

## Einige Resultate von Isolations- und Bastardierungsversuchen mit *Lolium multiflorum* Lam. und *Lolium perenne* L.

VON FREDRIK NILSSON, Landskrona.

Die Befruchtungsverhältnisse der Gräser sind noch nicht hinlänglich bekannt, obgleich manche Forscher sich mit hierhergehörigen Fragen beschäftigt haben und in der Literatur auch eine ziemliche Anzahl Angaben hierüber vorhanden sind. Die verschiedenen Verfasser sind darüber einig, dass bei den meisten Grasarten Kreuzbefruchtung vorherrschend ist und bei einigen Grasarten zur Veranlassung eines Samenansatzes in nennenswertem Grade sogar notwendig erscheint.

Von den praktisch wichtigen Gräsern ist *Phleum pratense* bisher am besten untersucht. WITTE (1919 und 1922) und SYLVÉN (1929) haben erbliche Unterschiede in bezug auf die Selbstfertilität konstatiert, ähnlich wie dies beim Roggen laut HERIBERT-NILSSON (1916) der Fall ist. Über die Raigräser (*Lolium perenne* und *Lolium multiflorum*) gibt es Angaben schon von KÖRNICKE (1890), der in seinen Isolationsversuchen nur sehr spärlichen Samenansatz erhielt. FRANSEN (1916 und 1917) führte Isolationen an *Lolium multiflorum* und ferner an Pflanzen aus, die von *Lolium perenne* herstammten, die er aber für Bastarde zwischen *Lolium perenne* und *Lolium multiflorum* hielt. Er erwähnt, dass es unter diesen Pflanzen eine Menge verschiedener Typen wie auch einige abnorme Formen gibt. Beim Isolieren von 2 dieser Pflanzen mit mehreren Ähren in jeder Isolation wurde ein Samenansatz von 11,2 % erhalten. Eine Isolation von einzelnen Ähren ergab im Mittel einen

Samenansatz von 5,2 %. Echte *Lolium perenne*-Pflanzen wurden nicht isoliert, aber eine Isolation von *Lolium multiflorum* mit mehreren Ähren zusammen ergab im Mittel einen Samenansatz von 10,3 %. Als Zusammenfassung seiner Ergebnisse sagt FRANDSEN, dass die beiden Arten Kreuzbefruchter sind und eine Selbstbefruchtung bei Isolation nur in relativ geringem Grade erfolgen kann.

FRUWIRTH (1922) sagt in bezug auf die Raigräser, dass Selbstbefruchtung unwahrscheinlich ist, Nachbarbestäubung möglich und dass bei der Isolation von ganzen Pflanzen mit einem gewissen Samenansatz gerechnet werden kann. Ausserdem wird angeführt, dass Bastardierung zwischen den beiden Arten *Lolium perenne* und *multiflorum* vorkommt.

Die gründlichste Untersuchung über die Befruchtungsverhältnisse dieser beiden Grasarten scheint indessen von GREGOR (1927) ausgeführt worden zu sein. Er hat die Selbstfertilität unter verschiedenen äusseren Verhältnissen mit dem Resultat untersucht, dass die Selbstfertilität sich ziemlich konstant zu halten scheint. *Lolium multiflorum* war in den meisten Fällen vollkommen selbststeril mit einem Samenansatzprozent, der in verschiedenen Klonen zwischen 0 und 7,6 variierte. Auch bei *Lolium perenne* hat sich die Selbstfertilität als niedrig erwiesen. Die Mehrzahl Pflanzen gab weniger als 3 % Samenansatz, obgleich in einem Fall 32,3 % verzeichnet werden konnten. GREGOR konnte keine bestimmte Zunahme im Samenansatz feststellen wenn mehrere Ähren zusammen isoliert wurden.

Ob KNOLLS (1929) neulich veröffentlichte Resultate über den Einfluss absoluter Feuchtigkeit auf den Samenansatz bei Isolation einiger anderer Grasarten auch auf die *Lolium*-Arten bezogen werden kann, muss bis auf weiteres als unentschieden betrachtet werden, da GREGOR zu verschiedenen Zeitpunkten und unter verschiedenen äusseren Verhältnissen keinen veränderten Samenansatz erhielt.

Meine Isolationsversuche während den Jahren 1926—1929 stehen in direktem Zusammenhang mit der Züch-

tungsarbeit, weshalb die Mehrzahl isolierter Pflanzen ausgewählte wünschenswerte Typen darstellen, von denen möglichst konstante Nachkommen angestrebt wurden. Im Jahre 1926 wurde eine grosse Anzahl Isolationen an verschiedenen Pflanzen vorgenommen, im Jahre 1927 in geringerem Ausmass, aber der Samenansatz in den Isolationen dieser Jahre wurde nicht genau untersucht. Die Isolationen wurden jedes Jahr mit doppelten Pergamentlütten ausgeführt.

Im Jahre 1926 betrug die Anzahl isolierter Pflanzen von *Lolium multiflorum* (Weibulls Imperial) 22 und die von *Lolium perenne* (Svalöfs Viktoria) 19. An jeder Pflanze wurden 3 bis 4 Ähren gemeinsam isoliert und der Samenansatz fiel ziemlich spärlich aus. Von *Lolium perenne* waren 3 ohne Samenansatz. Die isolierten Pflanzen wurden ausserdem nach freiem Abblühen geerntet, wobei in den Nachkommen von *Lol. perenne*-Pflanzen mehrere Hybriden mit *Lolium multiflorum* konstatiert wurden.

Im Jahre 1927 wurden nur wenige Pflanzen isoliert, von denen ein kleinerer Samenansatz erhalten wurde.

Die grösste Anzahl Isolationen wurde 1928 teils im Treibhaus (Tab. 1) und teils am freien Feld (Tab. 2) ausgeführt. Im Jahre 1929 wurden einige Isolationen an den gleichen Pflanzen erneuert, wozu ein Teil neuer Pflanzen kam, die zu Bastardierungsversuchen benutzt worden waren. Die Mehrzahl Pflanzen ( $I_0$ ) stammen von frei abgeblühten Eltern, während ein Teil ( $I_1$ ) Nachkommen von früher ausgeführten Isolationen darstellen. Aus Tab. 1 geht hervor, dass zwischen verschiedenen Pflanzen in bezug auf die Selbstfertilität bedeutende Differenzen bestehen. Noch deutlicher ist dies in Tab. 2, wo auch der Samenansatz nach freiem Abblühen angegeben ist, der wenigstens in einem Teil der Fälle parallel mit den Isolationsversuchen geht. Eine herabgesetzte Selbstfertilität scheint also wenigstens in gewissen Fällen auf einer verminderten Fertilität überhaupt zu beruhen, woraus man gerne den Schluss ziehen will, dass erbliche Sterilitätsfaktoren mit im Spiele sind. Einige

Tabelle 1. *Lolium*-Isolationen im Treibhaus 1928 und 1929.

Art und Feld Nr	Jahr	Anzahl		Anzahl gegenle- Samen	Anzahl Samen- ansatz 0,0	Anmerkung
		Ähren	Blüten			
<i>Lolium multiflorum.</i>						
N:o 316 I <sub>1</sub> .....	1928	3	368	3	0,8	/ 8 isol. Ähren ohne Samen
» 325 I <sub>0</sub> .....	1928	6	707	11	1,6	
» 325 .....	1929	1	169	0	0	/ 4 isol. Ähren ohne Samen
» 688 = 5414 <sup>1</sup> I <sub>0</sub> .....	1929	4	496	0	0	
» 689 I <sub>0</sub> .....	1929	3	362	29	8,0	
» 690 I <sub>0</sub> .....	1929	3	273	4	1,5	
» 691 I <sub>0</sub> .....	1929	6	692	149	21,5	
» 693 I <sub>0</sub> .....	1929	4	556	11	2,0	
<i>Lolium perenne.</i>						
N:o 317 I <sub>1</sub> .....	1928	15	2064	814	39,4	/ 1 isol. Ähre ohne Samen
» 317 .....	1929	1	163	106	65,0	
» 173 I <sub>0</sub> .....	1928	1	84	1	1,2	/ 3 isol. Ähren ohne Samen
» 173 .....	1929	1	69	0	0	
» 160 I <sub>0</sub> .....	1928	9	1171	24	2,0	/ 4 isol. Ähren ohne Samen
» 160 .....	1929	2	190	24	12,6	
» 159 I <sub>0</sub> .....	1928	12	1168	236	20,2	/ 4 isol. Ähren ohne Samen
» 159 .....	1929	2	153	4	2,6	
» 331 I <sub>0</sub> .....	1928	4	251	4	1,6	/ 14 isol. Ähren ohne Samen
» 683 I <sub>1</sub> .....	1929	5	325	4	1,2	
» 684 I <sub>0</sub> .....	1929	2	137	1	0,7	
» 685 = 5405 <sup>1</sup> I <sub>0</sub> .....	1929	4	365	36	9,9	
» 686 = 5402 <sup>1</sup> I <sub>0</sub> .....	1929	3	319	2	0,6	
» 687 = 5404 <sup>1</sup> I <sub>1</sub> .....	1929	9	1157	1	0,1	

ausgeführte Paarkreuzungen (Einbinden von Ähren verschiedener Pflanzen in die gleiche Isolationstüte) zeigen einen erhöhten Samenansatz verglichen mit Selbstbefruchtung, weshalb die Isolation an und für sich keinen allzu grossen Einfluss auf den Samenansatz haben kann, wenn gleich die Pollination natürlich in gewissem Grade erschwert wird. Die Pflanzen Nr. 5406 und 5407 stammen von frei abgeblühtem *Lol. perenne*, wurden aber als Bastarde mit *Lol. multiflorum* verzeichnet, weshalb ihre mangelhafte Selbstfertilität erwartet war. Weiter unten wird auf solche Bastarde zurückgekommen. Die Pollinentwicklung der isolierten Pflanzen ist nur in einem Teil der Fälle untersucht, näm-

<sup>1</sup> Siehe Tab. 2.

Tabelle 2. Samenansatz an *Lolium multiflorum* und *Lolium perenne* bei Isolation und freiem Abblühen 1928.

Art und Feld Nr	Isolation				Freies Abblühen			
	Anzahl				Anzahl			
	Ähren	Blüten	Samen	0,0 Samenansatz	Ähren	Blüten	Samen	0,0 Samenansatz
<i>Lol. multiflorum.</i>								
5408 I <sub>0</sub> .....	9	1669	19	1,1	3	233	133	57,1
5409 I <sub>0</sub> .....	9	1901	31	1,6	3	276	41	14,9
5410 I <sub>0</sub> .....	12	1603	86	5,4	3	312	253	81,1
5412 I <sub>0</sub> .....	12	1872	19	1,0	3	214	170	79,4
5413 I <sub>0</sub> .....	12	2100	8	0,4	3	456	278	61,0
5414 I <sub>0</sub> .....	9	2305	0	0,0	3	518	159	30,7
5415 I <sub>0</sub> .....	8	1461	25	1,7	3	306	98	32,0
5416 I <sub>1</sub> .....	12	2674	94	3,5	—	—	—	—
5417 I <sub>0</sub> .....	—	—	—	—	3	338	232	68,6
5418 I <sub>0</sub> .....	—	—	—	—	3	303	235	77,6
<i>Paarkreuz. Lol. multifl.</i>								
5408 X 5409 .....	6	1175	280	23,8	—	—	—	—
5414 X 5415 .....	8	1670	92	5,5	—	—	—	—
5417 X 5418 .....	8	1836	730	39,8	—	—	—	—
5419 X 5420 .....	4	1015	273	26,9	—	—	—	—
<i>Lol. perenne.</i>								
5318 I <sub>0</sub> .....	9	1340	44	3,3	3	262	32	12,2
5319 I <sub>0</sub> .....	12	1848	2	0,1	3	207	156	75,4
5320 I <sub>0</sub> .....	6	973	1	0,1	3	244	152	62,3
5321 I <sub>0</sub> .....	9	1413	11	0,8	3	304	206	67,8
5322 I <sub>0</sub> .....	8	1046	6	0,6	3	295	120	40,7
5323 I <sub>0</sub> .....	13	1379	35	2,5	3	260	50	19,2
5324 I <sub>0</sub> .....	11	1889	3	0,2	3	492	157	31,9
5325 I <sub>0</sub> .....	12	1436	138	9,6	3	341	152	44,6
5326 I <sub>0</sub> .....	9	985	23	2,3	3	262	46	17,6
5327 I <sub>0</sub> .....	12	1537	303	19,7	3	367	44	12,0
5328 I <sub>0</sub> .....	12	1429	496	34,7	3	218	100	45,9
5329 I <sub>0</sub> .....	12	1706	0	0,0	3	346	12	3,5
5330 I <sub>0</sub> .....	12	1761	77	4,4	3	294	127	43,2
5331 I <sub>0</sub> .....	12	877	277	31,6	3	255	43	16,9
5332 I <sub>0</sub> .....	12	1524	30	2,0	—	—	—	—
5401 I <sub>0</sub> .....	12	nicht gezählt	0	0,0	3	423	81	19,1
5402 I <sub>0</sub> .....	12	»	1	—	3	280	139	49,6
5403 I <sub>0</sub> .....	12	»	2	—	3	339	95	28,0
5404 I <sub>1</sub> .....	4	»	2	—	3	619	26	4,2
5405 I <sub>0</sub> .....	12	»	1	—	3	329	120	36,5
5406 I <sub>0</sub> .....	11	»	0	0	5	367	27	7,4
5407 I <sub>0</sub> .....	12	»	0	0	5	862	75	8,7

lich an den in Tab. 1 aufgenommenen Pflanzen, die zur Bastardierung verwendet worden sind. Bei diesen Untersuchungen habe ich eine normale Pollenentwicklung (siehe Tab. 5) gefunden; eine Ausnahme bildete Nr. 331, die sich bei näherer Untersuchung nicht als reines *Lolium perenne* herausstellte.

Mit den 1928 als ganz selbststeril befundenen Pflanzen haben neue Isolierungen während 1929 übereinstimmende Resultate ergeben. Nur Nr. 5329 hat dieses Jahr einen Samen geliefert. Die Selbstfertilität dieser Pflanzen ist also praktisch genommen gleich 0. Die Ursache kann in zwei Fällen (Nr. 5406 und 5407) durch die Bastardnatur dieser Pflanzen erklärt werden, aber die übrigen müssen einer genaueren Untersuchung unterzogen werden, da auch der Samenansatz bei freiem Abblühen bedeutend herabgesetzt ist (siehe Tab. 2).

Die bisher vorliegenden Resultate von Isolationsversuchen mit *Lol. multiflorum* und *Lol. perenne* zeigen niedrige Selbstfertilität von *Lol. multiflorum* mit einer Variation des Samenansatzes zwischen 0 und 5,4 %. *Lolium perenne* zeigt zwischen verschiedenen Typen erheblich grössere Differenzen mit einer Variation von 0 bis 34,7 %, was mit aller Wahrscheinlichkeit auf die genotypische Grundlage der Selbstfertilität hinweist. Die Resultate stimmen übrigens sehr gut mit den von GREGOR erhaltenen überein. Der Samenansatz bei freiem Abblühen variiert bei *Lolium multiflorum* zwischen 30,7 und 81,8 % und bei *Lolium perenne* zwischen 3,5 und 75,4 %. Bei freiem Abblühen ist also *Lolium multiflorum*, im Gegensatz was bei Isolation der Fall ist, überlegen.

#### Bastardierungsversuche *Lolium multiflorum* × *Lolium perenne* und reziprok.

Die morphologischen Charaktere der beiden Arten *Lolium multiflorum* und *Lolium perenne* sind ziemlich variierend, und die Anzahl der vollkommen fixen Charaktere ist bei

näherem Studium sehr gering. Typische Exemplare der Arten sind wesentlich verschieden und können mit Leichtigkeit bestimmt werden, aber Übergangsformen zwischen ihnen sind sehr häufig und bei diesen sind die Artcharaktere gemischt. Die Behaarung ist einer der auffallendsten Unterschiede, da er aber bei *Lolium multiflorum* nicht ganz konstant ist und überdies zuweilen bei *Lolium perenne* auftritt, haben die Systematiker borstenlose Varietäten von *Lolium multiflorum* aufgestellt. STEBLER und VOLKART (1902) sagen dass die beiden *Lolium*-Arten nahe miteinander verwandt sind. Sie erwähnen auch halbborstige und borstenlose Formen von *Lolium multiflorum*, sagen aber nichts über Bastarden.

NEUMAN (1901), FRANDSEN (1917) und FRUWIRTH (1922) teilen mit, dass Hybridisierung zwischen den beiden Arten vorkommt. RAUM (1920) erwähnt Übergänge zwischen *Lolium multiflorum* und *Lolium perenne* in mehreren sowohl morphologischen wie physiologischen Charakteren. Von *Lolium multiflorum* erwähnt er verschiedene Formen in bezug auf die Behaarung, wie *aristatum*, *longiaristatum*, *muticum* und *submuticum*. Er unternahm auch Reinzüchtungsversuche mit borstigen und borstlosen Typen, was indessen nicht gelang, da Kreuzbefruchtung nicht verhindert wurde.

Obgleich eine kurze Beschreibung des Bastarden *Lol. multiflorum* × *Lol. perenne* unter dem Namen von *Lolium hybridum* schon 1888 von HAUSSKNECHT gegeben worden ist, ist doch später keine gründlichere Untersuchung der Hybridisierung der Arten vorgenommen worden.

ASCHERSON und GRAEBNER (1902) führen die Lokale HAUSSKNECHTS an und sagen über den Bastarden, dass er eine »anscheinend unfruchtbare Zwischenform« ist. HOLMBERG (1926) schreibt, dass der Bastard steril und wahrscheinlich selten ist, da aus Skandinavien nur wenig sichere Exemplare bekannt sind.

HESSING (1922) führte die Kreuzung mit schlechtem

Tabelle 3. Loliumkreuzungen 1928 und 1929.

		A n z a h l						
		Ähren	Blüten	Samen	Pflanzen			
<i>Kreuzungen 1929.</i>								
Lolium multiflorum	316 × Lol. perenne	331	...	3	40	1	1	
»	» 325 × »	»	» 160	...	4	102	47	45
»	» 325 × »	»	» 331	...	3	62	5	5
»	perenne 331 × »	multifl.	325	...	3	38	13	10
»	» 317 × »	»	» 316	...	3	61	0	0
»	» 160 × »	»	» 325	...	1	23	0	0
»	» 159 × »	»	» 325	...	2	56	0	0
»	» 159 × »	»	» 331	...	2	42	0	0
(L. multifl. × L. perenne)	154 × Lol. perenne	160		2	45	12	6	
»	» 154 × »	multifl.	325	4	98	22	19	
<i>Kreuzungen 1929.</i>								
Lolium multiflorum	691 × Lol. perenne	160	...	3	66	34	34	
»	» 690 × »	»	» 684	...	4	90	38	37
»	perenne 683 × »	multifl.	693	...	3	70	9	8
(L. multifl. × L. perenne)	154 × Lol. perenne	683		4	119	86	78	
Lolium multifl.	689 × (Lol. multifl. × L. per.)	154		2	52	14	13	

Resultat aus. JENKIN (1924) kreuzte die beiden Arten, von denen er *L. multiflorum* nur als eine Varietät von *L. perenne* bezeichnet, mit gutem Ergebnis und sagt »it has now further been ascertained that the hybrid plants are equally self fertile to average progeny plants of *L. perenne* and *L. perenne* var. *multiflorum* crossed inter se».

KNOLL (1929) hat auch Kreuzungen zwischen *L. multiflorum* und *L. perenne* sowie reziprok ausgeführt, wobei ein grössere Samanansatz erhalten wurde wenn *L. multiflorum* als Mutter anstatt als Vater verwendet worden war. Bei der Untersuchung von Blattquerschnitten der F<sub>1</sub>-Pflanzen stellte er eine deutliche Mischung der anatomischen Charaktere der Blätter der Elternpflanzen fest. Eine Untersuchung von Nachkommen nach Isolation einer wildwachsenden Pflanze, die im Blattquerschnitt Bastardcharakter zeigte, resultierte in der Feststellung einer Aufspaltung: 30 Pflanzen mit *L. perenne*-Charakteren, 32 mit *L. multiflorum*-Charakteren und 87, die Zwischenformen darstellten.



Fig. 1. Elternpflanzen und  $F_1$ . Links *Lolium perenne*, rechts *L. multiflorum*, in der Mitte zwei  $F_1$ -Pflanzen.

Um über das Hybridisierungsvermögen dieser Arten und die Fertilität der entstandenen Bastarden wenn möglich Klarheit zu gewinnen, sowie die Möglichkeiten zu Kombination von eventuellen Erbanlagen in Züchtungshinsicht auszunützen, habe ich seit 1926 mit Bastardierungen der genannten Grasarten gearbeitet. Wie schon erwähnt worden ist, sind die morphologischen Eigenschaften variabel und für die Samenkontrollanstalten bestehen Schwierigkeiten mit Sicherheit zu entscheiden, ob Beimengungen der einen

Art in Samenproben der anderen vorkommen. Die Untersuchungen von HELLBO (1925 und 1926) über die Bezählung der Seitennerven der Deckspelze haben in hohem Grade zur Klarlegung dieser Frage beigetragen, obgleich hinsichtlich gewisser Handelsstämme, besonders in bezug auf den dänischen Lundbäckstamm, Schwierigkeiten entstanden sind. Gleichwie ich selbst beim Studium verschiedener Stämme von *Lolium perenne* ist HELLBO zu der Auffassung gelangt, dass der Lundbäckstamm eine Einkreuzung von *Lolium multiflorum* erfahren haben muss und dass die entstandenen Bastarde mit *Lolium perenne* rückgekreuzt worden sind, sodass in diesem Stamm eine Mischung gewisser Charaktere zustande gekommen ist. So ist es nichts Ungewöhnliches in diesem Stamm behorstete Typen anzutreffen und die Bezählung kommt laut HELLBO im Mittel in 8—10 % der Samenanzahl vor.

Auch in physiologischer Hinsicht unterscheidet sich dieser Stamm ziemlich wesentlich von anderen Stämmen von *Lolium perenne*, besonders von Svalöfs Viktoria. In meinen vergleichenden Versuchen hat sich herausgestellt, dass der Lundbäckstamm in mehreren Hinsichten eine Zwischenstellung zwischen *Lolium perenne* und *Lolium multiflorum* einnimmt. Obgleich der Typus *Lolium perenne* am nächsten steht, sind doch die schwache Winterfestigkeit, die schnelle Entwicklung im Jahre der Aussaat sowie der gute Wiederzuwachs Eigenschaften, die sich *Lolium multiflorum* nähern, gleichwie die Bezählung auf den Nerven der Deckspelzen und die Behorstung in morphologischer Hinsicht des weiteren dafür sprechen, dass eine Bastardierung stattgefunden hat. Ein ähnlicher Stamm ist Oldenburgisches Raigras, das auch die Charaktere der beiden Arten miteinander vermengt aufweist.

FRANSEN (1928) hat im Lundbäckstamm eine Auswahl vorgenommen und hierbei in dem daraus aufgezogenem Ötofte-Stamm bessere Winterfestigkeit erhalten, in Übereinstimmung mit was man aus einer derartigen Popu-

lation zu erwarten hat, wo schwache Winterfestigkeit mit *Lolium multiflorum* gekreuzt worden ist.

Gerade in solchen Eigenschaften wie Winterfestigkeit, schneller Wiederzuwachs und damit hoher Ertrag, demnach Eigenschaften von grösster Bedeutung für die Praxis, hat man theoretisch zu erwarten, dass Bastardierung die gewünschten Umkombinationen von Erbanlagen ermöglichen soll.

