

Notes on the ab initio cellular Endosperm.

by K. V. OSSIAN DAHLGREN.

In a treatise on the »Embryo Sac and Embryo of *Pentstemon secundiflorus*» EVANS (1913, p. 431) has lately stated: »Without resting after the fusion with the sperm, the endosperm nucleus by a series of divisions forms a large number of nuclei, which migrate to the chalazai end of the sac and there become peripherically placed. Simultaneous with the formation of the free endosperm nuclei the narrowed end of the sac begins to increase in size very rapidly, so that it soon surpasses the micropylar end in diameter (fig. 8).» This decided statement on the occurrence of free endosperm nuclei was of course very surprising and led to my undertaking a personal investigation of a species of *Pentstemon*. In default of *P. secundiflorus*, which was unobtainable, I killed material of *P. barbatus* in fluids of various composition.

The investigation is rendered somewhat difficult owing to the occurrence of a great quantity of starch in the embryo sac. EVANS has found grains also. I succeeded however, as expected, in proving that the division of the polar fusion nucleus is accompanied by the formation of two cells. The unretouched photograph, fig. 1, shows this fact. The endosperm formation agrees consequently with other investigations of the *Scrophulariaceae* previous to EVANS, and I am convinced that his observations of *Pentstemon secundiflorus* are erroneous. This view is further confirmed by the fact

that EVANS has given no illustration of free endosperm nuclei, and was evidently not even aware that the occurrence of the latter in a plant belonging to the *Scrophulariaceae* would be most remarkable.

* * *

The necessity of correcting EVANS' error provides me with an opportunity for going somewhat further

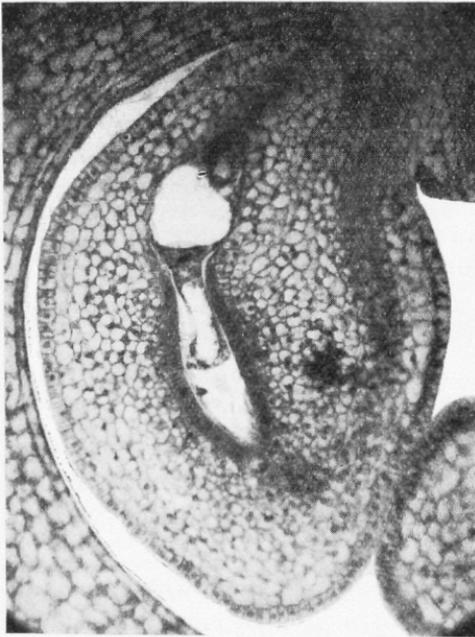


Fig. 1. *Pentstemon barbatus*. Two-celled endosperm. The first wall has formed in the narrow part of the embryo sac. $\times 150$.
K. FRANK photo.

into the question of the cellular endosperm type («Endospermbildung durch sukzessive Zellteilung»). In the year 1913 SAMUELSSON gave (p. 136 and following) in an interesting work, a comprehensive description of the occurrence of the cellular endosperm. In the following year a paper on the endosperm formation in the Angiosperms in general was published by EMMA JACOBSON-STIASNY. This latter work is entirely founded on

studies of the literature, but the subject is unfortunately not treated with the same critical penetration that distinguishes SAMUELSSON'S paper.

I seize this occasion of furnishing a list of the plants

in which the cellular type of endosperm-formation has been met with during the decade that has nearly elapsed since the publication of SAMUELSSON'S work. In addition to this I give some facts overlooked by this author as well as some incidental observations of my own.

Myzodendraceae: *Myzodendron punctulatum* (SKOTTSBERG 1913, p. 28).

Loranthaceae: ? *Dendrophthora opuntioides*, *D. gracile*. YORK'S description (1913) of the conditions of the embryo sac nuclei and the development of the endosperm and the embryo from a common »proembryo» is probably incorrect. ERNST (1914) has shown that in *Balanaphora* the embryo does not originate from the endosperm, as has been asserted. YORK'S »proembryo» — in *D. opuntioides* given as deriving from the egg nucleus, and in *D. gracile* from the »polar nuclei» — being all along cellular, it is probable that the endosperm in this case is of the cellular type.

Balanaphoraceae: *B. elongata*, *B. globosa*. The assertion of an endosperm cellular from the outset of its development has lately been verified by ERNST (1914, p. 137).

? *Helosis guyanensis*. Of this plant UMIKER (1920, p. 42) writes: »Leider kann ich nicht bestimmt sagen, welchem Typus *Helosis* angehört, weil mir Stadien von der ersten Kernteilung his zum mehrzelligen Endosperm fehlen». Seven pages further on in his summary he says, however, that the endosperm development proceeds »durch freie Kernteilung mit nachfolgender simultaner Zellbildung». CHODAT'S and BERNHARD'S (1900) figs 10 and 11 make it however highly probable that in this plant we have an endosperm cellular from the outset.

Chloranthaceae: *Hedyosmum nutans*, *H. arborescens* (EDWARDS 1920, p. 418).

Aristolochiaceae: *Aristolochia clematitis*, *Asarum europaeum*. HOFMEISTER'S statements on these plants have of late been verified by KRATZER (1918, p. 317) and by EMMA JACOBSSON-STIASNY (1918, p. 10).

Magnoliaceae: *Magnolia virginica*. (MANEVAL 1914, p. 4).

Hydrostachyaceae: *Hydrostachys imbricatus*. (PALM 1915, fig. 13, p. 61). The very earliest endosperm stages have not been investigated, but as PALM points out, there can

hardly be any doubt of the first division of the primary endosperm nucleus having been accompanied by a cell division.

- Crassulaceae: ? *Sempervivum* sp. (EMMA JACOBSSON-STIASNY 1913, pp. 3 and 7). — See below!
- Saxifragaceae: *Heuchera sanguinea*. (GÄUMANN 1918, p. 268; 1919, p. 289). GÄUMANN, it is true, writes *H. »purpurea»*. I know however that *H. sanguinea* is intended.
- Aquifoliaceae: *Ilex aquifolium*. (SCHÜRHOFF 1922, p. 378).
- Loasaceae: HOFMEISTER'S statement's that an endosperm, cellular from the outset, is found in plants belonging to this family have been confirmed by KRATZER (1918 p. 323, figs. 52, 54 and 55).
- Begoniaceae: *Begonia Froebeli*. SOLTWEDEL (1881, p. 348) says of this plant that endosperm formation generally entirely fails to take place, adding: »Nur sehr selten kam es vor, dass die Mutterzelle des Endosperms sich in zwei Tochterzellen theilte».
- Cornaceae: *Aucuba japonica*. PALM and RUTGERS (1917, p. 125) write of this plant: The youngest endosperm seen, contained already sixteen nuclei, each of which was separated from its neighbours by delicate cell walls. The arrangement of the cells gives the impression that the content of the embryo sac has undergone regular division by means of walls since the starting of endosperm formation.»
Cornus sp. According to HORNE (1909, p. 318) probably cellular endosperm.
- Nyssaceae: *Davidia involucrata*. According to HORNE (1909, p. 318): »It would appear that the endosperm is a walled tissue ab initio.»
- Ericaceae: *Pieris japonica*. (PELTRISOT 1904, fig. 50).
Vaccinium corymbosum (STEVENS 1919, p. 466). — See however below!
Kalmia latifolia. (STEVENS 1919, p. 468).
- Ebenaceae: ? *Diospyros virginiana*. Miss STELLA HAGUE (1911, fig. 22) illustrates a cellplate after the first division. It may therefore possibly here be a case of cellular endosperm. WOODBURN (1918, p. 383) however speaks of free nuclei in parthenocarpous fruits.
- Oleaceae: *Syringa vulgaris*. (STOLT 1921, p. 53), *S. Josikaea* (the author).

- Buddleiaceae: *Buddleia curvifolia* (DOP 1913); *B. Lindbergiana*. (DAHLGREN 1922, p. 78).
- Menyanthaceae: *Menyanthes trifoliata*,
Villarsia reniformis. (STOLT 1921, p. 46).
- Verbenaceae: ? *Avicennia officinalis*. (TREUB 1883). Judging by fig. 16, plate XIV, an endosperm cellular from the outset is certainly present here. The text (p. 81) only says that after fertilization an embryo sac »occupé par quelques cellules» is to be found.
- Labiatae: *Scutellaria galericulata* (p. 6),
Prunella vulgaris (p. 11),
Satureja vulgaris (p. 15),
Thymus ovalis (p. 18),
Salvia pratensis, *S. glutinosa* (p. 20),
Galeopsis bifida, *G. speciosa*, (p. 26), *G. Ladanum* (fig. 25)
G. angustifolia (p. 35),
Stachys silvatica (p. 45, all according to SCHNARF 1917).
- Solanaceae: *Petunia nyctaginiiflora* (the author).
Salpiglossis variabilis (the autor).
- Scrophulariaceae: *Pedicularis sceptrum carolinum*. (LUNDQUIST 1915, p. 558).
Striga lutea (MICHELL 1915, p. 127).
Scrophularia marylandica (SCHERTZ 1919, p. 446).
Pentstemon barbatus (the author).
- Martyniaceae: *Martynia louisiana* (FLORA ANDERSON 1922, p. 151).
- Gesneriaceae: *Streptocarpus* (either *polyanthus* or *Rexii*) (HIELSCHER 1879, p. 21).
- Plantaginaceae: *Plantago media* (SCHNARF 1917, p. 5).
- Caprifoliaceae: *Sambucus* sp. HORNE (1909, p. 318) has observed an eight-celled endosperm.
- Valerianaceae: *Centranthus macrosiphon*,
Valeriana officinalis,
Valerianella olitoria, *V. rimosa*,
Fedia cornucopiae,
Patrinia rupestris, 16 cells, however, the youngest stage observed in this plant (ASPLUND 1920, p. 47).
- Stylidiaceae: *Stylidium adnatum* (DAHLGREN 1920, p. 512).
- Calyceraceae: *Acicarpa tribuloides* (DAHLGREN 1915, p. 187).
Calycera crenata (the autor). I thank Docent E. ASPLUND, for killed material.
- Compositae: *Lactuca muralis*, *L. scariola*,
Reichardia tingitana,

- Chondrilla juncea* (DAHLGREN 1920, pp. 484, 485, 486, 490).
Cichorium intybus (CARANO 1915, p. 292).
Crepis biennis (SCHNARF 1919, p. 11).
Taraxacum platycarpum (OSAWA 1913, fig. 77), *T. arcticum* (DAHLGREN 1920, p. 491), *T. »officinale»* (HABERLANDT 1921, fig. 1, p. 866).
Hieracium flagellare (ROSENBERG 1907, fig. XI A), *H. aurantiacum* (SCHNARF 1919, p. 5).
Eupatorium glandulosum (HOLMGREN 1916, p. 268 and 1919, p. 97).
Ageratum mexicanum (DAHLGREN 1920, p. 492).
Erigeron philadelphicus (LAND 1900, p. 258), *E. aurantiacus* (DAHLGREN 1920, p. 493).
Bellis perennis (CARANO 1915, p. 259).
Solidago scrotina, *S. canadensis*,
Conyza ambigua (CARANO 1921, p. 188).
Gnaphalium undulatum (DAHLGREN 1920, p. 406).
Helianthus annuus (CARANO 1921, p. 188).
Galinsoga parviflora,
Bidens tripartita,
Tagetes signatus,
Senecio vulgaris,
Tussilago farfara (DAHLGREN 1920, pp. 497, 500, 504, 595).
Calendula arvensis (CARANO 1915, p. 273), and in all probability a considerable number of others (see DAHLGREN 1920, p. 510 and PALM 1922, p. 93).
Araceae: *Arum maculatum* (ROSE JACOBSON-PALEY 1920, fig. 2).
Arisarum vulgare (ROSE JACOBSON-PALEY 1920, p. 87).

A certain amount of difficulty is often met with in the attempt to determine the endosperm formation at the earliest stages. An unfortunate action of the killing fluids may destroy the delicate primary endosperm cells and thus give the impression that we have free nuclei in a common plasma mass. This is probably the reason why the endosperm cellular from the outset has been overlooked e. g. in *Compositae* and *Ericaceae*. As above mentioned the abundant presence of starch in *Pentstemon* probably hindered EVANS from rightly interpreting the conditions in this plant.

The endosperm formation has on the whole recei-

ved somewhat scant attention in embryological papers, in spite of frequently being of great morphological interest and no small systematic significance. The endosperm type is, as has already several times been pointed out, characteristic for most of the *Sympetalae*¹. — SAMUELSSON (1913) was enabled by means of the endosperm formation to show that the family of *Empetraceae*, the placing of which has been so contested, undoubtedly belongs to the *Bicornes*. It has been generally accepted that the *Compositae* have a nuclear endosperm. My comprehensive investigations (1920) of the development of the endosperm in these plants shows however, that the cellular type is characteristic of the family in question. We thus find yet another feature — as I have already pointed out — which is common for the *Synandrae* group of families, with the exception, however, of the *Cucurbitaceae*. This exception is rather interesting as it affords a fresh confirmation of the fact that the *Cucurbitaceae* must not be considered as belonging to the *Synandrae* (they should rather be placed among the *Parietales*). — The curious endosperm type characteristic of most of the *Helobiae* families has also been observed by Miss COOK in a couple of water-lilies, representatives of the primitive subfamily *Cambomboideae*, an occurrence which is very interesting, as we have good reason for considering that a phylogenetic connection exists between the *Nymphaeaceae* and *Helobiae*. — After discussing the few cases in which we have a nuclear as well as an ab initio cellular endosperm within the same family, SAMUELSSON whose opinion I fully endorse, writes (1913, p. 142) as follows on the systematic significance of the endosperm type: »Ich glaube, dass seine Bedeutung etwa ebenso gross ist wie z. B. die Sympetalie oder Choripetalie der Blüten, die Zahl

¹ I have recently (1922, p. 80) furnished a list of the occurrence of the nuclear type in these plants.

der Integumente, der Bau des Nuzellus der Samenanlagen, Faktoren, deren Bedeutung niemand leugnet, obgleich sie in gewissen Verwandtschaftskreisen auch bei zweifellos nahe verwandten Typen erheblich wechseln. Die grossen Schwierigkeiten verschiedener Art, mit denen ein Feststellen des Endospermtypus oft verbunden ist, dürfen indessen nicht seine Bedeutung beeinträchtigen. Wenn man findet, dass das Endosperm einer Pflanze in einer Weise ausgebildet wird, die man ihrer Einordnung zufolge nicht erwarten sollte, so hat man, glaube ich, gute Gründe zu untersuchen, ob ihre Stellung wirklich völlig sicher ist. Dass man hierbei die Gesamtmorphologie der Pflanze berücksichtigen muss, und nicht ein einziges Merkmal einseitig betonen darf, brauche ich kaum hinzuzufügen.»

It is most remarkable that SAMUELSSON (1913, p. 141) found a nuclear endosperm in a Solanacé, viz. in the relatively independent *Schizanthus pinnatus*. This fact I have since been able to verify in the species mentioned, which is the more curious as, in another representative for *Salpiglossideae*, *Salpiglossis variabilis*, I have found the endosperm cellular.

STEVENS states (1919, p. 466) that in *Vaccinium corymbosum* free nuclei sometimes occur, sometimes on the contrary, cells may be found already after the first nuclear division. These statements however require confirmation. PELTRISOT (1904) thought he had discovered a nuclear endosperm in the *Ericaceae* (probably a result of the destruction of the young delicate endosperm tissues through violent contraction due to fixation in pure alcohol alone), which has later proved to be erroneous. A couple of cases are however certainly known of plants which normally have a cellular endosperm, occasionally developing free nuclei before cell formation takes place. This is the case with the apogamic *Eupatorium glandulosum* (HOLMGREN 1919, p. 97) and *Hiera-*

cium aurantiacum (SCHNARF 1919, p. 7). If the polar nuclei fuse cells are formed at the first division of the secondary nucleus; if the fusion fails to take place, the polar nuclei divide independently of each other and a short nuclear stage precedes the cellular development of the endosperm. In the likewise apogamic *Antennaria alpina*, JUEL (1900, p. 23) as we know, has not observed the development of any secondary embryo sac nucleus, each polar nucleus forming a separate spindle, so that in this case as well some free nuclei must first develop. It is evident in all these cases that the nuclear endosperm stage must be considered as a secondary condition caused by the absence of the nuclear fusion.

We find in some plants the peculiar endosperm formation which, on account of its general occurrence in the *Helobiae*, may be termed the *Helobiae*-type. At the first division of the primary endosperm nucleus two cells are formed, a smaller, situated above the antipodals, and a larger, occupying the remaining portion of the embryo sac. In the former, further nucleus and cell divisions may fail to appear, in the latter, on the contrary, numerous free nuclei form which later — as in the case of the nuclear endosperm type — may give rise to cells.

