna.

Aster tripolium afger $0,108$ mg pro minut och cm^2 vid middagssol och bris ¹.

Crambe maritima afger $0,121$ mg pro minut och cm^2 vid middagssol och bris ².

Rumex crispus afger $0,219$ mg pro minut och cm^2 vid middagssol och bris ³.

Solanum dulcamara (strandform) afger $0,227$ mg ³ pro minut och cm^2 vid middagssol och bris.

Dessa siffror ge vid handen, att en parallellism består mellan graden af succulens eller xerofil tillpassning i allmänhet och transpiration. Till jämförelse kan nämnas, att vanliga örter pläga afge $0,7$ — 7 mg

¹ Bestämdt genom vägning af isolerade blad, innan klyföppningarna hunnit slutas (jfr ROSENBERG 1897).

² Bestämdt både med potetometer och vägning; samma resultat i bägge fallen.

³ Bestämdt med potetometer på Oreskär.

vatten pro minut och cm^2 bladyta (se PFEFFER 1897 s. 223). Äfven af ROSENBERGS (1897 s. 537) med koboltmetoden gjorda talrika bestämningar på strandväxterna framgår, att t. ex. *Aster* transpirerar mindre än *Crambe* och att de succulenta *Salsolas*¹ och *Suaedas* transpiration är högst obetydlig. Jag vill anföra ytterligare några försök, som bekräfta detta förhållande. Under ekologiska kursen sommaren 1918 inplanterades exemplar af *Honckenya*, *Cakile* och *Atriplex* i stanniolbeklädda krukor, vägdes och nedgrävdes på stranden. Efter 48 timmar vägdes de ånyo och de gröna delarnas friskvikt bestämdes. Resultaten blefvo som följer:

Honckenya exempl. I afgaf 0,2679 mg vatten pro minut och gram friskvikt.

Honckenya exempl. II afgaf 0,2240 mg vatten pro minut och gram friskvikt.

Cakile afgaf 0,3475 mg.

Atriplex latifol. upprätt form afgaf 0,7590 mg vatten pro minut och gram friskvikt.

Atriplex latifol. prostrat form afgaf 0,6075 mg vatten pro minut och gram friskvikt.

Atriplex pumpar alltså igenom nära tre gånger så mycket vatten genom sina väfnader som *Honckenya* (af siffrorna framgår, att det prostrata växtsättet, som a priori kunde förmodas, skyddar för den genom vinden åsamkade transpirationen). Det oaktadt tar den, som förut visats, upp mindre salt än den senare, hvaraf tyckes framgå att någon närmre parallellism mellan transpiration och saltupptagande icke består, åtminstone icke i hvad som angår olika växter. Det vill därför synas som om succulensen icke alltid medförde nytta att genom inskränkning af transpirationen minska salt-

¹ Enligt DELF (1911) har *Salsola* stark kutikulär transpiration. Efterpröfning vore önskvärd.

upplagringen. Man kan emellertid icke yttra något bestämdt, innan frågan om sammanhanget mellan transpiration och saltupptagande (öfver hvilket intet tycks vara gjordt) underkastats en ingående och jämförande granskning. Jag vill endast fästa uppmärksamheten på att ju, som förut nämnts, saltupptagandet bestäms af flera faktorer, af hvilka transpirationen blott är en och därtill af sekundär betydelse. Man kan därför ingalunda vänta sig en tydlig parallellism hos halofyterna mellan xerofil utbildning och låg salthalt i väfnaderna. Samma sak bevisas ju för öfrigt äfven af tillvaron af s. k. klorskyende växter (SCHIMPER 1891 s. 147).

Min uppfattning utgör en bekräftelse på hvad FITTING (1911), DELF (1911) och FABER (1913) funnit. FITTING (1911 sid. 263) anmärker, att saltupptagandet icke står i något förhållande till transpirationen, utan att likväl framföra andra fakta än det länge kända förhållandet att olika växter ha en högst olika förmåga att ur samma mark dra ut saltet. FABER har äfvenledes vid sina undersökningar öfver mangroveformationen kommit till det resultatet, att saltlagringen är »eine spezifische Eigenschaft der Pflanze». FABER har f. ö. hos åtskilliga mangroveväxter funnit en afsevärd transpiration. Äfven hos några af våra strandsucculenter, *Suaeda* och *Salicornia*, är enligt DELF (1911 s. 491) transpirationen, räknadt efter yta, lika hög som hos mesofyterna, hvilket tycks delvis bero på svag utveckling af kutikulan.

LESAGE (1890) har liksom efter honom åtskilliga forskare (t. ex. PETHYBRIDGE 1899) företagit experiment med en stor mängd växter och hos flertalet (icke alla) vid klorkultur funnit bladförtjockning, storleksminskning osv. Att dessa förändringar delvis kunna framkallas genom andra orsaker och att de icke äro så alltigenom ändamålsenliga som t. ex. SCHIMPER trodde, har man sedermera kommit underfund med (se t. ex. KUESTER 1917 s. 426). Äfven för de typiska halofyternas normala

utbildning kräves en viss salthalt i marken. Ett förhållande, som bör beaktas, är vidare att vid stranden ståndortsmodifikationer och ärftliga former torde vara blandade om hvarandra.¹ Halofyterna utgöra efter allt att döma mycket gynnsamma objekt för genetiska studier af tillpassningsproblemet.

D. Halofyternas anatomi.

Som bladbyggnaden hos supralitoralens växter ingående studerats af WARMING (1897, 1906) och åtskilliga andra forskare, vill jag här endast i största korthet omnämna densamma. Tyvärr är det mig ej möjligt att här få med de mikrofotografier och teckningar öfver blad anatomin, som jag gjort. Jag måste uppskjuta deras liksom det öfriga rika illustrationsmaterialets publicering till ett senare tillfälle.

Utprägladt succulent är *Salsola* med sina radiärt byggda blad (se ARESCHOU 1878, WARMING 1906 s. 297). Grundväfnaden består af mycket stora, slemfyllda celler med centralställd ledningssträng. Vid periferin ligger ett intercellularfattigt pallisadparenkym, ytterst en med hår beväpnad högcellig epidermis. Under pallisadparenkymet ligger ännu ett lager med klorofyllförande, nästan isodiametriska celler; för öfrigt saknas klorofyll.

Suaedas blad bestå af rundade, slemmiga, med fåtaliga kloroplaster begåfvade celler (jfr. WARMING 1897 s. 207). Där liksom hos *Cakile* märkas rikligt med intercellularer, hvilket förklarar den grågröna färgen. Mesofyllet hos *Cakile* är ett slags mellanting mellan pallisadväfnad och svampparenkym, i det att cellerna visserligen äro långsträckta och orienterade vinkelrätt mot

¹ Jag stöder mig härvid på uppgifter af aman. TURESSON angående släktet *Atriplex*.

bladytan, men samtidigt äro genom tillplattade kortändar och hopfästningen i rader lämpade för ämnestransport. Klyföppningarna äro svagt nedsänkta.