Wenn also der hohe Ertrag von *Lolium multiflorum* mit der Winterfestigkeit des in dieser Hinsicht besten *Lolium perenne*-Stammes vereinigt werden könnte, wäre für die schwedische Weidenkultur ein bedeutungsvoller Fortschritt zu verzeichnen, da die Verwendung von *Lolium multiflorum* mit der gegenwärtigen schwachen Winterfestigkeit und damit der geringen Dauerhaftigkeit in den Koppeln nur für die Küstengebiete Südschwedens in Frage kommen kann, während resistente Typen von *Lolium perenne* mit grossem Vorteil auch in Mittelschweden gebaut werden können.

Mit diesem Ziel vor Augen habe ich meine Artkreuzungen in der Gattung *Lolium* ausgeführt und obgleich die Untersuchungen bei weitem nicht abgeschlossen sind, will ich die bisher erhaltenen Resultate mitteilen.

Im Jahre 1926 wurde 1 Pflanze von *Lolium perenne* mit *Lolium multiflorum* gekreuzt und hierbei 3 Samen erhalten. Die reziproke Kreuzung ergab als Resultat 66 voll ausgebildete Samen. Diese Samen wurden im Frühjahr 1927 ausgesät und entwickelten sich schon in diesem Jahr zu kräftigen Pflanzen, die als Bastarde verzeichnet werden konnten. Wegen meiner Abwesenheit während eines grossen Teiles des Sommers hatte ich nicht Gelegenheit die Fertilität der Pflanzen näher zu untersuchen. Nach meiner Heimkehr wurden indessen an 3 Pflanzen bzw. 6, 10 und 4 Ähren isoliert, von denen ich 126, 44 und 10 Samen ernten konnte. Sämtliche Pflanzen wurden nach freiem Abblühen geerntet und gaben relativ guten Samenansatz.



Fig. 2. Verschiedene Typen in  $F_2$  nach *Lolium multiflorum*  $\times$  *perenne*.

Tabelle 4. Samenansatz an  $F_1$ -Pflanzen nach *Lolium multiflorum*  $\times$  *Lolium perenne* bei freiem Abblühen 1928.

Feld Nr.	A n z a h l		Feld Nr.	A n z a h l	
	Ähren	Geerntete Samen		Ähren	Geerntete Samen
92.....	68	27	128 .....	24	0
99.....	5	21	131 .....	22	21
109.....	60	63	136 .....	53	77
117.....	39	50	138 .....	33	20
118.....	25	14	156 .....	57	16
121.....	59	22	157 .....	24	9
124.....	33	31			



Fig. 3. Noch einige verschiedene Typen in  $F_2$ .

1928 wurden aus den erhaltenen Samen nicht weniger als 5400  $F_2$ -Pflanzen aufgezogen.

Nach dem Winter 1927—1928 waren sämtliche  $F_1$ -Pflanzen stark winterbeschädigt und 32 von 65 waren tot. Die übrigen entwickelten sich sehr langsam und das Schossen erfolgte so spät, dass eine im Herbst an 13 Pflanzen vorgenommene Isolation vollkommen misslang.

Bei der Untersuchung des Samenansatzes an den glei-

chen Pflanzen nach freiem Abblühen wurde auch ein sehr niedriger Samenansatz festgestellt (siehe Tab. 4).

Um die  $F_1$ -Pflanzen bis ins folgende Jahr am Leben zu halten, wurden dieselben im Herbst 1928 in Kästen gesetzt und von ihnen gleichzeitig Klone gemacht.

Im Herbst 1928 wurde der Typus der  $F_2$ -Pflanzen untersucht, die nach isolierten  $F_1$ -Pflanzen aufgezogen worden sind. So konnte ich *Lol. perenne*-ähnliche Typen ohne Schossung feststellen, *Lol. multiflorum*-ähnliche Typen mit reichlich fertilen Sprossen sowie Zwischenformen, die eine schwache Sprossbildung aufwiesen. Eine Aufteilung der Pflanzenanzahl nach dieser Eigenschaft ergab folgendes Resultat: 25 ohne fertile Sprosse, 33 mit mehr als 100 fertilen Sprossen per Pflanze und 59 Zwischenformen. Diese Zahlen stimmen ziemlich gut mit der Spaltung 1:1:2 überein und die Abweichungen dürften nur auf der Schwierigkeit einer exakten Klassifikation beruhen. Die Zahlen 92:25 zeigen einen Überschuss für Pflanzen mit fertiler Sprossbildung, die aber in einem Teil der Fälle nur aus einzelnen Rispen bestand. Diese Pflanzen dürften zu den rezessiven zu rechnen sein, die modifikativ einige schwache Sprosse geben können, wie Beobachtungen an einer grossen Anzahl reiner *Lol. perenne*-Pflanzen gezeigt haben. Wahrscheinlich ist also die Eigenschaft Schossen während des ersten Jahres von einem einzigen mendelnden Faktor abhängig. Der Bastard ist in bezug auf das Schossen intermediär.

Das grosse  $F_2$ -Material, das nach freiem Abblühen aufgezogen worden ist, zeigte eine Mannigfaltigkeit verschiedener Typen in allen beobachtbaren Eigenschaften, ist aber für eine genetische Analyse unsicher, da die Befruchtung an den Elternpflanzen nicht kontrolliert worden ist. Diese Material wurde zur Selektion von für die Praxis wünschenswerten Raigrastypen verwendet.

Nach dem Winter 1928 war das Material stark dezimiert und die am wenigsten winterfesten Typen waren nun

eingegangen. Ein Teil der Pflanzen zeigten schwaches Leben während andere die Kälte relativ gut vertragen haben und sich den besten Typen von *Lol. perenne* näherten. Exakte Spaltungszahlen können indessen nicht angeführt werden, da eine grosse Anzahl Gradationen verzeichnet wurden.

Während der Jahre 1928 und 1929 erneuerte Kreuzungen haben die in Tab. 3 zusammengestellten Resultate gegeben. Die bei den Kreuzungen benutzte Technik stimmt in der Hauptsache mit der von JENKIN (1924) verwendeten überein. In einigen Fällen wurden sehr gute Resultate erhalten und diese stimmen insofern mit den von KNOLL (1929) erhaltenen überein, als die Kombination mit *Lolium multiflorum* als Mutter besser gelingt als die reziproke Kreuzung. Die  $F_1$ -Pflanze Nr. 154 wurde 1928 mit sowohl *Lolium perenne* wie *Lolium multiflorum* rückgekreuzt, wobei 12 bzw. 22 Samen geerntet werden konnten. 1929 wurde neuerdings zwecks Aufziehen einer grösseren Generation mit *Lolium perenne* rückgekreuzt und die gleiche  $F_1$ -Pflanze, Nr. 154, als Vater zur Kreuzung mit *Lolium multiflorum* verwendet.

Die 1928 geernteten Samen wurden schon am 15. X. 1928 im Keimungsapparat zum Keimen ausgelegt um womöglich schon im Sommer 1929 Pflanzen im fruktifikativen Stadium zu erhalten. Die Keimfähigkeit war gut und die meisten Samen entwickelten sich zu Keimpflanzen, die im Treibhaus überwintert und im Frühjahr 1929 in einem Abstand von  $60 \times 50$  cm zusammen mit Klonen der Elternpflanzen und ihrer Isolationsnachkommen aufs freie Feld verpflanzt wurden. Am frühesten in der Entwicklung war Nr. 511, die ein Produkt einer Rückkreuzung von  $F_1$  mit *Lolium multiflorum* darstellte. In der zweiten Hälfte Juni und anfangs Juli kamen indessen sämtliche Pflanzen in Blüte und hierbei konnte festgestellt werden, dass sämtliche Kreuzungen gelungen waren.

Es wurde nun der Fertilität Aufmerksamkeit geschenkt



Fig. 4. Pflanzen nach Rückkreuzungen mit *Lolium multiflorum*.

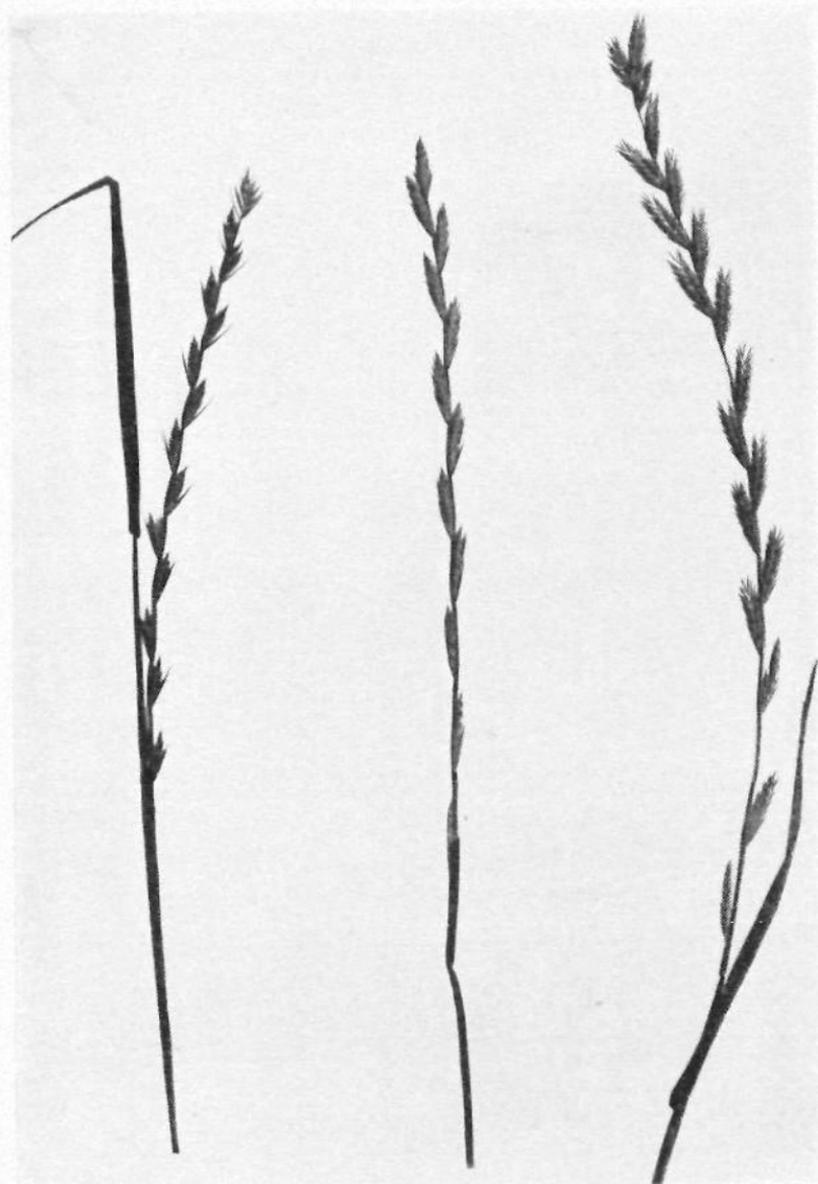


Fig. 5. Pflanzen nach Rückkreuzungen mit *Lolium perenne*.

Tabelle 5. Pollenentwicklung in *Lolium perenne*, *Lolium multiflorum* sowie F<sub>1</sub>, F<sub>2</sub> und Rückkreuzungen.

Art und Feld Nr	Anzahl Pflanzen	Anzahl Pflanzen mit folgenden guten Pollen										
		0-10	11-20	21-30	31-40	41-50	51-60	61-70	71-80	81-90	91-100	
<i>Lolium perenne</i> :												
317.....	1										1	
173.....	1											1
160.....	1											1
159.....	1											1
331.....	1						1					
<i>Lolium multiflorum</i> :												
316.....	1										1	
325.....	1											1
F <sub>1</sub> (Kreuzung 1926).....	25	2	2	0	3	0	6	3	5	4	0	
F <sub>1</sub> 506 (331 × 325).....	9			1		1	1	2	3	1		
F <sub>1</sub> 507 (325 × 331).....	5	1					2	1	1			
F <sub>1</sub> 508 (325 × 160).....	45		1	1	2	5	15	11	8	2		
F <sub>1</sub> 509 (316 × 331).....	1					1						
F <sub>2</sub> nach Isol. von 99.....	25	6	2	4	0	2	2	2	2	5	0	
» » » » 137.....	10	0	1	0	0	3	1	0	1	3	1	
» » » » 131.....	5			1	1	1	1	1		1		
F <sub>1</sub> 154 × Lol. per. 160.....	5		1		1		1	1	1	1		
F <sub>1</sub> 154 × Lol. mult. 325.....	19				1			3	2	10	3	

und sämtliche Pflanzen von F<sub>1</sub>, F<sub>2</sub> und Rückkreuzungen in bezug auf die Pollenentwicklung untersucht. In einem Wassertropfen konnte man mit Leichtigkeit zwei Typen von Pollenkörnern unterscheiden, teils stark gefüllte, die im Wasser quollen, und teils leere, die im Wasser eingeschrumpft verblieben.

Im allgemeinen geht es leicht die verschiedenen Typen zu trennen, gleichwie MÜNTZING (1929) bei Pollenuntersuchungen von *Galeopsis* gefunden hat, aber zuweilen ist der Inhalt stark variierend, sodass es Schwierigkeiten verursachen kann zwischen den untauglichen und normalen Pollenkörnern eine scharfe Grenze zu ziehen. Die Pollenuntersuchung wurde in Staubgefäßen von drei verschiedenen Blüten jeder Pflanze vorgenommen und von jedem Individuum wurden 300-600 Pollenkörner gezählt, nur in

einzelnen Fällen, wenn in den Staubgefässen sehr spärlich Pollen vorhanden war, weniger.

Die Ergebnisse dieser Untersuchungen sind in Tabelle 5 zusammengestellt, aus der hervorgeht, dass die untersuchten Pflanzen von *Lolium perenne* und *Lolium multiflorum* in der Regel 90—100 % normalen Pollen hatten. Eine Ausnahme bildet Nr. 331 von *Lolium perenne*, die sich bei näherer Untersuchung nicht als reines *Lolium perenne* herausstellte. Die Pollenkörner sind in der Regel von ziemlich gleichmässiger Grösse und haben einen reichlichen Inhalt von Reservnahrung.

Die Pollenentwicklung bei den  $F_1$ -Pflanzen zeigte sich bei den verschiedenen Individuen sehr variierend, von 1,7 bis 83,5 % und im Mittel mit 58 % normalem Pollen. Ausserdem ist die Grösse stark schwankend und der Inhalt in einem Teil der Körner gering.

Die Entwicklung der Pollenkörner und damit folgende Sterilität scheint unabhängig davon zu sein, welche der Elternarten als Vater oder Mutter verwendet worden ist.  $F_1$  dieser Kreuzung muss, auf Grund der Pollenuntersuchung zu urteilen, als partiell steril betrachtet werden. Bei einer Vereinigung sämtlicher  $F_1$  findet man, dass die grösste Anzahl Pflanzen ca. 50—60 % normalen Pollen besitzen. Die grosse Variation an Verschiedenen Pflanzen wird teils dadurch erklärt, dass verschiedene  $F_1$ -Pflanzen verschiedenes Alter haben und dadurch haben modifiziert werden können, teils durch Modifikationen auf Grund einer forcierten Entwicklung der jungen Pflanzen im Frühjahr und Vorommer. Verschiedene genotypische Anlagen von verschiedenen Elternpflanzen sind jedoch wahrscheinlich in erster Hand bestimmend gewesen.

Von den  $F_1$ -Pflanzen, die zu einer  $F_2$  geführt haben, war im Sommer 1929 nur eine Pflanze, nämlich Nr. 99, am Leben und diese zeigte 75 % normalen Pollen.

Die 40 untersuchten  $F_2$ -Pflanzen verteilen sich, wie aus Tab. 5 hervorgeht, auf verschiedene Klassen, was auf

eine Aufspaltung in fast ganz sterile, ganz fertile und intermediäre Formen deutet. Obgleich das Material zu klein ist um bestimmte Schlüsse zuzulassen, erscheint es doch wahrscheinlich, dass die Sterilität von erblichen Faktoren abhängig ist und dass daher Aussichten dafür bestehen, in  $F_2$  und den folgenden Generationen wieder volle Fertilität zu erhalten. So zeigte eine Pflanze über 90 % normalen Pollen, der ausserdem gleichmässige Grösse und reichlichen Inhalt hatte, während das Gegenteil bei den Pflanzen der Fall war, die nur 0—20 % anscheinend funktionstauglichen Pollen hatten.

Die Rückkreuzung mit *Lolium perenne* zeigt eine starke Verteilung der wenigen Pflanzen auf verschiedene Pollenklassen, während die Rückkreuzung mit *Lolium multiflorum* eine Anhäufung in den höheren Klassen zeigt. Ob dies letztere einen Zufall darstellt oder ob durch diese Kombination höhere Fertilität erreicht worden ist, kann nicht mit Sicherheit beurteilt werden, da beide Pflanzen *Lolium perenne* Nr. 160 und *Lolium multiflorum* Nr. 325 normale Pollenfertilität zeigten und die  $F_1$ -Pflanze Nr. 154 65 % guten Pollen hatte. Die genotypische Konstitution kann indessen bei den beiden Vaterpflanzen verschieden sein, wenn auch keine phänotypischen Unterschiede beobachtet werden konnten.

Ob der von mir als normal klassifizierte Pollen wirklich funktionstauglich war, kann nicht mit Bestimmtheit gesagt werden, da mit demselben keine Keimungsversuche ausgeführt wurden. Dass aber wirklich funktionstauglicher Pollen vorkommt, wird teils durch den Samenansatz bei Isolation bewiesen und teils durch die ausgeführte Rückkreuzung 1929, wobei  $F_1$  Nr. 154 als Vater verwendet worden ist (vgl. Tabelle 3).

Dass in  $F_1$  und  $F_2$  auch teilweise weibliche Sterilität vorliegt, ergibt sich aus den Untersuchungen über den Samenansatz bei freiem Abblühen, der wenigstens in einem

Tabelle 6. Prozent normaler Pollen und Samenansatz in  $F_1$  von *Lolium perenne*  $\times$  *Lolium multiflorum* und reziprok.

Feld Nr	%o normaler Pollen			Feld Nr	%o normaler Pollen		
	0%o Samenansatz bei	Isola-	freiem Abblühen		0%o Samenansatz bei	Isola-	freiem Abblühen
<i>Lol. perenne</i> 331 $\times$ <i>Lol. multifl.</i> 325				508 II: 8	55	0	nicht unters.
506: 1				9	71	0	26,5
2				10	55	0	nicht unters.
3				11	70	0,5	18,1
4				12	72	0	nicht unters.
5				13	59	0	»
7				14	69	0	»
8				15	22	0	23,9
9				16	39	0	nicht unters.
10				17	56	0	»
				18	52	0	»
				19	75	0,5	18,9
<i>Lol. multifl.</i> 325 $\times$ <i>Lol. perenne</i> 331.				III: 1	58	0	nicht unters.
507: 1				2	68	0,7	29,0
2				3	74	0	nicht unters.
3				4	69	0	»
4				5	51	0	»
5				6	62	0	»
				7	54	0	»
				8	16	0	24,5
				9	52	0	nicht unters.
				10	50	0	5,2
				11	53	0	nicht unters.
				12	51	0	»
				13	42	0	»
<i>Lol. multifl.</i> 325 $\times$ <i>Lol. perenne</i> 160.				<i>Lol. multifl.</i> 316 $\times$ <i>Lol. perenne</i> 331.			
508 I: 1				509	48	0	10,9
2				<i>Lol. multifl.</i> $\times$ <i>Lol. perenne</i> .			
3				Kreuzung 1926.			
4				92	54	0	2,5
5				99	75	0	5,9
6				102	76	0	0
7				104	59	0	1,8
8				105	82	0	8,0
9				109	86	0,7	8,7
10							
11							
12							
13							
II: 1							
2							
3							
4							
5							
6							
7							

Tabelle 6. Fortsetzung.

Feld Nr	0/0 normaler Pollen	0/0 Samen- ansatz bei		Feld Nr	0/0 normaler Pollen	0/0 Samen- ansatz bei	
		Isolat- tion	freiem Ab- blühen			Isolat- tion	freiem Ab- blühen
111 .....	58	0	7,5	136 .....	64	0	2,7
113 .....	86	0	2,5	138 .....	53	0	9,7
115 .....	3	0	— <sup>1</sup>	150 .....	77	0	25,3
117 .....	80	0	2,2	154 .....	65	0,8	4,7
118 .....	10	1,8	2,6	156 .....	39	0	1,2
121 .....	59	0	1,7				
122 .....	39	0	0	<i>Elternpflanzen:</i>			
123 .....	73	0	1,0	Lol. multifl.			
124 .....	12	0	3,0				
125 .....	51	0	0,6	325 .....	93	— <sup>2</sup>	50,4
126 .....	63	0	5,1	316 .....	82	— <sup>2</sup>	24,3
127 .....	34	0	1,8	Lol. perenne.			
129 .....	90	0	2,6				
133 .....	8	0	0	160 .....	96	— <sup>2</sup>	10,3

Teil der Fälle mit herabgesetzter Pollenfertilität parallel geht (vgl. unten).

Sämtliche  $F_1$ - und  $F_2$ -Pflanzen sowie Rückkreuzungen wurden 1929 isoliert, aber der Samenansatz fiel sehr gering aus und in den meisten Fällen wurde gar kein Samen erhalten. Die Ursache muss wohl teilweise in dem Umstande gesucht werden, dass an jeder Pflanze nur einzelne Ähren isoliert wurden, wobei man sich vorstellen kann, dass die Pollination teilweise ausgeblieben ist. Erneuerte Isolationen in grösserer Skala dürften über die Selbstfertilität der Bastarde bessere Auskünfte geben. Eine höhere Selbstfertilität dürfte indessen nicht zu erwarten sein, da schon die reinen Arten im allgemeinen niedrige Selbstfertilität aufweisen (vgl. Tab. 1 und 2).

In Tabelle 6 und 7 sind die bei den Pollenuntersuchungen erhaltenen Resultate zusammengestellt und der Samenansatz bei Isolation und freiem Abblühen in  $F_1$  und  $F_2$  sowie nach Rückkreuzung mit den Eltern mitgeteilt.

<sup>1</sup> Keine reifen Ähren.

<sup>2</sup> Siehe Tab. 1.

Aus Tabelle 6 geht hervor, dass ein Zusammenhang zwischen Pollenentwicklung und Selbstfertilität nicht bemerkt werden kann, da bei Isolation praktisch genommen kein Samenansatz erhalten worden ist. Bei freiem Abblühen variiert der Samenansatz stark, weshalb die Parallelität zwischen Weibchen- und Männchensterilität nicht beurteilt werden kann. Der Samenansatz ist aber überhaupt sehr niedrig, besonders an den älteren  $F_1$ -Pflanzen (nach Kreuzung 1926), unter denen einige keinen reifen Samen ausgebildet haben. Die untersuchten Elternpflanzen haben relativ niedrigen Samenansatz gegeben, obgleich normale Pollenfertilität vorhanden ist und deshalb kann ich nichts anderes sagen, als dass der Samenansatz an den  $F_1$ -Pflanzen bei freiem Abblühen ziemlich gut gewesen ist, obgleich an verschiedenen Pflanzen stark variabel.

Der Samenansatz wurde an jeder Pflanze in 3 gut entwickelten Ähren untersucht und bei weniger guter Übereinstimmung zwischen diesen 3 wurden weitere 2 oder 3 Ähren untersucht um einigermaßen exakte Mittelwerte zu erhalten.

Tab. 7 zeigt den Samenansatz der  $F_2$ -Pflanzen. Hier kann man erbliche Differenzen zwischen verschiedenen Pflanzen bemerken und eine grosse Anzahl hat sich als praktisch genommen steril herausgestellt.

Hinzugefügt soll auch werden, dass diese  $F_2$ -Pflanzen gleichwie die älteren Pflanzen nach dem strengen Winter schwach waren und im Frühjahr spät in Gang kamen, was sowohl die Männchen- wie die Weibchenfertilität in gewissem Grade hat modifizieren können.