SAMUELSSON gives a summary on page 130 of his above quoted work of the plants which he knows have this endosperm type. Since then, PALM (1915 and 1922) has also treated this, but I am obliged in the following to somewhat criticize his representation. The following plants may be added to SAMUELSSON's list:

- Aponogetonaceae: *Aponogeton ulvacens*, *A. violacens*, *A. Guillofii*, *A. quadrangularis* (AFZELIUS 1920, p. 170).
 Butomaceae: *Butomus umbellatus* (HOLMGREN 1913, p. 73).
 Hydrocharitaceae: *Ottelia lancifolia* (PALM 1915, p. 14).

Juneaceae: *Distichia muscoides*,

Juncus bufonius, *J. compressus*, *J. filiformis*, *J. lamprocarpus*, *J. squarrosus*,

Luzula campestris, *L. multiflora*, *L. pilosa*, according to information given by Docent W. BRENNER, Helsingfors.

Zingiberaceae: *Amomum Daniellii* (PALM 1915, p. 25).

? *Ravenala madagascariensis*. PALM says, in a lately published work (1922, p. 60) that the *Helobiae*-type in *Ravenala* has been described by him in a work of 1915, in which, however, the author only states (p. 26) that he hopes later to be able to give an account of the endosperm.

Burmanniaceae: *Gonyanthes candia* (TREUB 1883, fig. 1 and 2), *Burmattia javanica* (TREUB 1883, fig. 61, p. 121. The basal cell in both these plants is without doubt of endospermic origin and is no antipodal).

Thismia clandestina, *T. Verstegii* (ERNST and BERNHARD 1911, p. 76).

Guttiferae: *Hypericum japonicum* (PALM 1922, p. 64), see below!

Saxifragaceae: *Chrysosplenium tetrandrum*, *C. alternifolium* (GÄUMANN 1918, p. 268; 1919, p. 296).

Saxifraga aizoides (GÄUMANN 1918, p. 269).

Verbenaceae: *Verbena striata*, *V. angustifolia* (KANDA 1920, p. 62). — See below!

Docent WIDAR BRENNER, Helsingfors, reports that he has noticed the occurrence of the *Helobiae*-type in a majority of *Juncaceae*, thereby confirming PALM's (1915, p. 26) interpretation of LAURENT's (1904) hypertrophied »antipodal» cell.

PALM (1915, p. 26) evidently accepts without question HOFMEISTER's fig. 10, (1861 plate IX) as a proof of the occurrence of the *Helobiae*-type in *Pothos* of the family *Araceae*. From the following figures, however, it seems highly probable that the development here is identical with that in e. g. *Arum* and *Arisarum*, which has been lately described by Madame JACOBSON-PALEY, i. e. a transverse wall develops first. The basal cell undergoes no further division, but in the micropylar successive cell-divisions take place (see also HOFMEISTER l. c., p. 704).

PALM (l. c., p. 27) tries to prove that the statements of numerous antipodals found in some species is due to their being mistaken for endosperm cells, arising from the basal cell of the *Helobiae*-type. In some cases (*Ananassa*) this supposition may perhaps be correct, in others not. Thus SCHÜRHOFF (1921) has lately shown

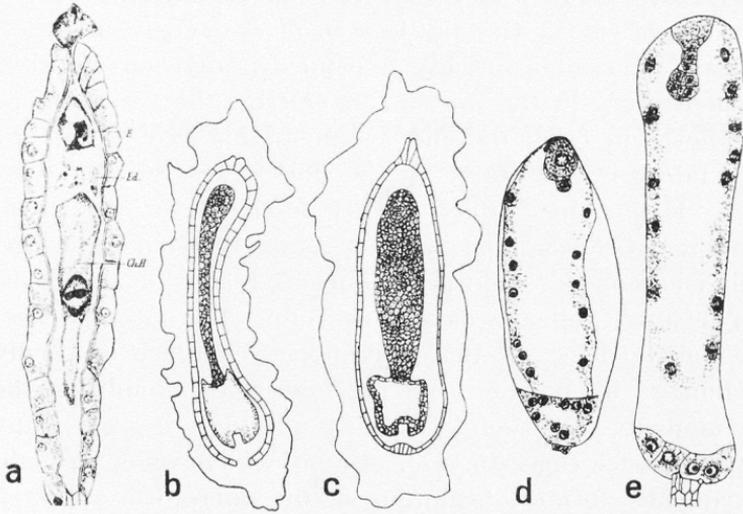


Fig. 2 a. *Sempervivum* sp. (after EMMA JACOBSSON-STIASNY 1913, Tab. II, fig. 2) — *E* = egg cell, *Ed* = endosperm cells, *ChH* = chalazal endosperm haustorium. — Fig. 2 b and c. *Francoa appendiculata*. (after GÄUMANN 1919, figs. 35 and 36) — 2 b, the apical endosperm cellular, the basal still nuclear; 2 c, cell formation has comenced in the basal endosperm. — Fig. 2 d and e. *Chrysosplenium alternifolium*. (after GÄUMANN 1919, figs. 20 and 21) — 2 d, free nuclei in the basal and apical endosperm; 2 e, cell formation in the basal endosperm.

that the numerous antipodals in *Sparganium* described by CAMPBELL (1909) are not, as PALM supposes, mistaken for endosperm cells.

The latter author also accepts *Crassulaceae* as having *Helobiae*-endosperm, relying on figures given by Frau EMMA JACOBSSON-STIASNY. JUEL described the

Helobiae-endosperm in *Saxifraga* (fig. 3) already in 1907, and it is evident that PALM has thereby been drawn into affirming that the same conditions are to be found in the *Crassulaceae*, which are allied to the *Saxifragaceae*. In the latter family, however, the endosperm conditions vary greatly (GÄUMANN 1919, see below), nor can EMMA JACOBSSON-STIASNY's fig. 2, tab. II, reproduced here (fig. 2 a), point to a *Helobiae*-endosperm. It appears impossible for any free nuclear divisions to have taken place in the micropylar (*Ed*) of the two primary endosperm cells; the endosperm in this case has almost certainly been cellular all the time.

KANDA has lately (1920) described an endosperm of the *Helobiae*-type in the genus *Verbena*. The first division of the endosperm nucleus results in two cells. The lower cell acts as a haustorium. The author writes: »The nucleus of the micropylar chamber gradually changes its position, moving toward the middle of the chamber, and soon afterwards produces a great many free nuclei (figs. 46, 47), around which walls are subsequently formed, beginning at the micropylar end». I feel highly sceptical in regard to this statement especially as KANDA himself does not appear at all aware of the unexpected and remarkable in his statements. In addition to this, HOFMEISTER, whose reports on endosperm formation in general are surprisingly correct, has already by *Verbena officinalis* noticed an endosperm which is cellular all the time.

The investigations of some *Saxifragaceae* carried out in Uppsala by GÄUMANN are of quite unusual interest, as in these plants various types of endosperm are found, which lend themselves, however, to arrangement in an excellent series showing the origin of the *Helobiae*-type and its transition to the allthrough cellular type. In *Francoa* numerous free parietally situated nuclei develop. The basal portion of the embryo sac widens by

degrees and cell formation takes place here much later than in the remaining part of the embryo sac. Fig 2 b shows a cellular endosperm with as yet free nuclei in the widened basal end. Fig. 2 c represents a later stage, where cell formation has also set in in the basal portion, which finally fills with a loose tissue, the cells of

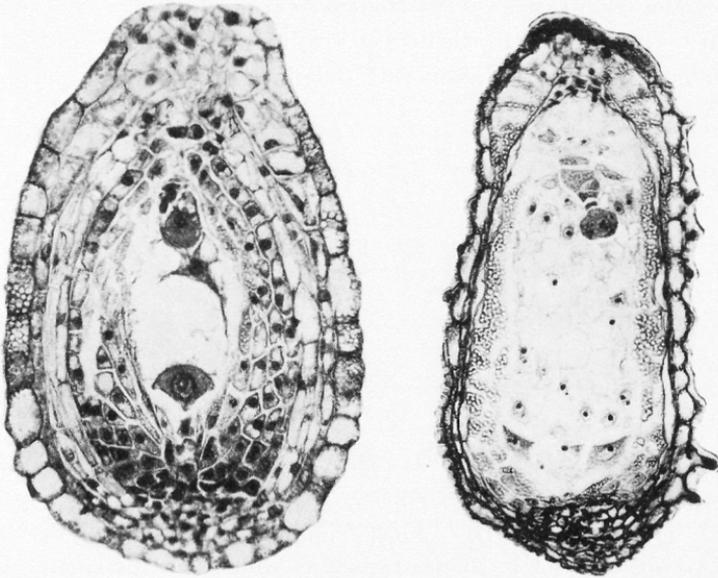


Fig. 3 a and b. *Saxifraga granulata*. — Fig. 3 a. The basal endosperm cell established. $\times 200$. — Fig. 3 b. Later stage. The basal endosperm area is light to recognize from the now cellular central one. $\times 135$. — O. JUEL photo.

which are less rich in content than those of the apical endosperm. The latter finally displaces the basal endosperm entirely. — In *Saxifraga* (fig. 3 a and b) and *Chrysosplenium* (fig. 2 d and e) in contrast to what is the case in *Francoa*, two cells develop at the first division of the endosperm nucleus, of which the smaller in the antipodal end produces the so-called basal endosperm. In the large apical cell numerous free nuclei develop. In *Saxifraga granulata* (JUEL 1907, p. 21) four

nuclei form in the basal cell, in *Chrysosplenium alternifolium* (fig. 2 d) eight, and in *Saxifraga aizoides* (GÄUMANN 1918, p. 269) above twenty such nuclei arise previous to cell formation. The basal endosperm in mature seeds of the latter consists of about 300 cells. Development in *Saxifraga* and *Chrysosplenium* clearly follows the *Helobiae*-type. — In *Heuchera sanguinea* (= *H.* »*purpurea*« according to GÄUMANN) as in the above mentioned genera, a basal smaller cell develops, as well as a lar-

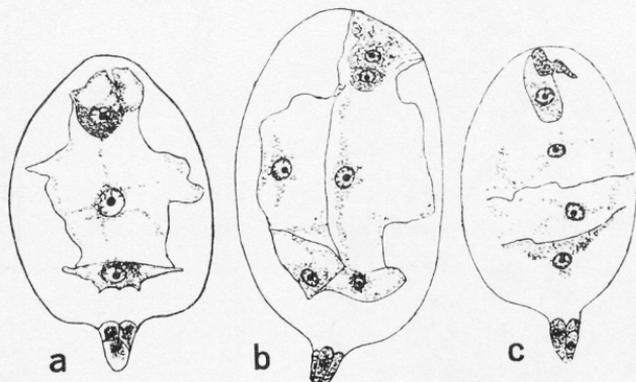


Fig. 4 a b and c. *Heuchera sanguinea*. (after GÄUMANN 1919, fig. 7) — 4 a, The embryo sac divided into two cells. 4 b, In the larger as well as in the smaller basal cell the ensuing nuclear divisions are henceforth always accompanied by cell division. 4 c, Unusual arrangement of the wall in the larger cell.

ger one which occupies the remaining portion of the embryo sac. (fig. 4 a) We do not however here find any *Helobiae*-type; all the subsequent nuclear divisions being immediately followed by cell divisions (fig. 4 b and c). It is at first possible to see which of the endosperm cells have been produced by the basal cell — they are namely richer in content than the remaining endosperm cells —, but the difference becomes more and more deleted till in the mature seed it is impossible to determine whether any special cell derives its

origin from the primary basal or from the primary apical endosperm cell.

I have thus exhaustively treated the endosperm formation in the *Saxifragaceae*, as a comparative morphological investigation clearly shows that we must here consider that out of the nuclear type (*Francoa*) the *Helobiae*-type (*Saxifraga*, *Chrysosplenium*) has arisen, which latter, through each nuclear division being accompanied by a cell division, in its turn has developed into the cellular endosperm type (*Heuchera*; note that the first wall in this case forms immediately above the antipodals, fig. 4).

SCHNARF (1914) describes a specially differentiated basal endosperm area in some species of *Hypericum*. I have noticed the same in a preparation of *Hypericum Kalmianum* containing older embryo sacs. PALM (1922), who has recently examined *Hypericum japonicum*, gives us the correct explanation of the origin of this fact. After the first division of the secondary embryo sac nucleus, one of the daughter nuclei remains in the antipodal

end, where it at first undergoes no further division; the sister nucleus, on the other hand, immediately continues dividing and gives rise to a large number of free nuclei. Subsequently the basal endosperm nucleus also divides, the nuclei thus produced lying henceforth in a dense plasma mass, distinctly separate from the rest of the

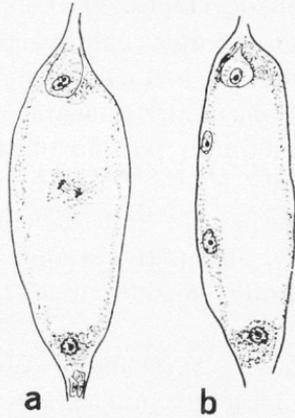


Fig. 5 a and b. *Hypericum japonicum*. (after PALM 1922, fig. 1) — 5 a, one of the two daughter nuclei of the secondary embryo sac nucleus is dividing; 5 b, this process is completed; the other chalazal nucleus in resting stage. The latter gives rise to the basal endosperm area, which judging by the figures, does not yet appear limited within a special cell.

endosperm, although the basal portion does not seem to be bounded by a cell wall. It does not appear from PALM's description whether the antipodal endosperm nucleus lies from the outset in a separate cell, or whether it is only later that such a basal, though naked, cell develops. PALM's figs. 1 b and c, and 2 a — the two former being reproduced in this paper (fig. 5 a and b) — do not as yet, however, show any boundary between the plasma round the basal nucleus and the remaining portion of the embryo sac. Should we here have a case of the basal — probably naked — endosperm cell not developing immediately after the first division of the secondary embryo sac nucleus, we could hardly consider it a *Helobiae*-endosperm in the strictest sense.

In *Xyris indica* WEINZIEHER (1914, fig. 9) illustrates a basal plasma area with endosperm nuclei, which however is not yet (cf. PALM's *Hypericum* figures) separated from the remaining portion of the embryo sac. He writes (p. 421) »Zur Zeit der Vielzellbildung mit der plasma- und kernreiche Embryosackbasis vom übrigen Endosperm durch eine Wand als Haustorium abgetrennt«. Perhaps in this case also we have a *Helobiae*-endosperm. If on renewed investigation we should find that the basal part actually at a later stage becomes limited within a cell, it would still prove a highly interesting analogy to the typical *Helobiae*-endosperm.

In a preliminary notice SVENSSON (1922, p. 137) describes the life history of *Lycopsis arvensis* (*Borraginaceae*), which in this connection is of great interest. Already before the embryo sac is mature for fertilization a lateral diverticle develops towards the funiculus and rapidly increases in size so that the complete embryo sac becomes nearly triangular in form. After fertilization the primary endosperm nucleus is formed in the tip of the protuberance of the embryo sac, where a dense plasma

mass has now accumulated. The nucleus undergoes two divisions, producing four free nuclei. After this has taken place, a wall forms separating from the embryo sac a small lateral cell containing two of the nuclei. The latter divide once more, after which four large plasma-abounding cells develop, their nuclei becoming by degrees hypertrophied. The other pair of nuclei, on the contrary, give rise to numerous free nuclei in the parietal plasma layer of the embryo sac. A similar endosperm formation is to be found in *Nonnea*, *Pulmonaria* and *Symphytum*. — This endosperm type greatly resembles the *Helobiae*-type. We see a small cell thrown off, while in the remainder of the embryo sac numerous free nuclei develop. The dissimilarities are however rather striking. In *Lycopsis* the small cell does not lie in the antipodal end and consequently does not give rise to a basal, but to a lateral endosperm area. Neither does it develop in immediate connection with the first division of the secondary embryo sac nucleus.

There is perhaps not much to be gained from speculating on the cause of the origin of the *Helobiae*- and *Lycopsis*-types. It is however very usual that in embryo sacs with nuclear endosperm the nuclei in the basal part become larger, the plasma denser and cell formation takes place later than in the other parts of the endosperm, and likewise that the basal portion may show a more or less haustorial character. From a teleological point of view it is therefore natural to suppose that, through the limitation of the basal part to a separate cell, the distribution of functions between the various portions of the endosperm may be the better carried out. Neither is it unusual in plants with a constantly cellular endosperm that one of the daughter cells, which have formed after the first division of the secondary embryo sac nucleus, develops independently and does not par-

take in the formation of the endosperm proper. — In plants with *Helobiae*-endosperm and in *Lycopsis* the antipodals are frequently insignificant and of small resisting power, and perhaps it may therefore be presumed that the basal (and lateral *Lycopsis*-) endosperm has assumed the role of the antipodals as well. The basal endosperm in plants of the *Helobiae*-type has actually been confounded with antipodals. PALM (1915) speaks of such an interchange of functions in certain *Compositae*, in which the tetrad cells or their derivatives persist and act as »physiologische Antipoden». I have in the present instance no reason for entering into the question of the supposed significance or asserted lack of functions of the antipodals.