De maritima gräsens (*Psamma*, *Elymus*) bladbyggnad är alltför bekant för att jag skall behöfva omnämna den. Af de bägge karaktäristiska representanterna för supralitoralens zoner, *Glyceria maritima* och *Festuca rubra*, ha bilder meddelats bl. a. af WARMING (1906 s. 162). Hos *Festuca rubra* sitta klyföppningarna, i likhet med förhållandet hos *Elymus* och *Psamma*, uteslutande på den refflade insidan af det vid torka sig hopslutande bladet. Hos *Glyceria maritima*, hvars blad nästan ständigt äro hopfällda och släta, finnas klyföppningar äfven på utsidan; detsamma gäller *Glyceria distans*. Klyföppningarna hos *Glyceria maritima* äro emellertid nedsänkta i små gropar.

Af några vid stranden förekommande arter möter man nära besläktade former längre upp på land eller till och med inuti skogen. Strandformerna äro i detta senare fall utbildade som solformer. Typiska sol- och skuggformer af bladen utbildar *Solanum dulcamara* (se WARMING 1906 s. 297, fig. 146). På Väderön växer skuggformen i alkärren. Dess blad äro omkring 12 gånger större än solformens; i gengäld äro de senare omkring 3 gånger tjockare samt ha dubbelt pallisadparenkym och väl utveckladt svampparenkym. Hos skuggformen upptar det enkla pallisadparenkymet nästan hela bladets tjocklek, medan svampparenkymet är till ytterlighet reduceradt.

Sol- (resp. strand-) och skuggformer utbildar äfven *Sedum maximum*. Den förras blad äro omkring dubbelt så tjocka som den senares, hvilket likväl icke beror på färre cellantal, utan därpå, att solformens celler äro långsträckta, skuggformens klotrunda (jfr härmed den olika turgoruttänjningen Tab. I och s. 19.). I tangentialsikt synas de senare större. Stammens byggnad företer däremot

ej några väsentliga olikheter. Att bladtypen ej utdanas direkt under ljusets inverkan utan genom en mera komplicerad retningsprocess framgår däraf, att redan de mycket unga bladen ha sol- eller skuggtyp. Redan i de ännu ej centimeterlånga bladen framträder tydligt olikheten i cellformen. För *Sedum* tycks sålunda gälla samma förhållande som för *Fagus*, hos hvilken NORDHAUSEN (1903) påvisat, att typen bestämmes redan i anslaget genom ett slags retverkan från de utvuxna bladen på samma skott.

Skuggformen hos *Sedum* har mist något af sin succulens — genom att cellerna ha mindre volym — och detsamma gäller kanske äfven för en del obligata halofyter, om de odlas under anormala betingelser (se NEGER 1913 s. 355), ehuru den saken nog tarfvär ytterligare undersökning. I allmänhet sakna de typiskt halofila bladen den tydliga differentiering i strukturen, som utmärker de vanliga solformerna.

Hos *Silene* ha vi två parallellformer, *venosa* och *maritima*, af hvilka den senare är halofil och något succulent. Hos *Silene venosa* föreligger en vanlig dorsiventral bladtyp med utbyggda klyföppningar. *Silene maritima* (jfr WARMING 1897 s. 189) har nästan bilateral blad utan tydlig åtskillnad mellan pallisadväfnad och svampparenkym, med nedsänkta klyföppningar. Bägge äro ju solformer, så att man torde få tillskrifva saltet den modifierande eller, ifall ärftliga former föreligga, den utväljande betydelsen. —

E. En parallellstudie öfver två *Atriplex*-former.

De båda förut omtalade formerna af *Atriplex latifolium* (s. 16) förete ganska intressanta anatomiska olikheter. Den blekt gulgröna litoralformen har något mindre, ehuru omkr. en half gång tjockare blad än den kraftigt gröna supralitoralformen. Eljest äro bladen i yttre hän-

seende rätt lika. Litoralformens blad ha kortare och trubbigare basalflikar och öfverhufvudtaget en helare kant. Till sin anatomiska byggnad äro bladen nästan bilaterala; tydlig åtskillnad mellan pallisader och svamp-parenkym förekommer icke, hvilket däremot är fallet hos supralitoralformen. Klyföppningarna äro hos bägge formerna försedda med en trattlik förgård, hvilken hos litoralformen är något djupare och af elliptiskt tvärsnitt (fig. 1). Antalet klyföppningar är mycket olika och kan enligt mina räkningar uttryckas genom förhållandet 8,8:4,8,

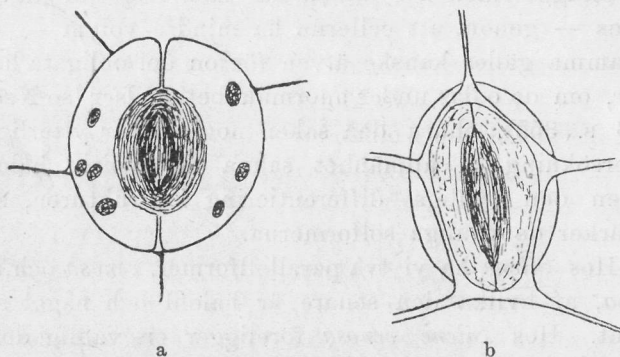


Fig. 1. Klyföppningar, sedda i ytsikt, af *a* en supralitoralform, *b* en litoralform af *Atriplex latifolium*. Springan ligger i botten af en trattlik fördjupning. Obj. 8. Okul. 4.

hvaraf framgår att den gröna formen har omkring dubbelt så många klyföppningar som litoralformen. På grund häraf transpirera de bägge formerna med mycket olika intensitet. Jag har gjort några bestämningar på ort och ställe (Oreskär den 8. VIII 1918 kl. 11 fm.; soldis och lugnt). Jag använde mig af STAHLs kobolt-pappermetod. Papperet förvarades i en liten portativ exsiccator. Bestämningarna gjordes på intakta plantor. Talen äro medelvärden.

Atriplex: litoralformen. Papperet rödfärgas efter 60 $\frac{1}{2}$ sek. på bladets öfversida.

Atriplex: litoralformen. Papperet rödfärgas efter 55 $\frac{1}{2}$ sek. på bladets undersida.

Atriplex: supralit.-formen. Papperet rödfärgas efter 39 $\frac{1}{2}$ sek. på bladets öfversida.