Von grösstem Interesse in Tab. 7 ist indessen die Fertilität in den Rückkreuzungen, indem in den Rückkreuzungen mit *Lolium multiflorum* deutlich höhere Fertilität erreicht worden ist (vgl. auch Tab. 5). *Lolium multiflorum* Nr. 325 scheint indessen einen grösseren Samenansatz zu geben als *Lolium perenne* Nr. 160, weshalb dies leicht als auf erblichen Faktoren beruhend erklärt werden kann,

Tabelle 7. Prozent normaler Pollen und Samenansatz in F<sub>2</sub> und Rückkreuzungen.

Feld Nr	0/0 normaler Pollen			0/0 Samenansatz bei			Feld Nr	0/0 normaler Pollen			0/0 Samenansatz bei				
	Freiem Abblühen	Isoliert	Freiem Abblühen	Freiem Abblühen	Isoliert	Freiem Abblühen		Freiem Abblühen	Isoliert	Freiem Abblühen	Freiem Abblühen	Isoliert	Freiem Abblühen		
F <sub>2</sub> nach															
<i>Lol. multift.</i> ×															
<i>L. perenne.</i>															
311 A.	I: 1	.....	86	0	0		15	6	.....	46	0	—	1		
	3	.....	1	0	1,5			1: 1	.....	80	0	8,8			
	5	.....	21	0	0			4	.....	64	0	0			
	6	.....	66	0	3,8			5	.....	20	0	0			
	II: 1	.....	57	0	1,7			6	.....	31	0	0			
	4	.....	2	0	0			II: 3	.....	55	0	1,9			
	6	.....	89	0	11,4			<i>F<sub>1</sub> × L. perenne.</i>							
	III: 1	.....	20	0	2,7		510:	1	.....	19	0	5,9			
	6	.....	10	0	4,7			2	.....	56	0	19,1			
	IV: 2	.....	23	0	0,4			3	.....	33	0	0			
	6	.....	82	0	0,6			4	.....	83	0	7,4			
	V: 1	.....	68	0	1,8			5	.....	66	0	0			
	4	.....	9	0	0,9			6	.....	76	0	15,7			
	VI: 2	.....	85	0	6,2			<i>F<sub>1</sub> × L. multift.</i>							
	3	.....	79	0	10,9			511:	1	.....	77	0	32,1		
	5	.....	6	0	0			2	.....	93	2,0	43,3			
311 B.	II: 5	.....	50	0	0			3	.....	88	2,1	18,9			
	III: 1	.....	15	0	0			4	.....	76	0	35,8			
	IV: 1	.....	83	0	10,9			5	.....	97	0,6	22,2			
	4	.....	77	0,4	2,2			6	.....	86	0	13,0			
	5	.....	41	0	1,3			7	.....	33	0	40,3			
	V: 5	.....	28	0	0,2			8	.....	65	0,5	47,2			
	VI: 3	.....	1	0	0			9	.....	82	0,4	41,0			
	VII: 5	.....	50	0	2,7			10	.....	89	0	15,4			
	7	.....	19	0	0			11	.....	86	0	25,7			
312	I: 1	.....	58	0	—	1		12	.....	82	0	9,8			
	2	.....	85	0	2,3			13	.....	87	0,8	62,0			
	4	.....	77	0	0,2			14	.....	85	0	26,4			
	II: 4	.....	41	0	6,3			15	.....	87	0	— <sup>2</sup>			
	5	.....	14	0	0,8			16	.....	81	1,2	»			
	III: 3	.....	90	0	0			17	.....	91	0	»			
	5	.....	41	0	0,2			18	.....	70	0	»			
	IV: 1	.....	90	0	2,4			19	.....	65	0	»			
	2	.....	86	0	10,7										

<sup>1</sup> Keine reifen Ähren.<sup>2</sup> Nicht untersucht.

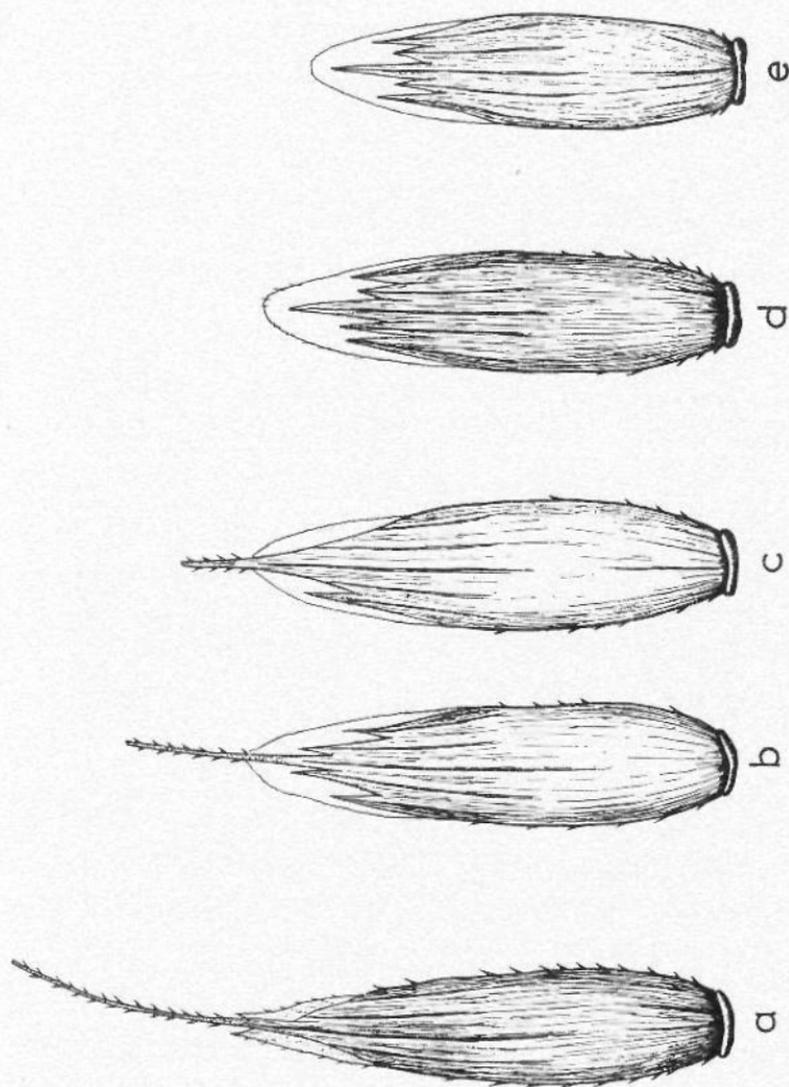


Fig. 6. Deckspelzen von: *Lolium multiflorum* 325 (a),  $F_1$  *L. multiflorum*  $\times$  *perenne* (b, c), *L. perenne* 331 (d) und *L. perenne* 160 (e).

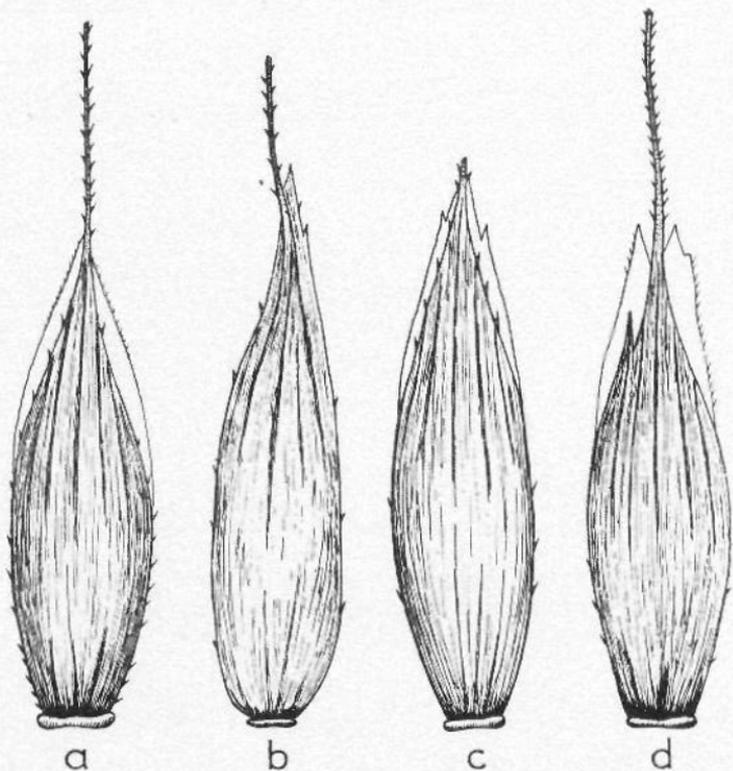


Fig 7. Verschiedene Blütentypen in  $F_2$ . a: 311 B IV:3; b: 311 IV:4; c: 311 VI:6; d: 311 V:5.

insofern nicht äussere Verhältnisse beim Blühen die Ursache sind, da *Lolium perenne* und die *perenne*-Rückkreuzungen später blühten als *Lol. multiflorum* und die Rückkreuzungen mit diesem.

Die  $F_2$ -Pflanzen sind in ihren morphologischen Charakteren zwischen den Elternarten intermediär. Die nach der gleichen Kreuzungskombination erhaltenen Pflanzen sind praktisch genommen konstant und kleinere Variationen sind auf Modifikationen zurückzuführen. Als Zusammenfassung der Charaktere meiner  $F_1$ -Pflanzen sollen in Kürze folgende angeführt werden:

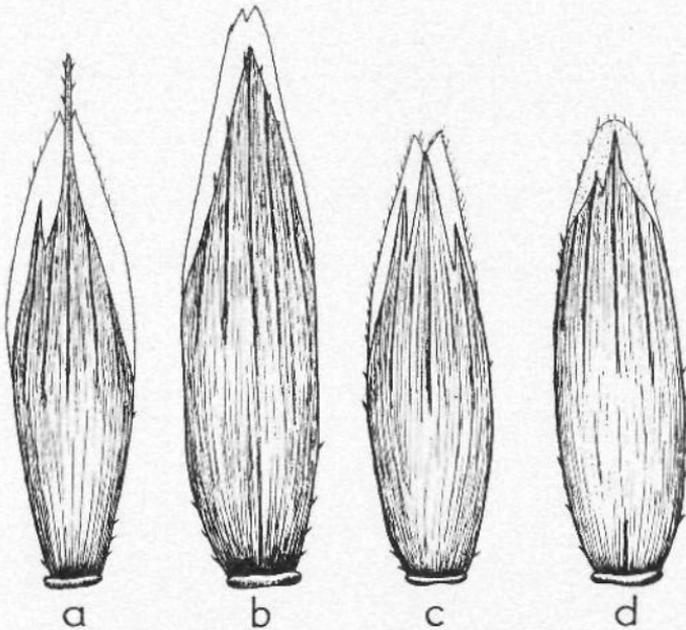


Fig. 8. Noch einige verschiedene Blütentypen in  $F_2$ . a: 311 II:6; b: 311 B V:5; c: 311 I:1; d: 311 B III:1

Der Bastard ist sowohl in morphologischen wie physiologischen Eigenschaften zwischen den Elternrassen intermediär. Früh in der Entwicklung bildet er reichlich fertile Sprosse schon im Jahre der Aussaat und gibt auch nach dem Abmähen fertile Sprossentwicklung in bedeutend höherem Grade als *Lolium perenne*. An Winterfestigkeit steht er nach *Lolium perenne* und ob er in dieser Hinsicht *Lolium multiflorum* übertrifft, kann noch nicht sicher gesagt werden. Schwache Winterfestigkeit scheint demnach zu prävalieren.

Die Blätter sind in der Knospenlage teilweise gerollt und teilweise zusammengefaltet. Verschiedene Sprosse der gleichen Pflanze sind in dieser Hinsicht zuweilen verschiedenen. Die Halme sind glatt und die Blätter sind unbedeutend rauh oder ganz glatt. Blattohren ausgezogen. Die

Tabelle 8. Beborstung und Bezählung der Deckspelzen bei *Lolium multiflorum* und *Lolium perenne*,  $F_1$  und Rückkreuzungen.

Feld Nr		Anzahl unter- suchte		Mit Borsten			Mit Zähnen		Fehl- grund d. Zähne
		Ährchen	Blüten	Anzahl	%	Borsten- länge mm	Anzahl	%	
Lol. multifl.	No 325	3	37	34	92	3,1	35	95	2,3
» »	» 316	3	35	29	73	3,2	29	73	2,0
Lol. perenne	» 331	5	48	0	0	0	13	27	1,0
» »	» 160	3	23	0	0	0	0	0	0
L. mult. $\times$ L. per.	» 99	3	28	24	86	2,3	25	89	2,7
» »	» 154	3	28	2	7	0,1	24	86	3,0
506: 1		3	35	21	60	0,1	33	94	2,2
2		3	32	7	22	0,8	29	91	2,0
3		3	23	13	57	1,5	21	91	1,8
4		1	8	7	88	1,3	5	63	1,5
5		1	9	5	56	2,6	6	67	1,8
7		1	8	5	63	0,6	4	50	1,3
8		1	9	7	78	0,5	5	56	1,4
9		1	9	7	78	1,5	7	78	2,6
10		1	9	6	67	1,0	3	33	1,3
507: 1		3	25	15	60	1,5	22	88	2,1
3		2	13	12	92	3,1	6	46	1,0
4		3	35	17	49	1,1	32	91	2,4
5		3	26	20	77	1,7	13	50	1,0
508 I: 1		2	20	14	70	1,4	12	60	1,3
2		2	23	13	52	1,3	20	80	1,9
3		2	28	13	46	0,4	5	18	1,0
4		2	23	12	52	0,6	18	78	2,0
5		2	22	10	45	1,3	14	64	1,2
6		2	25	12	48	1,2	15	60	1,0
7		2	23	5	22	0,5	13	57	1,2
8		2	18	7	39	1,8	3	17	1,3
9		2	23	14	61	1,6	1	41	1,0
509:		3	35	21	60	1,0	33	94	2,2
<i>F<sub>1</sub> 154 <math>\times</math> L. per. 160.</i>									
No 510: 1		3	32	0	0	0	27	84	2,6
2		3	35	0	0	0	22	63	1,2
3		3	31	0	0	0	17	55	1,8
4		4	35	0	0	0	9	26	1,0
5		3	41	0	0	0	12	29	1,3
6		3	38	0	0	0	16	42	1,3
<i>F<sub>1</sub> 154 <math>\times</math> L. mult. 325.</i>									
No 511: 1		1	10	8	80	3,7	9	90	2,5
2		1	13	10	77	1,9	12	92	4,2
3		1	11	8	73	1,0	10	90	3,8

Tabelle 8. Fortsetzung.

Feld Nr	Anzahl unter- suchte		Mit Borsten			Mit Zähnen		
	Ährchen	Blüten	Anzahl	%	Borsten- länge mm	Anzahl	%	Entwickel- ungsd. Zähne
No 511: 4 .....	1	11	1	9	0,1	10	90	2,4
5 .....	1	10	9	82	3,8	8	80	1,5
6 .....	1	11	8	73	1,7	10	90	4,0
7 .....	1	10	9	90	4,6	9	90	2,6
8 .....	1	11	6	56	0,6	4	36	1,0
9 .....	1	12	3	25	0,9	9	75	1,4
10 .....	1	12	10	83	3,3	9	75	2,0
11 .....	1	14	4	29	0,8	13	93	2,2
12 .....	1	8	3	38	0,5	4	50	1,0
13 .....	1	9	7	78	3,2	8	89	2,3
14 .....	1	11	5	46	2,2	8	73	1,9
15 .....	2	23	7	30	0,9	21	91	2,1
16 .....	1	12	10	83	3,5	8	67	2,0
17 .....	1	12	9	75	1,4	10	83	3,6
18 .....	2	14	6	43	1,7	8	57	1,9
19 .....	1	9	7	78	3,8	6	67	1,0

Ähre ist ganz intermediär. Die Aushöhlungsänder der Ährenspindel rau, die übrigen Ränder unbedeutend rau. Obere Hüllspelze gleichwie bei den Elternarten variabel. Borsten kommen an einer grossen Anzahl von Deckspelzen vor, sind aber kürzer als bei *Lolium multiflorum*. In den Ährchen wechseln oft Blüten mit und ohne Borste miteinander ab, aber in der Regel sind die Gipfelblüten beborstet. Die von HELBO (1929) beschriebenen Zähne bei *L. multiflorum* sind auch bei den Bastarden entwickelt, wiewohl oft schwächer hervortretend und in geringerer Anzahl. In Tab. 8 sind die Resultate meiner hierüber ausgeführten Untersuchungen zusammengestellt. An verschiedenen Ährchen in verschiedenen Teile der Ähre ist die Borstenlänge gemessen und die Bezählung nach einer 5-gradigen Skala beurteilt worden, in der 1 sehr schwache und undeutliche Zähne, 5 sehr stark hervortretende Sägezähne, 2, 3 und 4 Zwischenstufen bedeuten.

*Lolium multiflorum* hat in der Regel keine Borsten auf den untersten Blüten der Ährchen, hat aber auf den oberen eine im Mittel über 3 mm lange Borste. Die Bezähnung folgt im grossen der Beborstung, fehlt oder ist unbedeutend in den unteren Blüten der Ährchen und wird gegen den Gipfel der Ährchen mehr hervortretend.

Von den zu den Kreuzungen verwendeten *Lolium perenne* ist Nr. 160 ganz ohne sowohl Borsten wie Zähne, während Nr. 331, das ich als abweichend erwähnt habe, schwache Bezähnung auf 27 % der untersuchten Blüten aufweist. Gestützt sowohl auf ihre Herstammung wie ihre Eigenschaften und Nachkommen betrachte ich diese Pflanze als ein wahrscheinliches Rückkreuzungsprodukt zwischen  $F_1$  und *Lolium perenne*.

Der Bastard ist partiell steril mit herabgesetzter Pollenentwicklung, gibt bei Isolation geringen Samenansatz, kann aber leicht mit den Elternarten rückgekreuzt werden. Laut meinen Beobachtungen an einem grossen Material von *Lolium multiflorum* und *Lolium perenne*, das in der Nähe von einander gebaut worden ist, ist der Bastard viel häufiger als man früher vermutet hat und in floristischen Handbüchern angegeben wird. Er ist aber auf Grund von Rückkreuzungen und dadurch herbeigeführter Typenmannigfaltigkeit oft schwer zu entdecken.

In  $F_2$  spaltet ein Reichtum verschiedener Typen aus, sowohl Zwischenformen zwischen den Arten wie auch verschiedene transgressive Typen.

In Tabelle 9 sind die Ergebnisse der Untersuchungen von Beborstung und Bezähnung in  $F_2$  mitgeteilt, welche Eigenschaften stark variieren. Der Erbllichkeit dieser Eigenschaften liegen wahrscheinlich mehrere polymere Faktoren (wenigstens 2) zugrunde, obgleich der geringe Umfang des Materials hierüber keine bestimmten Schlüsse zulässt. Die Beborstung ist auf 3 Pflanzen praktisch genommen gleich 0, indem nur auf einzelnen Deckspelzen ein von einem Häutchensaum begleiteter Vorsprung hat beobachtet werden kön-

Tabelle 9. Beborstung und Bezählung der Deckspelzen in F<sub>3</sub>.

Feld Nr		Anzahl untersuchte		Mit Borsten			Mit Zähnen		Entw. grad d. Zähne	
		Ährchen	Blüten	Anzahl	o/o	Länge mm.	Anzahl	o/o		
311	I: 1	3	31	9	29	0,4	20	65	1,3	
	I: 3	3	25	22	88	1,2	21	84	1,9	
	I: 6	3	30	6	20	0,2	17	57	1,4	
	II: 1	3	23	9	39	1,5	19	83	2,1	
	II: 4	2	22	19	86	3,3	18	82	2,1	
	II: 6	2	17	13	76	1,1	6	35	1,0	
	III: 1	1	13	7	54	1,7	9	69	2,4	
	III: 3	1	10	7	70	2,5	8	80	2,9	
	III: 6	1	11	5	46	0,7	9	82	1,9	
	IV: 2	1	12	8	67	1,6	11	92	3,2	
	IV: 4	1	12	7	58	0,8	10	83	2,3	
	IV: 6	1	13	11	85	3,3	9	69	1,9	
	V: 1	1	11	10	91	1,7	10	91	2,2	
	V: 4	1	8	5	63	1,0	7	86	3,3	
	V: 5	1	10	9	90	2,9	8	80	1,9	
	V: 6	1	9	7	78	3,3	7	78	2,9	
	VI: 2	3	25	13	52	0,4	12	48	1,0	
	VI: 3	1	9	5	56	1,2	6	67	2,7	
	VI: 5	5	46	1	2	0,05	23	50	1,3	
	311 B.	II: 5	2	19	15	79	0,8	11	58	1,5
III: 1		2	23	7	30	0,6	15	65	1,7	
IV: 1		1	10	5	50	2,0	4	40	1,5	
IV: 4		1	9	2	22	0,6	7	78	1,4	
IV: 5		4	52	1	2	0,05	2	4	1,0	
V: 5		1	13	7	54	1,1	3	23	2,0	
VI: 3		1	13	9	69	2,2	11	85	2,7	
VII: 4		1	8	5	63	0,7	6	75	1,7	
VII: 5		1	9	7	78	0,3	7	78	2,4	
312		I: 1	1	8	6	75	0,7	5	63	1,2
	I: 2	1	14	13	93	0,1	9	64	1,2	
	I: 3	2	23	11	48	0,2	9	39	1,1	
	I: 4	1	7	2	29	0,8	3	43	1,3	
	II: 4	1	11	7	64	2,8	10	90	2,5	
	II: 5	1	7	2	29	3,2	3	43	1,7	
	III: 3	1	12	5	42	0,3	6	50	1,3	
	III: 4	1	13	7	54	1,3	9	69	1,9	
	III: 5	1	15	11	73	2,7	12	80	2,1	
	IV: 1	1	11	11	100	2,4	10	90	3,0	
	IV: 2	1	10	7	70	2,3	9	90	2,6	
	IV: 6	3	30	8	28	0,4	5	17	1,2	
	V: 4	3	22	7	32	0,6	3	14	1,0	
	315	I: 4	5	55	3	5	0,05	38	69	2,0
		I: 5	3	32	13	41	0,8	27	84	1,7
I: 6		3	23	9	39	0,9	11	48	1,1	
II: 1		6	58	3	5	0,05	2	3	1,0	
II: 3		3	40	27	68	0,9	36	90	3,0	

nen. Die Bezähnung ist auch in gewissen Fällen schwach entwickelt und wird nur auf einzelnen Deckspelzen angetroffen. Gerade diesen beiden Eigenschaften ist besondere Bedeutung zugeschrieben worden, da sie für die Unterscheidung der beiden Arten in der Samenkontrolle die wichtigsten sind und wie HELLBO (1929) hervorgehoben hat, ist der für schwedische Verhältnisse am meisten anbauwerte Stamm von *Lolium perenne*, Viktoria, vollständig ohne sowohl Borsten wie Zähne. Weitere Untersuchungen sind indessen erforderlich um sich bestimmt über die Vererbung dieser Eigenschaften äussern zu können.

Die Rückkreuzungen mit *Lolium perenne* und *multiflorum* sind gleichfalls auf Borstigkeit und Bezähnung untersucht worden. Die erste Kombination hat ganz borstenlose Pflanzen aber mit ziemlich deutlicher Bezähnung ergeben. Man hätte auch andere Kombinationen erwartet, aber das Material bestand ja nur aus 6 Pflanzen. Die zweite Kombination (19 Pflanzen) zeigt eine sehr starke Variation sowohl in bezug auf Behorstung wie Bezähnung, doch hat die überwiegende Anzahl kräftig entwickelte Borsten und Zähne. Der Typus in seiner Gänze nach diesen Rückkreuzungen ähnelt am meisten *L. perenne* bzw. *L. multiflorum*, sodass ein Bastard, rückgekreuzt mit einem der Eltern, in der Natur nur mit sehr grosser Schwierigkeit seinem rechten Werte nach bestimmt werden können dürfte. Hierher gehören wohl viele der als Untervarietäten zu *L. multiflorum* und *L. perenne* aufgestellten Typen.