In connection with the above treatment of the cellular endosperm type and the *Helobiae*-type, I would like supplementarily to cite some cases in which, although free endosperm nuclei certainly do occur, yet cell formation nevertheless takes place very early. — ASP-LUND (1920, p. 47) declares: »Ein Fall, wo in einem anfangs nukleären Endosperm Zellen schon nach der vierten Kernteilung gebildet werden, dürfte nicht bekannt sein». It is however evident from the following instances that cell formation may occasionally occur even at a still earlier stage.

In the *Voyria* species, as in the other *Gentianaceae*, free endosperm nuclei develop, but cell formation still takes place extremely early, depending on the greatly reduced structure of the seeds. JOHNSON (1889, p. 521) discovered in *Voyria uniflora* but five or six, in *V. tenella* and in *V. obconica* only three endosperm cells.

In small embryo sacs of *Rafflesia Patma* only eight, in larger sixteen (very seldom more) free nuclei develop before the transition of the endosperm to the cel-

lular stage. The central vacuole disappears as a rule during this process (ERNST UND SCHMID 1913, p. 43).

SHOEMAKER (1905, p. 258) says of *Hamamelis virginiana*: »The stage of free endosperm nuclei is very short, as cell walls have appeared in the twelve-nucleate stage.»

As already mentioned, in the apogamic *Eupatorium glandulosum* it happens that the two polar nuclei divide independently, without immediately resulting cell formation. HOLMGREN (1919, p. 98) has however never observed more than four free nuclei, which clearly shows that the nucleate endosperm stage in this case must be of extremely short duration.

FRYE (1902, p. 406) has noticed in *Asclepias Cornuti* walls beginning to form through »indentation» as early as the eight-nucleate stage, and at the sixteen-nucleate stage »the cells have become somewhat walled off». Embryo sacs with approximately thirty two endosperm nuclei are completely filled with cell tissue». — No description of the process FRYE calls »indentation» is given. It appears however from his drawing that wall formation develops from the periphery towards the centre. In the few large and inwardly open cells which form in this manner several nuclei may often be found. During my own investigations of *Asclepias Cornuti* I have been enabled to establish the formation of walls in the spindle fibres in the usual way after mitoses.

Uppsala, Botanical Laboratory University, June 1922.

Literature cited.

1. AFZELIUS, K., Einige Beobachtungen über die Samenentwicklung der *Aponogetonaceae*. — Svensk Bot. Tidskrift, 14, 1920.
2. ANDERSON, FLORA, The development of the flower and em

- bryogeny of *Martynia louisiana*. — Bull. Torrey Bot. Club, 49. 1922.
3. ASPLUND, E., Studien über die Entwicklungsgeschichte der Blüten einiger Valerianaceen. — K. Svenska Vet. Ak. Handl., 61: 3. 1920. (Also diss. Uppsala 1920).
 4. BRENNER, W., Zur Kenntnis der Blütenentwicklung einiger Juncaceen. — Is to be published in the acta of the Finlandish scientific society.
 5. CAMPBELL, D. H., Notes on the structure of the embryo-sac in *Sparganium* and *Lysichiton*. — Bot. Gaz., 27. 1899.
 6. CARANO, E., Ricerche sull' embriogenesi delle *Asteraceae*. — Annali di Botanica, 13. 1915.
 7. —, Nuove ricerche sulla embriologia delle *Asteraceae*. — Annali di Botanica, 15. 1921.
 8. CHODAT, R. et BERNHARD, C., Sur le sac embryonnaire d'*Helosis guyanensis*. — Journ. de Bot., 14. 1900.
 9. DAHLGREN, K. V. O., Über die Embryologie von *Acicarpha tribuloides* Jun. — Svensk Bot. Tidskrift, 9. 1915.
 10. —, Zur Embryologie der Kompositen mit besonderer Berücksichtigung der Endospermbildung. — Zeitschrift f. Bot., 12. 1920.
 11. —, Die Embryologie der Loganiaceengattung *Spigelia*. — Svensk Bot. Tidskrift, 16. 1922.
 12. DOP, P., Recherches sur le développement et la nutrition du sac embryonnaire et de l'endosperme des *Buddleia*. — Bull. Soc. Bot. France, 60. 1913.
 13. EDWARDS, J. G., Flower and seed of *Hedyosmum nutans*. — Bot. Gaz., 70. 1920.
 14. ERNST, A., Embryobildung bei *Balanophora*. — Flora, 106. 1914.
 15. ERNST, A. und BERNARD, CH., Beiträge zur Embryologie von *Thismia clandestina* Miq. und *Thismia Versteegii* Sm. — Ann. Jard. Bot. Buitenzorg. Sér. 2., 24. 1911.
 16. ERNST, A. und SCHMID, E., Über Blüte und Frucht von *Rafflesia*. — Ann. Jard. Bot. Buitenzorg, 12. 1913.
 17. EVANS, A. T., Embryo sac and embryo of *Pentstemon secundiflorus*. Bot. Gaz., 67. 1919.
 18. FRYE, T. C., A morphological study of certain *Asclepiadaceae*. — Bot. Gaz., 34. 1902.
 19. GÄUMANN, E., Über die Entwicklungsgeschichte einiger Saxifragaceen. Vorläufige Mitteilung. — Meeting on Nov. 27, 1917, in »Botaniska Sektionen av Naturveten-

- skapliga Studentsällskapet i Uppsala». — Svensk Bot. Tidskrift, 12. 1918.
20. GÄUMANN, E., Studien über die Entwicklungsgeschichte einiger *Saxifragales*. — Rec. d. Trav. Bot. Néerlandais, 16. 1919.
 21. HABERLANDT, G., Die Entwicklungserregung der Eizellen parthenogenetischer Kompositen. — Sitzungsber. Preuss. Ak. d. Wiss. 1921.
 22. HAGUE, STELLA, M., A morphological study of *Diospyros virginiana*. — Bot. Gaz., 52. 1911.
 23. HIELSCHER, T., Anatomie und Biologie der Gattung *Streptocarpus*. — Beiträge z. Biologie d. Pflanzen, 3. 1879.
 24. HOFMEISTER, W., Neuere Beobachtungen über Embryobildung der Phanerogamen. — Jahrb. f. wiss. Bot., 1. 1858.
 25. —, Neue Beiträge zur Kenntniss der Embryobildung der Phanerogamen. II, Monokotyledonen. — Abhandl. d. K. Sächs. Ges. d. Wiss., 7. 1861.
 26. HOLMGREN, I., Zur Entwicklungsgeschichte von *Butomus umbellatus* L. — Svensk Bot. Tidskrift, 7. 1913.
 27. —, Apogamie in der Gattung *Eupatorium*. — Svensk Bot. Tidskrift., 10. 1916.
 28. —, Zytologische Studien über die Fortpflanzung bei den Gattungen *Erigeron* und *Eupatorium*. — K. Svenska Vet.-Akad. Handl., 59: 7. 1919.
 29. HORNE, A. S., The Structure and Affinities of *Davidia involucrata* Baille. — Trans. Linn. Soc. of London, Ser. 2. Vol. 7. 1909.
 30. JACOBSON-PALEY, ROSE, Sur le haustorium et la formation de l'albumen dans *l'Arum maculatum* L. — Bull. Soc. Bot. Genève, 2^{me} série, 12. 1920.
 31. —, Sur le suçoir de *l'Arisarum vulgare* Targ. Tozz. et le rôle de la région chalazienne du sac embryonnaire. — Bull. Soc. Bot. Genève, 2^{me} série, 12. 1920.
 32. JACOBSSON-STIASNY, EMMA, Die spezielle Embryologie der Gattung *Sempervivum* im Vergleich zu den Befunden bei den andern *Rosales*. — Denkschr. d. Math.-Naturwiss. Kl. d. K. Ak. d. Wiss., Wien 89. 1913.
 33. —, Versuch einer phylogenetischen Verwertung der Endosperm- und Haustorialbildung bei den Angiospermen. — Sitzungsber. d. K. Ak. d. Wiss. in Wien. Math.-naturw. Kl. 123. Abt. I. 1914.

34. JACOBSSON-STIASNY, EMMA, Zur Embryologie der *Aristolochiaceae*. — Denkschr. d. K. Ak. d. Wiss. in Wien, Math.-Naturw. Kl. 95. 1918.
35. JOHOW, F., Die chlorophyllfreien Humuspflanzen nach ihrer biologischen und anatomisch-entwicklungsgeschichtlichen Verhältnissen. — Jahrb. f. wiss. Bot., 20. 1889.
36. JUEL, O., Vergleichende Untersuchungen über typische und parthenogenetische Fortpflanzung bei der Gattung *Antennaria*. — K. Svenska Vet., Akad. Handl., 33: 5. 1900.
37. —, Studien über die Entwicklungsgeschichte von *Saxifraga granulata*. — Nova Acta Reg. Soc. Sci. Upsaliensis. Ser 4, 1: 9. 1907.
38. KANDA, M., Field and laboratory studies of *Verbena*. — Bot. Gaz., 69. 1920.
39. KRATZER, J., Die verwandtschaftlichen Beziehungen der Cucurbitaceen auf Grund ihrer Samenentwicklung. — Flora, 110. 1918.
40. LAND, J. G., Double fertilization in *Compositae*. — Bot. Gaz., 30. 1900.
41. LAURENT, M., Recherches sur le développement des Juncées. — Ann. Sci. Nat. Bot. Sér. 8., 19. 1904.
42. LUNDQUIST, G., Die Embryosackentwicklung von *Pedicularis sceptrum carolinum* L. — Zeitschrift f. Bot., 7. 1915.
43. MANEVAL, W. E., The development of *Magnolia* and *Liriodendron*, including a discussion of the primitiveness of the *Magnoliaceae*. — Bot. Gaz., 57, 1914.
44. MICHELL, M. R., The embryo sac and embryo of *Striga lutea*. — Bot. Gaz., 59. 1915.
45. OSAWA, J., Studies on the cytologie of some species of *Taraxacum*. — Arkiv f. Zellforschung, 10. 1913.
46. PALM, B., Studien über Konstruktionstypen und Entwicklungswege des Embryosackes der Angiospermen. (Diss.) — Stockholm 1915.
47. —, Das Endosperm von *Hypericum*. — Svensk Bot. Tidskrift, 16. 1922.
48. —, The embryosac of *Vittadinia*. — Ann. Jard. Bot. Buitenzorg, 32. Part I. 1922.
49. PALM, B. AND RUTGERS, A. A. L., The embryology of *Aucuba Japonica*. — Rec. d. Trav. bot. Néerlandais, 14. 1917.
50. PELTRISOT, C.-N., Développement et structure de la graine chez les Éricacées. — Journ. de Bot., 18. 1904.

51. ROSENBERG, O., Cytological studies on the apogamy in *Hieracium*. — Bot. Tidsskrift, 28. 1907.
52. SAMUELSSON, G., Studien über die Entwicklungsgeschichte der Blüten einiger *Bicornes*-Typen. Ein Beitrag zur Kenntnis der systematischen Stellung der Diapensiaceen und Empetraceen. — Svensk Bot. Tidsskrift, 7. 1913. — (Also diss. Upsala 1913.)
53. SCHERTZ, F. M., Early development of floral organs and embryonic structures of *Scrophularia marylandica*. — Bot. Gaz. 68. 1919.
54. SCHNARF, K., Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung einiger europäischer *Hypericum*-Arten. — Sitzungsber. d. K. Ak. d. Wiss. in Wien. Math.-naturw. Kl., 123. Abt. 1. 1914.
55. —, Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung der Labiaten. — Denkschr. d. K. Ak. d. Wiss. in Wien, Math.-Naturwiss. Kl., 94. 1917.
56. —, Zur Entwicklungsgeschichte von *Plantago media*. — Sitzungsber. d. K. Ak. d. Wiss. in Wien, Math.-Naturwiss. Kl. Abt. I., 126. 1917.
57. —, Beobachtungen über die Endospermentwicklung von *Hieracium aurantiacum*. — Sitzungsber. d. Ak. d. Wiss. in Wien, Math.-naturwiss. Kl. Abt. 1., 128. 1919.
58. SCHÜRHOFF, P. N., Die Antipodenvermehrung der *Sparganaceae*. — Berichte Deutsch. Bot. Ges., 38. 1920 (1921).
59. —, Die Entwicklungsgeschichte von *Ilex aquifolium*. — Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 39: 10. Jahrg. 1921, herausgegeben 1922.
60. SHOEMAKER, D. N., On the development of *Hamamelis virginiana*. — Bot. Gaz., 39. 1905.
61. SKOTTSBERG, C., Morphologische und embryologische Studien über die Myzodendraceen. — K. Svenska Vet.-Ak. Handl., 51: 4. 1913.
62. SOLTWEDEL, F., Freie Zellbildung im Embryosack der Angiospermen mit besonderer Berücksichtigung der hierbei stattfindenden Vorgänge der Kerntheilung. — Jenaisch. Zeitschr. f. Naturwiss. 15. 1881.
63. STEVENS, N. E., The development of the endosperm in *Vaccinium corymbosum*. — Bull. Torrey Bot. Club., 46. 1919.
64. STOLT, K. A. H., Zur Embryologie der Gentianaceen und

- Menyanthaceen. — K. Svenska Vet.-Ak. Handl. 61: 14. 1921. (Also diss. Uppsala 1921.)
65. SVENSSON, H., Embryologien hos *Lycopsis arvensis* L. — Paper read at the meeting on Nov. 22, 1921, in »Botaniska Sektionen av Naturvetenskapliga Studentsällskapet i Uppsala». — Svensk Bot. Tidskrift, 16. 1922.
 66. TREUB, M., Notes sur l'embryon, le sac embryonnaire et l'ovule. 1, 3. — Ann. Jard. Bot. Buitenzorg, 3. 1883.
 67. UMIKER, O., Entwicklungsgeschichtlich-cytologische Untersuchungen an *Helosis guyanensis* Rich. — Stuttgart 1920. (Diss. Zürich 1920.)
 68. WEINZIEHER, S., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von *Xyris indica* L. — Flora, 106. 1914.
 69. WOODBURN, W. L., Development of the embryo sac and endosperm in some seedless persimmons. — Bull. Torrey Bot. Club., 38, 1911.
 70. YORK, H. H., The origin and development of the embryo sac and embryo of *Dendrophthora opuntiioides* and *D. gracile*. — Bot. Gaz., 56. 1913.
-

Die Bedeutung des Kohlensäuregehalts und der Wasserstoffionkonzentration des Bodens für die Entstehung der Fusariosen.

VON HENRIK LUNDEGÅRDH.

Einleitung.

Die Beschaffenheit des Bodens spielt in der Pflanzpathologie eine sehr grosse Rolle. Eine Reihe von nicht parasitären oder sogen. »physiologischen« Krankheiten werden durch ungünstige Bodenverhältnisse hervorgerufen. Ausserdem ist aber das Auftreten und die Verbreitung von vielen Pilzkrankheiten mehr oder weniger vom Boden abhängig. Der Pilzbefall trifft mit Vorliebe Pflanzen, die durch schlechte Ernährung, mangelhafte Durchlüftung, saure Bodenreaktion usw. in ihre Entwicklung gehemmt wurden. Das Wegräumen der krankheitsbegünstigenden Bodenfaktoren bildet deshalb ein wichtiges prophylaktisches Mittel bei der Bekämpfung der Pilzkrankheiten der Nutzpflanzen. Das neue wichtige Feld der Schädlingsbekämpfung, das sich hier eröffnet, ist wissenschaftlich bisher nur wenig bearbeitet worden.

Während meiner Untersuchung über die theoretischen und praktischen Grundlagen der Kohlensäuredüngung (LUNDEGÅRDH 1922) stiess ich wiederholt auf folgendes Problem: Im Interesse der CO_2 -Ernährung der Pflanzen soll die CO_2 -Produktion des Bodens möglichst angeregt werden; wie weit darf man aber gehen, ehe die CO_2 -Konzentration im Boden giftig wirkt?