Atriplex: supralit.-formen. Papperet rödfärgas efter 29 $\frac{1}{2}$ sek. på bladets undersida.

Transpirationsvärdena motsvara alltså ungefär hvad man skulle vänta sig af klyföppningarnas antal. Emellertid är det sannolikt, att koboltmetoden ger för låga värden vid hög transpiration, då det ju alltid tar en viss tid, innan vattenångan hinner diffundera igenom papperet och genomfärga detsamma.

Äfven beträffande klorofyllhalten råder stora olikheter mellan de bägge *Atriplex*-formerna. Litoralformens celler äro betydligt större än supralitoralformens (se fig. 2); äfven här liksom hos *Sedum* (s. 28) tycks alltså succulensen ha vunnits hufvudsakligen genom hypertrofiering af cellerna, icke ökning af antalet. Kloroplasterna äro emellertid färre

till antalet i litoralformen och synas förkrympta (se figuren). För att få en ungefärlig föreställning om klorofyllhalten har jag extraherat den finfördelade bladsubstansen med alkohol och kolorimetriskt bestämt koncentrationen. Som jag icke hade tillfälle att genomföra separationen af de gula och gröna färgämnenena enligt den af WILLSTÄTTER och STOLL (1918 s. 14) angifna metoden, så bli värdena icke exakta, då litoralformens halt af carotinoider är relativt stor. Jag fann emellertid, att klorofyllmängden i litoral-F.: supralitoral-F. = 1:3 räknadt efter lika bladyta (efter vikt beräknadt måste

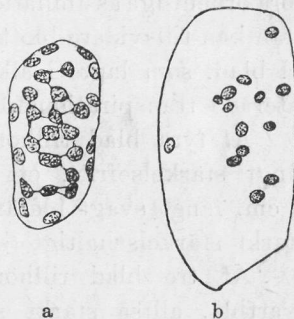


Fig. 2. Pallisadceller af *a* supralit., *b* litoralformen af *Atriplex latifolium*. Alla klorofyllkroppar intecknade i bilden. Obj. 8 okul. 1.

den gula formen framstå än klorofyllfattigare). Redan LESAGE (1890) fann, att halofytiska modifikationer utmärkas af reduktion af kloroplasternas storlek och antal. Därjämte sker, som jag nämnde, en förskjutning i färgämneshalten åt carotinoidernas sida.

Eftersom assimilationsintensiteten är beroende af klorofyllhalten, så ligger antagandet nära, att denna bleka *Atriplex*-form har nedsatt assimilationsförmåga. GRIFFON (1898; se WARMING 1909 s. 220) lär ha funnit liknande hos andra parallellformer. Jag har ej haft tillfälle att göra ordentliga assimilationsbestämningar på mitt material utan kan tillsvidare blott hänvisa till jodprof. Dessa togos på blad, som lagts i alkohol samtidigt med de ofvan relaterade transpirationsförsöken (alltså 11 fm. i solsken).

Af fyra blad tillhörande lit.-formen var ett 4 cm. långt stärkelsefritt, ett dito svagt stärkelsehaltigt, ett 3 cm. långt svagt blåfärgadt vid basen samt ett 2,5 cm. starkt stärkelsehaltigt (svartblått).

Af tre blad tillhörande supral.-formen voro alla svartblå, alltså starkt stärkelsehaltiga. — Bedömandet af profven försvårades därigenom att den gula formens bladväfnad starkt brunfärgas i jodlösningen.

Af dessa försök framgår, att, i den mån man kan döma af stärkelsehalten, assimilationsintensiteten är nedsatt i den blekgröna formen. Anmärkningsvärdt är särskildt, att de större bladen assimilera sämst; sannolikt beror detta på en inträdande förstöring af klorofyllet, alldenstund bladen blekna alltmera, allteftersom de växa ut. Likväl utveckla redan normala blad i utvuxet tillstånd ringare assimilatorisk effektivitet än unga blad (WILLSTÄTTER 1918 s. 49). WILLSTÄTTER har vidare funnit, att etiolerade blad, äfvensom gula varieteter, utveckla en i förhållande till sin klorofyllhalt utomordentligt hög assimilatorisk prestation; han anser att detta beror på närvaron af ett assimilationsenzym (a. st. s. 56). Sannolikt gäller för de bleka halofytformerna liknande som

för de panascherade eller etiolerade bladen. En närmare undersökning torde icke sakna sitt intresse. — Eftersom solljuset strålar ned på växterna i så riklig mängd, att för normala blad en bråkdel däraf räcker till för maximal assimilation (se BROWN och ESCOMBE 1903), så är det icke osannolikt, att de unga bladen af den gula formen assimilera ungefär lika starkt som den gröna formens blad, hvarpå ju äfven utfallet af jodprofven tycks hän- tyda. Däremot äro de klorofyllfattiga bladen, enligt WILLSTÄTTER och STOLL (a. st. s. 159), känsligare för minskning i ljusenergin. Prof som jag tog kl. 8,30 fm. på plantor, som stått i laboratoriet, visade i öfverens- stämmelse därmed ingen stärkelseförekomst, medan sam- tidigt undersökta gröna blad innehöllo något stärkelse. Halofyterna äro emellertid otvifvelaktigt bättre situerade än gula varieteter af mesofyterna, alldenstund de på grund af vattenytans spegling mottaga större ljusmängder än inlandsväxterna.

Släktet *Atriplex* har tack vare sin utomordentliga formriktighet anpassat sig till lifvet i så godt som alla strandens zoner. De öfriga halofyterna äro mera speciali- serade. De som förekomma i öfre litoralzonen, t. ex. *Aster* och *Spergularia*, måste likväl besitta en rätt afse- värd tillpassningsförmåga för växlingar i saltkoncentra- tionen. Jag har gjort liknande jämförelser som beträffande *Atriplex* på *Aster*-exemplar från de två nivåerna.