#### Untersuchung von *Lolium*-Keimpflanzen unter der Analysen-Quarzlampe nach der Methode von Gentner.

In einer sehr interessanten Abhandlung hat GENTNER (1929) die Ergebnisse seiner Untersuchungen über die Möglichkeiten veröffentlicht, mit Hilfe von ultravioletten Strahlen in der Analysen-Quarzlampe bei verschiedenen Samenarten

Tabelle 10. Untersuchung von Keimpflanzen von *Lolium multiflorum* und *Lolium perenne* unter der Analysenquarzlampe.

Feld Nr	Anzahl		Anzahl Keimpflanzen	
	Samen	Keimpflanzen	mit Fluoreszenz	ohne Fluoreszenz
<i>Isolierte Pflanzen von:</i>				
<i>Lolium multiflorum.</i>				
691 .....	149	148	148	0
690 .....	4	4	2	2
689 .....	29	29	29	0 <sup>1</sup>
693 .....	11	11	0	11 <sup>2</sup>
5408 .....	19	19	19	0
5409 .....	31	29	12	17
5410 .....	80	79	79	0 <sup>3</sup>
5412 .....	19	18	18	0
5413 .....	8	8	8	0 <sup>4</sup>
5415 .....	20	20	10	10
5416 .....	94	74	12	62 <sup>5</sup>
5408 × 5409 .....	280	276	237	39
5414 × 5415 .....	92	52	17	35
5417 × 5418 .....	100	100	100	0
5419 × 5420 .....	100	98	100	0
<i>Lolium perenne.</i>				
160 .....	24	15	0	15
684 .....	1	1	0	1
683 .....	4	3	3	0
687 .....	1	1	0	1
686 .....	2	2	0	2
317 .....	106	106	0	106
685 .....	36	28	0	28
5318 .....	44	38	38	0
5319 .....	2	2	0	2
5320 .....	1	0	0	0
5321 .....	11	11	0	11
5322 .....	6	6	0	6
5323 .....	35	31	9	22
5324 .....	3	3	0	3
5325 .....	100	77	0	77
5326 .....	23	13	0	13
5327 .....	100	94	0	94
5328 .....	396	385	282	103 <sup>6</sup>
5329 .....	1	1	0	1

<sup>1</sup> 8 weisse Keimpflanzen. <sup>2</sup> 6 gelbgrüne Keimpflanzen. <sup>3</sup> 1 weisse Keimpflanze. <sup>4</sup> 1 gelbe Keimpflanze. <sup>5</sup> Schwache Fluoreszenz. <sup>6</sup> 2 weisse Keimpflanzen.

Tabelle 10. Fortsetzung.

Feld Nr	Anzahl		Anzahl Keim- pflanzen	
	Samen	Keim- pflanzen	Fluores- zenz mit	Fluores- zenz ohne
<i>Lolium perenne.</i>				
5330 .....	77	47	17	30
5332 .....	30	25	0	25
5331 .....	276	263	2	261
5402 .....	1	1	0	1
5403 .....	2	2	0	2
5404 .....	2	2	0	2
5405 .....	1	1	0	1
310 .....	16	16	0	16 <sup>1</sup>
<i>Lol. perenne nach freiem Abblühen.</i>				
5401 .....	100	71	3	68
5406 .....	100	64	7	57
5407 .....	100	53	0	53
5323 .....	50	37	2	35
5324 .....	50	44	2	42
5327 .....	100	87	0	87
160 .....	100	89	7	82
<i>Handelstämme:</i>				
Viktoria, grössere Kultur .....	150	140	0	140
» » » .....	150	136	4	132
Lundbäcksstamm von D. L. F. Roskilde .....	100	94	2	92
Wild perennial fr. Suttons, Reading ...	100	94	0	94
Evergreen perennial fr. Mc Gill & Smith	100	86	3	83
Ray Grass de Pacey fr. Simon Louis Frères .....	100	59	10	49
Oldenburgisches Rajgras von Landsberg a' W. ....	100	86	18	68
Ötofte-Stamm von D. L. F. Roskilde ...	50	48	0	48
Coylton-Stamm von Mc Gill & Smith	50	38	0	38
Jaedersches Rajgras von Norsk frø, Oslo .....	50	28	0	28
Lol. perenne von Moskau .....	50	44	0	44
Ba 1413, 2/28 fr. Aberystwyth .....	50	19	0	19

<sup>1</sup> 2 weisse Keimpflanzen.

und ihren Keimpflanzen verschiedene Fluoreszenzphänomene zu unterscheiden.

Von besonderem Interesse in diesen Untersuchungen ist in vorliegendem Falle das blaue Fluoreszenzphänomen, das die Wurzeln von Keimpflanzen von *Lolium multiflorum* beim Keimen auf Filtrierpapier zeigten, das aber bei *Lolium perenne* nicht hat konstatiert werden können. Um aber aus einer solchen Entdeckung die praktischen Konsequenzen ziehen zu können und eine solche Methode zur Unterscheidung von Samen dieser Arten verwenden zu können, sind indessen, wie GENTNER hervorgehoben hat, ausgedehntere Untersuchungen über verschiedene Stämme und an Material von bekannter Herstammung erforderlich.

Bei einem persönlichen Besuch in München im Herbst 1929 hatte ich das Vergnügen durch Professor GENTNER näher mit diesen Untersuchungen bekannt zu werden, wobei ich vorschlug Samen meines Materials zur Prüfung zu senden. Prof. G. war jedoch der Ansicht, dass ich selbst eine derartige Untersuchung vornehmen könnte und zu diesem Zwecke eine Quecksilberquarzlampe von Analysentypus leihen sollte.

Da ich über ein grosses Material von sowohl *Lolium multiflorum* und *Lolium perenne* wie Bastarden zwischen diesen Arten verfügte, erachtete ich dies als für eine derartige Untersuchung von Bedeutung. Ich wendete mich an die Firma Bergman & Bewing, Stockholm, die mir entgegenkommend eine Analysenquarzlampe lieh, wodurch eine Prüfung des Materials ermöglicht wurde. Ich will daher der Firma Bergman & Bewing an dieser Stelle für dieses Entgegenkommen meinen warmen Dank sagen.

In Übereinstimmung mit den Erfahrungen von Prof. GENTNER legte ich Samen zum Keimen auf Filtrierpapier und untersuchte die Keimpflanzen nach 5 bis 6 Tagen, da sich einigermaßen kräftige Wurzeln entwickelt hatten. Zur Untersuchung wurde mein ganzes Samenmaterial von isolierten Pflanzen von *Lolium multiflorum*, *Lolium perenne*,

Tabelle 11. Untersuchung von Keimpflanzen von  $F_1$  und  $F_2$  sowie Rückkreuzungen unter der Quarzlampe.

Feld Nr	Anzahl		Anzahl Keimpflanzen	
	Samen	Keimpflanzen	mit Fluoreszenz	ohne Fluoreszenz
<i>LoL. multifl.</i> 691 $\times$ <i>L. per.</i> 160 .....	34	34	0	34
» » 690 $\times$ » » 684 .....	38	37	16	21
» <i>per.</i> 683 $\times$ <i>L. multifl.</i> 693 .....	9	8	0	8
154 $F_2$ -Samen .....	3	3	0	3
109 » .....	1	1	1	0
118 » .....	5	4	4	0
506 I: 2 $F_2$ -Samen .....	1	1	0	1
508 I: 2 » .....	2	1	1	0
508 II: 11 » .....	1	1	1	0
508 II: 19 » .....	1	1	1	0
508 III: 2 » .....	2	2	2	0
311 B. IV: 4 $F_3$ -Samen .....	2	2	2	0
267 I: 3 » .....	6	6	4	2
267 III: 3 » .....	3	2	0	2
267 III: 6 » .....	1	—	—	—
267 IV: 1 » .....	1	1	0	1
267 IV: 5 » .....	2	1	0	1
267 V: 3 » .....	1	1	0	1
267 V: 5 » .....	13	9	9	0
267 VI: 4 » .....	1	1	0	1
267 VI: 6 » .....	3	2	1	1
267 VII: 1 » .....	5	5	0	5
267 VII: 4 » .....	10	7	0	7
267 VIII: 1 » .....	3	2	2	0
154 $F_1$ $\times$ <i>L. per.</i> 683 .....	86	78	26	52
689 <i>L. multifl.</i> $\times$ 154 $F_1$ .....	14	13	13	0
<i>Nachkommen nach Rückkreuzungen mit L. multifl.</i>				
511: 2 .....	4	4	4	0
3 .....	4	4	4	0
5 .....	1	1	1	0
8 .....	1	1	0	1
9 .....	1	1	1	0
13 .....	2	2	2	0
16 .....	3	3	3	0

$F_1$ ,  $F_2$  und  $F_3$  sowie die bei den Rückkreuzungen erhaltenen Samen herangezogen. Die Ergebnisse dieser Untersuchungen sind in Tabelle 10 und 11 zusammengestellt.

An den Wurzeln der meisten Keimpflanzen von *Lol. multiflorum* konnte ich unter der Analysen-Quarzlampe an den Stellen des Filtrierpapiers, wo die Wurzeln in unmittelbarer Nähe des Papiers hervorgewachsen waren, eine sehr kräftige, bläuliche Fluoreszenz beobachten. An *Lol. perenne* konnte ich nur selten an einigen Keimpflanzen eine Fluoreszenz beobachten. Wie aus Tabelle 10 hervorgeht, ist diese Eigenschaft indessen kein Arthearakter, sondern eher ein erblicher Rassencharakter, der sowohl in der einen wie in der anderen Art auftreten kann, wenn auch die Eigenschaft ursprünglich vielleicht *Lol. multiflorum* angehört und durch Kreuzungen auf *Lol. perenne* überführt worden ist. So zeigt *Lol. multiflorum* hauptsächlich Pflanzen, deren Nachkommen fluoreszieren, während nur einige wenige meiner *Lol. perenne*-Pflanzen Nachkommen mit dieser Eigenschaft gegeben haben und nur von 2 Pflanzen haben sämtliche Keimpflanzen das Phänomen gezeigt. In den übrigen Fällen, wo eine Fluoreszenz hat beobachtet werden können, sind Keimpflanzen beiderlei Art vorgekommen und die Mutterpflanze scheint daher in diesen Fällen heterozygotisch zu sein. Eine ähnliche Spaltung kam auch in *Lol. multiflorum* vor. Bei Untersuchung von Keimpflanzen von *Lol. perenne* nach freiem Abblühen trat ein gewisser Prozent mit Fluoreszenz auf, was darauf deutet, dass eine Einkreuzung seitens Pflanzen mit dieser Eigenschaft stattgefunden hat. Handelsstämme von *Lol. multiflorum* (Imperial, Tystofte 152 und Ayrshire Italian) zeigten nur Keimpflanzen mit Fluoreszenz, während verschiedene Stämme von *Lol. perenne* (11 St., siehe Tab. 10) sich in verschiedener Weise verhielten. In der Mehrzahl der Fälle fehlte jedoch eine Fluoreszenz. Im Lundbäckstamm und im Oldenburgischen Raigras war dies jedoch zu erwarten, da diese Stämme in mehreren Hinsichten Übergänge zu *Lol. multiflorum* bilden. Der französische Stamm Ray Grass de Pacey zeigte eine grosse Anzahl fluoreszierender Keimpflanzen und in einer eingekauften Partie des Viktoriastammes gab es ein Paar 0/0. Andere Stämme

sind ohne dieses Phänomen und im grossen kann man sagen, dass reinem *Lolium perenne* das Fluoreszenzphänomen fehlt und wenn es auftritt, dürfte es auf Einkreuzungen beruhen.  $F_1$  von *Lolium multiflorum* 691 mit Fluoreszenz und *Lolium perenne* 160 ohne Fluoreszenz gab 34 Keimpflanzen ohne Fluoreszenz, weshalb die Eigenschaft Fluoreszenz rezessiv zu sein scheint. *Lolium multiflorum* 690 ist heterozygotisch und *Lolium perenne* 684 (nur eine Keimpflanze) ist ohne Fluoreszenz.  $F_1$  der Kreuzung zwischen ihnen gab 16 mit Fluoreszenz: 21 ohne Fluoreszenz. Die Kreuzung 683 fluoreszierend  $\times$  693 nicht fluoreszierend gab 8 nicht fluoreszierende heterozygotische Keimpflanzen. Wenn man annimmt, dass die Eigenschaft auf einen einzigen mendelnden Faktor beruht, sollte  $F_2$  3:1-Spaltung zeigen, was indessen mit meinem Material nicht bewiesen werden kann, da die Anzahl  $F_2$ -Samen nach Isolation sehr klein ist. Nr. 154  $F_1$  gab nur 3 Samen, die im Keimpflanzenstadium nicht fluoreszierten. 154 gekreuzt mit fluoreszierender 683 gab eine Spaltung 52:26 und fluoreszierende 689  $\times$  154 gab 13 Keimpflanzen, alle mit Fluoreszenz. In beiden Fällen hat man, wenn die Eigenschaft monofaktoriell wäre, eine Spaltung 1:1 zu erwarten. Die erhaltenen Zahlen stimmen indessen nicht hiermit. Obgleich das Material für eine vollständige genetische Analyse allzu klein ist, dürfte man sagen können, dass in diesem Falle keine einfache Spaltung vorliegt.

Das einzige durch diese Untersuchungen Festgestellte ist, dass die Eigenschaft Fluoreszenz bei Artkreuzung vererbt wird und in *Lolium perenne* eingeführt werden kann, gleichwie auch Typen von *Lolium multiflorum* ohne diese Eigenschaft entstehen können.

Von praktischer Bedeutung für die Samenkontrollarbeit ist, dass der für schwedische Verhältnisse beste *Lolium perenne*-Stamm Viktoria ohne Fluoreszenz zu sein scheint und dass Samenpartien von *Lolium perenne* mit einem hohen Prozent Keimpflanzen, die in der Analysenquarzlampe

fluoreszieren, einen schlechteren Stamm repräsentieren dürften oder auch mit *Lolium multiflorum* vermischt oder eingekreuzt sein können. Die einzelnen *Lolium perenne*-Pflanzen meines Materials, deren Nachkommen Fluoreszenz aufweisen, stammen nämlich nicht von Viktoria, sondern sind eingesammelte Wildpflanzen sowie aus dem Lundbäckstamm ausgewählte Pflanzen. Die nichtfluoreszierenden stammen aus dem Viktoria-Stamm und bilden einen Beleg dafür, dass Pflanzen dieses Typus ohne die fluoreszierende Eigenschaft sind.

Landskrona, im März 1930.

### Literaturverzeichnis.

- ASCHERSON u. GRAEBNER: 1902. Synopsis d. Mittl. Europ. Flora. Bd II. 1.
- FRANSEN, H. N.: 1916. Undersögelse over Bestövnings- og Befruktningforhold hos nogle Graes og Baelplantearter paa Försögsstationen ved Tystofte. — Tidsskrift for Planteavl. 23 Bd.
- : 1917. Die Befruchtungsverhältnisse bei Gras und Klee in ihrer Beziehung zur Züchtung. — Zeitschrift f. Pflanzenzüchtung. Bd 5.
- FREWIRTH, C.: 1922. Handbuch der landwirtschaftlichen Pflanzenzüchtung. 4 Aufl. Berlin.
- GENTNER, G.: 1929. Über die Verwendbarkeit von ultravioletten Strahlen bei der Samenprüfung. — Praktische Blätter für Pflanzenbau und Pflanzenschutz. Jahrgang VI.
- GREGOR, J. W.: 1927. Pollination and seed production in the Rye grasses (*Lolium perenne* and *Lolium italicum*). — Transactions of the Royal Society of Edinburgh.
- HAUSSKNECHT, C.: 1888. Mitteilungen des Botanischen Vereins für Gemshüdingen. VI.
- HELLBO, E.: 1925. Om Adskillelse af frö af Italiensk og engelsk Rajgræs samt av Rajgræs og Eng-svingel. — Tidsskrift for Planteavl. 31 Bd.
- : 1929. Några nya erfarenheter angående åtskiljandet av frön utav Italienskt och engelskt rajgräs. (Mit deutscher Zusammenfassung.) — Meddel. fr. Statens Centrala Frökontrollanstalt n:o 4.
- HERIBERT-NILSSON, N.: 1916. Populationsanalysen und Erblichkeitsversuche über die selbststerilität bei dem Roggen. — Zeitschrift f. Pflanzenzüchtung Bd. IV.
- HESSING, J.: 1922. Monographien onzer Grassen, Wageningen.

- HOLMBERG, OTTO R.: 1926. Skandinavien's Flora. Häfte 2.
- JENKIN, T. J.: 1924. The artificial hybridisation in Grasses. — Welsh Plant Breeding Station. Bulletin series H N:o 2.
- : 1926. Self- and Crossfertilisation in *Lolium perenne*. — *Journal of Genetics*. Vol. 17.
- KNOLL, J.: 1929 a. Künstliche Kreuzung von Gräsern und die Erkennung von Gräserbastarden an der Anatomie ihres Blattquerschnittes. — *Pflanzenbau*. 5 Jahrg.
- : 1929 b. Untersuchungen über den Einfluss der Künstlichen Isolierung auf die Fruchtbarkeitsverhältnisse bei *Phleum pratense*, *Avena elatior* und einigen anderen Grasarten. — *Wissensch. Archiv für Landwirtschaft*. Abt. A. Pflanzenbau.
- KÖRNICKE, F.: 1890. Die autogenetische und heterogenetische Befruchtung bei den Pflanzen. — *Verhandl. d. naturhist. Verein d. pr. Rheinlande*. (47 Jahrg.)
- MÜNTZING, A.: 1929. Cases of Partial sterility in crosses within a Linnean Species. — *Hereditas*. 12.
- NEUMAN, L. M.: 1901. *Sveriges Flora*. Lund.
- RAUM, J.: 1920. Zur Kenntnis des italienischen Raigrases unter besondere Berücksichtigung seiner Züchtung. — *Frühlings landw. Zeitung*. 69 Jahrg.
- SYLVÉN, N.: 1929. Själv- och korsbefruktning hos timotej och hundäxing. — *Beretr. om N. J. F:s 4 kongress i Hälsingfors 1929*.
- STEBLER, F. G. und VOLKART, A.: 1908. Die besten Futterpflanzen.
- WITTE, H.: 1919. Über Weibliche Sterilität beim Timotheegrass. — *Svensk Bot. Tidskrift*. 1919.
- : 1922. Några undersökningar över isoleringens inverkan på timotejens frösättning. (Mit deutscher Zus.-fass). — *Sv. utsädesför. tidskr.* 1922.

## Ueber die Variation der Lichtwachstumsreaktion bei verschiedenen Rassen von *Avena sativa*.

VON CARL ERMAN.

Schon bei meinen früheren Untersuchungen über die Licht-, Hydro- und Dunkelwachstumsreaktionen (ERMAN 1, 2, 3) kam ich zur Einsicht über die Notwendigkeit, ein genetisch möglichst reines Untersuchungsmaterial zu verwenden. Wenn es quantitative Vergleiche galt, schien es also nicht nur genügend zu sein, dass dieselbe Art für die Uebersicht benutzt wurde, sondern auch dass in jedem besonderen Fall dieselbe Rasse als Ausgangspunkt diene.

Um in dieser Frage Klarheit zu gewinnen unternahm ich während der Sommer 1925 und 1926 eine Reihe Untersuchungen an etwa zehn reinen Linien von *Avena sativa*. Das Untersuchungsmaterial wurde freundlichst zu meiner Verfügung gestellt, teils vom Herrn Prof. Dr. HERIBERT-NILSSON, Pflanzenversuchsanstalt Weibullsholm, teils vom Herrn Dr. ÅKERMAN, Svalöf. Bei sämtlichen Versuchen kamen Früchte von den Eliten des Jahres 1924 zur Verwendung.

Die Apparatur, mit welcher die Versuche vorgenommen wurden, war in der Feinmechanischen Werkstatt der Gebrüder Lindelöf in Lund nach von mir gemachten Zeichnungen hergestellt. Die Kosten für die Herstellung der Apparatur wurden teilweise von der Königl. Physiographischen Gesellschaft zu Lund getragen.

Der Apparat besteht im grossen gesehen aus einem Thermostat, speziell für tropistische Untersuchungen eingerichtet. Fig. 1 stellt denselben von vorne gesehen dar. An der linken Seite der Figur ist die vordere Wand als entfernt gedacht, wodurch die inneren Anordnungen

des Thermostaten zum Vorschein kommen. Abgesehen davon dass die Instrumenttafel für die elektrischen Installierungen auf den rechten Seitenabschnitt des Thermostaten verlegt worden ist, herrscht im übrigen volle Symmetrie sowohl betreffs des Exterieurs als auch betreffs des Interieurs. Die Höhe des Thermostaten ist 62 cm, seine Länge 152 cm, seine Tiefe 36 cm. Die übrigen Masse gehen aus der Skala hervor. Die Aussenwände sind aus gut getrocknetem Eichenholz gemacht von dem drei je 1 cm dicke Scheiben nach demselben Prinzip als für Ply-wood zusammengeleimt wurden, um möglichst ein Quellen des Holzes zu vermeiden. Die Gesamtdicke der Aussenwände beträgt also 3 cm. Innen werden diese mit einem dicken Asbestüberzug bekleidet. Die mittlere Abteilung des Thermostaten enthält die eigentlichen drei Versuchsfächer. Von einander und von dem Bodenfach werden diese durch Wände aus dickem Eisenblech getrennt, seitwärts werden sie durch Holzwände von oben beschriebenen Typus abgeschlossen. Der Blechboden der drei Versuchsfächer ist mit runden Öffnungen von 1 cm Radius versehen, durch welche die in den Wärmeelementen des Bodenfaches erzeugte Wärme emporsteigt. Die Wärmeelemente bestehen aus zwei Asbestelementen ( $E$  und  $E_1$ ) von je 500 Watt, und werden durch einen Stromkreis gespeist, welcher das Thermoregulatorsystem RS passiert.  $S$  ist ein Quecksilberstromschliesser, dessen Stromspule von demjenigen Sekundärstrom induziert wird, der den Hufeisenregulator  $R$  passiert. Die Empfindlichkeit des Letzteren ist etwa  $\pm 1^\circ C$ .