Die in der Literatur vorliegenden Angaben über die Einwirkung der Kohlensäure auf die Keimung und das Wurzelwachstum höherer Pflanzen sind nicht eindeutig. Alle stimmen zwar darin überein, dass Konzentrationen von mehr als 5 Prozent das Wachstum hemmen. Nach BÖHM (1873) werden die Wurzeln der Feuerbohnen schon in 2 Proz. CO_2 kürzer als in gewöhnlicher Luft (10.5 cm. (nach 12 Tagen) gegen 13.6 cm.). MONTE-MARTINI (1892) gibt dagegen für die Wurzeln von *Spinacia* und *Pisum* 4 Proz. CO_2 als das Wachstumsoptimum an. CHAPIN (1902) und KIDD (1914) fanden ebenfalls eine anregende Wirkung niedrigerer (1—3%) CO_2 -Konzentrationen. Hierbei ist aber zu bemerken, dass CHAPIN schon nach 24 Stunden den Versuch beendigte; es ist also gut möglich, dass bei längerer Einwirkung auch die schwächeren CO_2 -Konzentrationen eine Hemmung bewirken. Nur bei Konzentrationen über 10 Proz. CO_2 hat CHAPIN längere Zeit beobachtet und hier zeigt sich eine allmählich fortschreitende Retardation des Wachstums. Ferner liess er die Wurzeln in Sägespähen oder Luft wachsen und nicht in Erde, wo die Diffusionsverhältnisse ungünstiger sind. Nach KIDD (1914, 1916) soll 2 % CO_2 das Wachstum von *Hordeum*-keimlingen stark hemmen, bei 3 % fand er aber eine Begünstigung des Wachstums. Er machte die wichtige Beobachtung, dass die Hemmungswirkung der Kohlensäure von der Temperatur abhängt. Bei niedriger Temperatur (5°) wirkte schon eine niedrige Konzentration hemmend, während die Samen bei höherer Temperatur unempfindlicher waren. Auch der Sauerstoffgehalt der Luft übt Einfluss.

JENTYS (1892) liess die Pflanzen in Erde (in Töpfen) wachsen und leitete die mit CO_2 angereicherte Luft hindurch. Er fand von 5 % an eine steigende Hemmung der Entwicklung (bei Lupinen und Bohnen; Versuchsdauer etwa 30 Tage). Die Wurzelsysteme entwic-

kelten sich abnorm, indem die Hauptwurzel verkümmerte und nur Seitenwurzeln auswuchsen.

Bedeutend eindeutiger sind die Angaben über die Wirkung der Kohlensäure auf das Wachstum der Pilze. Alle Forscher stimmen darin überein, dass eine bemerkbare Hemmung erst bei Konzentrationen von 10 % oder mehr auftritt (LOPRIORE 1895, CHAPIN 1902, W. BROWN 1922 u. a.). Verschiedene Pilze wie *Mucor*, *Aspergillus*, *Penicillium*, ein unbekanntes *Fusarium* usw. verhalten sich wesentlich gleich. Die Pilze sind auch recht unempfindlich gegen Sauerstoffmangel (BROWN 1922).

Der auffallende Unterschied in der CO₂-Empfindlichkeit von Pilzen und höheren Pflanzen ist in pathologischer Hinsicht sehr interessant und fordert zu näherer Untersuchung auf.

Ein anderer wichtiger Bodenfaktor, die Wasserstoffionkonzentration, wurde neuerdings namentlich von amerikanischen Forschern (GILLESPIE, HOPKINS u. a.) vom pathologischen Gesichtspunkt aus aufmerksam. Meine diesbezüglichen Versuche bestätigen im Wesentlichen die Resultate von HOPKINS (1922), die mir erst nach dem Schluss der Untersuchung bekannt wurden.

Material.

Dass grösste Interesse beanspruchen die fakultativ parasitischen Pilze, weil der Übergang zum Parasitismus bei ihnen in hohem Grad von den Bedingungen abhängt. Die wirtschaftlich wichtigste Rolle von bekannten fakultativen Parasiten spielen die Fusarien und andere Erreger von Fusskrankheiten, ferner die Erreger des Wurzelbrandes der Rüben, *Pythium* und *Aphanomyces*. Namentlich die Fusarien sind wiederholt im Boden nachgewiesen worden (SCHAFFNIT 1912, TAYLOR 1917, ATANASOFF 1920, LINDFORS 1920) und verschiedene Arten sind als Erreger des Schneeschimmels, der Fuss- und

Welkekrankheiten gefürchtet. Als Objekt wählte ich die bisher wenig untersuchten Erreger der Fusskrankheit und anderer Krankheits-symptome («Headblight») des Weizens (s. NAOUMOFF 1914, ATANASOFF 1920, LINDFORS 1920, WOLLENWEBER 1923).

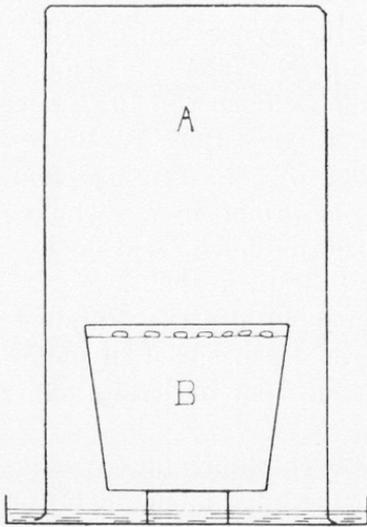


Fig. 1. Versuchsanordnung. (Schematisch). A Becherglas. B. Topf mit Erde und Samenkörnern.

Von der Zentralstelle für Pilzkulturen in Holland erhielt ich Reinkulturen von vier Pilzen, die mit den Namen *Gibberella Saubinetii* (Mont.) Sacc., *Fusarium avenaceum* (Fr.) Sacc., *F. herbarum* (Cda.) Fr. und *F. culmorum* (W. G. Sm.) Sacc. bezeichnet waren¹. Die Pilze wurden auf Kartoffelscheiben übertragen, wo sie ausgezeichnet gediehen (vgl. APPEL und WOLLENWEBER 1910). Auch in 2 % Peptonlösung entwickelten sie sich gut und bildeten Sporen. Auf Peptonagar wurde nur vegetatives Wachstum beobachtet.

Als Samenmaterial benutzte ich Thule-Weizen II aus Svalöf.

A. Der Einfluss der Kohlensäure.

Die Keimung und das Wachstum des Weizens bei erhöhtem Kohlensäuregehalt des Bodens.

Die Versuche wurden in kleinen Töpfen (4 Zoll Durchmesser) mit Gartenerde ($P_H = 7.0$) ausgeführt. Die

¹ Die Pilze wurden von Herrn Dr. H. W. WOLLENWEBER in Berlin-Steglitz nachbestimmt, wofür ich ihm auch an dieser Stelle meinen herzlichen Dank sage.

Samen wurden ganz oberflächlich ausgelegt. Dann wurden die Töpfe unter grosse Bechergläser (2 Liter) platziert. Bei den Kontrolltöpfen wurde der untere Rand der Glocken nicht abgesperrt, damit die Luft freien Zutritt haben sollte. Bei den anderen Töpfen wurde die eingeschlossene Luft durch Wasser abgesperrt (s. Fig. 1) und eine gewisse Menge reiner Kohlensäure (aus einer Stahlflasche) wurde eingeleitet. Da die Erde und auch die Keimlinge Kohlensäure produzieren, steigt die Konzentration allmählich in dem abgesperrten Luftvolumen. Die Schlusskonzentration wurde gasanalytisch bestimmt. In der folgenden Tabelle sind somit immer zwei CO_2 -Werte angegeben.

Tabelle I.

Keimung und Wachstum des Weizens. 4×40 Stück Pflanzen, 10 in jedem Topf. Versuchsdauer 8 Tage.

CO_2 -Gehalt	0,03 0/0	1—1,5 0/0	2—2,8 0/0	3—5,7 0/0
Gekeimte Körner.....	90 0/0	75 0/0	60 0/0	40 0/0
Länge der Koleoptile...	7 cm.	7 cm.	6 cm.	3 cm.
» » Wurzeln.....	11 »	10,5 »	10 »	6 »

Ausser der Keimung wird also auch das Längenwachstum der Koleoptile¹ und der Wurzeln vermindert (siehe auch Fig. 2). Die letzteren sind natürlich wegen der CO_2 -Produktion des Bodens einer etwas höheren CO_2 -Konzentration als die oberflächlich liegenden Körner und die emporragenden Koleoptile ausgesetzt.

Die hemmende Wirkung der Kohlensäure wird nach Tab. I bei 1—2 Proz. bemerklich. Die CO_2 -Konzentration des Bodens in Saattiefe ist meistens viel geringer. Sie kann aber bei starker Düngung oder bei ungenügender Durchlüftung recht hohe Werte erreichen, wie aus folgender Tabelle erhellt.

¹ Der Versuch fand im Zimmerlicht statt. Die Koleoptile konnten also kaum assimilieren.

Tabelle II.

CO₂-Konzentration der Bodenluft in 10 cm. Tiefe.

	Mittel	Maximal
Leichter Sandboden.....	0,15 ‰	0,25 ‰
Humusreicher Lehm Boden, ungedüngt ...	0,30 »	0,60 »
» » , Kunstdünger	0,42 »	0,85 »
» » , »		
+ Stalldünger.....	0,70 »	1,25 »

Diese Werte rühren von den Bestimmungen auf meinem Versuchsfeld her. Nach RUSSEL and APPELYARD (1917) kann auf gedüngten Feldern bei Rothamsted die CO₂-Konzentration ausnahmsweise auf 2,3 ‰ in 15 cm Tiefe steigen (= etwa 1,5 ‰ in 10 cm Tiefe). Hohe CO₂-Konzentrationen kommen in Moorböden vor (VAGELER 1906). Die Saattiefe übersteigt zwar selten 5 cm., so dass wohl die CO₂-Konzentration in der Umgebung der Getreidekörner erst bei schlechter Durchlüftung, z. B. hohem Wassergehalt oder unter einer langsam schmelzenden Schneedecke, beträchtlich über 1 Proz. steigt. Eben unter solchen ungünstigen Umständen pflegt aber der Schneeschimmel u. a. Pilzkrankheiten aufzutreten (vgl. unten). In ungünstiger Richtung wirkt auch der von RUSSEL and APPELYARD (1915) beobachtete Sachverhalt, dass die CO₂-Konzentration des Bodens im Spätherbst und im Frühling, also zur Zeit der Keimung, maximale Werte erreicht. In Schweden wurden Angriffe von *Ophiobolus* und *Lep-tosphaeria* besonders in den Jahren 1902, 1907 und 1920, die durch feuchte Frühlingwitterung ausgezeichnet waren, beobachtet (NILSSON-EHLE 1920). Für das Auftreten des Schneeschimmels scheint die Witterung im Herbst wichtig zu sein.

Die Keimwurzeln kommen natürlich viel häufiger als die Körner in CO₂-Konzentrationen, die giftig wirken,

denn der CO_2 -Gehalt steigt ja mit der Tiefe. Unter einer langsam schmelzenden Schneedecke sammelt sich auch um die niedergepressten oberirdischen Teile Kohlensäure an. Durch die Wärmeabsorption und die Atmung der Sprosse und Blätter bilden sich Hohlräume zwischen dem Boden und der Schneedecke, die natürlich wegen der unzureichenden Durchlüftung sehr reich an Kohlensäure werden. Hier entwickeln sich also ganz ähnliche Bedingungen wie in unseren Versuchen (vgl. auch unten).

Die von einigen früheren Forschern (S. 26) angegebene anfängliche stimulierende Wirkung der Kohlensäure habe ich in meinen Versuchen nicht beobachtet. Vielleicht ist die Stimulierung nur von kurzer Dauer und also praktisch belanglos. Zu beachten ist ferner der Umstand, dass wegen des Diffusionswiderstandes im Boden die Keimlinge und die Wurzeln sich mit einer recht CO_2 -reichen Atmosphäre umgeben.

Das Wachstum der Fusarien bei erhöhtem CO_2 -Gehalt der Luft.

Auch in diesen Versuchen wurden Topfkulturen benutzt. Die mit Gartenerde beschickten Töpfe wurden 30 Min. lang im Autoklav (bei 2,5 Atm. Druck) sterilisiert. Alsdann wurde die Erde mit den betreffenden Pilzen geimpft und die Töpfe mit übergreifenden Glasdeckeln versehen. Die Töpfe wurden ähnlich wie in dem oben beschriebenen Versuch unter umgestülpte Bechergläser aufgestellt. In einer Reihe wurde die Luft mit CO_2 angereichert, eine zweite Reihe diente als Kontrolle. Die Pilze wuchsen in sämtlichen Fällen gut, das Myzelium verbreitete sich über die Oberfläche der Töpfe und vielfach sogar über die Ränder hinaus. Quantitativ lässt sich natürlich bei Erdekulturen das Wachstum nicht bestimmen, doch waren die Unterschiede zwischen

den Kulturen in gewöhnlicher und in kohlenstoffreicher Luft z. T. auffallend.

Tabelle III.

Wachstum des *Fusarium*-Myceles in drei Wochen.

	Wachstum in	
	normaler Luft ¹	2—7 % CO ₂
<i>Gibberella Saubinetii</i>	gut	äußerst intensiv
<i>Fusarium avenaceum</i> ...	Wachstum in	
	normaler Luft	2—5 % CO ₂
	mittelmässig	mittelmässig
<i>Fusarium culmorum</i>	Wachstum in	
	normaler Luft	2—3 % CO ₂
	gut	sehr gut
<i>Fusarium herbarum</i>	Wachstum in	
	normaler Luft	2—4 % CO ₂
	gut	gut

Gibberella und *Fus. culmorum* wurden also durch 2—3—7 Proz. CO₂ angeregt. In keinem Falle wurde eine Hemmung durch die Kohlensäure beobachtet. Die Pilze verhalten sich also grundsätzlich anders als die Keimlinge.

Wie viel Kohlensäure die Fusarien ertragen, habe ich nicht ermittelt, da in der Praxis höhere Konzentrationen als die von mir benutzten nicht vorkommen dürften. Das Ergebnis lehrt, dass die Pilze sich in den Boden verkriechen können, und dass sie unter Bedingungen,

¹ Die »normale« Luft enthielt 0,03—0,1 % CO₂, da wegen der intensiven Atmung der Pilze und der Erde immer etwas CO₂ akkumuliert wurde.

die sehr ungünstig auf die jungen Getreidepflanzen wirken, vorzüglich gedeihen. Der Schluss liegt also nahe, dass wir in diesem Verhältnis den Schlüssel zu dem in der Praxis häufig beobachteten Pilzbefall bei Bedingungen, die die Durchlüftung des Bodens erschweren, zu suchen haben. Um dies näher zu prüfen, wurden direkte Infektionsversuche gemacht.

Die Abhängigkeit der Fusarium-Infektion des Weizens von dem CO₂-Gehalt des Bodens.

Infektionsversuche wurden in zwei Serien vorgenommen. In der ersten Reihe wurden Weizenkörner in die

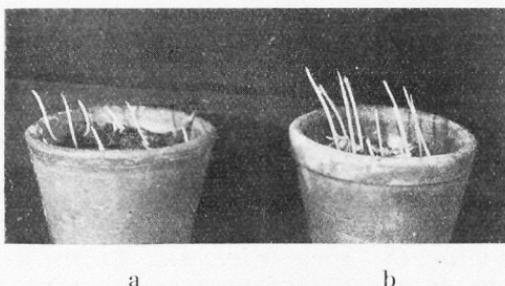


Fig. 2. Keimung und Wachstum, a in 2—8 % CO₂, b in gewöhnlicher Luft. Die Erde war mit *Gibberella Saubinetii* infiziert.

mit Fusarien bewachsenen Töpfe gesät (vergl. Fig. 1). Die oberste Schicht der Erde, die das Mycelium enthielt, wurde mittels einer Pincette umgerührt, so dass keine zusammenhängenden Pilzfäden sichtbar waren. Nach der Saat wurde eine dünne Schicht frischer Erde oben auf gestreut. Die so behandelten Töpfe wurden dann mit oder ohne CO₂ unter Glaslocken gestellt. Nach 8 Tagen wurden die Kulturen beobachtet und photographiert (s. Fig. 2). Schon aus der Photographie sieht man einen bedeutenden Unterschied zwischen den in normaler oder in kohlensäurereicher Luft aufgewachsenen

Keimlingen. In folgender Tabelle ist das Ergebnis in Zahlen dargestellt.

Tabelle IV.

Keimungs- und Infektionsversuche bei verschiedenem CO_2 -Gehalt. 4 Parallelen.