Exemplaren från supralitoralerna äro större och kraf- tigare, samt ha i genomsnitt blott en femtedel så tjocka blad som exemplaren från litoralerna. Räknadt efter lika ytor är därför klorofyllhalten i bägge typerna nästan lika eller närmare bestämdt $\frac{16}{13}$ större i litoralformen — alltså väsentligt olika mot *Atriplex*formerna; sannolikt äro de bägge *Astertyperna* blott fenotypiskt differenta. Efter vikt räknadt är emellertid klorofyllet i supralit.-F. cirka tre gånger starkare än i lit.-F; cellerna äro alltså äfven här klorofyllfattigare. Äfven är den relativa halten

af carotinoider, som den spektroskopiska jämförelsen visade, större. Saltet tycks alltså i allmänhet verka i denna riktning. — Som man kunde vänta af den efter ytan räknadt lika klorofyllmängden assimilera bägge formerna, enligt företagna jodprof, under samma betingelser som för *Atriplex* lika. I bägge fallen blefvo bladen i jodlösningen blåsvarta. Den anatomiska undersökningen visar, att båda *Aster*-typerna ha lika byggd epidermis samt ungefär lika många klyföppningar. Olikheten tycks alltså inskränka sig till cellhypertrofiering, rikligare mängd af gula färgämnen och små dimensioner på de vegetativa organen. Som s. 17 omnämnts är litoralformens salt-halt obetydligt högre än hafsvattnets. Transpirationen är, att döma efter koboltprof, ganska växlande. Jag fann somliga blad ha större transpiration än supralitoralformens, andra mindre. Äfven beträffande den relativa transpirationsintensiteten på öfver- och undersidan synes stor variabilitet råda, hvilket för tanken till den af ROSENBERG (1897 s. 547) gjorda iakttagelsen, att hos *Aster* och andra halofyter transpirationen icke står i något bestämdt förhållande till klyföppningarnas antal.

Citerad litteratur¹.

- ARESCHOUG, 1878. Jemförande undersökn. öfv. bladets anatomi. Lund.
- BROWN and ESCOMBE, 1903. Proc. Royal Society. Ser. B. 76. S. 29, 94.
- CAVARA, 1905. Contrib. biol. veg. IV. 1905. Bot. Ctrlbl. 104. 1907.
- DELFT, 1911. Annals of Botany. 25. S. 485.
- FABER, 1913. Berichte d. deutsch. bot. Gesellsch. 31.
- FALCK, 1913. Svensk botan. tidskrift. 7. S. 337.
- FITTING, 1911. Zeitschr. für Botanik. 3. S. 209.
- , 1915. Jahrb. f. wiss. Botanik. 56. S. 1.
- , 1917. Samma ställe. 57. S. 553.
- FRÖDIN, 1912. Arkiv för Botanik. Stockholm. 11. N:o 12.

¹ Första delen af dessa studier är tryckt i Bot. Not. 1918 H. 6. I texten hänvisas till densamma med en romersk etta.

- GANONG, 1903. *Botan. Gazette.*
- HANNIG, 1912. *Berichte d. deutsch. bot. Gesellsch.* 30.
- JOST, 1913. *Vorlesungen über Pflanzenphysiologie.* 3 Aufl.
- KÜSTLER, 1916. *Pathologische Pflanzenanatomie.* 2 Aufl.
- LESAGE, 1890. *Révue génér. de Botanique.* 2.
- LIVINGSTON, 1906. *Carnegie Instit. Public.* N:o 50.
- LUNDEGÅRDH, 1911. *Svenska Vetensk. Akad. Handlingar.* 47. N:o 3.
- NEGER, 1913. *Biologie der Pflanzen.*
- NORDHAUSEN, 1903. *Berichte d. deutsch. bot. Gesellsch.* 21. S. 30
- OSTERHOUT, 1915. *Botan. Gazette.* 59. S. 242, 317, 464.
- , 1916. *Science.* N. S. 36. S. 350.
- PETHYBRIDGE, 1899. *Beitr. z. Kenntn. d. Einw. d. anorg. Salze auf d. Entw. u. d. Bau d. Pflanz.* Dissertation. Göttingen.
- PFEFFER, 1897. *Pflanzenphysiologie.* 2 Aufl. I.
- PRINGSHEIM, 1906. *Jahrb. f. wiss. Botanik.* 43. S. 89.
- RENNER, 1913 a o. b. *Artikl. Wasserbewegung o. Xerophyten i Handw. d. Naturwissensch.*
- ROSENBERG, 1897. *Öfvers. af Vet. Akad. Förhandl.*
- SCHIMPER, 1891. *Botan. Mitt. aus d. Tropen.* H. 3.
- STANGE, 1892. *Botan. Zeitung.* 50.
- TRÖNDLE, 1918. *Arch. d. sciences phys. et natur. Genève.* 4:me per. 45. S. 38, 117.
- WARMING, 1897. *Halofytstudier.* Kjöbenhavn.
- , 1906. *Dansk planteväxt.* I. Strandvegetationen.
- , 1909. *Oecology of plants.* Oxford.
- WILLSTÄTTER und STOLL, 1918. *Unters. üb. die Assimilation der Kohlensäure.* Berlin.

Summary.

Hallands Väderö, a small island lying off the west coast of Sweden, in Kattegat, offers excellent opportunities for physiologic-ecological studies of different types of vegetation. In 1917 an ecological station was founded on this island, and a physiological laboratory was erected. The preceding pages will give, firstly, a general view of the peculiarities of the vegetation with special regard to the needs of the students taking up studies at the station, secondly, they contain the writers results of physiological researches on the halophytes hitherto obtained.

Part I (Bot. Not. 1917. H. 6). Among types of shore vegetation the vegetation of rocky shores is especially well represented. Analysis made with the aid of RANNKIAERS statistic method are given from different localities, for example from a flat, gently sloping shore north of Torekov (p. 267), from the north point of the island (p. 271), and from the rocky islet Oreskär (p. 274). The frequency is calculated in per cent. Other lists of plants from other localities, especially from the surrounding islets are also published. Their vegetation is however less typical on account of the fact that seeds from the inland are disseminated by sea birds. Analyses are also published from the meadow vegetation near the shore and from the alder swamps (pp. 280—285).

As regards the sandy shore analysis are made from Sandhamn (p. 276). Tests from the soil have shown, that in the case of sandy and of flat, rocky shores the percentage of salt in the soil rapidly decreases when one moves from the sea. The percentage of water in the upper layer of the soil is, on the other hand, comparatively high.

On exposed places the zones are spread over a great surface, in calm bays they lie closer. The composition of the litoral zone depends to a large extent upon the mechanical effect of the water. *Spergularia salina*, *Glyceria maritima* (and *Aster tripolium*) appear on both rocky and sandy shores, but only on the latter do they go down to the litoral zone (*Spergularia* goes far beyond this zone).

The physical character of the soil determines to a large extent the composition of the halophytes of the litoral zone. The flat, with narrow cracks intersected shore at Ödegården (in the zone, characterized by the lichens *Placodium* and *Xanthoria*; p. 268) only four species occur, while on the rocky shore at St. Tånge (p. 271) there

are ten species in the same zone. The more exposed the rocky shore, the more do the chasmophytes dominate. A good deal of the halophytes of the sandy beach are found in the vegetation of the rocky shore as well.

Of course, the genesis of the zones in the halophytic formation are essentially due to the upwards decreasing salt percentage. At this point the physiological researches must be taken into consideration.