An der vorderen Seite des Thermostaten sind drei wegnehmbare Türen,  $D_1$ ,  $D_2$  und  $D_3$ , angebracht (in der Figur sind nur  $D_3$  und die Hälfte von  $D_2$  sichtbar), die in ihren Rahmen absolut lichtdicht schliessen. In diesen Rahmen sind die Glasfenster  $F_1$ ,  $F_2$  und  $F_3$  eingefällt. Diese sind aus rotem Glas. An der vorderen Seite befinden sich ausserdem die Türen  $d_1$  und  $d_2$  (nur  $d_2$  sichtbar), die nach dem Thermoelementfach führen. Um die innere Tempera-

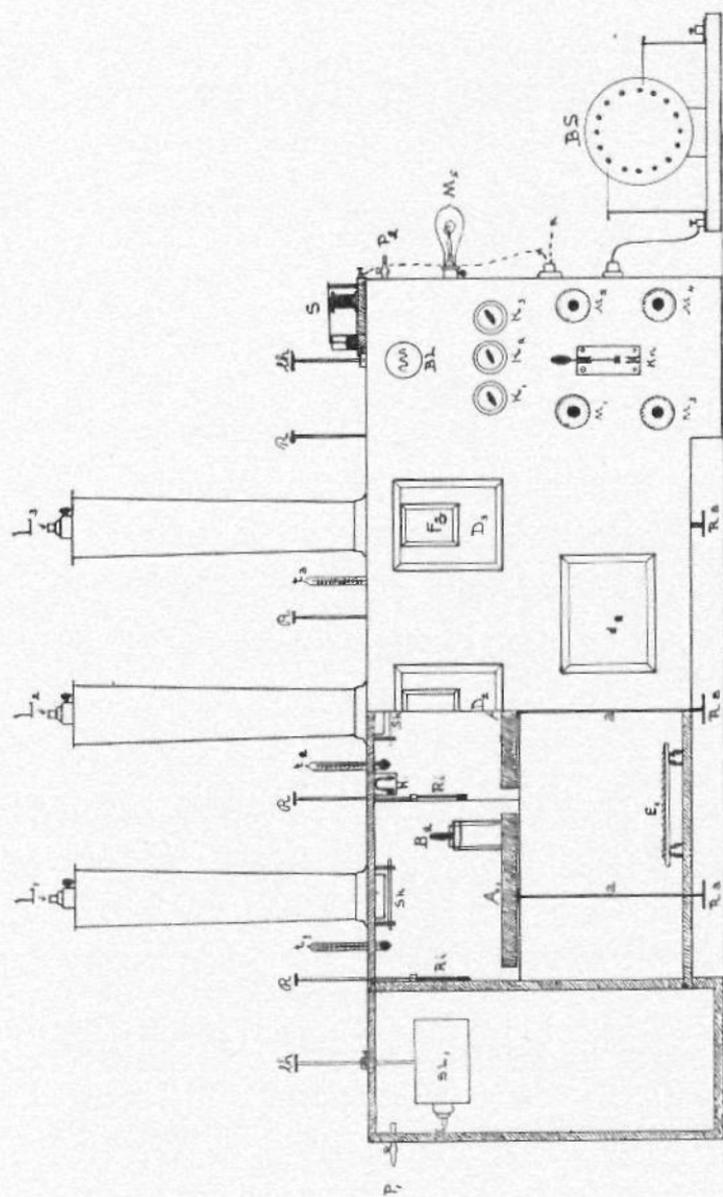


Fig. 1. Die Apparatur; siehe im Text.

tur feststellen zu können, führen drei Thermometer  $t_1$ ,  $t_2$  und  $t_3$  nach den Fächern. Um die Feuchtigkeitsverhältnisse beobachten zu können, ist in dem mittleren Fach ein Haarhygrometer aufgehängt. Grössere Temperaturunterschiede zwischen den verschiedenen Versuchsfächern als  $\pm 1^\circ \text{C}$  wurden nie beobachtet. In der hinteren Wand des Thermostaten befinden sich, den Fenstern der vorderen Wand gegenüber, ebenfalls drei solche aus rotem Glas, die mittels Blechscheiben verschliessbar sind. Hinter diesen Fenstern stehen horizontal und vertikal regulierbare photographische Dunkelkammerlampen, gegen welche die Ableisungen vorgenommen werden können. Diese werden mit drei Minuten Intervallen ein- und ausgeschaltet (Brennzeit etwa 20 Sekunden). Das Ein- und Ausschalten dieser Lampen sowie der parallel geschalteten Signallampe BL an der Instrumenttafel geschieht durch die Kontaktuhr BS. Diese ist von derselben Konstruktion wie die von LUNDEGÅRDH (4) beschriebene und abgebildete.

In den Scheidewänden zwischen den drei Versuchsfächern sowie zwischen diesen und dem Seitenfach des Kastens sind Öffnungen von der Grösse  $9 \times 6$  cm angebracht. Diese haben dieselbe Höhe über dem Boden des Versuchsfaches wie diejenige der Frontfenster, liegen aber der vorderen Wand des Thermostaten näher als dessen hinterer. Diese Öffnungen sindlichtsicher verschliessbar durch in Blechfalze laufende Schieber (Ri), welche vermittels der auf dem Dach des Thermostaten angebrachten Hebel R verschlossen werden können. Für eventuelle Versuche mit Gas oder Wasserdampf sind die Hähne  $P_1$  und  $P_2$  mit zugehörigen Rohrleitungen angebracht.

Die Beleuchtung der Objekte kann entweder von oben durch die in den Blechzylindern L befindlichen Lampen (50 Watt Pope-Milchglaslampen) geschehen oder auch seitwärts durch die in den Zylindern  $SL_1$  und  $SL_2$  (auf dem Bild nicht sichtbar) befindlichen Lampen derselben Modelle. Die letzteren können mittels den Hebeln lh auf dem Deckel

des Thermostaten gehoben oder gesenkt werden. Durch eine Ventilationsanordnung in dem Deckel der zuerst genannten Zylinder und durch die Gashähne wird eine genügende Luftwechslung erzielt. Die Lampen in den Zylindern L befinden sich in einer Höhe von etwa 70 cm über den Untersuchungsobjekten. Sie sind parallel geschaltet und lassen ihre Lichtstärke von kaum sichtbarem Glühen bis zu voller Lichtstärke regulieren und zwar durch die Widerstände  $M_1$ — $M_4$  sowie durch die Lampenwiderstände  $M_5$  und  $M_6$  an der rechten Seite des Thermostaten. Sie werden mittels dem Schalter  $K_1$  eingeschaltet. Durch den Schalter  $K_3$  können gleichzeitig die Seitenlampen  $SL_1$  und  $SL_2$ , an diese Widerstände angeschlossen, eingeschaltet werden. Wünscht man die Widerstände nur an den Seitenlampen aber nicht an die Spitzenbeleuchtung anzuschließen, schaltet man nur den Umschalter um. Die Anordnung ermöglicht also die verschiedensten Beleuchtungskombinationen.

Die Untersuchungsobjekte werden in die weiter unten beschriebenen Präparatröhren eingesetzt, die in den Versuchskästen auf frei drehbaren, zirkelrunden Scheiben  $A_1$ — $A_3$  stehen. Diese können durch die an den Achsen unter dem Thermostaten befestigten Handräder Aa gedreht werden. Längs dem Rande dieser Scheiben sind runde Einschnitte von  $\frac{1}{2}$  cm Tiefe, in welchen die Präparatröhren genau hineinpassen. Durch diese Vorrichtung können die Präparate ausgewechselt werden, ohne dass der Thermostat geöffnet werden muss. Die Objekte, die zur Zeit nicht benutzt werden sollen, bleiben an den Seiten der Scheiben ausserhalb des Gesichtsfeldes und werden durch mit Schellack überzogene Pappzylinder geschützt. Die letzten können ihrerseits durch eine einfache Hakenvorrichtung abgehoben werden, ohne dass die Koleoptilen berührt werden.

Die Apparatur war in einer geräumigen Dunkelkammer im Kellergeschoss des botanischen Laboratoriums zu Lund aufgestellt. Der Thermostat stand auf einem schwe-

ren Tisch und die Mikroskope wurden ganz freistehend aufgestellt. Die Protokollführung geschah bei dem roten Signallicht der Lampe BL. Die Temperatur bei sämtlichen hier wiedergegebenen Versuchen betrug etwa  $+27^{\circ}\text{C}$ . Die relative Feuchtigkeit war 65—70 %.

Die Methodik bei den Versuchen war die folgende. Die Früchte der verschiedenen Linien und Rassen wurden geschält und in Petriischaalen gebracht, in denen sie etwa 24 Stunden auf Filtrierpapier quellen durften. Danach wurden sie in folgender Weise ausgepflanzt. In Präparatröhren von 4 cm Durchmesser und 7 cm Höhe, die mit Wasser gefüllt waren, wurden Objektträger, mit einer doppelten Schichte von Filtrierpapier umwickelt, eingestellt. An der vorderen und oberen Seite dieses Filtrierpapiers wird mit einer Pinzette ein Loch gemacht, in das die gequellte Frucht mit der Plumulaseite nach aussen eingestellt wird. Etwa 10 auf solche Weise fertiggestellte Röhren werden in einen in dem Versuchszimmer befindlichen grösseren Thermostat eingestellt, dessen Temperatur genau dieselbe war wie die des Versuchsthermostaten. Nach noch etwa 24 Stunden pflegten die Koleoptilen sich zu zeigen. Jetzt werden die Versuchsröhren auf die Cirkelscheiben  $A_1$ — $A_3$  in den Versuchsthermostat gestellt. Nach einigen Stunden wird der Zuwachs der Koleoptilen durch die Rotglasfenster kontrolliert, und diejenigen die am gleichmässigsten entwickelt sind mittels dem Handrad Aa genau vor die Glasfenster gedreht. Die Mikroskope werden auf die Spitze der Koleoptilen eingestellt und während einer Nacht wird alles ruhig gelassen. In dieser Zeit wird das Signallicht hinter dem Thermostat alle 3 Minuten eingeschaltet, um die Koleoptilen an diesen event. Reiz zu gewöhnen.

Am folgenden Tage werden die Mikroskope aufs neue auf die Koleoptilenspitze eingestellt. Diese werden also, wenn keine Nutationen während des Versuches eintreten, der Mikrometerskala folgen, und somit eine leichte Ablesung erlauben. Bevor mit der Beleuchtung eingesetzt wird, die

in sämtlichen wiedergegebenen Versuchen eine Dauerbelichtung ist, werden Ablesungen während acht Zeitintervallen von 3 Minuten gemacht, teils um die Lage der grossen Zuwachskurve festzustellen, teils um die individuelle Stimmung auszuforschen. Dauerbelichtung war kurzen Belichtungszeiten vorzuziehen, da nach KONINGSBERGER (5) die Lichtzuwachsreaktion erst bei Dauerbelichtung ihre volle Entwicklung erreicht, und nicht bei gewissen Lichtmengen. Für die Grösse der Reaktion soll nicht die Lichtmenge sondern die Beleuchtungsintensität massgebend sein. Die Tabelle 1 zeigt eine Uebersicht der erhaltenen Werte. Die Zuwachszahlen dieser Tabelle geben die Summe des Zuwachses sämtlicher Individuen der betreffenden Rassen während der resp. Zeitintervallen an. In der Tabelle sind nur 6 verschiedene Rassen aufgenommen, obwohl bei den Untersuchungen etwa 10 benutzt worden waren. Dies hängt aber davon ab, dass die Übrigen eine so starke, quantitative Variation der verschiedenen Individuen zeigten, dass man die reizphysiologische Rassenreinheit bezweifeln musste. Betreffs der hier wiedergegebenen Rassen kann als Regel beobachtet werden, dass das erste Minimum in Hinsicht auf den Zeitpunkt seines Eintretens ganz konstant ist und dies unabhängig von dem Alter und der Stimmung.

Dies geht aus den in der Tabelle 2 wiedergegebenen Einzelindividuen des Eko-Hafers hervor. Ganz anders verhält sich das erste Maximum. Hier können sogar in derselben Rasse ganz grosse Verschiedenheiten betreffs des Zeitpunktes seines Eintretens vorkommen und das zweite Minimum lässt sich nur in einzelnen Versuchen mit Sicherheit feststellen. Nur der *Argus*-Hafer scheint ein solches nach 54 Minuten zu zeigen. Die Verschiebung in dem Eintreten des ersten Minimums bei den verschiedenen Rassen beträgt etwa 9 Min. *Eko* und *1752* zeigen ein Minimum nach 18 Min., *Fortuna* und *Stormogul* nach 21 Min. Bei dem *Argushafer* tritt das erste Minimum erst nach 24 Min. ein, bei *Sieger*-Hafer so spät wie als nach 27 Min.

Tabelle 1. Die Lichtwachstumsreaktion von 6 verschiedenen Rassen.

Rasse.	Zahl der Koleop.	Durchschnitts Grösse	3	6	9	12	15	18	21	24
Eko.....	24	25 mm	17,8	18,0	17,9	17,8	17,7	18,1	18,1	18,0
1752 .....	18	19 »	11,1	11,0	11,0	11,4	11,2	11,3	11,0	11,1
Fortuna .....	21	24 »	15,9	16,1	16,2	15,8	15,9	16,5	16,6	16,9
Stormogul .....	24	17 »	19,2	17,8	18,4	17,5	17,4	18,6	17,3	18,7
Argus .....	20	19 »	12,6	12,8	12,0	12,6	12,6	12,7	12,8	12,6
Sieger .....	12	19 »	10,4	10,1	10,8	10,2	10,9	10,9	10,7	10,3

Rasse	3	6	9	12	15	18	21	24	27	30	33
Eko .....	24,4	20,8	20,3	21,6	15,4	11,8	13,3	16,1	20,4	21,8	23,3
1752 .....	14,8	14,1	14,0	12,6	9,6	8,4	7,5	8,1	12,0	14,1	14,0
Fortuna .....	19,9	17,7	17,3	16,5	14,7	14,7	11,3	15,3	17,0	17,8	23,4
Stormogul .....	16,9	16,2	14,3	14,8	14,5	14,0	10,4	11,2	18,2	28,0	28,4
Argus .....	12,6	15,8	12,8	13,6	13,8	12,6	11,2	11,1	13,8	15,3	15,1
Sieger .....	10,9	10,2	10,1	10,2	10,1	8,4	7,2	7,1	6,8	8,4	10,5

Rasse	36	39	42	45	48	51	54	57	60
Eko .....	26,9	29,0	28,9	29,1	29,8	30,6	26,3	20,0	17,3
1752 .....	14,0	13,6	14,9	16,8	13,9	12,0	12,4	11,6	12,3
Fortuna .....	23,4	23,1	19,5	19,1	17,4	16,4	19,7	18,6	16,7
Stormogul .....	22,0	21,3	23,4	22,8	21,1	21,6	21,0	21,1	20,8
Argus .....	18,2	24,5	24,2	18,0	14,2	9,1	8,6	9,8	11,2
Sieger .....	14,4	11,3	11,6	14,0	13,2	13,1	16,0	16,0	12,6

Dieselbe Neigung zur Streuung betreffs des Zeitpunktes für das Eintreten des ersten Maximums, die die einzelnen Individuen derselben Rasse zeigen, zeigen auch die verschiedenen Linien untereinander. So zeigen *Fortuna* und *Stormogul* ein Maximum nach 33 à 36 Min., während dasselbe bei *Sieger*-Hafer erst nach 57 Min. erreicht wird. Also eine Zeitdifferenz von mehr als 20 Minuten. Ein spätes Minimum führt also nicht unbedingt ein spätes Maximum mit sich wie bei dem *Sieger*-Hafer. *Fortuna* und *Stormogul* haben ihre Minima später als *Eko* und *1752*, aber das Maximum der ersteren tritt erheblich später ein als das der letzteren. Eine für jede Rasse spezifische, genetisch

bedingte physiologische Reaktionsnorm scheint aber vorhanden zu sein.

Je älter die Individuen werden, umso mehr wird ihre Reaktionsintensität abgeschwächt. Die Lage des ersten Minimums hält sich betreffs des Zeitpunktes ihres Eintretens ungefähr konstant wird aber weniger deutlich je älter die Individuen sind, was aus der Tabelle 2 hervorgeht. Bei diesem Versuch sind drei Individuen von *Eko*-Hafer bei einer Länge von resp. 21, 26 und 19 mm beobachtet. Die Beleuchtung wird unterbrochen und nachdem die Individuen während 5 bis 6 Stunden in Ruhe gelassen worden waren, wurde mit neuer Beleuchtung eingesetzt. Nach noch einigen Stunden Ruhe im Dunkeln wird mit einer dritten Beleuchtung eingesetzt. Ihre Resultate gehen aus dem letzten Teile der Tabelle hervor. Betreffs der Reaktionsintensität der einzelnen Rassen scheint *Stormogul* diejenige zu sein, die am kräftigsten reagiert. Das Minimum derselben liegt mehr als 40 % unterhalb, das Maximum mehr als 50 % oberhalb der durchschnittlichen Zuwachszahl für die betreffende Beleuchtung. *Argus* zeigt zwar ein sehr kräftiges Maximum mit einer Zuwachssteigerung von nahezu 100 %, aber seine Zuwachsverminderung im Minimum beträgt nur etwa 12 %. Die Zuwachsverminderung im Minimum bei den anderen Rassen beträgt etwa 25—35 %. Ein eigentümliches Verhalten zeigen aber *Eko*, *1752* und *Fortuna*. Bei diesen Rassen (siehe Tabelle 1!) wird der Zuwachs während der drei ersten Minuten nach der Beleuchtung sehr erheblich gesteigert, besonders beim *Eko*-Hafer. Solch eine zufällige Steigerung ist schon von SIERP und anderen bei *Sieges*-Hafer beobachtet worden.

Auch der *Sieges*-Hafer zeigt ja in dieser Tabelle eine schwache Steigerung. Bei den jetzt angeführten Rassen war aber der Sprung des Zuwachses so augenfällig, dass man denselben nicht unbeachtet lassen konnte. Bei vereinzelt Individuen konnte die Erhöhung des Zuwachses sogar denselben Wert wie des Maximum erreichen. Ihre Lage in

Tabelle 2.  
(Eko-Hafer.)

Minuten: .....		3	6	9	12	15	18	21	24					
Nr. 1	Länge der Koleoptile 21 mm	0,5	0,6	0,5	0,6	0,6	0,5	0,6	0,6	0,6				
Nr. 2	» » » 26 »	1,0	0,9	1,0	1,0	1,0	1,0	1,1	1,1					
Nr. 3	» » » 19 »	0,5	0,5	0,5	0,6	0,5	0,5	0,6	0,5					
Minuten: .....		3	6	9	12	15	18	21	24	27	30	33	36	
Nr. 1	.....	1,1	1,1	1,1	1,0	0,5	0,3	0,5	0,5	0,6	0,9	1,0	1,0	
Nr. 2	.....	1,9	1,8	1,8	1,3	0,7	0,1	0,4	0,5	0,7	0,9	1,1	1,3	
Nr. 3	.....	1,0	0,8	0,8	0,6	0,2	0,2	0,3	0,3	0,5	0,5	0,6	0,9	
Minuten: .....		39	42	45	48	51	54	57	60					
Nr. 1	.....	1,1	0,8	0,7	1,3	1,4	1,1	0,8	0,5	↑	Vier Stunden in Dunkel, danach während einer Stunde belichteten und so wieder in Dunkel.			
Nr. 2	.....	1,2	1,1	1,1	1,7	1,8	1,5	1,0	0,5					
Nr. 3	.....	1,0	0,8	0,8	1,2	1,0	0,8	0,5	0,3	美				
<i>Nach zehn Stunden:</i>														
Minuten: .....		3	6	9	12	15	18	21	24					
Nr. 1	Länge der Koleoptile 35 mm	0,6	0,6	0,5	0,7	0,7	0,6	0,6	0,6	0,6				
Nr. 2	» » » 38 »	1,3	1,3	1,3	1,1	1,1	1,1	1,1	1,2					
Nr. 3	» » » 32 »	0,7	0,7	0,6	0,6	0,7	0,6	0,6	0,6					
Minuten: .....		3	6	9	12	15	18	21	24	27	30	33	36	
Nr. 1	.....	0,6	0,6	0,5	0,6	0,5	0,5	0,5	0,8	0,8	0,8	0,8	0,8	
Nr. 2	.....	1,6	1,6	1,2	1,0	1,0	0,9	0,9	0,9	1,3	1,2	1,3	1,5	
Nr. 3	.....	0,8	0,8	0,7	0,7	0,5	0,4	0,6	0,9	0,7	0,7	0,7	1,0	
Minuten: .....		39	42	45	48	51	54	57	60					
Nr. 1	.....	0,9	0,8	0,9	0,8	1,2	0,8	0,8	0,8					
Nr. 2	.....	1,7	1,7	1,8	2,0	2,5	2,1	1,5	1,4					
Nr. 3	.....	1,4	1,2	1,1	1,1	1,2	1,5	1,0	0,7					

dem ersten und zweiten Zeitintervalls nach dem Anfang der Beleuchtung liess mich bald vermuten, dass sie mit der von SILBERSCHMIDT (6) und mir (oben zitiert) nachgewiesenen Thermowachstumsreaktion verwandt sei. Zwar war vor dem Anfang der Versuche untersucht worden, welchen Einfluss die Einschaltung der zu der Beleuchtung benutzten Pope-Lampen auf die Temperatur der Objektumgebung hatte. Das Thermometer zeigte, wenn seine Kugel sich auf dem Platz der Koleoptile befand, erst nach 10 Min. eine Temperatursteigerung von etwa 1 Gr. C. an. Wenn die Steigerung grösser wurde, schaltete der Thermoregulator den Strom aus. Schon diese Temperatursteigerung fand ich aber zu gross, weshalb die oben angeführten 7 mm dicken Glasscheiben einmontiert wurden. Danach konnte eine Erhöhung der Temperatur, die von der Beleuchtung abhängig war, sogar mit einem auf zehntel Grad gradierten Thermometer nicht beobachtet werden, wenigstens nicht während der 10 ersten Minuten nach dem Anfang der Beleuchtung. Wie soll denn dieser Sprung des Zuwachses erklärt werden?

Um das Verhalten näher zu untersuchen und um jeden Gedanken an die Möglichkeit einer Temperaturhöhung auszuschliessen wurde statt Glasscheiben eine dünne wassergefüllte Cavette in die mittleren Beleuchtungsröhren placiert. In den zwei anderen Zylindern wurden die Glasscheiben

Tabelle 3. Plötzliche Zuwachssteigerung bei Eko-Hafer nach Beleuchtung.

Minuten:.....		3	6	9	12	15	18	21	24
Nr. 1	Länge der Koleoptile 21 mm	0,7	0,7	0,6	0,7	0,7	0,6	0,7	0,7
Nr. 2	» » » 17 »	1,1	1,2	1,1	1,0	1,1	1,2	1,1	1,1
Nr. 3	» » » 28 »	0,5	0,5	0,5	0,6	0,6	0,5	0,5	0,6

Minuten:.....		3	6	9	12	15	21
Nr. 1	.....	1,1	0,7	0,7	0,8	0,8	0,6
Nr. 2	.....	2,0	0,9	1,1	1,1	1,2	0,7
Nr. 3	.....	0,8	0,5	0,5	0,6	0,4	0,4

beibehalten. In der Tabelle 3 werden die Resultate wiedergegeben. Nr. 2 entspricht hier der durch die Cuvette beleuchteten Koleoptile.

Aus diesem Versuch geht hervor, dass es nicht gern eine Temperatursteigerung sein kann, die eine Thermowachstumskurve mit diesem typischen, frühen Maximum ausgelöst hat. Wird das Intervall der Zuwachsablesung bis auf 1 Min. verkürzt, zeigte der *Eko*-Hafer die in der Tabelle 4 wiedergegebenen Werte. Aus praktischen Gründen wurden jedesmal nur zwei Untersuchungsobjekte aufgenommen. Die Tabelle stellt eine Zusammenfassung von vier Versuchen dar.

Tabelle 4.

Minuten:	1	2	3	4	5	6	1	2	3	4	5	6	7	8	9
	1,6	1,5	1,7	1,5	1,5	1,6	2,3	2,0	1,8	1,9	1,7	1,6	1,7	1,6	1,7

Die grösste Zuwachssteigerung ist also während der ersten Minute nach dem Anfang der Beleuchtung eingetreten. Da es denkbar wäre, dass eine Verschiebung des optischen Systems der Ableseung die veränderten Zuwachswerte herbeiführen können, wurde ein Blindversuch mit Koleoptilen, die mit Carnoy getötet worden waren, unternommen. Eine Veränderung ihrer scheinbaren Länge an der Mikrometerskala konnte nach der Beleuchtung nicht beobachtet werden. Die Reaktion als solche muss also mit dem Zuwachs selbst verknüpft sein. Die Koleoptile »streckt sich« wenn die Beleuchtung beginnt. Diese Reaktion in die Reihe der tropistischen einzuordnen, erscheint mir doch kaum berechtigt. Zwar ist es wahr, dass sie eine sowohl von der Photo- als auch der Thermowachstumsreaktion freistehende Reaktion sein muss, eine spezifische Reaktion gegen das Licht als solches. Bei *Eko*-Hafer tritt sie schon bei einer Beleuchtung von 1 Sekunde hervor. Sie ist eine Art reguläre Photonutation, wenn dieses Wort sich benutzen lässt. Die Schnelligkeit mit der sie eintritt, wider-

spricht der Vermutung, dass sie auf eine wirkliche Zuwachssteigerung gegründet sein soll, sondern vielmehr von einer Streckung durch die Expansion der Zellen abhängig wäre. Die Streckung ihrerseits kann möglicherweise von einer plötzlichen Abänderung der Turgeszenz bewirkt worden sein.