	Zahl (in Prozent) der -- gekeimten Pflanzen:			
	nicht	schlecht	gut	infiziert
<i>Gibberella Saubinetii</i> ohne CO_2 ¹	43	22	35	15
» » mit 2—8 ⁰ / ₀ CO_2	46	35	19	15
<i>Fusarium avenaceum</i> ohne CO_2	35	—	65	10
» » mit 2—5 ⁰ / ₀ CO_2	40	20	40	12
<i>Fusarium culmorum</i> ohne CO_2	32	—	68	5
» » mit 2—6 ⁰ / ₀ CO_2	50	17	33	12

In sämtlichen Fällen war die Entwicklung in der kohlendioxidreichen Luft geschwächt, was sich namentlich in der geringeren Zahl der gut gekeimten Pflänzchen kundgibt (s. auch Fig. 2). Auch die Infektion wird bei *Fus. avenaceum* und *Fus. culmorum* durch CO_2 begünstigt. Hätte ich den Versuch noch weiter verfolgt, wäre zweifelsohne die Zahl der Infektionen grösser geworden (man vergleiche der unten mitgeteilten Versuchsreihe!).

Die in dem Versuch realisierten Bedingungen weichen in so fern von Feldbedingungen ab, als dort die Keimlinge in einer CO_2 -reicheren freien Atmosphäre aufwuchsen. Im Feld bleiben die Keimlinge während der ersten Tage von der Boden-Atmosphäre umgeben. Ich glaube nicht, dass der Unterschied für die Beurteilung des obigen Versuches etwas bedeutet. Wäre ein Unterschied vorhanden, so würde er wahrscheinlich zu-

¹ d. h. in gewöhnlicher Luft (0,03—0,1 % CO_2).

gunsten unserer CO_2 -Keimlinge im Versuch ausfallen: denn sie bekommen doch zugleich Licht. Betreffs Feuchtigkeit und Temperatur wurden die natürlichen Verhältnisse möglichst genau nachgeahmt.

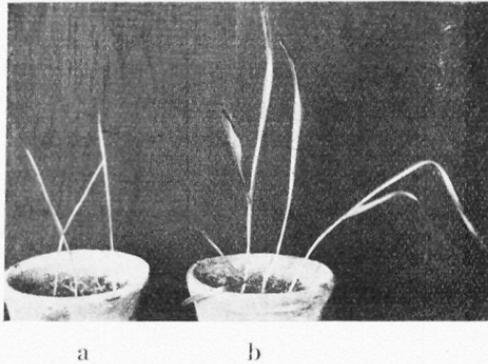


Fig. 3. Infektionsversuche mit *Gibberella Saubinetii*, a in 2—8 % CO_2 , b in gewöhnlicher Luft.

Eine zweite Versuchsreihe wurde auf die Weise ausgeführt, dass schon gekeimte Samen in die mit den Pilzen bewachsenen Töpfe gebracht wurden. Die Töpfe wurden dann in gewöhnliche oder mit CO_2 angereicherte Luft gestellt. Nach 9—12 Tagen wurden die Töpfe herausgenommen und im Freien weiter kultiviert. Nach einem Monat wurde der Versuch abgebrochen und die

Pflanzen geerntet und gewogen. Das Ergebnis ist in Tab. V dargestellt (s. auch Fig. 3 u. 4).

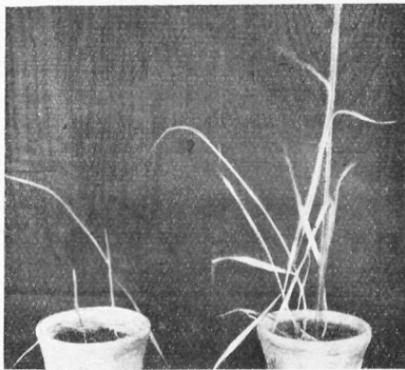


Fig. 4. Infektionsversuche mit *Fusarium avenaceum*, a in 2—7 % CO_2 , b in gewöhnlicher Luft.

Von sämtlichen infizierten Pflanzen wurden die kranken Teile auf Peptonagar gelegt; hierbei entwickelte sich immer schon nach 24 Stunden ein Mycelium. Namentlich die von *Gibberella* und *Fus. avenaceum* angegriffenen Pflanzenteile bildeten ein sehr

Tabelle V.

P i l z	Zahl d. Keim- linge	CO ₂	Nach 9--12 Tagen				Nach 30 Tagen				
			Frisch	Schwach	Tot	Infek- tion	Länge in cm.	Frisch	Schwach	Infek- tion	Gewicht in g.
<i>Gibberella Saub.</i>	16	0,08 0/0	16	—	—	—	9—12,5	16	—	?	3,50
»	16	2—8 0/0	13	3	—	3	6—11	—	16 ¹	16 ²	1,80
<i>Fus. avenae.</i>	16	0,08 0/0	12	4	—	—	15	8	8	4 ³	4,4
»	16	2—7 0/0	12	—	4	4	7—8	—	12	12 ⁴	0,8
<i>Fus. herbarum</i>	16	0,08 0/0	16	—	—	—	9—12	16	—	?	3,04
»	16	2—6 0/0	—	12	4	?	7—10	8	4	4 ⁵	2,20
<i>Fus. culmorum</i>	16	0,08 0/0	16	—	—	—	10—13	8	8	8 ⁶	3,40
»	16	2—7 0/0	—	16	—	?	4—7	8	8	8 ⁶	2,20

¹ Wurzeln schwach entwickelt.

² Sichtbar fuskrank.

³ Fusskrank.

⁴ Stark fuskrank.

⁵ Wurzelinfektion.

⁶ Fusskrank.

kräftiges Mycelium; an den *Gibberella*-Kranken war schon Sporbildung zu sehen. Die erwähnten Arten waren sehr virulent und die befallenen Pflanzen zeigten alle Merkmale der typischen Welkekrankheit: die Stengelbasis war an den infizierten Stellen in Flecken oder Streifen gebräunt, und die Wasserleitung war vielfach deutlich gehemmt.

Aus der Tabelle sieht man, dass die Infektion allmählich fortschreitet. Nach 30 Tagen waren bedeutend mehr kranke Pflanzen als nach 9—12 Tagen vorhanden. Da die CO₂-Behandlung nach 9—12 Tagen aufhörte, so handelt es sich also hier wahrscheinlich um die weitere Entwicklung einer früher stattgefundenen Infektion. Ferner schritt das Wachstum in einigen Fällen trotz der Infektion fast normal vorwärts, so dass diese Pflanzen wahrscheinlich bis zur Reife gegangen wären. Zweifels- ohne handelt es sich also um die typische Fusskrankheit des Weizens, die von ATANASOFF (1920) u. a. beschrieben wurde.

Die langsamere Entwicklung der CO₂-Pflanzen, die aus den in Tab. V aufgenommenen Längen- und Gewichtsmassen hervorgeht, beruht sicher grösstenteils auf die Kohlensäureeinwirkung, weil auch die nicht infizierten Pflanzen niedriger werden. Der letzte Versuch bringt also eine Bestätigung der früheren (Tab. IV).

Unsere Versuchsmethodik war darauf berechnet, schlechte Durchlüftung des Bodens nachzuahmen. In den natürlichen Böden entsteht unter solchen Umständen nicht nur eine hohe Kohlensäurespannung, sondern auch Mangel an Sauerstoff, und die bei schlechter Durchlüftung beobachteten pathologischen Erscheinungen könnten auf beiden Ursachen beruhen.

Da der Partialdruck des Sauerstoffs normal sehr hoch ist ($\frac{1}{5}$ Atm.), so tritt jedoch wirklicher Sauerstoffmangel erst unter extrem schlechten Bodenverhältnissen, also bei Kulturböden nur sehr

selten auf. Noch bei $\frac{1}{5}$ — $\frac{1}{10}$ des normalen Sauerstoffdruckes keimten und wuchsen Weizen, Hafer u. a. Nutzpflanzen (CLEMENTS 1921, S. 74), obwohl z. T. etwas langsamer als normal. Die Pilze vertragen noch niedrigere Sauerstoffkonzentration. Nach BROWN (1922) waren Schimmelpilze und auch ein untersuchtes *Fusarium* wenig empfindlich gegen O_2 -Mangel. In meinen Versuchen variierte der Sauerstoffgehalt etwa umgekehrt wie der Kohlensäureüberschuss, also zwischen 20 und 11 Prozent (der Normalgehalt der Luft ist 21 %). Die beobachtete Entwicklungshemmung dürfte also allein dem höheren CO_2 -Druck zuzuschreiben sein.

Der in Tab. V dargestellte Infektionsversuch lehrt uns ferner, 1:o dass Infizierung auch in späteren Keimungsstadien stattfinden kann und 2:o dass die ungünstigen Durchlüftungsverhältnisse nur kurze Zeit (9—12 Tagen) zu dauern brauchen um eine ernste und sich weiter entwickelnde Erkrankung der Wirtspflanzen hervorzurufen, was für die Praxis offenbar von grosser Bedeutung ist.

Sind Fusarien im Boden anwesend, so genügt wahrscheinlich eine recht kurze Periode von ungünstigen Witterungen, damit der Pilz zum Parasitismus übergeht. Hat die Infektion einmal stattgefunden, ist die weitere Entwicklung des jetzt im Gewebe der Wirtspflanze lebenden Pilzes ziemlich unabhängig von den äusseren Bedingungen. Dies beweisen die vielen wiederstreitenden Angaben in der Literatur über die Witterung in den Jahren, wo *Fusarium*-Befall beobachtet wird (s. die Schilderung bei LINDFORS 1920 S. 32 f.). Einige Forscher behaupten, dass Fusskrankheiten nur in feuchten Jahren, andere, dass sie in trockenen Jahren auftreten. Ausschlaggebend ist offenbar die Witterung in den kritischen Perioden, d. h. im Herbst vom Umpflügen der Stoppeln bis zur Keimung und im Frühling vor dem

Schossen. In einer schon infizierten Pflanze wird die Krankheit wahrscheinlich durch jede Ursache, die die Entwicklung hemmt, also auch Dürre, Nachtfröste usw., verschlimmert.

B. Der Einfluss der Wasserstoffionkonzentration.

Die Keimung bei verschiedenen P_H -Werten.

Die Wasserstoffionkonzentration wurde kolorimetrisch mit den neuerdings von MICHAELIS angegebenen Indikatoren, m-Nitrophenol (P_H 8.4—6.8), p-Nitrophenol (P_H 7.0—5.4), γ -Dinitrophenol (P_H 5.4—4.0), und α -Dinitrophenol (P_H 4.4—2.8), bestimmt.

Keimungsversuche wurden in Leitungswasser und in Erde angestellt. Die verschiedenen P_H -Werte wurden im ersten Fall durch Hinzufügen von HCl hergestellt. Die Samen wurden in Petrischalen gelegt und mit einer etwa 2 mm hohen Schicht der Flüssigkeit begossen; die Flüssigkeit wurde alle zwei Tage erneuert, da ihr P_H infolge der Adsorption der Samen allmählich steigt.

Tabelle VI.

Keimung des Weizens in Leitungswasser.

P_H	3.85	4.2	5.15	5.95	6.25	6.5	7.0
Prozent gekeimt	35	54	56	52	61	61	72
P_H	4.05	5.2	5.5	6.2	6.5	7.0	
Prozent gekeimt	50	65	62	66	67	80	

Die beiden Versuchsreihen stimmen gut überein. Man kann immer zwischen gut gekeimten und schlecht gekeimten Samen unterscheiden; die letzten zeigen meistens eine kümmerliche Entwicklung des Koleoptils, aber namentlich die Wurzeln sind sehr verkrüppelt.

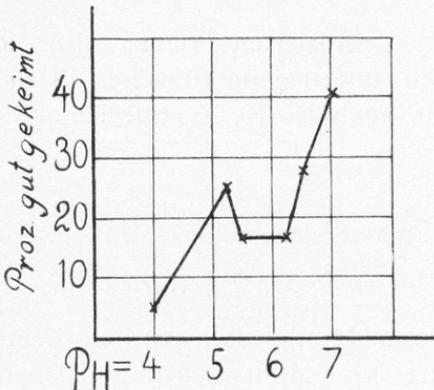


Fig. 5. Kurve über die Zahl der gut gekeimten Samen bei verschiedenen Wasserstoffionkonzentrationen.

wesentlich mit den Befunden von SALTER u. MC ILVAINE (1920). Die Kurve stimmt auch gut mit einer von HOPKINS (1922, S. 170, Fig. 8) dargestellten Kurve über die Zahl der in vier Tagen aus Erde verschiedener Wasserstoffionkonzentration emporwachsenden Weizenkeimlinge.¹ In dieser Kurve liegt das zweite, höhere Maximum bei etwa $P_H = 7.0$. Das erste niedrigere Maximum fand HOPKINS bei etwa 4.5, das Minimum bei etwa 5.6; meine Zahlen stehen also mit diesen im Einklang.

Zu den Keimungsversuchen in Erde wurden Bodenproben von verschiedenen natürlichen Standorten verwendet, teils einige sehr saure Waldböden, teils einige mittelsaure bis neutrale Ackerböden. Die Erde wurde in dünner durchfeuchteter Schicht auf den Boden von kleinen Erlenmeyerkolben ausgebreitet und die Samen wurden ganz oberflächlich ausgelegt. Um die gebildete Kohlensäure zu entfernen, wurde von Zeit zu Zeit frische Luft hindurchgeblasen.

¹HOPKINS Kurve bezieht sich auf infizierte Böden, er konnte deshalb nicht mit Sicherheit behaupten, dass es sich nur um die Beeinflussung der Keimung durch P_H handelte. Der Ausfall meiner Versuche stützt aber seine Behauptung.

In Fig. 5 ist die Zahl der gut gekeimten Samen aus der ersten Serie dargestellt. Die Kurve ist, wie dies auch aus Tab. VI hervorgeht, zweigipfelig. Da ich höhere P_H -Werte als 7.0 (neutral) nicht untersucht habe, ist der fernere Verlauf der Kurve mir nicht bekannt. Das Ergebnis deckt sich

Tabelle VII.

Keimung des Weizens in Erde von verschiedenem P_H .

P_H	3,6	4,5	4,8	5,6	6,6	7,0
Prozent gekeimt	9	32	65	57	68	75

Die Tabelle stellt das Ergebnis von zwei Parallelversuchen, die je 2 Wochen dauerten, dar. Die Kurve (Fig. 6) stimmt gut mit der Kurve der Wasserkeimung überein.

Das Wachstum der Fusarien in Lösungen von verschiedenem P_H .

Zu diesen Versuchen wurde ausschliesslich 2 % Peptonlösung verwendet, in der die Pilze sehr gut wachsen. Wegen der Pufferwirkung des Peptons musste man recht grosse Mengen HCl bezw. KOH hinzusetzen, um die verschiedenen P_H -Werte zu bekommen.

Die Kulturen wurden in kleine Erlenmeyerkolben aus sorgfältig ausgekochtem Jenaglas angelegt. In jeden Kolben wurde 20 Ccm Peptonlösung (Pepton Witte) gegossen. Nach kurzer Sterilisierung im Autoklav (2,5 Atm. Druck) wurden die verschiedenen Mengen HCl und KOH hinzugefügt. Infiziert wurde mit einigen Myzelfäden aus

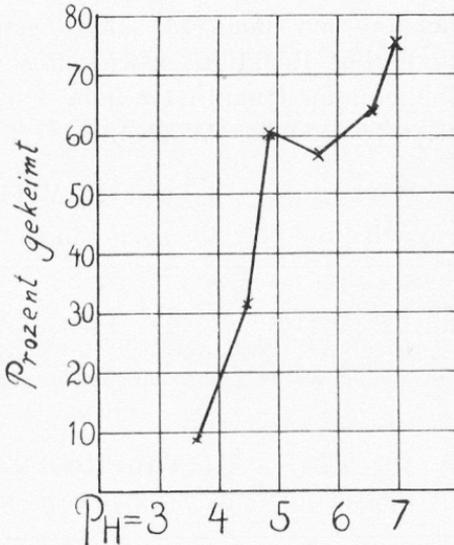


Fig. 6. Kurve über die Keimung in Erde von verschiedener Wasserstoffionkonzentration.

Agar-Peptonkulturen oder mit Sporen aus den 1—2 Monate alten Kulturen auf Kartoffelscheiben. In beiden Fällen reagierten die Pilze gleich auf das neue Medium. Sie wuchsen immer ganz vorzüglich in dem Pepton.

Die Fusarien besitzen ein ausgesprochenes Vermögen, die Wasserstoffionkonzentration der Lösung zu verschieben, worauf kürzlich Mc INNES (1922) aufmerksam gemacht hat, ohne jedoch Details mitzuteilen. Die Verschiebung geht immer in der Richtung gegen eine sehr schwach alkalische Reaktion.