Part II. The osmotic pressure in the leaf cells (epid. and mesophyll) of most of the halophytes was determined. The results are put together in Tabel I (p. 2) and II (p. 7). The mesophyll had in general a greater pressure than the epidermis.

a. The succulent *Sedum maximum* and *Suaeda maritima* have a low pressure (0,30 mol. saccharose), which is in accord with the results of LIVINGSTON, FITTING and FALCK.

The halophytic and somewhat succulent *Cochlearia officinalis*, *Crambe maritima* and *Honckenya peploides* have also a strikingly moderate pressure (0,33—0,47 mol. NaCl), which may be due to the fact, that these plants occur some way up the beach, where the salt percentage is low.

Spergularia salina (and *Scirpus maritimus*) living in the litoral zone have a pressure in the mesophyll (0,80 mol.), which exceeds the pressure of sea water (= 0,38 mol. = 2,176 % NaCl) with about 0,40 mol.

The xerophilous *Armeria elongata* (0,50—0,63 mol.) has a relative high pressure.

The highest pressure was found in *Atriplex latifolium* (0,95— > 1,0 mol. NaCl), which explains the presence of this plant in several zones, even down in the litoral one.

b. The permeability of several halophytes for sodium chloride and other salts was investigated using the method of FITTING (Tabell V p. 22). The re-

markable result was found, that the permeability in these plants was very slight or not even measurable (time of experiment average 6 hours). The slight permeability for sodium chloride may be interpreted as a high tide adjustment, preventing the plants from taking up too much salt. That, notwithstanding, some salt is taken up by these plants is shown by salt analysis. *Honckenya* for instance has an unmeasurable permeability, but contains 1,16 % salt on its natural locality.

The power of keeping down the accumulation of salt may determine how far a plant is able to go down towards the sea. An internal concentration equal with the concentration of the medium may be considered as the minimum of salt accumulation. In the litoral zone *Aster* is holding 2,38 %, a litoral form of *Atriplex* only 1,90 %. In *Honckenya*, on the contrary, the salt accumulation is considerable higher (Tab. III p. 9) which perhaps explains the fact, that this plant is not able to enter the litoral zone.

These plants, however, are able to endure for a shorter time (1 à 2 weeks) considerable amounts of salt in their tissues without dying. *Atriplex*, growing in the lower supralitoral zone, was found to contain more than 4 per cent salt, and *Honckenya* accumulated even 6,83 % salt when grown in a 4 per cent solution. As seen from the experiments the maritime phanerogams are the much more sensible to the poisonous chemical-physical effect of the salt. *Armeria* ceased to grow already in 0,5 % NaCl. Also the halophytes show specific, different hardiness towards NaCl.

The osmotic pressure is regulated in connection with the salt accumulation; a part of the osmotic substances produced in the cells will be eliminated (*Atriplex latifolium*, Tab. IV and follow.). The pressure rises therefore always slower than the salt accumulation.

c. The amount of transpiration was determined in a

number of halophytes (p. 24). They never transpire as much as the mesophytes. Any decided relation between the intensity of transpiration and the salt accumulation does not exist. Consequently, the xerophilous structure cannot always be interpreted as a mean for the exclusion of the salt. The salt content increases, on the other hand, with the intensity of transpiration in one and the same plant (p. 13/14)

d. The anatomy of halophytes was also touched upon. *Sedum maximum* and *Solanum dulcamara* have both sun and shadow forms. The shore forms are sun-forms. Both forms have about the same osmotic pressure. The turgor extension of the cells of the mesophyll is, on the other hand, greater in the shore form enabling this latter one to produce a higher sucking power.

Of two near related forms of *Atriplex latifolium* (Wg.) — the one pale yellowish green, living in the litoral zone, the other of a deep green colour, and living in the supralitoral zone—the former has only half as many stomata as the latter, and contains only a third of the amount of chlorophyll per surface unit found in this. The transpiration is direct proportional to the number of stomates. The litoral form is also distinguished from the supralitoral form by a lower intensity of assimilation.

Heribert-Nilsson, N., Experimentelle Studien über Variabilität, Spaltung, Artbildung und Evolution in der Gattung *Salix*, 145 s., 65 textf. (Lund. Univ. Arskr. N. F. Afd. 2, XIV: 2, n:r 28. 1918.) — Pris: 8 kr.

Vi kunna icke här inlåta oss på att någorlunda fullständigt referera denna stora och värdefulla afhandling, utan få vi nöja oss med några profbitar.

Ett mycket stort antal hybridiseringar mellan rena arter, mellan hybrider och arter och mellan hybrider har det lyckats förf. att utföra och studera. Högsta antalet arter, han kunnat förena i en växt, var 6 liksom vid Wichuras försök. Inalles fick han 653 buskar efter 49 hybridiseringar.

De primära hybriderna äro vanligen i habituelt afseende intermediära mellan föräldrarna. I vissa fall närma sig några karaktärer till den ena arten, andra till den andra arten; det blir ett mosaikliknande tillstånd. En likartad morfologisk egenskap (t. ex. glatthet) är i vissa fall dominerande, i andra recessiv. Närvaron af en hämningsfaktor lämnar förklaringen härtill. Den partiella hårigheten hos hybriderna *viminalis* \times *daphnoides* kan icke uppfattas som ett heterozygotstadium mellan hårighet och kalhet, såsom salicologerna mena, utan är en själfständig egenskap.

Förf. har hos hybrider af *daphnoides* \times *viminalis* påträffat han- och honblommor på samma stånd med fördelningen af dessa olika blommor enligt typen för en sektorialchimär. — Genom korsning af två diandriska *Salices* kan man åstadkomma den mycket påfallande egenskapen af monandri, som annars icke uppträder inom detta släkte. — Ett annat individ kan betraktas som en chimär, sammansatt af tre komponenter näml. en honlig med bikapsulära blommor, en hanlig med diandriska blommor och ofta sammanvuxna ståndarblad och en hanlig med monandriska blommor.

Afkomman af hybriderna *caprea* \times *viminalis* har förf. noga studerat i talrika exemplar, emedan Wichura, som ansett art-hybrider för konstanta, anfört just denna hybrid som konstant. I andra generationen erhöi förf. många individ, som visade sig variera mycket t. ex. i växtsätt och arkitektoniskt utseende. T. o. m. en *repenstyp* uppträdde. Bladen varierade mycket, kunde blifva dubbelt så stora som vanliga *caprea*-blad, med längden af *viminalis* men bredden af *caprea*; hos andra buskar kunde bladen bli korta. Bladen hos en form hade största bredden ofvan midten, hvilket hvarken *caprea* eller *viminalis* har, men väl *cinerea*. Äfven bladfärgen erinrade om *cinerea*. Variationerna låta förklara sig genom de vanliga mendelska lagarna. Så t. ex. har *caprea* två faktorer för bladbredden, *viminalis* en faktor för bladlängden.