Lund im Januar 1930.

### Literatur-Verzeichnis.

- ERMAN, C., (1, 2, 3) Ein Beitrag zu den Untersuchungen über die Dunkelwachstumsreaktion bei der Koleoptils von *Avena sativa*. Bot. Not. Lund 1923.
- , Über die Zuwachsreaktionen etc. Ebenda.
- , Thermowachstumsreaktionen etc. Berichten der Deutsch. Bot. Ges. 1926.
- KÖNIGSBERGER, V. J., (5) Tropismus und Wachstum. Utrecht 1923.
- LUNDEGÄRDH, H., (4) Ein Beitrag zur quantitativen Analyse des Phototropismus. Archiv f. Bot. 1922.
- SILBERSCHMIDT, K., (6) Untersuchungen über die Thermowachstumsreaktion. Ber. d. D. Bot. Ges. 1925.

## Nya skånska växtlokaler.

AV BERTIL LINDQUIST.

De nya erfarenheter, som den systematiska inventeringen av Skånes flora tills dato lämnat angående åtskilliga kärllväxters växtgeografiska och ekologiska karaktär, torde



Fig. 1. Karta över *Polystichum Braunii* (Spenn.) Fee utbredning i Skåralid.

redan, trots att arbetet icke är långt framskridet, kunna påräkna ett allmänt botaniskt intresse. Givetvis kan det icke anses vara lämpligt att föregripa resultaten i stort; publicerandet redan nu av en del floristiska anmärkningar över i provinsen sällsynta eller hittills okända arter torde emellertid vara berättigat. Denna uppsats har blivit ett urval av de mera intressanta växtfynd, förf. under de senare årens exkursioner gjort i Skåne.

*Polystichum Braunii* (Spenn.) Fée har anmärkts från Skåne för första gången i början av 1800-talet av AHNFELDT, vilken tog denna ormbunke i Skärälid. Under närmast följande decennier insamlades den där vid flera tillfällen och synes hava förekommit spridd inom ett begränsat område i skärets inre delar. Helt nyligen har den ånyo tagits därstädes (SYLVÉN 1928). Under mina exkursioner inom Skärälidsdalens område har emellertid denna ormbunke påträffats även i skärets yttre delar ehuru mycket sparsamt. Dessutom har det visat sig, att den i Skärälids inre delar icke får anses vara så sällsynt. Den har här av mig påträffats spridd genom hela den del av skäret, som tillhör Konga socken (jmf. fig. 1). Den synes vara knuten till den skuggiga nordslutningen, där fuktigheten är stor, och den förekommer gärna i diabasbranterna under alm på subneutral eller alkalisk mull.

*Asplenium septentrionale* L.  $\times$  *Trichomanes* L. Under namn av *Asplenium germanicum* Weis är denna hybrid sedan gammalt känd från flera lokaler inom provinsen. Det vill emellertid synas, som om det skånska basaltområdet norr om Ringsjön i särskilt hög grad skulle främja uppkomsten av densamma, därigenom att de båda stamarterna på basalten ofta uppträda rikligt tillsammans. Under åren 1926—1929 har jag anträffat den på diabas eller basalt vid Hagsta bjer och Hästahallarna i Häglinge socken, Djupadal i Färingtofta socken, Allarps berg i Hallaröds socken och Longbjergs knall i Norra Rörums socken. Utanför detta område har jag blivit påvisad densamma vid Hallagården i Tossjö socken av baron FREDRIK ROSENÖRN-LEHN.

*Potamogeton alpinus* Balb.  $\times$  *polygonifolius* Pourr., vilken för första gången i Sverige påträffades av NEUMAN i Pineån i Östra Ljungby i nordvästra Skåne, togs av mig i samma å i Össjö socken 1926. Den förekom här i största mängd.

*Hordeum nodosum* L. I HOLMBERGS Skandinaviens Flora (1926) anmärkes angående utbredningen av denna

art, att den förekommer på »äng — (helst strandäng — vid havet), vägkant, o. s. v.» Den uppgives såsom viltväxande från flera lokaler i sydvästra Skåne till Lomma, Lund och Trelleborg samt vid Övedskloster. I Scano-Dania uppträder denna art som en typisk strandängsväxt i marskängarnas övre supralitoralzon och i epilitoralerna. Dess lokaler inne i landet äro städse av adventiv karaktär. Genom våra strandängars intensiva kultiverande synes det emellertid nu, som om den skulle vara i utdöende i Skåne. Själv har jag trots systematiskt sökande aldrig funnit den på dess från fordom kända lokaler. Sist är den troligen tagen mellan Malmö och Arlöv av OTTO R. HOLMBERG 1918. Hösten 1925 iakttog jag på Skånes nordligaste typiska marskäng vid Flygeltofta i Saxtorps socken några exemplar av växten. Året därpå uppträdde den där talrikt, och man kunde konstatera dess ökade spridning på lokalen. Denna lokal är belägen c:a 20 km norr om Lommelokalen, som förr var den nordligast kända.

*Scirpus mamillatus* Lindb. f., som förut påträffats i Skåne allenast vid Höör och på gränsen mellan Hurva och Strö socknar (HÅRD AV SEGERSTAD 1924), togs i juli 1926 i Norresjö i Visseltofta socken nära småländska gränsen. Den förekom mycket sparsamt tillsammans med *Scirpus palustris* L. och *Scirpus multicaulis* Sm.

*Carex diandra* Schrank  $\times$  *paniculata* L. upptäcktes i en kärrmark nära Dagstorps järnvägsstation 1926. Endast ett individ iaktogs. Den har förut insamlats i Sverige av OTTO R. HOLMBERG 1917—1918 i Lomma (HOLMBERG 1918).

*Carex incurva* L. Denna art påträffades mellan Båstad och Lilla Båstad av E. P. FRIES 1856. År 1886 togs den av IVAR LÖVEGREN vid »Båstad (Sk.)» och samtidigt vid »Ö. Karup in litore maris arenoso haud longe a Båstad» av N. ALVTHIN. Efter vad de exemplar, som då insamlades, giva vid handen, synes växten vid Båstad ha förekommit på ganska lös, grov sand.

Under en exkursion midsommarafton 1928 till strand-

ängarna vid Torekov påträffades i en *Juncus Gerardi*-äng strax söder om Torekovs samhälle ett halvt dussin små exemplar av densamma. Trots systematiskt genomsökande av de närmaste omgivningarna kunde icke flera individ iakttagas. Exemplar insamlades för Botaniska Museets i Lund räkning. År 1929 kunde *Carex incurva* icke återfinnas på nämnda lokal.

*Juncus alpinus* Vill.  $\times$  *lampocarpus* Ehrh. påträffades i augusti 1927 vid Perstorp i Houfs socken i stor mängd.

*Juncus fuscoater* Schreb.  $\times$  *lampocarpus* Ehrh. påträffades i mängd i Sörslövs mosse i Söderviddinge sn i september 1928 och i enstaka exemplar i St. Harrie mosse i september 1929.

*Juncus atricapillus* Drej. Det har av SAMUELSSON påpekats, att exemplar av *Juncus fuscoater*, som insamlats i Dagstorp, i några fall habituellt visat en differens från denna art. SAMUELSSON har 1921 bestämt ett dylikt exemplar till *Juncus atricapillus* Drej. I augusti månad 1925 besöktes den lokal, som närmast kunde antas vara växtplats för denna avvikande typ, av konservator OTTO R. HOLMBERG. Han tyckte sig finna, att en del av det blommande material av *Juncus*, han därvid insamlade, sannolikt torde få anses tillhöra denna art. I september samma år åtföljde jag honom till lokalen, varvid han utan vidare kunde konstatera, att *Juncus atricapillus* där förekom, ehuru ganska sällsynt, tillsammans med *J. fuscoater*. Emellertid iaktogs bland dessa båda arter former, vilka icke voro lätta att tolka. Lokalen är de kring Dagstorp vanliga, kalkhaltiga, sandiga och f. n. ganska torra kärrmarkerna. Å dessa marker kan man iakttaga en tydlig skillnad mellan ståndorterna för *J. atricapillus* och *J. fuscoater*. Den förra håller sig på de något torrare, sandigare områdena, den senare växer däremot typiskt i de något fuktigare delarna av kärren. I denna vegetation beledsagades nämnda *Juncus*-arter särskilt av *Erica tetralix*, *Helleborine palustris*, *Euphrasia Rostkowiiana*, *Salix nigricans* och *Juncus lampo-*

*carpus*. *Juncus atricapillus* har senare på denna lokal varje år iakttagits, ehuru den synes avtaga i antal, sannolikt beroende på att kärren årligen slås och betas, samt torrläggningar inom mindre områden företagits.

Under en exkursion inom Norrviddinge socken anträffades *Juncus atricapillus* i september 1928 i Sörslövs mosse, sparsamt växande samman med *Juncus fuscoater* och *J. lampocarpus*. Vad beträffar både vegetation och substrat, hade lokalen stor likhet med föregående.

I september 1929 insamlade jag vidare växten i St. Harrie mosse inom ett ganska stort område. Området var emellertid planerat till utdikning, och den lokal, där *J. atricapillus* talrikast förekom, hade under hösten utgrävts och torrlagts. Marken var sandblandad och starkt kalkhaltig.

Ett systematiskt sökande efter växten i närliggande områden gav till resultat, att ett mindre antal exemplar anträffades i den ca 3 km därifrån belägna Kävlinge mosse. Lokalen var lik de övriga.

Alla dessa fynd av en i Sverige aldrig förut iakttagen växt ligga inom ett snävt begränsat område av Skåne, Kävlingeslätten. De äro bundna till en terräng, som under Litorina-tiden legat under havsytan, och där moränen blivit täckt med ett sandlager. *J. atricapillus* är utbredd i Europas och Nordafrikas atlantiskt betonade kustområden och går i norr upp till Jyllands väst- och nordkust. Inom hela sitt utbredningsområde har den speciellt koloniserat de fuktiga sandmarkerna och synes särskilt föredraga subneutrala ståndorter. De ekologiska och klimatologiska förutsättningar, som i stort betinga denna arts utbredning, synas även förefinnas på de skånska lokalerna: sandig och samtidigt kalkhaltig mark samt mild vinter av kort varaktighet. De skånska lokalerna kunna alltså anses utgöra den nordostligaste utposten i växtens utbredningsområde.

*Juncus atricapillus* Drej.  $\times$  *lampocarpus* Ehrh. Denna hybrid synes förut vara känd endast från ett par lokaler

på de ostfriesiska öarna och från Danmark. Den insamlades av mig på Sörslövs mosse i Norrviddinge socken i september 1928. Exemplet synes närmast vara att hänföra till *J. atricapillus*  $\times$  *congestus* Lange  $\times$  *lampocarpus* Ehrh., under det att samtliga andra exemplar, jag sett av denna hybrid, närmast synts böra hänföras till *J. atricapillus*  $\hat{=}$  *sparsiflorus* Lange  $\times$  *lampocarpus* Ehrh.

*Juncus Kochii* F. Schultz har anträffats på ett par ställen uppe på Hallandsåsen inom Tossjö socken.

*Ulmus glabra* Huds. var. *Trautvetteri* K. Joh. p. t. Denna synnerligen intressanta varietet har av K. JOHANSSON (1921) beskrivits från Etelhem och Kräklingbo på Gotland, varest på vardera lokalen ett individ iakttagits. Förut har den

enligt JOHANSSON anträffats i sydvästra Ryssland. Under en exkursion till basaltområdet norr om Ringsjön i februari månad 1927 besöktes även basaltkuppen Knösen strax öster om Norra Rörums kyrka. Härunder frapperades jag av en alm med en, som det föreföll mig, egenomlig grenbyggnad. Ett par kvistar av denna medtogos och fingo utvecklas i drivhuset i Botaniska trädgården i Lund. Då de efter en veckas tid började blomma och strax därpå fruktbildning inträdde, iaktogs omedelbart, att



Fig. 2. *Juncus atricapillus* Drej.  $\times$  *lampocarpus* Ehrh. Exemplar från Sk., Sörslöv, i Söderviddinge sn. (2/1.)



Fig. 3. *Ulmus*-lokalen på Knösen. Förf. foto d. 22/3 1930.

nöten, som ju hos *Ulmus glabra* är glatt, hos denna form från Knösen var starkt hårig.

Vid ett förnyat besök på platsen samma försommar insamlades av denna typ såväl bladbärande grenar som frukter, och ett närmare studium av det sålunda sammanbragta materialet gav till resultat, att denna form närmast motsvarade K. JOHANSSONS Gotlandsform var. *Trautvetteri*. Från denna avviker den emellertid med hänsyn till bladform och grenbyggnad, varför jag sannolikt i annat sammanhang återkommer till en närmare behandling av

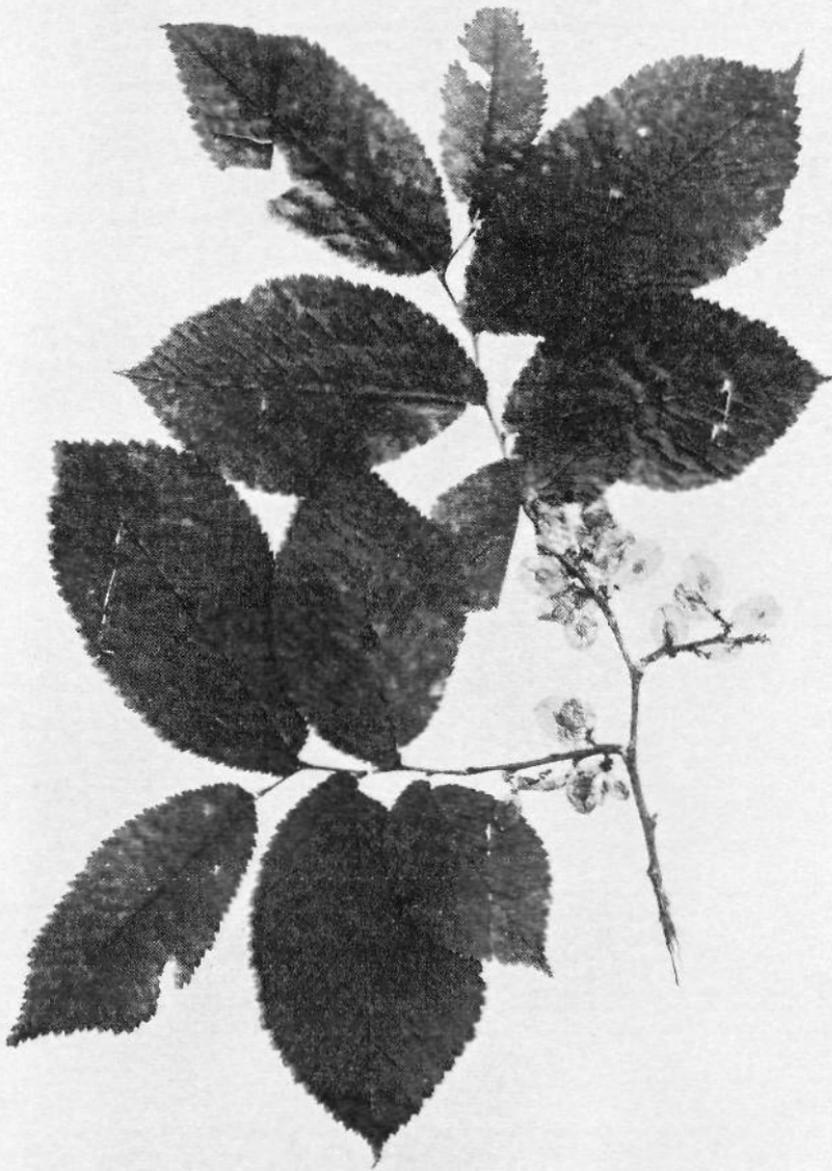


Fig. 4. *Ulmus glabra* Huds. var. *Trautvetteri* K. Joh. p. t. Exempl.  
från Knösen i Norra Rörums socken 23/6 1928.

densamma. Den skiljer sig på dessa punkter även från den i Skåne på ett flertal ställen iakttagna, viltväxande almformen. Jag antar mig därav kunna sluta, att den, till trots för att lokalen ger intryck av, att den spontant därstädes uppträder, likväl, i motsats till den av K. JOHANSSON beskrivna, måste anses härleda sitt ursprung från någon från början till landet införd almform. Vid ett senare besök på lokalen upptäcktes ännu ett individ av denna varietet.

*Beta maritima* L. I augusti 1919 fann jag ett stort individ av nämnda växt vid Hittarp norr om Hälsingborg. Emellertid var den där 1920 åter försvunnen och jag har sedermera vid åtskilliga tillfällen därstädes förgäves sökt densamma.

*Melilotus dentatus* (W.&K.) Pers. Till den lokalförteckning över denna art, som jag 1925 i denna tidskrift publicerat, tillkommer ett fynd på Eskilstorps strandängar.

*Pulsatilla vernalis* L. Sedan gammalt (ARESCHOUG 1866) har denna växt varit iakttagen på flera lokaler i norra Skåne. Då jag 1923 började göra efterforskningar efter densamma på uppgivna ställen, var det mig omöjligt att å en enda av dessa lokaler återfinna den. Först 1925 fick jag genom läraren i Harbeckshults folkskola i Örkelljunga socken genom en tillfällighet reda på, att växten fanns på ett ställe i närheten av Harbeckshult. Ett besök på platsen visade, att ett tiotal individ av arten förekom på en ljunngmark, som för ett antal år sedan varit svedd. Underlaget utgjordes av rullstensgrus. Ljungen utbredd sig alltmere över den gamla svedjan och syntes hota Pulsatillans existens. Samma år togs *Pulsatilla vernalis* ånyo å sin gamla växtplats i Hörja socken av telegrafkommissarie TH. LANGE. År 1926 erhöll jag meddelande om, att den för ett par år tillbaka hade tagits på rullstensåsen nära Tostarps kyrka av apotekaren BAUMBACH i Ängelholm. I samma trakter anträffades den slutligen 1927 av baron F. ROSENÖRN-LEHN nämligen vid Ågård i Tossjö socken på Rössjöholms marker.

På grund av uppväxande ungskog av asp och björk syntes den där vara starkt på retur. Den växte på en sluttning mot en bäck, på det blottlagda rullstensgruset.

Man måste anse, att ljungbränningen i hög grad främjar artens utbredning, eftersom den icke alls synes tala konkurrens från skogssamhällen och traktens typiska hedartade växtsamhällen. Härmed sammanhänger sannolikt även, att den i stor utsträckning förekommer på rullstensåsar.

*Cotoneaster integerrima* Medik. Som förut nämnts på annat ställe (LINDQUIST 1929), fann jag i mars 1927 på en lodrät diabasvägg vid Ormhallen i Riseberga socken en buske, som igenkändes vara *Cotoneaster integerrima*. Denna bestämning av de nakna grenarna visade sig vid ett förnyat besök på lokalen i maj samma år vara riktig. ARESCHOU (1881) anmärker växten från flera ställen i Skåne: Hallands Väderö, Arilds fiskläge, Kullaberg, Skåralid och Klöva hallar åt Svenstorp. En granskning av det material, som finns i våra officiella herbarier i Stockholm, Upsala, Göteborg och Lund, visade emellertid, dels att samtliga exemplar från Skåne, som i herbarierna lågo under detta namn, voro felbestämda, dels att i övrigt inga skånska exemplar av nämnda växt stodo att uppbringa. På grund av de av ARESCHOU uppgivna lokalernas beskaffenhet och läge torde det emellertid få anses vara ganska troligt, att såväl Skåralid som Klöva hallar med rätta av honom angivits som växtplatser för *Cotoneaster integerrima*, under det att övriga lokaler avse *Cotoneaster melanocarpa*.

*Linnaea borealis* L. Anträffades sommaren 1923 i östligaste delen av Saxtorps furuplantering nära Saxtorps kyrka i västra Skåne. Den växte i en medelålders tallskog på sandig grusmark och uppträdde täckande över ett område av c:a 10 × 10 meter. Året därpå syntes beståndet vara något decimerat och 1925 var växten helt försvunnen från lokalen. I juni månad 1928 anträffades *Linnaea* i tallskog

vid Vejbystrand i Barkåkra socken på en lokal, som till typen liknade Saxtorps-lokalen.

Sådant uppträdande av *Linnaea* utanför gränsen för dess naturliga utbredning är förut känt från både Skåne och Danmark. Arten synes på dylika lokaler ha svårt att hålla sig kvar, och en spridning från sådana bestånd har jag aldrig iakttagit.

### Litteratur.

- ARESCHOUG, F. W. C. Skånes flora. 1 uppl. 1866. Lund och Köpenhamn.  
— 2 uppl. 1881. Lund.
- HOLMBERG, OTTO R. *Carex diandra* × *paniculata*, en för Sverige ny hybrid. Bot. Not. Lund 1918.
- . Handbok i Skandinaviens Flora. Stockholm 1926.
- HÅRD AV SEGERSTAD, F. Sydsvenska florans växtgeografiska huvudgrupper. Malmö 1924.
- JOHANSSON, K. Bidrag till kännedom om Gotlands Ulmus-former. Sv. Bot. Tidskr. Bd 15, Stockholm 1921.
- LINDQUIST, B. Några Melilotusarter och deras hemortsrätt i Sveriges flora. Bot. Not. Lund 1925.
- . Om vegetationen i de centrala delarna av Skåne. Sveriges Natur, Stockholm 1929.
- SYLVÉN, N. *Polystichum Braunii* (Spenn.) Fee, en vintergrön art i den svenska floran. Sv. Bot. Tidskr. Bd 22. Stockholm 1928.

## Phyllitis, Helichrysum och Eryngium på Gotland.

AV INGMAR FRÖMAN.

### 1. *Phyllitis Scolopendrium* (L.) Newm.

*Phyllitis Scolopendrium* blev i Sverige funnen för första gången under 1700-talets förra hälft vid Ötvedskloster i Skåne. På denna lokal är den utgången sedan början av 1800-talet (12, 9, 20, sammanfattning i 13 sid. 152)<sup>1</sup>. Inom samma landskap är *Phyllitis* senare funnen även vid Alnarp (3). I övrigt är den i Sverige känd blott från tvenne landskap, nämligen först från Gotland och därefter från Halland.

På Alnarpslokalen är arten möjligen sporspridd från den närliggande trädgården (3). På de övriga lokalerna har den tidigare uppfattats som en relik från den atlantiska perioden (19, 13).

Inom Halland är arten upptäckt först vid 1900-talets början, dels i Onsala socken i landskapets norra del (nära Kungsbacka) på en i Kattegatt utskjutande klippudde (13), dels i Holms socken i landskapets södra del (nära Halmstad) i en brunn (21).

På Lilla Karlsö upptäcktes *Phyllitis* i början av 1800-talet av J. P. ROSÉN (14). Lokalen är närmare beskriven av SERNANDER (19 sid. 91). T. VESTERGREN, vilken besökte ön år 1920, räknade — enligt muntligt meddelande till författaren — vid detta tillfälle summa 40 ormbunks-individ.

År 1897 gav K. JOHANSSON offentlighet åt en ny lokal, denna gång på själva Gotland, nämligen Ekese i Ardre

<sup>1</sup> Siffrorna inom parentes utgöra hänvisningar till litteraturförteckningen.

socken på öns östra del (5). Till denna lokal skall jag här nedan återkomma.