Ferner vertragen die Fusarien sehr saure und auch recht alkalische Medien. Schon WEBB (1918), HOPKINS (1921, 1922) und Mc INNES (1922) haben dies gefunden. Ich arbeitete mit P_H -Werten von 2.7—8.4, innerhalb welchen die vier Arten entwicklungsfähig waren. In P_H 2.7—3.0 lief allerdings die Entwicklung anfangs langsam. Ein morphologischer Unterschied ist auch zu beobachten: In hohen Wasserstoffionkonzentrationen entwickeln sich mehrere scharf getrennte Kolonien, bei alkalischer Reaktion entwickelt sich eine einzige dünne Hyphenhaut. Quantitativ habe ich nur in einem Versuch mit *Gibberella* das Wachstum verfolgt (Tab. VIII).

Tabelle VIII.

Wachstum von *Gibberella* in 2 % Peptonlösungen.

P_H {	anfangs	2.7	4.1	5.6	7.2	8.4
	nach 14 Tagen	7.0	7.4	7.6	7.7	8.0
	Trockengewicht g.	0.60	0.90	0.50	0.70	0.42
	Sporenbildung ..	reich	schwach	—	—	—

Tabelle IX.

Wachstum von *Fusarium herbarum* in Pepton.

P_H {	anfangs.....	3.0	4.1	5.6	7.2
	nach 8 Tagen	3.7	—	7.0	7.7
	Wachstum	schwach	gut	gut	gut

Tabelle X.

Wachstum von *Fusarium culmorum* in Pepton.

P _H	anfangs	3.0	4.1	5.6	7.2
	nach 8 Tagen	3.6	5.5	6.9	7.6
Wachstum		schwach	gut	gut	gut
Sporenbildung		schwach	reichlich	—	—

Tabelle XI.

Wachstum von *Fusarium avenaceum* in Pepton.

P _H	anfangs	2.8	5.3	6.2	7.0	8.4
	nach 8 Tagen	7.0	7.5	7.5	7.4	7.7
Wachstum		gut	gut	gut	gut	gut

Aus Tabelle VIII sieht man, dass *Gibberella* eine zweigipfelige Kurve gibt, wie dies auch HOPKINS (1922) beobachtet hat.¹ Die Verschiebung von P_H gegen schwach alkalisch ist für alle die untersuchten Pilze charakteristisch; der Umschlag geht anfangs langsam, dann immer schneller, wie auch das Wachstum. Namentlich *Gibberella* und *Fusarium avenaceum*, die nach dem Vorhergehenden ausgeprägt pathogen sind, haben ein kräftiges Regulationsvermögen. Dies, wie überhaupt die weiten P_H-Grenzen, die vertragen werden, ermöglicht es natürlich den Pilzen in fast allen Böden zu gedeihen, und sie brauchen auch nicht die sauren Zellsäfte der Wirtspflanzen zu befürchten. Eben das Vermögen der Pilze, die Wasserstoffionkonzentration des Mediums gegen schwach alkalisch hin zu regulieren, macht ihnen das Durchdringen der lebenden Zelle leicht. Die Wasserstoffionkonzentration des Zellsaftes verschiedener Nutzpflanzen

¹ WEBB (1919) ermittelte die Keimung eines unbekanntes Fusariums und fand ein Minimum bei P_H 2.8, ein erstes Maximum bei 5.0, ein zweites Minimum bei 6.2 und ein zweites Maximum bei 7.4, also in gutem Einklang mit den späteren Befunden.

variiert nach KAPPEN (1918) zwischen 5.0 und 7.2 (vgl. auch HAAS 1916, 1917, 1920). O. ARRHENIUS (1922 s. 32) gibt für die Wurzelzellen von Weizen den Wert P_H 4.5 an.

Über den Einfluss verschiedener Wasserstoffionkonzentration auf den Infektionsvorgang habe ich keine eigenen Versuche gemacht. HOPKINS (1922) fand bei Kulturversuchen in Erde ein Minimum der Infektion bei P_H 5.5, also etwa bei dem Minimum der Zuwachskurve von *Gibberella* (vergl. auch Tab VIII). Da aber auch die Keimung der Wirtspflanze ein Minimum bei etwa demselben P_H aufweist (s. oben), so bleibt es unentschieden, ob irgend ein Zusammenhang zwischen Keimungsintensität der Wirtspflanze und Wachstumsintensität des Pathogens besteht. Hier müssen weitere Untersuchungen einsetzen.

Bei der CO_2 -Vergiftung gibt die verminderte Wachstumsintensität den »Krankheitsgrad« an.

Betreffs der Wasserstoffionkonzentration sind die Verhältnisse offenbar komplizierter. Das Wachstumsminimum der Weizenkeimlinge bei P_H 5—6 darf nicht als eine Schwäche der Pflänzchen aufgefasst werden. Es handelt sich hier zunächst um rein kolloidchemische Erscheinungen, die gewisse Geschwindigkeitsänderungen hervorrufen, ohne die Gesundheit der Zelle zu beeinflussen. Erst bei extremen H-ionkonzentrationen wird die Pflanze beschädigt, und eine schon »physiologisch« kranke Pflanze fällt erfahrungsgemäss sehr leicht einer Infektionskrankheit zum Opfer. Als eine Stütze der hier entwickelten Auffassung, dass man nicht ohne weiteres Gleichheitszeichen zwischen Wachstumsintensität und Gesundheitsgrad (d. h. Widerstandsfähigkeit gegen Krankheiten) setzen darf, kann eine kürzlich erschienene Untersuchung von RAINES (1922) angeführt werden. Ferner sei an die alte Erfahrung erinnert, dass übermässige Stickstoffernährung zwar lebhaften Zuwachs der vegeta-

tiven grünen Teile einleitet, andererseits aber Pilzbefall begünstigt.

C. Diskussion.

Um die Bedeutung unserer Ergebnisse für die Praxis beurteilen zu können, muss zuerst daran erinnert werden, dass im allgemeinen eine »physiologische Schwäche« der Pflanzen das Auftreten oder die Verbreitung einer Pilzkrankheit auf dem Felde begünstigt. Und eine Reihe von Ursachen können eine solche Disposition für die Krankheit hervorrufen, z. B. minderwertiges Saatgut, mangelhafte Ernährung, grosse Saattiefe, zu starkes Drillen, grosse Bodenfeuchtigkeit (durch hohen Grundwasserstand oder anhaltendes Regen bedingt), dichte Struktur des Bodens (Einzelkornstruktur, Ortsteinsbildungen), frischer Stalldünger usw. Wenige von diesen Übelständen sind wissenschaftlich hinreichend analysiert worden. Man kann aber a priori behaupten, dass von den aufgezählten Krankheitsursachen, alle, bis auf die zwei ersten, mehr oder weniger mit einer Kohlensäurevergiftung der Keimpflanzen und der Wurzeln zusammenhängen.

CO₂-Anhäufung findet bei 1. verminderter Permeabilität und 2. erhöhter CO₂-Produktion des Bodens statt.

Wie schon S. 30 gezeigt wurde, ist der Kohlensäuregehalt der Bodenluft bisweilen so hoch, dass schon eine geringe Verminderung der Permeabilität des Bodens für Gase genügt, um ihn über die untere Vergiftungsgrenze (= 1 Prozent) zu bringen. Eine solche Permeabilitätsverminderung ruft z. B. erhöhte Bodenfeuchtigkeit hervor. Namentlich der Regen, der zugleich infolge seines O₂-Gehalts die CO₂-Produktion des Bodens anregt, ruft immer eine starke Erhöhung des CO₂-Gehaltes hervor (s. RUSSEL und APPELYARD 1915 S. 23; LUNDEGÅRDH 1922, S. 143).

Eine Erhöhung der CO₂-Konzentration bewirkt auch starke Düngung (LUNDEGÅRDH 1922). Der Stalldünger

lässt sich nicht so fein verteilen wie der Kunstdünger, deshalb entstehen um die Düngerklumpen im Boden Zonen hohen CO_2 -Gehaltes, die nachteilig auf die Samenkeimlinge und Wurzeln wirken können. NOYES und WEGHORST (1920) haben durch direkte Versuche gezeigt, dass die Hemmung der Wurzelentwicklung von Bohnen, Radischen u. a. Pflanzen in Stalldünger auf seinem hohen CO_2 -Gehalt beruht. Ich habe mehrmals durch direkte Versuche lokale CO_2 -Anhäufungen in mit Stalldünger gedüngtem Boden nachgewiesen.

Die in der Praxis wiederholt gemachte Erfahrung, dass Stalldünger, namentlich wenn er in frischem Zustand oder zu spät ausgelegt wird, verschiedene Infektionskrankheiten, wie Wurzelbrand der Zuckerrüben und Fusariosen (s. STÖRMER u. KLEINE 1912), begünstigt, wird also durch unsere Versuche verständlich. Von den drei bekannten Erregern des Wurzelbrandes leben zwei Pilze, *Pythium* und *Aphanomyces* ähnlich wie *Fusarium* im Boden, und CO_2 -Vergiftung der Rüben-Samen und -Keimlinge unterstützt sicher auch hier kräftig den Infektionsvorgang.

Namentlich in regenreichen Sommern kann eine starke Düngung verhängnisvoll werden. Im Jahre 1922 hatte ich einen Kohlversuch auf humusreichem, mangelhaft drainiertem aber sonst recht gutem Boden ($P_H = 6.4-6.6$). Der CO_2 -Gehalt in den verschiedenen Parzellen wurde im Laufe des Sommers mehrmals bestimmt (Tab. XII).

Tabelle XII.
Kohlensäuregehalt in 15 cm Tiefe.

Düngung per Ar	Unge- düngt	3 kg. Superphosphat 2 » 40 % Kalisalz 3 » Chilesalpeter	3 kg. Superphosphat 2 » 40 % Kalisalz 3 » Chilesalpeter 600 » Stalldünger
CO_2	0,60 %	0,77 %	1,92 %

Schon die mässigen Kunstdüngergaben haben die CO_2 -Produktion des Bodens erhöht, sehr kräftig war aber die Wirkung des Stalldüngers. Der CO_2 -Gehalt ist hier entschieden zu hoch. Man konnte auch deutlich seine Giftigkeit beobachten, indem nach jedem stärkeren Regen die Kohlpflanzen, und zwar deutlich die am stärksten gedüngten, in der Sonne vorübergehend welkten. Die Funktion der Wurzeln war durch die beim Regen in die Höhe getriebene CO_2 -Konzentration offenbar gelähmt. Auch auf einem mit Futterrüben bestandenen, benachbarten Feld wurden ähnliche Welkeerscheinungen beobachtet. Der Kohl entwickelte sich überhaupt kümmerlich.

Mangelhafte Durchlüftung des Bodens begünstigt nicht nur Infektion seitens fakultativ parasitischer Pilze, sondern verschlimmert auch andere Infektionskrankheiten. So hat man beobachtet, dass *Phytophthora infestans* sich namentlich auf schweren, schlecht austrocknenden Böden ausbreitet (SORAUER-RIEHM-LINDAU 1922, S. 187). Um die Krankheit prophylaktisch zu bekämpfen, hat man in erster Linie für reichliche Durchlüftung der Pflanzen zu sorgen. Die Kartoffeln, wie Wurzelfrüchte überhaupt, verdichten die Bodenstruktur. Ausgiebige Bodenbearbeitung ist deshalb sehr wichtig.

Von den Fusariosen scheint der Schneeschimmel häufig oder vielleicht überwiegend (s. LINDFORS 1920) durch das Saatgut verbreitet zu werden. Aber auch in diesem Falle spielen Bodenbedingungen eine Rolle. In Deutschland tritt der Schneeschimmel nach SCHAFFNIT (1920) vorwiegend an nördlichen Abhängen auf, wo der Schnee langsam wegschmilzt. In Schweden hat die Krankheit ihre grösste Ausbreitung in den Provinzen nördlich von Schonen, wo die Schneedecke durchschnittlich 60 Tage jährlich erhalten bleibt. Wahrscheinlich ist auch *Calonectria graminicola* (*Fus. nivale*) ebenso unempfindlich für CO_2 -Anhäufung wie die von mir un-

tersuchten Fusarien. Die grössere Widerstandsfähigkeit der Pilze hat natürlich auch Bedeutung für die örtliche Ausbreitung des Myzels. *Gibberella* und *Fus. culmorum* wurden ja sogar durch CO_2 zum stärkeren Wachstum gereizt.

Unsere Versuche erheben keinen Anspruch auf Vollständigkeit. Sie sollen durch Versuche mit anderen Pathogenen und Wirtspflanzen und namentlich auch durch Feldversuche ergänzt werden. Die vorgeführten Tatsachen machen es wahrscheinlich, dass CO_2 -Anhäufung im Boden ein sehr wichtiger Faktor für das Auftreten und die Verbreitung mehrerer Infektionskrankheiten¹ ist. In der Praxis dürften vielfach Bestimmungen des CO_2 -Gehaltes für die Prophylaxis von Bedeutung sein können.

Auch im Hinblick auf die Kohlensäuredüngungsfrage ergeben sich wichtige Folgerungen.

Eingangs wurde die Frage aufgestellt: Wie weit darf man die CO_2 -Produktion des Bodens erhöhen, ehe die CO_2 -Konzentration giftig wirkt? — Wir fanden, dass schon 1—1.5 Proz. CO_2 die Keimung und das Wachstum des Weizens hemmte. Vielfach ist der CO_2 -Gehalt des Bodens so hoch, dass jede künstliche Anregung der CO_2 -Produktion zugleich die Gefahr der Vergiftung mitbringen würde (Tab. XII). In solchen Fällen ist nur an Massnahmen zu denken, die die Permeabilität erhöhen, also energische Bodenbearbeitung, Hackung, Drainage,

¹ Aus der Literatur über »physiologische Krankheiten«, die durch unzureichende Durchlüftung hervorgerufen werden, sei auf die ausführliche Darstellung in der neuen Auflage des SORAUERSCHEN Handbuchs (Bd. 1, 1921, S. 89—218) hingewiesen; vergl. ferner W. A. CANNON (Carnegie Inst. Yearbook Bd. 19, 1920), H. HOWARD (zit. in Exper. station Record Bd. 44, S. 620) und die S. 26 zitierte Literatur. — Die neuerdings in Dänemark und Schweden aufmerksamste Krankheit »gulspetssjuka« (s. HENNING 1918, a. u. b.) tritt auf physikalisch ungünstigen Böden auf; vielleicht handelt es sich auch hier um CO_2 -Vergiftung.

Kalkung (bei schweren Böden). Schon durch tiefes Umpflügen wurde der CO_2 -Gehalt in einem von mir untersuchten ungedüngten Boden von 0.18 % auf 0.11 % (Analyse 14 Tage nach dem Pflügen) erniedrigt; zugleich wurde die absolute CO_2 -Produktion von 0,23 g auf 0,34 g pro kvm . und Stunde erhöht. Dieser Fall veranschaulicht die hohe Bedeutung der Bodenlockerung. Die Kalkung wirkt bekanntlich bei schweren Böden lockernd, indem der Kalk die Krümelbildung begünstigt. In pathologischer Hinsicht ist es wichtig, dass man bei Kalkung, wie bei Kunstdüngung überhaupt, die Wasserstoffionkonzentration kontrolliert. Denn auch alkalische Reaktion des Bodens ($\text{P}_\text{H} > 7.07$) begünstigt vielfach Pilzangriffe.

Sehr verbreitet ist die Vorstellung, dass die CO_2 -Produktion eines Bodens eine Funktion des Humusgehalts sei (s. z. B. SORAUER-GRAEBNER 1921, S. 90, 92, BORNEMANN 1920, REINAU 1920). Dies ist nur in sehr beschränktem Grad richtig. Ein gewisses Minimum von Humus ist immer erforderlich. Ist diese Forderung erfüllt, so ist die Wirksamkeit der CO_2 -produzierenden Mikroorganismen vor allem von der Anwesenheit von Nährsalzen und Wasser abhängig (LUNDEGÅRDH 1922). Der Stalldünger kann nur bei hinreichendem Nährstoffgehalt eine spezifische CO_2 -Wirkung entfalten. Sehr wichtig ist es, wie oben gezeigt, dass der Stalldünger fein verteilt wird. Dass mit sehr grossen Gaben von Stalldünger im allgemeinen keine weitere Steigerung, dagegen häufig sogar eine Verminderung der Erträge erreicht wird (zahlreiche Beispiele in SCHNEIDEWIND 1921), kann vielleicht mit CO_2 -Vergiftung der Wurzeln zusammenhängen. Die hier anknüpfenden Fragen werden andernorts näher besprochen.