I andra generationen af *repens* \times *viminalis* \times *repens* uppträdde ett utomordentligt starkt extravagant individ, som i morfologiskt utseendeliktade *Amerinagruppen* (t. ex. *babylonica*). Förf. vill kalla den *S. amerioides*. Busken har ännu icke blommat.

Det tyckes bli mycket svårt att utleta föräldrarna till en påträffad vildtväxande buske, som liknar *S. aurita* och *cinerea*. Den kan enligt förf. vara en hybrid af dessa två arter, men den kunde också härstamma af en korsning (*viminalis* \times *caprea*) \times *cinerea*.

Grupp- och artbegränsning inom släktet Atriplex.

AV GÖTE TURESSON.

Försöker man bringa reda i det virrvarr av olika typer, som kunna ingå i ett naturligt Atriplexbestånd, stöter man ofta på stora och till synes oöverstigliga svårigheter. Den lätthet, varmed arterna synas hybridisera inbördes, i förening med en anmärkningsvärd modifikationsvidd hos de olika formerna gör artbegränsningen svår och vansklig. I avsikt att lösa några av svårigheterna påbörjade jag våren 1916 anläggandet av en Atriplexodling. Under de sista två åren har denna ökats rätt betydligt och är numera förlagd till Ärftlighetsinstitutionen i Åkarp. Några påtagligare resultat ha naturligtvis ännu icke vunnits, men behovet och nödvändigheten av en naturligare gruppering än den, som är gängse i våra systematiska handböcker beträffande de olika formerna inom släktet, har gjort sig alltmer gällande.

Att, som åtskilliga författare gjort, vid gruppindelningen lägga huvudvikten på förgrening, bladform och andra s. k. habituskaraktärer, bidrager ingalunda till att bringa reda i oordningen. Tidigare försök gå mestadels i denna riktning (så BABINGTON i Manual ed. 3, MOQUINTANDON i De Candolles Prodrômus). FRIES (Summa Veg. Scand. I) slår in på en annan väg och försöker grunda gruppindelningen på frökaraktärer, i det han uppdelar *Patulae* i 1. *Rhytispermae*: seminibus rugosis opacis (*A. Bab.*, *hast.*, *latifolia*) samt 2. *Lamprospermae*: seminibus laevibus nitidis (*A. deltoidea* Bab., *longipes* Drej., *prostrata* Bouch., *patula* och *litoralis*). Värdet av denna gruppering faller på hans egna ord, då han framhåller dessa karaktärers inkonstans (Bot. Not., 1858). C. A. WESTERLUND (Sveriges Atriplices, Lund 1861; Linnaea,

1876) vänder i stort sett tillbaka till den tidigare gruppindelningen, baserad på det vegetativa systemets karaktärer. Han utgår, som han själv säger, icke från någon viss karaktär, utan grupperar formerna alltefter deras »olika skaplynne» och efter »total-uttrycket» av samtliga karaktärer. Detta gör han förmodligen under trycket av J. LANGES auktoritet. Denne har ett pessimistiskt uttalande om de olika karaktärernas konstans i sin flora, (Haandbog i den Danske Flora), där det heter: »De vigtigste Kjendetegn hentes fra ♀ Blomsterdaekket, Frugten og Frøet samt Bladenes Form og Indskaering, men da selv intet av disse organer er aldeles konstant indenfor hver enkelt Art, er en fyldestgjørende Beskrivelse av de typiske Arter og deres mest ejendommelige Udviklingsformer saare vanskelig.»

Möjligheten av att skenet kan bedraga tyckes icke hava föresvävat C. A. WESTERLUND. Som en följd av samma okritiska förfarande måste man betrakta behandlingen av vissa former i våra mera modärna florer, såsom ASCHERSON-GRAEBNER och NEUMAN-AHLFVENGREN.

Har man haft Atriplexformer i odling någon tid, märker man snart, hur onaturlig den klassificering måste bli, som baseras på bladform, fruktskärm etc. Kommer t. ex. en halofytisk strandform under kulturbetingelser, förändrar den sig ofta i så hög grad, att det blir svårt nog att finna habituslikheter mellan densamma och den ursprungliga formen. Att variationen vid fortsatt odling av de olika typerna beror av genetiska differenser är emellertid lika oomtvistligt.

Vid mina egna försök att ernå en naturlig gruppering av Atriplexformerna har jag tagit särskild hänsyn till fröets utseende och speciellt till radikulans form och läge. Radikulans utseende differerar mycket påfallande hos de olika arterna, och en gruppindelning baserad på karaktärer hämtade från detta organ erbjuder enligt min mening goda riktlinjer för vidare systema-

tisering. Den ende mig bekante författare, som omnämnt radikulans utseende hos de olika arterna, är C. A. MEYER (i *Ledebours Flora Altaica*, 1833). Några detaljer anföras emellertid icke, det heter: *radicula basilaris* vel *lateralis adscendens* (för *A. pat.*), eller i största korthet: *radicula adscendens* (för *A. lit.*) o. s. v. Vi skola i det följande närmare undersöka hur olika arter förhålla sig i detta avseende.

LANGE uppställde 1859 en särskild grupp, *Obionopsis* (ASCHEKSON-GRAEBNERS sect. *Sclerocalymma*), till vilken han förde *A. rosea* och de arter, som ha en till mitten broskartad och sammanvuxen fruktskärm. *Atriplex Babingtonii* föres av honom liksom av många andra till sect. *Teutliopsis*, som har fruktskärmen örtartad och endast vid basen sammanvuxen. Fruktskärmen hos *A. Bab.* är som bekant vid basen broskartad och ofta sammanvuxen till mitten. Arten uppfattas därför av LANGE och andra som en förbindelseled mellan sect. *Obionopsis* och sect. *Teutliopsis*. Undersöker man radikulan hos nämnda art (efter att först ha avlägsnat det membranösa perikarpiet), finner man, att den sträcker sig lateralt till och oftast över fröets mitt. Detsamma är förhållandet hos alla de arter tillhörande sect. *Obionopsis*, som jag undersökt (*A. roseum*, *farinosum*, *laciniatum*). Då med undantag av *A. Bab.* alla våra till sect. *Teutliopsis* hörande former av grupperna *Hastatae* och *Patulae* ha en radikula, som aldrig sträcker sig över fröets mitt, synes det mig lämpligt att från sect. *Teutliopsis* avskilja *A. Bab.* och hänföra den till sect. *Obionopsis*.