På Stora Karlsö iaktogs *Phyllitis* först av BENGT BERG år 1914 (1, 2). Detta var i den svårtillgängliga grottan Korphulet, och ormbunken sågs blott på avstånd från en hisskorg, i vilken BERG i och för fågelfotografering låtit hissa sig upp framför grottans mynning. Nu finnes visserligen i Riksmuseets herbarium ett *Phyllitis*-ark enligt etiketten insamlat på Stora Karlsö av O. WESTÖÖ, i så fall redan omkring 1800-talets mitt, men lokaluppgiften torde härvid bero på feletikettering (15, 16, 7, 17).

Om någon tvivlat på riktigheten av BENGT BERGS iakttagelse, vanns dock full bekräftelse, då Korphulet den 17 juni 1922 bestogs med hjälp av en särskilt för detta ändamål konstruerad — 18 meter lång — stege (22, 23). *Phyllitis*-beståndet utgjordes vid detta tillfälle av 14 exemplar, småväxta och en del torra. Påföljande dag bestogs det bredvid belägna, murgrönklädda Rindhulet, varvid i detta iaktogs 5 något större *Phyllitis*-exemplar. Det största exemplaret i Korphulet översändes till Linnéträdgården i Uppsala. Den 14 augusti 1928 blev ett fotografi taget av *Phyllitis* i Korphulet (4).

Den förste botanist, som erhöll kännedom om *Phyllitis*-lokalen vid Ekese gård i Ardre socken, var T. VESTERGREN. Ormbunken var då sedan många år tillbaka bekant för invånarna på gården. VESTERGREN meddelade fyndet åt K. JOHANSSON, vilken som nämnt publicerade det (5). Enligt VESTERGRENS iakttagelser (13) växte arten »i ett par af de på Gotland så ytterst vanliga rämnorna i kalkhällen, där denna går i dagen, på skogbevuxen, icke kuperad hållmark.» Den största faran för artens bestånd var vid denna tid, att traktens befolkning inplanterade den i trädgårdar och blomkrukor, där den snart dog ut.

I augusti 1916 besöktes Ekeselokalen av amanuensen IVAR SÖDERBERG, vilken meddelat följande rörande *Phyllitis*' förekomst (18): »den växte ursprungligen ganska talrikt

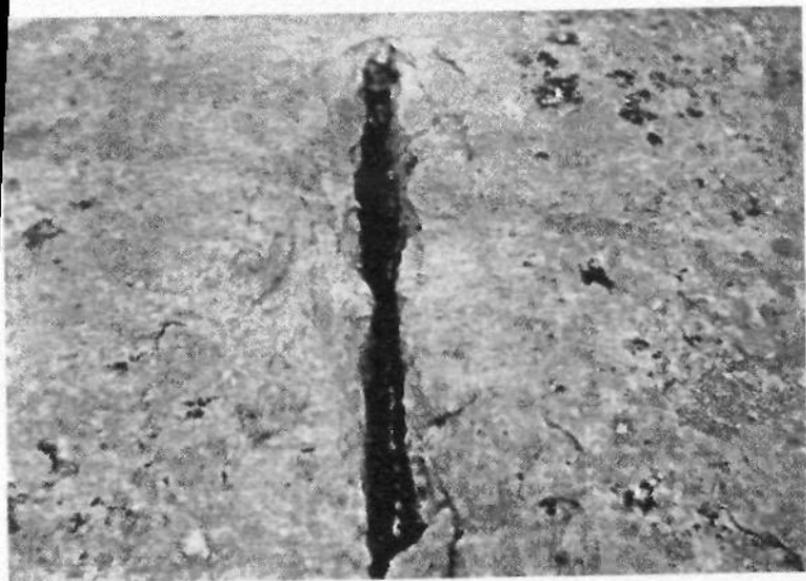


Fig. 1. Karstspricka, i vilken *Phyllitis Scolopendrium* växer vid Ekese i Ardre socken på Gotland. Ormbunken kan åtminstone på originalbilden skyntas i sprickans bortre del. G. Hågg foto 1921.

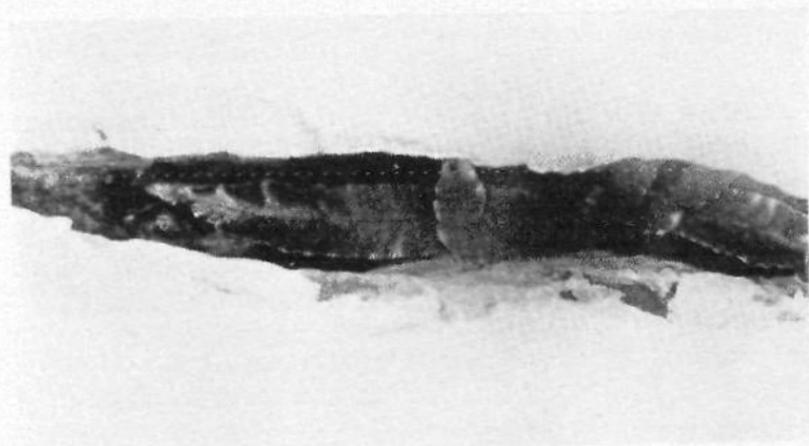


Fig. 2. *Phyllitis*-exemplaret i den på fig. 1 synliga karstsprickan, fotograferat rätt uppifrån. G. Hågg foto augusti 1922.

på bottnen av 2 djupa remnor i den flata klipphallen.<sup>1</sup> Remnornas längd är cirka  $1\frac{1}{2}$  à 2 meter, djupet varierar från  $\frac{1}{2}$  à  $\frac{3}{4}$  till betydligt över 1 meter och bredden är ungefär 20 à 30 cm. Alla siffror äro upptecknade ur minnet efter ögonmått och göra alltså ej anspråk på att vara exakta. Två små, svagt fertila exemplar utgjorde den enda kvarlevan av vad som en gång varit.»

Den 10 augusti 1929 hade författaren till denna sammanställning glädjen att få se *Phyllitis* vid Ekese. Min ciceron var docenten GUNNAR HÄGG, vilken även välvilligt meddelade mig sina iakttagelser rörande ormbunken samt lämnade de fotografier från växtplatsen, som här äro bifogade (fig. 1 och 2). HÄGG har alltsedan — troligen — 1918 varje år besökt platsen samt alltid kunnat konstatera närvaron av det *Phyllitis*-exemplar, som jag nu fick se. Detta visade sig vara tämligen kraftigt med c:a 20 blad, allt efter sin ålder med talrika, väl utvecklade sporgömsamlingar. Något av åren 1920—1922 hade HÄGG jämte en annan person systematiskt genomsocht sprickorna i det kringliggande karstområdet men därvid ej lyckats upptäcka mer än detta enda individ av ormbunken. Efter vad HÄGG mindes, hade detsamma redan då han såg det för första gången — omkring år 1918 — varit ungefär lika kraftigt, som det för närvarande är. Detta strider mot SÖDERBERGS uppgift från år 1916 om »två små, svagt fertila exemplar». Det ena av dessa kan visserligen ha dött, men att det andra samtidigt på ett par år skulle så kraftigt ha utvecklats sig för att sedan under ett decennium hålla sig på samma utvecklingsnivå, är knappast tänkbart. Troligare är, att ännu så sent som år 1916 *Phyllitis* fanns kvar i tvenne sprickor vid Ekese.<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Enligt VESTERGRENS muntliga meddelande fanns den även i ett bredvid beläget runt hål i hällen.

<sup>2</sup> Jag har utgått ifrån, att de båda av SÖDERBERG sedda exemplaren växte i samma spricka. Detta ger emellertid hans framställning ej klart besked om.

I Riksmuseets herbarium finnas icke mindre än 46 ark av *Phyllitis*, insamlade på Lilla Karlsö vid olika tidpunkter och av olika botanister. Hur många ark, som finnas i andra offentliga och enskilda samlingar, vet jag ej, men bara det sagda ger en antydning om den fara, som åtminstone förr kunde hota en sällsynt och lättpressad — ehuru i detta fall knappast lättillgänglig — art från intresserade växtsamlarens sida. Från Ekese finnes endast ett ark, pressat av AHLFVENGREN den 12 augusti 1903, dock ej från den vilda lokalen utan härrörande från de exemplar, som inplanterats på Ekese gård.

## 2. *Helichrysum arenarium* Moench.

Denna art är på Gotland funnen sedan 1800-talets början högst sparsamt på sandåkrar vid Gandarfve och Frigges i Hemse socken på öns södra del (8, 14, 5). På båda lokalerna är den numera utgången (5, 6, 10). I Riksmuseets herbarium finnas exemplar från Hemse socken, insamlade under åren 1840, 1878, 1879, 1891 och 1892. Under många år har *Helichrysum* ansetts vara utdöd på Gotland. LINDMAN har även angivet detta i 1. uppl. av sin Svensk fanerogamflora (11).

I 2. uppl. av samma flora (11) står dock Gotland nämnt bland de landskap, som hysa arten i Sverige. Det fynd, som ligger bakom detta högst kortfattade meddelande, är ej förut publicerat. *Helichrysum* återupptäcktes på Gotland år 1926 av assistenten ERIK ASPLUND, denna gång inom en ny socken. Fyndorten är belägen vid »Gålrums» mellan Guffride och Olleifs i Alskog socken, omkring 17 km i övervägande nordostlig riktning från Frigges och omkring 20 km i samma riktning från Gandarfve. Exemplar finnas i Riksmuseets herbarium, insamlade den 28 juni 1926. Utan att känna till detta fynd råkade författaren till dessa rader under sistlidna sommar finna arten på samma lokal.

Exemplar, insamlade den 5 augusti 1929, ha överlämnats till Riksmuseets herbarium. Hela förekomsten utgöres av en fläck med högst 1 meters genomskärning.

### 3. *Eryngium maritimum* L.

*Eryngium maritimum* är på Gotland tidigare funnen blott på öns västra kust, nämligen vid Irevik i Hangvar socken (14, 5), vid Lummelundsbruk, där den redan vid slutet av 1800-talet var utgången (5), samt vid Gnisvärd i Tofta socken (6). I Riksmuseets herbarium ligger ett ark med tvenne unga skott — det ena med ett blomhuvud i begynnande utveckling — insamlade vid Irevik i juli 1869 av OTTO SÖDERÉN.

Under sommaren 1929 såg jag ett stort individ med talrika huvud i Andre socken på Gotlands östra kust. Det växte på sandstranden strax SV om Fågelhammar nära Ljugarn (fig. 3). En gren, insamlad den 4 augusti 1929, har överlämnats till Riksmuseets herbarium. Då, efter vad jag hörde, botaniserande skolpojkar i Ljugarn redan kände till växtens närvaro på platsen, torde dess framtid vara tämligen osäker.

Enligt meddelande av en turist till regementsläkaren E. TH. FRIES i Visby, vilken välvilligt lämnat meddelandet vidare till författaren, skulle *Eryngium* vara sedd även vid Sandviken i Östergarn socken. Denna uppgift är ej närmare kontrollerad.

I detta sammanhang kan jag nämna ett par vid samma tidpunkt i Ljugarn gjorda smärre fynd, nämligen ett par sterila plantor av *Crambe maritima* L. på den stora badstranden samt hybriden *Alopecurus pratensis* L.  $\times$  *ventricosus* Pers. bland sina föräldrar invid Ljugarns brygga.

Saltsjö-Storängen i mars 1930.

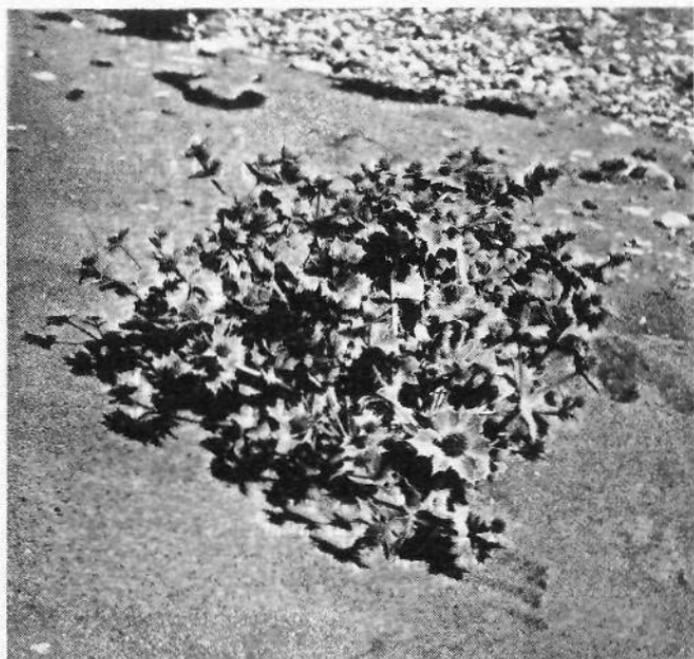


Fig. 3. *Eryngium maritimum* på sandstrand strax SV om Fågelhammar nära Ljugarn. Förf. foto 4/s 1929.

### Litteraturförteckning.

1. BERG, BENGT. Scolopendrium funnen på St. Karlsö. — Fauna och Flora 1914.
2. —. Stora Karlsö. — Stockholm 1915.
3. HOLMBERG, OTTO R. Skandinaviens flora. Häfte 1. — Stockholm 1922.
4. HÖGDAHL, THOR. Scolopendrium fotograferad i Korphulet på Stora Karlsö. — Sveriges Natur 1929.
5. JOHANSSON, K. Hufvuddragen af Gotlands växttopografi och växtgeografi. — K. V. A. Handl. Bd. 29. N:o 1. Stockholm 1897.
6. —. Nyare bidrag till kännedomen om Gotlands kärleväxtflora. — Bot. Not. 1910.
7. —. Finnas herbaricexemplar af Scolopendrium från Stora Karlsö? — Sv. Bot. Tidskr. 1917.
8. LANDEBERG, S. Flora Gothlandica. — Handskrift inlämnad till Kungl. Vetenskapsakademien 1811.
9. LILJEBLAD, S. Utkast till en Svensk Flora. — 3. uppl. Upsala 1816.

10. LILJEDAHL, A. Den nordligaste förekomsten af *Helichrysum arena-*  
*rium* (L.) Moench. i Skandinavien. — Sv. Bot. Tidskr. 1910.
11. LINDMAN, C. A. M. Svensk fanerogamflora. — 1. uppl. Stockholm  
1918. — 2. uppl. Stockholm 1926.
12. LINNÉ, CARL VON. Flora Suecica. — 2. uppl. Stockholm 1755.
13. PALM, BJÖRN. *Scolopendrium vulgare* Sm. i Halland. — Sv. Bot.  
Tidskr. 1908.
14. Gotlandiæ plantæ rariores, annis 1816, 1817 et 1818 detectæ a J.  
P. ROSÉN et jam conjunctim cum eo recensitæ a G. WAHLENBERG.  
— Nov. Act. Ups. Ser. II. Vol. VIII. Upsala 1821.
15. ROSENDAHL, H. V. Angående *Scolopendriums* förekomst på Stora  
Karlsö. — Sv. Bot. Tidskr. 1916.
16. —. Bidrag till Sveriges ormbunksflora. III. — Sv. Bot. Tidskr. 1916.
17. —. Tillägg angående *Scolopendriums* förekomst på Stora Karlsö.  
— Sv. Bot. Tidskr. 1918.
18. ROSENDAHL, H. V. och SÖDERBERG, I. Bidrag till Gotlands pterido-  
fytflora. — Sv. Farmac. Tidskr. 1916.
19. SERNANDER, R. Studier öfver den gotländska vegetationens utveck-  
lingshistoria. — Akad. avh. Upsala 1894.
20. WAHLENBERG, G. Flora Suecica. Pars II. — 2. uppl. Upsala 1833.
21. WIGER, J. *Phyllitis Scolopendrium* i en brunn i Halland. — Bot.  
Not. 1928.
22. WÖHLER, WILLY. Grottan Korphulet å St. Karlsö. — Fauna och  
Flora 1922.
23. —. Grottorna på Stora Karlsö. — Sveriges Natur 1923.

## Beitrag zur Embryologie der Crassulaceen.

VON JOHAN MAURITZON.

Seit etwas mehr als zwei Jahren bin ich mit einer Untersuchung über die Embryologie der Crassulaceen beschäftigt gewesen und habe während dieser Zeit folgende Arten untersucht: *Sedum acre*, *annuum* und *populifolium*, *Echeveria agavoides*, *pubescens* und *rosea*, *Sempervivum alpinum*, *Benlejui*, *Lindleyi* und *undulatum*, *Grenovia gracilis*, *Monanthes minima* und *muralis*, *Kalanchoë Kirkii* und *spatulata*, *Bryophyllum crenatum* und *calycinum*, *Cotyledon amylystina* und *cristata*, *Crassula bolusii*, *nemorosa*, *pseudolycopodioides* und *Schmidtii*.

Von sämtlichen Gattungen und Arten, mit Ausnahme von *Grenovia* und *Crassula*, sind die meisten Entwicklungsstadien beobachtet worden; die beiden genannten Gattungen sind nicht gleich genau untersucht worden. Da ich beabsichtige später eine eingehendere Bearbeitung der Embryologie der Familie zu veröffentlichen, die auch andere Gattungen und Arten als die oben genannten umfassen soll (sowie auch die Gattungen der Familie *Saxifragaceae*), werde ich hier unten nur einige vorläufige Mitteilungen machen, die keineswegs Anspruch darauf machen einen vollständigen Überblick über die Embryologie der Familie zu geben. Es wird sich hierbei meistens um Beschreibungen von Erscheinungen und Erörterungen von Resultaten handeln, hinsichtlich der ich eine von früher veröffentlichten abweichende Auffassung habe.

Das Material zu meiner Untersuchung stammt vor allem aus den Gewächshäusern des Botanischen Gartens zu Lund. Eine Anzahl Arten wurden auch im Botanischen Garten zu

Kopenhagen erhalten, und ausserdem habe ich Fixierungen aus dem Bergianischen Garten in Stockholm bekommen. In den privaten Sammlungen von Ingenieur E. MAGNUS im »Bondegården« in Jonsered habe ich Gelegenheit erhalten eine sehr grosse Anzahl *Sedum*-Arten, aber auch Pflanzen anderer Arten dieser Familie, zu fixieren. Ich will hier Ingenieur MAGNUS meinen ehrsuchtigen Dank für das grosse Entgegenkommen aussprechen, das er mir gezeigt hat.

Das behandelte Material ist teils in Juels Fixierflüssigkeit (Chromsäure, Platinchlorid, Eisessig) und vor allem in Zenkers Fixiermittel fixiert worden. Das letztere hat sich für Stadien vor der Befruchtung als besonders geeignet gezeigt, hat aber auch nach derselben meistens gute Resultate ergeben. Doch ist es für ältere Stadien gewisser Arten weniger geeignet gewesen. Das Färben ist mit Hämatoxylin geschehen, meistens ist auch eine Nachfärbung mit »Lichtgrün« ausgeführt worden. Die Schnittdicke hat zwischen 5 und 8  $\mu$  variiert.

Die Crassulaceen sind früher ziemlich oft Gegenstand embryologischer Untersuchung gewesen, aber trotzdem ist über die Embryologie der Familie wenig bekannt. L. KOCH hat 1876 eine wenig eingehende Untersuchung über *Sedum spurium* publiziert. D'HUBERT beschrieb 1896 im Zusammenhang mit einigen anderen sukkulenten Pflanzen auch den Bau der Samenanlage einer Anzahl Crassulaceen. ROMBACH (1911) untersuchte ziemlich genau *Bryophyllum crenatum* und verglich diese mit mehreren anderen Gattungen. Ihre Absicht war nach Ähnlichkeiten in der Entwicklung der *Crassulaceae* und *Podostemonaceae* zu suchen. Sie glaubte eine solche in dem lockeren Bau des Nuzellus der Crassulaceen gefunden zu haben, der schnell degeneriert. Dieser sollte dem Pseudoembryosack der *Podostemonaceae* entsprechen. JAKOBSSON-STIASNY (1913) hat eine ausführliche embryologische Arbeit über die Gattung *Sempervivum* herausgegeben, in der sie auch mehrere von ROMBACH gemachte Fehldeutungen berichtigt. *Sedum acre* ist von SOUÉGES

(1927) untersucht worden, der vor allem die Teilungen des Embryos in ihren Einzelheiten beschreibt. Schliesslich hat ROCÉN (1928) die Entwicklung von *Penthorum sedoides* klargelegt, die, wie wir später sehen werden, in ihrer Endospermentwicklung von allen übrigen Crassulaceen abweicht. Die Stellung von *Penthorum* in der Familie der *Crassulaceae* ist auch umstritten, es gibt auch Forscher, die sie in die *Saxifragaceae* oder in eine eigene Familie, *Penthoraceae*, einreihen wollen.

Die im weiteren gemachten Angaben betreffen die Entwicklung der Familie in ihrer Ganze, und nehmen also, insofern dies nicht besonders angegeben ist, auf bei gewissen Arten eventuell vorkommenden, weniger wichtigen Ausnahmen keine Rücksicht.

In bezug auf den Bau der Plazenta habe ich in der Familie zwei scharf getrennte Typen gefunden, die eine »normal«, die andere »lobiert«. Bei der normalen Form (Fig. 1.) geht von der Plazenta eine Reihe Samenanlagen aus. Die »lobierte« Plazenta (Fig. 2) ist in Loben oder Papillen aufgeteilt, und von jedem oder jeder solchen geht strahlenförmig eine ganze Gruppe Samenanlagen aus. Diese letztere Form bringt also eine Oberflächenvergrösserung der Plazenta und eine Erhöhung der Anzahl Samenanlagen im gleichen Gynoeceum mit sich. Eine lobierte Plazenta habe ich bei zwei der untersuchten Gattungen, *Echeveria* und *Bryophyllum*, gefunden.

Die Samenanlagen sind crassinuzellat und bitegmisch (Fig. 3). Die beiden Integumente, die angelegt werden, wenn die Samenanlage sich zu krümmen beginnt, sind zweischichtig, ausser im Mikropylenteil, wo besondere Schichten dazukommen können. SOUÉGES gibt in seiner Arbeit an, dass bei *Sedum acre* nur ein einziges aus 4—5 Zellschichten bestehendes Integument vorhanden ist. Das ist indessen ein Irrtum von SOUÉGES, der dadurch erklärt werden kann, dass er keine jüngeren Samenanlagen als solche mit fertiggebildeten Embryosäcken untersucht hat.