Während die pathologische Bedeutung der Durchlüftung und des CO_2 -Gehalts des Bodens uns im Prinzip klar erscheint, ist dies nicht der Fall mit der Wasserstoffionkonzentration. GILLESPIE (1918) fand ein Minimum der Infektion beim »potato scab« bei P_H 5.1—4.8.

Nach HOPKINS (1922) ist das Infektionsminimum für die *Gibberella*-Fusskrankheit des Weizens P_H 5.5. HOPKINS meint, dass man in abänderung der Reaktion des Bodens ein Mittel hat, um die Krankheit vorzubeugen. Auch GILLESPIE und HURET (Soil Science Bd. 4, 1917, S. 373) glauben an eine solche Bedeutung der Bodenreaktion.

Meines Erachtens sind wir noch weit davon entfernt, die Bedeutung der Bodenreaktion für die Kulturpflanzen im Grund zu kennen. Namentlich ist die Einwirkung der H-Ionen auf die physikalische und chemische Beschaffenheit des Bodens und auf die Bakterienflora zu unvollständig bekannt. Ein direktes Ansäuern des Bodens würde wahrscheinlich auf lange Zeiten die Fruchtbarkeit herabsetzen. Einfachere Mittel, wie z. B. Fruchtwechsel, würden sicher schneller und billiger zum Ziel führen. Um einzelne Krankheiten zu bekämpfen ist es natürlich unpraktisch, die allgemeinen Wachstumsbedingungen herabzusetzen.

Zusammenfassung.

1. Ein Kohlensäuregehalt von mehr als 1 Prozent verzögert die Keimung und das Wachstum des Weizens. Die Hemmung beträgt bei 3—5 Prozent CO_2 mehr als 50 Prozent.

2. Die untersuchten *Fusarium*-Arten (*Gibberella Saubinetii*, *Fus. avenaceum*, *culmorum*, *herbarum*) wachsen in Luft, die 3—7 Prozent CO_2 enthält, ganz normal oder z. T. sogar (*Gibberella* und *Fus. culmorum*) lebhafter als bei niedriger CO_2 -Spannung.

3. Die Infektion keimender oder aufwachsender Pflanzen von Weizen durch die erwähnten Pilze wird durch erhöhten CO_2 -Gehalt (2—8 %) deutlich begünstigt. *Gibberella* und *Fus. avenaceum* erregten alle Symptome echter Fusskrankheit. *Fus. culmorum* befiel vorwiegend die Wurzeln.

4. Ein Durchmustern der einschlägigen Literatur lehrt, dass Fusskrankheiten, Schneeschimmel, Wurzelbrand u. a. durch fakultativ parasitische Pilze hervorgerufene Krankheiten besonders unter Bedingungen auftreten, die die Permeabilität des Bodens herabsetzen oder seine absolute CO_2 -Produktion kräftig anregen. Die experimentellen Befunde stützen die Behauptung, dass in diesen Fällen Kohlensäurevergiftung der Wirtspflanzen die Hauptursache ist.

5. Die Versuche zeigen, dass eine Vergiftungsperiode von einer bis zwei Wochen genügt, um die Infektion dauernd zu begünstigen, was mit den Erfahrungen aus der Praxis im Einklang steht.

6. Die Keimung der Weizensamen wird durch die Wasserstoffionkonzentration des Substrates beeinflusst. Die Kurve ist zweigipfelig, mit einem intermediären Minimum bei P_{H} 5.5—5.9.

7. Auch das Wachstum und die Sporenbildung der untersuchten Pilze werden in ähnlicher Weise durch die Wasserstoffionkonzentration beeinflusst.

Zitierte Literatur.

- APPEL, O., und WOLLENWEBER, H. W. 1910. Arb. d. kaiserl. biol. Anstalt f. Land- und Forstwirtsch. Bd. 8. S. 1.
- ARRHENIUS, O. 1922. Arkiv för Botanik. K. Vetenskapsakademien. Bd. 18. N:o 1.
- ATANASOFF, DIM. 1920. Journal of agricultural research. Bd. 20. S. 1.
- BÖHM, J. 1873. Sitz. ber. d. Akad. d. Wiss. Wien. Math.-nat. Cl. Abt. 1, Bd. 68, S. 171.
- BORNEMANN, F. 1920. Kohlensäure und Pflanzenwachstum. Berlin.
- BROWN, W. 1922. Annals of Botany. Bd. 36. S. 253.
- CHAPIN, P. 1902. Flora. Bd. 91. S. 348.
- CLEMENTS, F. E. 1921. Aëration und aër-content. Washington.
- DERLITZKY, 1918. Lantwirtsch. Jahrb. Bd. 51.
- GILLESPIE, L. J. 1918. Phytopathology. Bd. 8.
- HAAS, A. R. C. 1916. Journ. biol. chem.

- HAAS, A. R. C. 1917. *Botan. Gazette.* Bd. 63, S. 232.
 —, 1920. *Soil science.*
- HENNING, E. 1918 a. *Meddel. Nr 175 från Centralanst. f. försöksväs. på jordbruksomr.*
 —, 1918 b. *Meddel. Nr 179 från Centralanst.*
- HOPKINS, C. G. 1922. *Amer. Journal of Botany.* Bd. 9. S. 159.
- JENTYS, S. 1892. *Bull. intern. acad. sc. Cracovic, compt. rend.* Bd. 4. S. 306.
- KIDD, F. 1914—1916. *Proc. Royal. Soc.* Bd. 87, 89.
 —, and WEST, C. 1917. *Annals of Bot.* Bd. 31. S. 457.
- LINDFORS, Th. 1920. *Medd. Nr 203 fr. Centralanst. f. försöksväs. på jordbruksomr.*
- LOPRIORE, G. 1895. *Jahrb. f. wiss. Bot.* Bd. 28. S. 531.
- LUNDEGÅRDH, H. 1922. *Angewandte Botanik.* Bd. 4. S. 120.
- MAC INNES, J. 1922. *Phytopathology.* Bd. 12. S. 290.
- NAOUMOFF, 1914. *Bull. Soc. Myc. France.* S. 54.
- NILSSON-EHLE, H. 1920. *Skånsk Jordbrukstidskr.* S. 561.
- NOYES and WEGHORST, 1920. *Botan. Gazette.* Bd. 69. S. 332.
- RAINES, M. A. 1922. *Amer. Journ. of Bot.* Bd. 9. S. 215.
- REINAU, E. 1920. *Kohlensäure und Pflanzen.* Halle.
- RUSSEL and APPLEYARD, 1915. *Journ. of agric. science.* Bd. 7. S. 1.
 — —, 1917. *Ebenda.* Bd. 8. S. 385.
- SALTER und MC ILVAINE, 1920. *Journ. of agric. research.* Bd. 19.
- SCHAFFENIT, E. 1912. *Lantwirtsch. Jahrb.* Bd. 43. S. 521.
 —, 1920. *Ebenda.* Bd. 64.
- SCHNEIDEWIND, 1921. *Die Ernährung der lantw. Kulturpflanzen.* 4. Aufl. Berlin.
- SORAUER, P. und GRAEBNER, P. 1921. *Handb. d. Pflanzenkrankh.* 4. Aufl. Bd. 1.
 —, und RIEHM u. LINDAU, 1921. *Ebenda.* Bd. 2 I.
- STÖRMER, K. und KLEINE, R. 1912. *Deutsche landw. Presse.* Bd. 39. S. 718.
- TAYLOR, 1917. *Phytopathology.* Bd. 7.
- VAGELER, P. 1906. *Mitt. d. bayr. Moorkultur-Anst.* Bd. 1.
- WAKSMAN, S. A. und JOFFE, J. S. 1920. *Journ. Bacter.* Bd. 5. S. 31.
- WEBB, R. W. 1919. *Ann. Missouri Bot. Garden.* Bd. 6.
- WOLLENWEBER, H. W. 1923. *Bearb. d. Welkekrankh. in SORAUERS Handb.* 4. Aufl.¹

¹ Durch das freundliche Entgegenkommen des Verfassers wurde mir die Darstellung in Korrektur zugänglich.

Einige neue *Alchemilla*-Arten von Mt. Elgon.

VON THORE C. E. FRIES.

In einer in diesen Tagen erschienenen Arbeit habe ich eine ausführliche Schilderung sämtlicher aus dem Kenia und Mt. Aberdare bisher bekannter *Alchemilla*-Arten publiziert und habe in diesem Zusammenhang auch, wie ich es glaubte, das ganze von der schwedischen ethnografisch-zoologischen Expedition nach Mt. Elgon 1920 zusammenbrachte *Alchemilla*-Material bearbeitet. Es hat sich jedoch leider erwiesen, dass ein Teil desselben, nämlich das von H. GRANVIK eingesammelte, beim vorläufigen Ordnen der Sammlungen aus Versehen verlegt worden ist, so dass es mir erst in die Hände gekommen ist, nachdem es zu spät war, es der oben erwähnten Arbeit einzuverleiben. Da das GRANVIKSche Material jedoch recht reichhaltig und sehr gut konserviert ist, und da es im höchsten Grade beleuchtet, wie eigentümlich die *Alchemilla*-Arten sind, welche die höchsten Teile Mt. Elgons auszeichnen, habe ich nicht unterlassen können, es sofort zu veröffentlichen.

Vom Mt. Elgon war vor dem Besuch der schwedischen Expedition daselbst bloß eine einzige *Alchemilla*-Art angegeben, nämlich *A. argyrophylla* Oliver (vgl. TH. C. E. FRIES l. c. p. 16). Die schwedische Expedition hat auf Mt. Elgon nicht weniger als 5 Arten gesammelt, nämlich *A. elgonensis*, *Lindblomiana*, *Granvikii*, *Lovénii* und *microbetula*. Sämtliche waren für die Wissenschaft neu. Die drei letzteren werden hier beschrieben; doch habe ich an von G. LINDBLOM eingesammeltem recht unzureichendem Material schon frü-

her *A. Lovénii* als eine neue Varietät (*A. gracilipes* Engl. var. *Lovénii* Th. Fr. jr.) aufgestellt. Die reicheren und besser konservierten Exemplare von GRANVIK stellen es jetzt ausser Frage, dass eine mit der ostafrikanischen *A. gracilipes* recht nahe verwandte, aber doch von derselben gut unterschiedene Art, auf dem Mt. Elgon vorkommt. — Übrigens ist der Fund von *A. microbetula* von grosser pflanzengeographischer Bedeutung. Diese Art ist nämlich mit der abyssinischen *A. abyssinica* deutlich verwandt, welche unter den Alchemillen Afrikas eine ganz isolierte Stellung einnimmt. — In meiner früheren *Alchemilla*-Arbeit habe ich nur mit grossem Bedenken *A. abyssinica* zu dem *A. pedata*-Typus gezogen. Das GRANVIKSche Material von *A. microbetula* hat mich veranlasst, noch mer über das Berechtigte darin zu zweifeln. Es wäre vielleicht richtiger, *A. abyssinica* aus dem *pedata*-Typus auszumerzen und einen *abyssinica*-Typus aufzustellen, der dann die unzweifelhaft verwandten *A. abyssinica* und *microbetula* zu umfassen hätte. Es wäre vielleicht auch am klügsten bis auf weiteres keinen gar zu nahen phylogenetischen Zusammenhang zwischen den Arten des *pedata*-Typus und des *abyssinica*-Typus anzunehmen.

Upsala, Januar 1923.

A. Granvikii Th. Fr. jr. n. sp.

Specimen originale: H. GRANVIK sine numero in herb. Holmiensi.

Planta gracilis, procumbenti-adscendens, 60 cm. longa vel ultra, herbacea, ramosa, ramis adscendentibus; internodia (1.7—)2.5(—4) cm. longa, glabra. Folia petiolata, lamina ad 2 cm. longa, 2.2 cm. lata, 5—(sub- 6 à 7—) pedato-lobata, supra viridia, subtus pallidiora, utrinque glaberrima; lobi cuneato-obovati, usque ad petiolum liberi et distinctissime stipitati, apicibus

dentatis, dentibus apice pilis paucis penicillatis, ceterum glaberrimi, dentibus in lobo centrali utrinque latere (4—)5, dente apicali \pm reducto: petioli 0.8—1.4 cm. longi, basi c:a 2 mm. stipulis adnati, sat parce patenti-pilosi; stipulae foliaceae c:a 0.8—1.2 cm. longae, vaginantes, basi dorso c:a 3 mm. connatae, vaginis primo pilosis mox glabrescentibus, bilobae, lobis subovatis, patentibus, c:a 10-dentatis, dentibus pilis paucis coronatis. Inflorescentiae axillares, c:a 21 cm. longae, bracteatae, bracteis usque ad 1.1 cm. longis et latis. Flores pedicellati, pedicellis c:a 1—1.5 mm. longis, gracillimis, glabris; sepala (semi-) ovata, acuta, extus et intus glabra, subaequilongia vel interiora paullum minora et angustiora, c:a 1 mm. longa; tubus calycinus turbinatus, glaber, vix 1 mm. longus. Stamina 4. Stylus 1.

Verbreitung: Mt Elgon regio alpina inferior. — (Mt. Elgon: 13500 Fuss ü. d. M. H. GRANVIK).

A. Granvikii gehört zum *Ellenbeckii*-Typus und ist mit *A. Pickwellii*, *Hillii*, *Ellenbeckii* und *palustris* deutlich verwandt, weicht aber von allen diesen Arten durch ihre sonderbare, fussförmige, tiefe Lobierung der Blätter und deutlich (1.5—2 mm. lang) gestielten Loben ab. In anderen Hinsichten kommt sie *A. palustris* am nächsten.

A. microbetula Th. Fr. jr. n. sp.

Specimen originale: H. GRANVIK sine numero in herb. Holmiensi.

Planta sat parva, stolonifera, stolones repentes, lignosae, dense erecto-patenti pilosae, hinc inde radicanes. Folia basalia foliis stolonum similia, minuta, lamina 5— (vel obscure 7—) lobata, ambitu reniformi-suborbicularis, c:a 7 mm. longa, c:a 10 mm. lata, lobo centrali super medium laminae inciso, lateralibus vix ad medium, supra primum sat dense, aetate parce-parcissime strigoso-hirsuta, infra et margine dense adpresse

strigosa; lobi cuneiformes, antice dentati, dentibus apicibus penicillatis, in lobo centrali laterales 2, dente apicali lateralibus subaequilongo; petiolus c:a 5 mm. longus, dense adpresse hirsutus, basi stipulis membranaceis

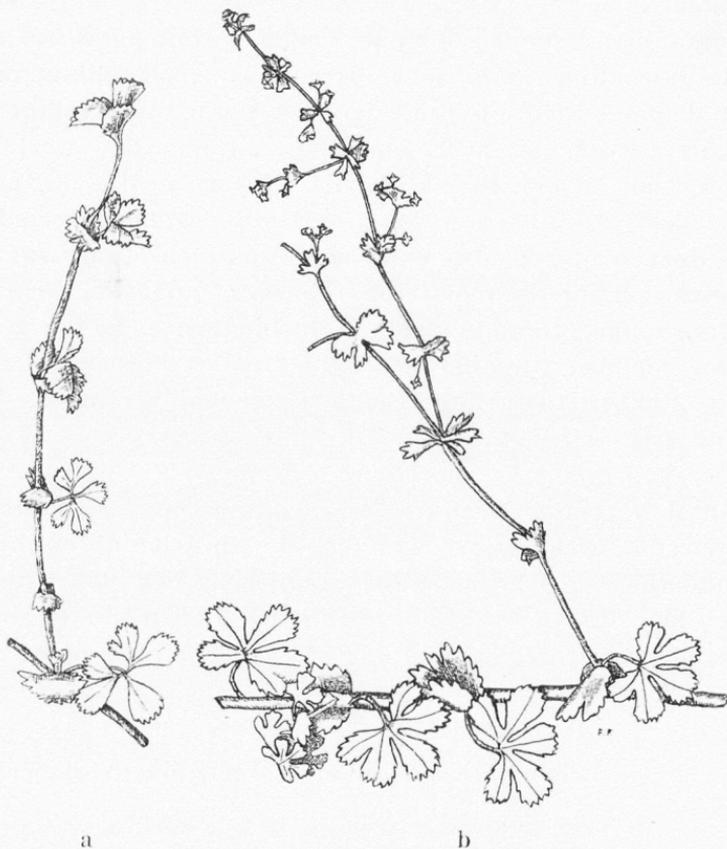


Fig. 1. *Alchemilla Granvikii* n. sp. (a) und *A. palustris* Th. Fr. jr. (b). — C:a $\frac{2}{3}$.

hirsutis c:a 2 mm. latis ad c:a medium late alatus. Inflorescentiae minutissimae in axillis inter stipulas absconditae, c:a 4—5 mm. longae, 2-florae, bractea unica minutissima munitae. Flores sessiles; tubus calycinus ovoideus, c:a 1,2 mm. longus, adpresse hirsutus; sepala

subaequilongia (c:a 1 mm.), lanceolata, acuta, extus ad-
 presse hirsuta, apicibus penicillatis. Stamina 4. Styli 3—4.