Största intresset knyter sig till sect. *Teutliopsis*, som omfattar det största flertalet av våra inhemska *Atriplex*-former. WESTERLUND indelade denna sect. i tvenne grupper, *Hastatae* och *Patulae*. Till den förra förde han *latifolia*- och *hastata*-formerna, till den senare *patula*- och *stipitata*-formerna. Alla de av mig undersökta typiska *A. latifolia*- och *hastata*-formerna ha en radikula

av mycket karaktäristiskt utseende. Den är på en längre eller kortare sträcka jämbred och merändels utåtriktad (ytterkanten ofta rak). Hos typiska *A. patula*-former har radikulan ett helt annat utseende. Den är kort och tjock samt hastigt avsmalnande och merändels tydligt utåt-inåtkrökt (ytterkanten oftast jämnt avrundad). Då ett större antal fullmogna frön från de båda typerna tages till jämförelse, framträder denna olikhet i radikulans utseende snart nog. Alla de exemplar av *Atriplex patula* L, som jag varit i tillfälle att undersöka (från de skandinaviska länderna, Tyskland, England, Frankrike, Österrike och Ungern) visa en med avseende på radikulans form mycket vacker överensstämmelse. Där emot visa de till *A. stipitata* Westerlund hörande formerna, som av auctor föras till gruppen *Patulae*, en med *A. hastata* och *A. latifolia* överensstämmande radikula. *Stipitata*-formernas samhörighet med denna senare grupp synes därför i hög grad sannolik, oaktat de genom bladformen mera överensstämma med *A. pat.*, vilket också föranledde WESTERLUND att föra dem till denna grupp. I den nyare litteraturen föras de dock, om de överhuvud upptagas, till *Hastatae* (ex. *Ascherson-Graebner*).

Möjligheten av att kunna från varandra skarpt begränsa grupperna *Hastatae* och *Patulae* underlättar i hög grad systematiseringen av dessa former. Orsaken till den namnförbistring och villervalla, som är ett av släktets mest utmärkande drag, beror till största delen på den ständiga sammanblandningen av *Patulae* med *Hastatae*. Detta faktum förklarar också, hur det varit möjligt, att en av de mest karaktäristiska arterna inom släktet, eller rättare sagt, ett helt komplex av sinsemellan närstående former, kunnat undertryckas eller degraderas till former av *A. latifolia* och *A. patula*. Jag menar det formkomplex ur vilket MERTENS och KOCH (Deutschlands Flora, 1826) först bröto ut några former,

som de beskrevo under namn *A. angustifolia crassa* och *A. a. succullenta*, och som nu åter fått aktualitet genom publicerandet av *A. praecox* Hülphers i LINDMANS nya flora (Svensk Fanerogamflora, 1918). En karaktäristisk form av detta komplex beskrevs för första gången som art av DREJER (Flora excursoria Hafniensis, 1838) under namn av *Atriplex longipes*. Diagnosen lyder: »fol. inf. hastato-triangularibus elongatis subintegerrimis super. oblongis, flor. interrupte spicatis foliatis defloratis longe pedunculatis, per. lac. hastato triangularibus basidentatis (dentibus acuminatis) dorso elevato nervosis». DREJER var tveksam om dess artberättigande och uppfattade den närmast som en mellanform mellan *A. latifolia* och *A. hastata*.

Då jag våren 1916 började insamla levande material för min *Atriplex*kultur, påträffade jag på åtskilliga lokaler utmed skånska kusten en form, som genom sin tidiga blomning (redan i Maj) avvek från allt annat, jag förut sett. Fullvuxna exemplar (i Juli) på dessa lokaler visade stor likhet med den av HÜLPHERS beskrivna *A. praecox* och avveko knappt från nämnda art mer än genom sin släta, upphöjt nerviga fruktskärm. I kulturerna 1917 och 1918 visade denna form en från den ursprungliga strandformen högst avvikande habitus. Den tidiga blomningen och de köttiga bladen bibehölls fortfarande, men fruktskärmen metamorfoserades till största delen och blev bladig. Det hos den ursprungliga formen nästan omärkliga under fruktskärmen sittande skaftpartiet tillväxte och uppnådde ofta en längd av 3 cm. Den under kulturbetingelserna utvecklade formen stämmer nu på det närmaste med originalexemplaren av DREJERS *A. longipes* samt med den avbildning av denna art, som LANGE lämnat i Flora Danica. Liknande former kan man finna på den feta strandgyttjan vid Lomma, en lokal, som nära överensstämmer med Flaskekroen vid Köpenhamn från vilken DREJERS originalexemplar stamma.

Det kan väl icke råda något tvivel om, att Hülphers tidigblommande *A. praecox* står *A. longipes* mycket nära. Genom radikulans form överensstämmer den ävenledes med *A. longipes*. Båda äro i detta avseende skarpt skilda från *A. patula*.

Om *longipes*-komplexet såsom sådant skall beläggas med ett artnamn har givetvis det artnamnet prioritet, som först tilldelades någon detta komplex tillhörande form. *Atriplex longipes* Drejer torde i så fall böra upptagas.

Under tidernas lopp ha *A. longipes*-formerna i literaturen genomgått de mest växlande öden. Efter DREJER och MERTENS-KOCH fördes de tillsammans med en hel del otvivelaktigt hybridogena former till *A. stipitata* av C. A. WESTERLUND. LINDBERG kallar dem *A. pat. erecta f. salina* (in sched.). K. JOHANSSON beskriver (K. Sv. Akad. Handl., 1899) en hungerform från Gottland tillhörande detta komplex under namn av *A. pat. f. globosum*. Det, jag sett av *A. pat. f. hololepis* Fenzl. tillhör likaså detta komplex. ASCHERSON-GRAEBNER upptager vissa hithörande former dels under *A. patula* (ex. JOHANSSONS *A. pat. globosum*-form och MERTENS-KOCHS *A. angustif. crassa*-form) dels såsom misstänkta missbildningar under *A. latifolia*, DREJERS *A. longipes* och WESTERLUNDS *A. stipitata*. NEUMAN-AHLFVENGRENS behandling av *A. patula* är mycket bristfällig. *A. prostrata* Bouch. är en av de mest karaktäristiska *Hastatae*, och deras *A. pat. sarcophyllum* (åtminstone det, jag sett under detta namn) är en typisk representant för *A. longipes*-komplexet.

Som synes, ha *longipes*-formerna i de flesta fall uppfattats som former av *A. patula* och detta uppenbarligen på grund av likhet i bladform. Det bör emellertid betonas, att *A. patula* L är en typisk inlandsväxt, som endast undantagsvis och då nästan alltid på rudera och avskräde anträffas på stränderna. I sällsynta fall

hybridiserar den här med *A. latifolia* och *A. litoralis*. *Longipes*-formerna däremot äro rena halofyter bundna vid havsstränderna. Såsom sådana äro de t. o. m. mera typiska än *A. latifolia*-formerna, i det att de på exponerade kuster gå ned i den yttersta strandzonen, då däremot *A. latifolia*-formerna ofta äro psammofyter och tångformer.