Verbreitung: Mt. Elgon, regio alpina. — (Mt.
 Elgon c:a 14000 Fuss ü. d. M. 1920. H. GRANVIK).

Eine eigentümliche, hochalpine Pflanze, deren hie
 und da wurzelnde, ziemlich stark verholzte Ausläufer
 mit kleinen Blättern dicht an den Boden angeschmiegt
 kriechen. Ihre Blätter ähneln sowohl in Grösse als Form
 denen von *Betula nana* L.; davon der Name. — *A. mi-
 crobetula* steht ziemlich isoliert zwischen den afrika-
 nischen *Alchemillen*, jedoch existieren deutliche phylo-
 genetische Beziehungen mit *A. abyssinica*. Die Verhol-
 zung der Ausläufer ist als eine ökologische Anpassung
 an der hochalpine Klima, nicht als phylogenetische Be-
 ziehung zu den zwergstrauchartigen *Alchemillen* von den
argyrophylla- oder *Johnstoni*-Typen der Section *subo-
 chreatae*, zu deuten.

A. Lovénii Th. Fr. jr. n. sp.

Syn. *A. gracilipes* Engl. var. *Lovénii* Th. Fr. jr. in K. V. A.
 Ark. f. Bot. Bd 18 N:r 12, (1923) p. 38.

Specimen originale: H. GRANVIK et G. LINDBLOM sine
 numero in herb. Holmiensi.

Planta rosulans, stolonifera, stolones radican-
 tes sulantesque. Foliorum basalium petioli lamina 2-plo
 vel ultra longiores, adpresse argenteo-pilosi, basi stipulis
 membranaceis c:a 1.5 cm. adnatis, apice liberis, sub-
 integris, marginibus parcissime ciliatis muniti; lamina
 supra glabra, juvenilis subtus adpresse argenteo-hirsuta,
 mox glabra, nervis medianis loborum tamen persistenter
 argenteis et loborum marginibus limbo tenui argenteo
 ornato, ambitu suborbiculari, basi cordata, c:a 9-lobata,
 lobis longe infra medium laminae incisus, anguste
 lanceolatis, acutis, margine acute dentatis, dentibus la-

teralibus in lobo centrali 6—7, apicibus penicillatis, dente apicali non vel vix reducto. Inflorescentiae ex axillis stolonum exeuntes, c:a 10 cm. longae, velut internodia stolonum erecto-patenti pilosae, bracteatae, bracteis c:a 0.7 cm. longis et 0.5 cm. latis, sat multiflorae. Flores in axillis bractearum singulae, longe-pedicillatae, pedicellis ad c:a 1.5 cm. longis, gracilibus, erecto-patenti-pilosis. Tubus calycinus c:a 1.3 longus, urceolatus, primo adpresse pilosus, aetate glaber; sepala subaequilongia (c:a 1.5 mm. longa), mox glabra, exteriora quam interiora angustiora, interiora semiovata, acuta. Stamina 4. Styli 2—3.

Verbreitung: Mt. Elgon c:a 9000 Fuss ü. d. M. — (Mt. Elgon: offene steinige Abhänge 9000 Fuss ü. d. M.; blühend und fruchtend 9. Juni 1920. G. LINDBLOM und H. GRANVIK).

Steht *A. gracilipes* nahe, ist aber von dieser durch tiefer eingeschnittene engere Blattlappen, überhaupt nicht so starke Behaarung und besonders durch bald verkahlende Fruchthecher gut verschieden.

Species nonnullæ novæ maroccanæ.

II.

Auctore SV. MURBECK.

Verbascum tagadirtense. — Nova spec. e sect. *Lych-nitis* BENTH. — Planta verisimiliter biennis, c. 10 dm. alta, ubique tomento subfloccoso deterrenti lutescenti-cinereo laxè vestita. Caulis teres vel superne leviter obtusangulus, c. 7 mm. crassus, foliosus, superne paniculato-ramosus, ramis suberectis rigidiusculis sat elongatis. Folia omnia sat tenuia, virentia, pilis stellatis in pagina superiore parum, infra magis confertis at sese non vel vix tegentibus vestita, margine integerrima, subtus distincte nervosa. Lamina foliorum basilarium lanceolato-ovata, basi in petiolum c. triplo breviorè attenuata, apice obtusiuscula; folia caulina infima breviter petiolata, ovata, acutiuscula; caulina media et superiora sessilia, e basi nec amplexicauli nec decurrente elliptico-ovata vel ovato-lanceolata, acuta vel breviter acuminata. Folia fulcrantia inferiora lanceolato-linearìa, florum glomerulos paulo superantia, superiora sublinearìa, glomerulis breviora. Glomeruli jam sub anthesi inter se distincti, racemos tenues interruptos demum subvirgato-elongatos formantes, inferiores plerumque 5—7-flori, superiores 3-flori. Flos primarius cujusque glomeruli pedunculo calycem æquante vel demum paulo superante suffultus, ceteri multo brevius pedunculati. Calycis lacinie extus stellato-tomentosæ, pilis glanduliferis destitutæ, sub anthesi lanceolato-linearès, postea subelongatæ linearès 6—7 mm. longæ, $\frac{3}{4}$ — $\frac{4}{5}$ longitudinis capsulæ æquantes. Corolla extus stellato-tomentella, 22—25 mm. diam., flava, in fauce aurantiaca, ad basin loborum papillis violaceis clavatis

velutina. Stamina 5, subæqualia; filamenta omnia violaceo-lanata, duo inferiora ceteris parum longiora, tota longitudine vel fere usque ad apicem papillis longissimis tenuissimis apice clavatis dense velutina; antheræ duæ inferiores ceteris parum majores, sicut hæ reniformes et transverse (nec oblique) insertæ. Stylus 6—7 mm. longus, basi stellato-tomentellus. Stigma capitatum. Capsula oblongo-ovoidea, acutiuscula, 7—9 mm. longa, brevissime stellato-tomentella, basi indurata styli apiculata. — Fl. Majo.

In regione inferiore Atlantis Majoris: prope pagum Tagadirt N'Bourd, c. 900 m.

Planta habitu *Verbascum Chaixii* VILL. referens sed ab eo valde diversa foliis margine integerrimis, paniculæ ramis strictis, rigidioribus magisque elongatis, florum pedunculis crassioribus et, cum calyce collatis, brevioribus, calycis laciniis duplo longioribus, capsula 7—9 mm. nec 4—5 mm. longa, acutiuscula nec apice rotundato-obtusa. — *V. Hookerianum* BALL, in eadem regione lectum, differt e descriptione foliis dense pannosis, calycis segmentis abbreviatis, quam capsula dimidio brevioribus, staminibus inæqualibus, capsula obtusa.

Anacyclus medians. — Nova spec. — Planta verisimiliter biennis, e collo radicis caules pedales adscendentiramosos subadpresse villosopubescentes emittens; rami e basi patente arcuato-suberecti, plerumque iterum ramosi. Folia viridia, villosopubescentia vel juniora subsericeovillosa, ambitu oblonga vel ovato-oblonga, tripinnatisecta, rachide angusta, segmentis ultimis linearibus mucronulatis, inferiora petiolata, media et superiora sessilia. Pedunculi rigidi, sursum incrassati. Capitula magna, cum ligulis 3—3,5 cm. diam. Anthodii squamæ subsericeovillosæ; exteriores lanceolatæ vel oblongo-lanceolatæ, versus apicem obtusiusculum margine scarioso angusto cinctæ; interiores oblongæ, apice in appendicem scariosam late ovatam pallidam margine lacero-ciliatam squama ipsa angustio rem vel saltem non latiore m productæ.

Receptaculi breviter conici paleæ cartilagineæ, planiusculæ, latissime cuneatæ, extimæ obtusæ, ceteræ acute apiculatæ, omnes apiculo parce piloso. Ligulæ feminæ, numerosæ; limbus post siccationem sæpius flavus, in vivo autem supra sulphureus infra ochroleucus, 10—13 mm. longus, 3—4 mm. latus, oblongus, basi ovato-cuneatus, apice subtruncato sat profunde trilobus, lobis vix vel parum conniventibus plerumque longioribus quam latoribus; tubus compressus. Flosculi hermaphroditi, flavi, exteriores regulares, interiores irregulares dentibus duobus longioribus erectisque. Achænia ligularum marginalibus late alata ideoque late obovato-cuneata, alis membranaceis integris apice in auriculam patulam triangularem productis; achænia flosculorum eis ligularum conformia, sed auriculis erecto-patulis et apice in facie interna pappo lacero-fimbriato munita. — Fl. & fr. Apr., Majo.

In herbosis ad Aguedal prope urbem Marrakech.

Affinis *A. clavato* (DESF.) PERS. et *A. radiato* LOISL. et pluribus notis inter has duas species intermedius. Differt a priore squamis anthodii interioribus in appendicem scariosam productis, paleis receptaculi apice evidentius acuminatis, ligulis sulphureis nec albis, auriculis achæniorum marginalium acutioribus; ab *A. radiato* differt appendice squamarum interiorum non obcordato-orbiculari squama ipsa multo latiore, sed late ovata squamæ vix æquilata, paleis receptaculi apice parce pilosis nec glaberrimis, ligulis sulphureis nec flavis, auriculis achæniorum marginalium patulis nec erectis. Ab ambabus speciebus citatis differt planta nostra ligulis apice non rotundatis dentibus brevissimis conniventibus, sed plus minus truncatis dentibus longioribus subporrectis.

Anacyclus exalatus. — Nova spec. — Planta verisimiliter biennis. Caulis pedalis et ultra, erectus, valde ramosus, subadpresse villosopubescens; rami suberecti, plerumque iterum ramosi, ramulis e basi patente arcuato-suberectis. Folia viridia, villosopilosula, ambitu oblonga

vel ovato-oblonga, rachide angusta, segmentis ultimis brevibus oblongis mucronulatis, inferiora petiolata tripinnatisecta, media et superiora sessilia bipinnatisecta. Pedunculi breves, rigidi, versus apicem incrassati. Capitula satis magna, cum ligulis c. 3 cm. diam. Anthodii squamæ villosopuberulæ; exteriores apice obtusiusculo vel obtuse scariosæ; interiores late oblongæ apice in appendicem permagnam hyalinam glaberrimam obcordato-orbicularem margine laceram squama ipsa multo latiore productæ. Receptaculi breviter conici paleæ cartilagineæ, planæ, latissime cuneatæ, fere æque latæ ac longæ, apiculatæ, apiculo angusto subsubulato glaberrimo. Ligulæ femineæ, parum numerosæ, flavæ; limbus oblongo-ellipticus, 12—14 mm. longus, 4—6 mm. (interdum usque ad 10 mm.) latus, basi ovatus, apice breviter tridentatus, dentibus conniventibus latioribus quam longioribus; tubus compressus. Flosculi hermaphroditi, flavi, exteriores regulares, interiores subirregulares dentibus duobus longioribus suberectis. Achænia ligularum plano-compressa, oblongo-cuneata, exalata, margine angustissimo tantum circumdata, apice truncato-rotundata nec auriculata; achænia flosculorum itidem exalata et exauriculata, angustissime marginata, late ovato-cuneata, apice rotundato-truncata, pappo omnino destituta.

Prope oppidum Agadir, imperii maroccani meridionalis, leg. IBRAHIM a. 1877.

Ab omnibus speciebus generis *Anacycli* adhuc descriptis differt achæniis, etiam florum radialium, non alatis apice auriculatis, sed angustissime marginatis apice truncato-rotundatis. Ceterum satis affinis videtur *A. radiato* LOISL., a quo tamen insuper discedit paleis receptaculi latioribus et apiculo angustiore magisque elongato terminatis, nec non achæniis flosculorum exteriorum membrana coroniformi omnino destitutis.

Chrysanthemum demnatense. — Nova spec. e sect. *Pyrethrum* GÆRTN. — Planta perennis, caudice cinereo-fuscescente. Caulis basi in ramos cauliformes stricte

erectos, 1,5—3,5 dm. altos, per totam longitudinem cinereo-tomentosos, usque ad medium vel paulo supra dense foliatis, apice aphyllis subincrassatos monocephalos divisus. Folia cinereo-villosa; infima tantum palmatisecta, segmentis tribus elongato-linearibus acutis mucronatis sæpius iterum 2—3-furcatis; media et suprema pinnato-partita, pinnis utrinque 2—4 subporrectis linearibus acutissimis mucronatis integris vel supremis in margine exteriori segmento secundario præditis. Capitula cum ligulis 2,5—3,5 mm. diam. Anthodii hemisphærici phylla villosopubescentia, pallide cano-viridia, margine apiceque late hyalino-membranacea, omnia apice rotundato-obtusissima vel subemarginata, exteriora late elliptica, media obovato-oblonga, interiora elongato-oblonga. Receptaculum nudum convexum. Flores radiales pallide rosacei, tubo compressiusculo, ligula elongato-oblonga, apice obsolete 3-denticulata, anthodio subæquilonga. Flores disci albidii, superne atro-purpurei. Achænia omnia conformia, subcylindrica, 3—3,5 mm. longa, glabra, fusconigrescentia, costis 10 regularibus albidis valde prominentibus acutis ornata nec non pappo membranaceo superne elongato-auriculiformi, quam achænio sesquilongiore et flores disci conspicue, tubum florum radialium multum superante prædita. — Fl. & fr. Majo.

Regio inferior Atlantis Majoris: in collibus schistaceis Ighen Draa prope Demnat, c. 900 m.

Affinis *C. Gayano* Coss. & Dr. et *C. maroccano* Batt. Ab ambobus differt foliis, infimis exceptis, non palmato-partitis sed pinnatisectis, nec non pappo achæniis non subæquilongo sed sesquilongiore; a *C. maroccano* insuper differt floribus disci superne non lutescentibus sed atro-purpureis, a *C. Gayano* squamis anthodii non lanceolatis plus minus acutis, sed late ellipticis vel obovato-oblongis, margine late scariosis, apice rotundato-obtusissimis vel subemarginatis.

Professor Nordstedts 85-årsdag.

På sin åttiofemårsdag den 20 januari fick professor C. F. O. Nordstedt röna många bevis på tillgiven hägkomst från vänner och kolleger nära och fjärran. Bland annat uppvaktades han av styrelsen för Lunds Botaniska Förening, vilken genom sin ordförande till honom överlämnade en konstnärligt utförd adress av följande lydelse:

1838 ^{20/1} 1923.

Herr Professor C. F. O. Nordstedt.

Det torde med visshet kunna sägas, att det förunnats få vetenskapliga sammanslutningar i vårt land att behålla en medlem under icke mindre än sextiofem år. Under så många år har Ni, Herr Professor, tillhört Lunds Botaniska Förening, och då därtill kommer, att ni är en av dess stiftare, är det oss en särskild anledning att rikta ett varmt tack till Eder för allt det outtröttliga intresse Ni visat och all den trygga hjälp Ni lämnat vår förening. Vi begagna tillfället att giva uttryck åt vår erkänsla i dag, då Ni fyller åttiofem år. Som vetenskapsman och tidskriftsredaktör har Ni utfört ett arbete, vilket alla värdera och beundra. Dock ligger det Lunds Botaniska Förening närmast om hjärtat att vördsamt och innerligt tacka Eder för allt det bistånd, Ni lämnat dess medlemmar. Den älskvärda beredvillighet, varmed Ni ställt Eder stora erfarenhet och mogna omdömne till förfogande, skall alltid bevaras i tacksamt minne.

Vi tacka Eder av hjärtat och önska Eder många brittsommardagar under Eder levnads höst!

För Lunds Botaniska Förening
DESS STYRELSE

HARALD KYLIN
OTTO R. HOLMBERG

OTTO GERTZ
EINAR NAUMANN

JOHN FRÖDIN
GÖTE TURESSON

INNEHÅLL

	Sid.
DAHLGREN, K. V. O., Notes on the ab initio cellular Endosperm.	1
LUNDEGÅRDH, H., Die Bedeutung des Kohlendioxidgehalts und der Wasserstoffionkonzentration des Bodens für die Entstehung der Fusariosen	25
FRIES, TH. C. E., Einige neue Alchemilla-Arten von Mt. Elgon.	53
MURBECK, S., Species nonnullæ novæ maroccanæ. II.	59