I inlandet påträffas *longipes*-former bundna vid salt-sjöar (t. ex. vid Neusiedler See, Ungern). Det framgår härav, att *longipes*-komplexet är en icke blott systematiskt utan också ekologiskt skarpt avgränsad grupp.

Vetenskapsakademien d. 4 dec. 1918. Af prof. PETERSSON redogjordes för innehållet i en afhandling af hälsövningsnämndens i Stockholm botanist dr. H. HUSS »Bakteriologiska undersökningsmetoders användbarhet vid bedömning af ett vattens renhetsgrad» och blef denna afhandling antagen till införande i Arkiv för Botanik eller Handlingarna. — Beskowska stipendiet 1,000 kr. tillerkändes fil. lic. G. TÄCKHOLM för cytologisk-embryologisk undersökning öfver Rosasläktet, afsedd att äga rum vid Stockholms Högskolas botaniska institut.

Den 8 jan. 1919. Prof. J. ERIKSSON framlade manuskripten af en af honom författad afhandling med titel »Zwei russische Gymnosporangien» och redogjorde i korthet för dess innehåll. Prof. TH. G. HALLE anmälde för intagande i akademiens skrifter en afhandling af dr. ERNST ANTEVS »Die liassische Flora des Hörsandstein».

Den 22 jan. Till införande i Arkiv f. Bot. antogos följande två afhandlingar af docenten E. NAUMANN: »Notizen zur Biologie der Algen. I. Über die Ausfällung des Eisenshydroxyds bei einer Art der Gattung Lyngbya», och »Notizen zur Systematik der Algen. I—V».

Fysiografiska sällskapet d. 15 jan. Prof. M. WEIBULL framlade resultatet af egna undersökningar öfver svensk tång.

Döde. Den 10 okt. 1918 JOSEPH YOUNG BERGEN i Cambridge, Mass., f. d. 22 jan. 1851. — D. 3 okt. 1918 ANNE CASIMIR PYRAMUS DE CANDOLLE vid Genève, f. d. 10 jan. 1836. — Den 3 okt. 1918 CHARLES OGILVIE FARQU-

HARSON i Nigeria. — D. 18 okt. 1918 Sir EDWARD FRY å Failand vid Bristol, 90 år. — Finansrådet dr. KARL PREISECHER i Wien.

Meddelande.

Sedan ett restlager af Bot. Notiser, årg. 1857 och 1858, blivt anträffadt å en vind i G:a Chemicum, Upsala, kunna de, som hafva behof af endera eller båda af sagda årgångar **för komplettering af serie**, i mån af tillgång, erhålla sådan resp. sådana sig tillsända mot postförsk. (pris kr. 3 pr. årg. + exped. kostnad kr. 0.47). Årg. 1857, som föreligger i större antal ex., kan af dertill hugad, på samma villkor, tillsvidare erhållas äfven **utan** syfte af seriekomplettering; innehåller bl. a. af E. Fries: Linnéanska botanikens förhållande till den nuvarande, öfver parthenogenesisen hos växterna, bidrag till några svenska växters synonymik och Om olika grader i vilda växters infödingsrätt; uppsatser om släktena *Utricularia* (R. Hartman) *Lepigonum* (N. C. Kindberg), *Eriophorum* (N. J. Andersson), *Sparganium* (Th. M. Fries) m. m.

Rekvision ställes till undertecknad Mörner, adress: Upsala. Instyltande försäljningsavgifter komma att oafkortade öfverlemnas till Bot. Sektionens i Upsala Elias Fries-stip. fond.

Robert E. Fries.

Carl Th. Mörner.

Ett skandinaviskt herbarium till salu.

Aflidne läroverksadjunkten P. W. Strandmarks herbarium, bestående af c:a 8 å 10,000 exemplar, uppfästade på hvitt papper, är till salu. Herbariet förvaras i Helsingborg.

Hågade spekulanter torde hänvända sig till

G. Strandmark,

Jörgen Kocksgata 2, Malmö.

Innehåll.

- LUNDEGÅRDH, H., Ekologiska och fysiologiska studier på Hallands Väderö. II. Till kännedom om strandväxternas fysiologi och anatomi. S. 1. Summary. S. 35.
- TURESSON, G., Grupp- och artbegränsning inom släktet *Atriplex*. S. 41. Smärre notiser. S. 39, 40, 47, 48.

Till tidskriftens medarbetare.

Manuskripten böra vara tydligt skrifna (helst maskinskrifna) samt noga genomsedda, äfven beträffande skiljetecknen, för undvikande af korrekturändringar mot manuskriptet. Omkostnader för korrekturändringar mot manuskriptet bestridas af författaren.

Förf. erhåller 50 separater, om uppsatsen är längre än 1 sida.

Separater ur Botaniska Notiser till salu.

I Botaniska Notiser 1901 annonserades separater ur dem till salu. Af dessa finnas numera endast ett fåtal kvar. Af många uppsatser i de sedan dess utgifna årgångarna af tidskriften finnas separater till salu. Priset beräknas efter 2 öre pr. sida och 25 öre pr. plansch förutom porto och postförskottsafgift. Endast ett eller några få exemplar finnas af hvarje uppsats.

Af **Botaniska Sektionens af Naturvetenskapliga Student-sällskapet i Upsala Förhandlingar 1883—1895** finnas mer eller mindre fullständiga exemplar till salu för 10 kr., 7,50 kr., 3 kr.

Af **Botaniska Sällskapet i Stockholm Förhandlingar 1895—1906** finnas mer eller mindre fullständiga exemplar till salu för 5 kr., 4 kr., 3,50 kr.

Under jul- och sommarferierna expedieras inga separater.

Rekvision sker hos

Utgifvaren af Botaniska Notiser, Lund.

Bokhandelspriser å

BOTANISKA NOTISER utg. af K. F. THEDENIUS, årg. 1854—1856 å 1 kr.

BOTANISKA NOTISER utg. af OTTO NORDSTEDT, årg. 1871—1874 å 1 kr. 50 öre. 1875—1878 å 1 kr. 75 öre, 1879—1886 å 2 kr. 25 öre, 1887—1905 å 4 kr., 1906—1911 å 5 kr. och följande å 6 kr.

Nyare bidrag till kännedomen om Gotlands Kärlväxtflora af K. JOHANSSON. Pris 1 kr.

Porträtter i ljustryck af J. G. AGARDH och af BENGT JÖNSSON å 50 öre.