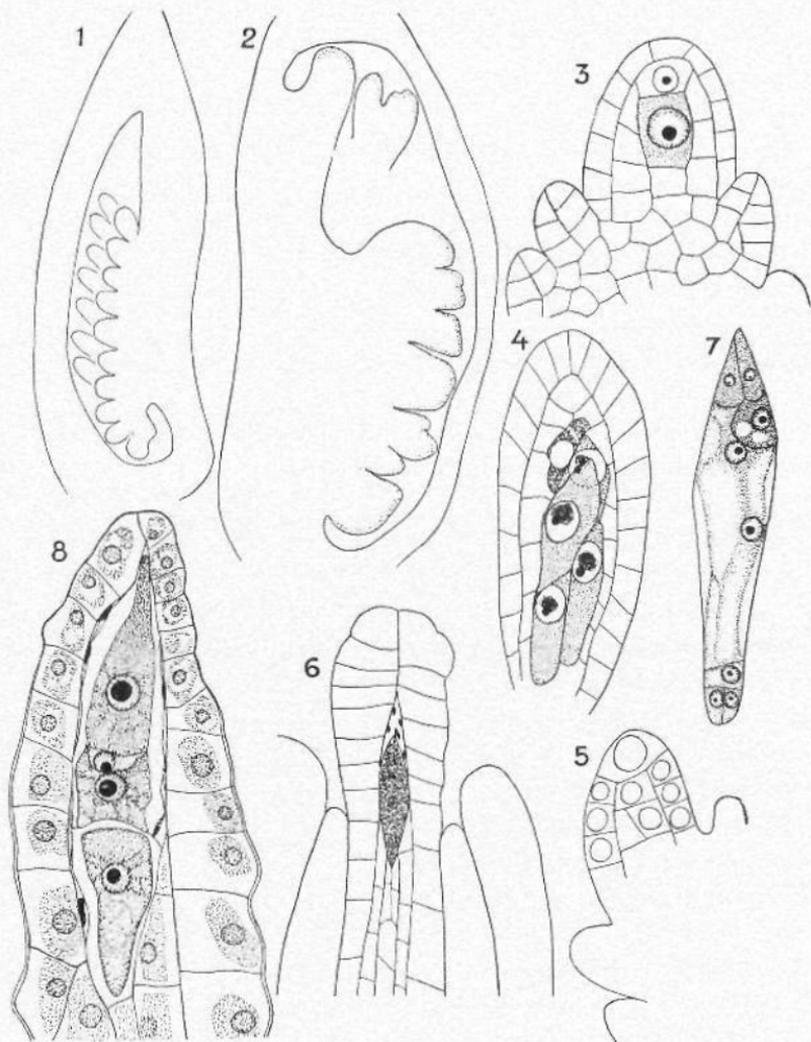


Fig. 1—8. 1. *Kalanchoe Kirkii*. Zwei Reihen Samenanlagen gehen von einer normaler Plazenta aus. (Vergr. 230.) — 2. *Bryophyllum erenatum*. »Lobierte« Plazenta. Von den Loben oder den Papillen haben die Ovularhöcker sich noch nicht abzuheben begonnen. (Vergr. 70.) — 3. *Echeveria rosea*. Junge Samenanlage, die Integumente wachsen aus, die Deckzelle ist abgeschieden worden. (Vergr. 680.) — 4. *Crassula nemorosa*. Vielzelliges Archespor. (Vergr. 440.) — 5. *Sedum acre*. Junge Samenanlage mit noch ungeteilter Scheitelzelle. (Vergr. 680.) — 6. *Sedum acre*. Der Nuzellus mit Scheitelwachstum ist durch die Integumente gedrungen. (Vergr. 440.) — 7. *Kalanchoe Kirkii*. Fertiger achtkerniger Embryosack. (Vergr. 440.) — 8. *Sedum acre*. Eizelle und primäre Endospermzelle sind geteilt worden. Inneres Suspensorhaustorium, einzelliger Proembryo, obere und untere Endospermkammer liegen in einer Reihe. (Vergr. 680.)

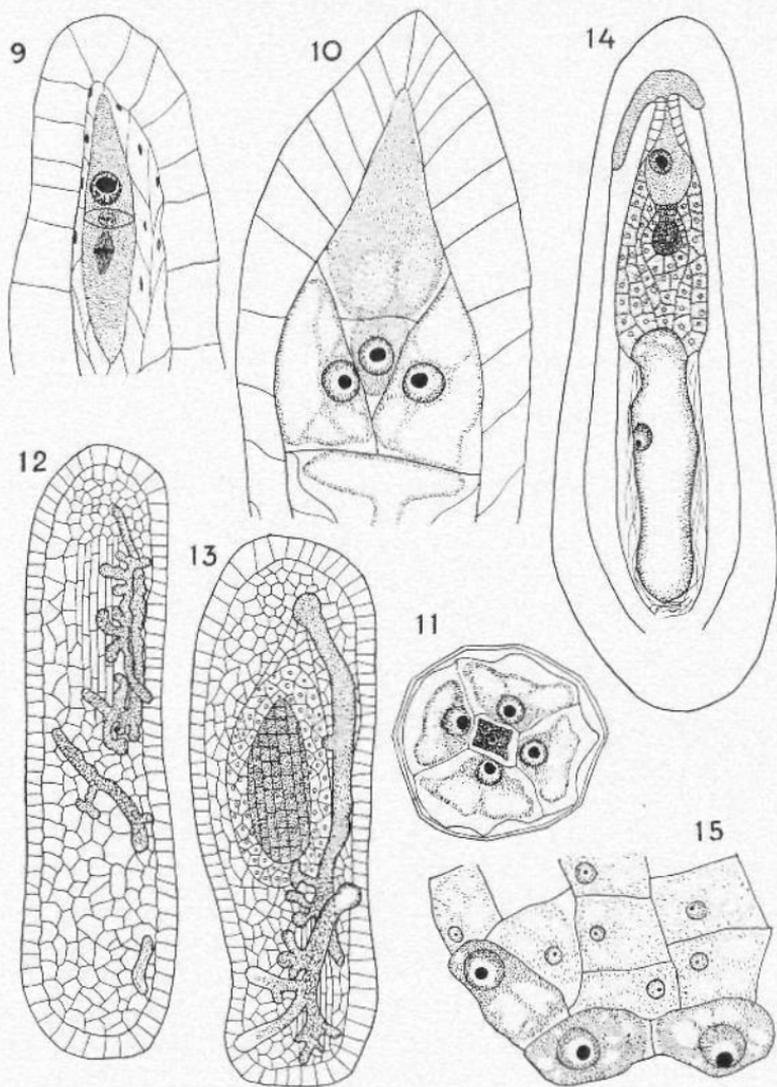


Fig. 9—15. 9. *Sedum acre*. Normaler Nuzellustypus. Die Eizelle ist in Suspensor und Proembryo geteilt worden, die primäre Endospermzelle befindet sich in Teilung. (Vergr. 440.) — 10. *Kalanchoe spatulata*. Die obere Endospermkammer ist in vier Zellen geteilt, wovon zwei im Bilde sichtbar sind. (Vergr. 680.) — 11. *Sedum acre*. Querschnitt durch den Proembryo, umgeben von den vier aus der oberen Endospermkammer gebildeten Endospermzellen. (Vergr. 380.) — 12—13. *Sempervivum Lindleyi*. Äusseres Suspensorhaustorium, reich verzweigt um die Gefässzüge im unteren (13) und oberen (12) Teil des Funikululus. (Vergr. 120.) — 14. *Sempervivum alpinum*. Gesamtbild einer älteren Samenanlage, das Chalazahaustorium hat an Länge abgenommen und an Breite zugenommen. (Vergr. 90.) — 15. *Monalthes muralis*. Die unmittelbar oberhalb des chalazalen Endospermhaustoriums liegenden Endospermzellen sind plasmareich mit hypertrophierten Kernen. (Vergr. 440.)

In einem so späten Stadium kann es ja oft schwierig sein die beiden Integumente voneinander zu unterscheiden, sowie festzustellen ob ein vielschichtiges oder zwei zweischichtige vorhanden sind. *Sedum acre* hat indessen gleichwie alle anderen Crassulaceen zwei Integumente. Nur in Ausnahmefällen, wenn zwei Samenanlagen in einem frühen Stadium eng aneinander gedrängt zu liegen kommen, kann das äussere Integument fehlschlagen und in der älteren Samenanlage dann nur als ein kleines Rudiment unten bei der Chalaza vorhanden sein.

In zwei Fällen habe ich beobachtet, dass das gleiche Integument zwei Nuzellusbildungen umschliesst, jedes deutlich von seiner Kutikula umgeben. Sie sind wahrscheinlich in der Weise entstanden, dass zwischen zwei vor der Anlegung des Integuments dicht aneinander gedrängten Samenanlagen das Integument nicht hat ausgebildet werden können. Weiters sind die Integumente der beiden Samenanlagen, wo sie zusammenstossen, miteinander verwachsen, und so sind zwei Nuzellus in der gleichen Integumenthülle eingeschlossen worden ohne eine Integumentbildung zwischen ihnen zu haben. In beiden beobachteten Fällen ist in jedem Nuzellus ein befruchtungsreifer Embryosack festgestellt worden.

Das Archespor ist einzellig (Fig. 3), in Ausnahmefällen findet man jedoch bei mehreren Arten zwei Archesporzellen, vor allem bei *Crassula*. Bei *Crassula nemorosa* (Fig. 4), ist sogar ein vielzelliges (4—5 Archesporzellen) Archespor häufiger als ein einzelliges. Die subepidermale Archesporzelle bildet nach oben eine Deckzelle (Fig. 3).

In der Familie habe ich drei verschiedene Nuzellustypen beobachtet, von denen der eine wahrscheinlich einen Übergang zwischen den beiden anderen bildet. Der verschiedene Bau des Nuzellus in diesen drei Fällen ist auch von gewissen Veränderungen im Aussehen des Embryosackes begleitet, der Form des äusseren und inneren Suspensorhaustoriums u. a. m. Die Anzahl der Deckzellen ist in

den verschiedenen Nuzellustypen verschieden. Bei dem am häufigsten vorkommenden Typus (Fig. 3 und 8) ist indessen nur eine Deckzelle vorhanden, die durch vertikale, aber nicht durch transversale Wände geteilt werden kann. Dieser Nuzellustypus kommt unter anderen Gattungen auch bei *Sempervivum* vor. JAKOBSSON-STIASNY schreibt über die Deckzellen bei *Sempervivum*: »Die Embryosackmutterzelle erscheint sowohl an der Spitze wie auch an den Seiten vier Zelletagen tief im Nucellus eingesenkt«. Es sollten also drei Schichten Deckzellen vorhanden sein. Diese dürften indessen, wie aus den Figuren hervorgeht, nicht aus der primären Deckzelle durch transversale Wände entstanden sein, sondern erscheinen als drei Schichten teils durch gegenseitige Verschiebung der Zellen, teils vielleicht dadurch dass der Schnitt schief gegangen ist.

Es scheint mir als ob von den drei in der Familie vorkommenden verschiedenen Nuzellustypen der eine extreme mehr dem Nuzellustypus der Podostemonaceen, der andere extreme mehr dem der Saxifragaceen gleichen würde. Eine Beschreibung dieser drei Typen und ihre Verbreitung in der Familie *Crassulaceae* soll einstweilen auf sich beruhen gelassen werden, es kommt indessen, soweit ich bisher gesehen habe, nicht mehr als ein Nuzellustypus innerhalb der gleichen Gattung vor.

Der Nuzellustypus ist im allgemeinen locker gebaut, mit einem gut ausgebildeten, nahrungsleitenden Zellenstreifen in der Mitte. An der Grenze zwischen Nuzellus und innerem Integument entsteht ziemlich schnell eine Kutikularbildung, die mit der Zeit an Dicke zunimmt. Sie verhindert wahrscheinlich jede Nahrungszufuhr zum Nuzellus von den Integumenten. Die Nahrung wird dem Embryosack und später dem Embryo und dem Endosperm anstatt dessen durch das Leitungsgewebe und nachdem dieses degeneriert ist, durch Haustorienbildungen zugeführt, die später beschrieben werden sollen.

Über die oben erwähnte Kutikula schreibt JAKOBSSON-

STIASNY: »Diese Kutikula die bisher stets als Aussenwand der Nucellarepidermis aufgefasst wurde gehört jedoch bis auf die kleine freie der Mikropyle anliegende Strecke bei *Sempervivum* ebenso wie bei anderen *Crassulaceae*, die auf Grund des zur Verfügung gestellten Materials verglichen werden konnten, nämlich bei *Bryophyllum*, *Sedum* und *Crassula*, zweifellos der innersten Schichte des inneren Integumentes an». Es ist mir trotz mehrerer Versuche nicht gelungen mit Bestimmtheit direkt zu entscheiden, ob die Kutikula, wie JAKOBSSON-STIASNY glaubt, der inneren Schicht des Integumentes angehört oder ob sie in Übereinstimmung mit den Angaben von KOCH und ROMBACH zur Aussenwand der Nuzellusepidermis zu rechnen ist. Die Kutikula wird indessen in einem Zeitpunkt gebildet, wo in der Nuzellusepidermis eine Umänderung erfolgt. Ihre Zellen sind demnach als jung klein und plasmareich. Während die untere Tetradenzelle zum Embryosack entwickelt wird, nehmen diese Epidermiszellen stark an Volumen zu und werden ärmer an Plasma. Die Nuzellusepidermis wird also breiter mit grossen plasmaarmen Zellen. Diese Umwandlung erstreckt sich indessen nicht bis zum Scheitel des Nuzellus, dessen Epidermiszellen kleiner sind und sich vor allem durch einen dichten Inhalt auszeichnen. Da die Kutikula gleichzeitig mit dieser Umwandlung ausgebildet wird und man sieht, dass ihre Dicke deutlich vom Gipfel nach abwärts zunimmt und gleichzeitig damit die Grösse der Epidermiszellen zunimmt und der Plasmareichtum abnimmt, so liegt die Annahme nahe zur Hand, dass diese beiden Erscheinungen miteinander im Zusammenhang stehen und dass die Kutikula demnach eine Bildung der Nuzellusepidermis darstellen sollte.

Eine andere Erscheinung, die gleichfalls hierfür spricht, habe ich in den beiden schon oben erwähnten Fällen beobachtet, wo zwei Nuzellus in der gleichen Integumenthülle eingeschlossen waren. Zwischen der Nuzellusepidermis und dem Integument war die Kutikula normal entwickelt, aber

es war auch eine ebenso starke Kutikularbildung auf der ganzen inneren Grenzfläche zwischen den beiden Nuzellus vorhanden. Hier gibt es ja kein Integument und die Kutikula muss also von der Nuzellusepidermis ausgebildet worden sein. Die Kutikula zeigte auch das typische Abnehmen in der Dicke von oben nach unten. Allerdings sind in diesen Fällen abnorm ausgebildete Samenanlagen vorhanden, dies dürfte aber kaum die Bildung der Kutikula beeinflussen können.

Der Nuzellus nimmt an Grösse teils durch die Streckung der Zellen, teils durch ein meristematisches Gewebe in der chalazalen Region zu. Eine interessante Abweichung habe ich bei *Sedum acre* beobachtet, bei welcher Art der Nuzellus in einer grossen Anzahl von Samenanlagen ausser auf diesen beiden Wegen auch durch ein ausgeprägtes Scheitelwachstum an Länge zunimmt. Dieses kommt dadurch zustande, dass eine schon früh wahrnehmbare Zelle im Scheitel des Nuzellus vergrössert und reich an Plasma wird (sie kann schon zur Zeit der Anlegung der Integumente wahrgenommen werden). Diese Scheitelzelle (Fig. 5) wird dann in 3—4 Zellen geteilt, die in Ähnlichkeit mit der Mutterzelle gross und plasmareich sind. Sie scheiden dann nach unten Zellen ab, wodurch der Nuzellus mehr als normal an Länge zunimmt und durch die Integumente hinauszuwachsen beginnt. Dieser Zuwachs kann an Grösse variieren. Der Nuzellusscheitel kann zum Beispiel im oberen Teil des inneren Integumentes verbleiben, er kann diesen und Teile des äusseren Integumentes durchbrechen, er kann dieses auch ganz durchbrechen, sodass der Nuzellusscheitel in gleiche Höhe mit dem oberen Teil der Samenanlage zu liegen kommt. Schliesslich kann der Nuzellusscheitel das äussere Integument durchbrechen und über die Samenanlage vorragen. Gleichzeitig mit diesem Scheitelzuwachs der Nuzellusepidermis werden innerhalb liegende Nuzelluselemente teilweise nach oben geschoben. Sie reichen jedoch nicht so weit hinauf wie in einem normalen Nuzellus, son-

dern der Scheitel besteht aus 3—4 Reihen nebeneinander liegender Epidermiszellen. Der Embryosack kommt aber in derartigen Fällen ungewöhnlich hoch in die Samenanlage zu liegen. In jenen Fällen, wo der Nuzellusscheitel 10—15 Zellschichten über die Samenanlage vorspringt, liegt der Embryosack meistens ganz im vorspringenden Teil (Fig. 6). Der Embryosack ist dann häufig fertiggebildet, entwickelt sich aber nicht weiter sondern degeneriert. Er wird nur von der Epidermis umgeben, deren Zellen im vorspringenden Teil platt und breit sind. Hierdurch wird dieser Teil des Nuzellus breiter und erscheint angeschwollen. Die unmittelbar darunter liegende Partie, wo der Nuzellus das Integument »durchbricht«, ist schmal und zusammengedrängt und aus langen schmalen Zellen aufgebaut, die oft Zeichen für Degeneration aufweisen.

Ein Gesamtbild dieser Abweichungen bei *Sedum acre* erinnert an die Verhältnisse bei den *Podostemonaceae*, wo das innere Integument normal nicht über den Nuzellus emporreicht. Als eine Abweichung kann bei *Lavia* bisweilen der Nuzellus auch durch das äussere Integument hervordringen und man bekommt dann genau das gleiche Bild wie in den extremen Fällen bei *Sedum acre*. MAGNUS (1913) ist der Ansicht, dass diese Erscheinung dadurch verursacht werden soll, dass die Samenanlage, in der diese Abweichung stattfindet, aus irgend einem Grunde ein Stück von der Plazenta losgerückt worden sei. Hierdurch sollten die Pollenschläuche die Mikropyle nicht erreichen können und als eine Anpassung hieran sollte der Nuzellus durch das äussere Integument gegen die Plazenta wachsen und in dieser Weise die Befruchtung ermöglichen. Diese Theorie kann nicht auf die abweichenden Fälle bei *Sedum acre* bezogen werden, denn diese Abweichung wird ja so früh angelegt, dass es nicht bestimmt sein kann wie weit von der Plazenta die in Rede stehende Samenanlage sich zur Zeit der Befruchtung befinden wird. Irgendeinen Unterschied im Abstand zur Plazenta habe ich auch nicht beobachten können.

Über die Brauchbarkeit der Theorie für die entsprechenden Verhältnisse bei den *Podostemonaceae* wage ich mich nicht zu äussern bevor ich nicht selbst die dort herrschenden Verhältnisse studiert habe.

Die Embryosackmutterzelle wird in zwei Dyadenzellen und diese in eine Tetrade geteilt. Bildung und Aussehen der letzteren können ziemlich stark variieren, unter anderem zeigt die obere Dyadenzelle mehr oder stark ausgeprägte Verspätung bei ihrer Teilung. Diese Verspätung kann sogar so weit gehen, dass die Teilung noch nicht begonnen hat bevor die Zelle degeneriert, weshalb die Tetrade dann nur aus drei Zellen besteht. Gewöhnlich wird die chalazale Zelle weiter zu einem Embryosack entwickelt, ihr Kern wird dreimal geteilt während die Zelle wächst und in der Mitte eine grosse Vakuole entsteht. Später werden Zellwände gebildet und der achtkernige Embryosack ist fertiggebildet (Fig. 7). Seine Antipoden degenerieren gleich nach dem Verschmelzen der Polkerne (ROMBACHS fehlerhafte Angabe, dass die Antipoden lange nach der Befruchtung vorhanden sind, wurde von JAKOBSSON-STIASNY berichtigt). Dann streckt sich der schon früher ziemlich lange Embryosack, sodass die Länge oft das 5—8-fache der Breite beträgt, und darauf tritt die Befruchtung ein. Nach dieser werden sowohl die Eizelle wie die primäre Endospermzelle durch Querwände geteilt. Die erstere wird in eine grosse Suspensorzelle und in einen kleinen an ihrem unteren Teil liegenden bikonvexen Proembryo geteilt. Die letztere wird in eine obere kleine und eine untere grössere Endospermkammer geteilt (Fig. 8).

Von diesen vier in der Längenrichtung des Nuzellus in einer Reihe liegenden Zellen ist die obere gross und verbleibt als ein inneres Suspensorhaustorium ungeteilt; ihr Kern ist stark hypertrophiert. Die Teilungen des darunter gelegenen linsenförmigen Proembryos sind eingehend von SOUÉGES geschildert. Er wird zuerst durch horizontale Wände in drei in einer Reihe liegende Zellen geteilt, von

denen die beiden oberen gegen das Suspensorhaustorium zu gelegenen nach Teilungen an der Bildung des Suspensors teilnehmen, während die zu unterst liegende Zelle allein zur Bildung der Embryokugel führt. Unter dem Proembryo liegt die obere Endospermkammer, die allein allem Endosperm den Ursprung gibt, und unter dieser die untere Endospermkammer, die ungeteilt verbleibt und zu einem chalazalen Endospermhaustorium ausgebildet wird.

Nicht bei allen untersuchten Arten habe ich Stadien auffinden können, auf Grund welcher man entscheiden kann, ob die Eizelle oder die primäre Endospermzelle zuerst geteilt wird. Aber unter allen jenen, bei denen dies hat geschehen können, hat, mit Ausnahme von *Sempervivum Benlejudi* und wahrscheinlich der *Crassula*-Arten, die Eizelle zuerst mit der Teilung begonnen (Fig. 9). Die beiden Zellen werden also bei den *Crassulaceae* ungefähr gleichzeitig geteilt, doch dürfte die Eizelle meistens in der Entwicklung etwas vorangehen. Es kommt jedoch nie vor, dass die eine dieser beiden Zellen ihre zweite Teilung beginnt bevor die andere ihre erste abgeschlossen hat. Deshalb findet man immer bei allen Arten das oben beschriebene Stadium, wo die Eizelle in Suspensor und einen einzelligen Proembryo, die primäre Endospermzelle in obere und untere Endospermkammer geteilt worden sind (Fig. 8).

Es sei hervorgehoben, dass meine Terminologie in bezug auf den Proembryo von der von SCHNARF angenommenen sich darin unterscheidet, dass ich von den beiden ersten Tochterzellen der Eizelle nur die untere kleinere (und die Zellen zu deren Bildung sie zunächst führt) als Proembryo bezeichne. SCHNARF schliesst in diese Bezeichnung auch die obere Tochterzelle der Eizelle ein, die ein grosses Suspensorhaustorium bildet. In bezug auf Suspensorhaustorien benütze ich SCHNARFS Terminologie und unterscheide also zwischen der grossen bei der ersten Teilung der Eizelle entstandenen oberen Zelle — einem inneren (im Nuzellus liegenden) Suspensorhaustorium, und den von diesem aus-

gesandten im Integument reich verzweigten Schlingen — einem äusseren Suspensorhaustorium.

Unter den übrigen Pflanzenfamilien ist es am häufigsten, dass die primäre Endospermzelle vor der befruchteten Eizelle geteilt wird. Diese Erscheinung hat JAKOBSSON-STIASNY auch bei den von ihr untersuchten *Sempervivum*-Arten gefunden, was teilweise mit von mir Gefundenem im Widerspruch steht. Wie später in anderem Zusammenhang besprochen werden soll, beruht indessen diese Abweichung teilweise auf einer Fehldeutung und einem Übersehen von JAKOBSSON-STIASNY, teilweise darauf dass bei verschiedenen Arten nicht die gleiche Zelle zuerst geteilt wird. Aus den Figuren von SOUÉGES geht hervor, dass auch bei dieser Pflanze die Eizelle zuerst geteilt werden sollte, bei den von mir untersuchten Exemplaren ist indessen mit Sicherheit das Entgegengesetzte der Fall gewesen. Es scheinen demnach die Verhältnisse bei ein und derselben Art wechseln zu können.

In SCHNARFS »Embryologie der Angiospermen« finden wir auf Seite 429—430 eine Note mit folgendem Wortlaut: »Zu den einer Aufklärung bedürftigen äusseren Suspensorhaustorien gehören die von JAKOBSSON-STIASNY beschriebenen mikropylaren Haustorien bei *Sempervivum*-arten. Das auffallende liegt darin, dass nach den Angaben der Autorin hier die Eizelle schon vor ihrer Teilung, bei manchen Arten sogar schon vor der Befruchtung in einen Fortsatz auswächst, der zwischen die Epidermiszellen des Nuzellus oder über diese hinaus in das Gewebe der Integumente eindringt und sich hier ampullenförmig erweitert. Nach der Befruchtung verlängert sich die Eizelle immer mehr, 'indem sich aus der blasenartigen Erweiterung rhizomartige, kernlose, reichlich Plasma führende Fortsätze zwischen die Zellen der Integumente einschieben'. Erst später erfolgt die erste Teilung am terminalen Ende der Eizelle.«

Das Mikropylarhaustorium sollte also laut JAKOBSSON-STIASNY von der Eizelle ausgehen bevor sich diese in Sus-

pensor und einzelligen Proembryo geteilt hat. Ich habe dies niemals auch nur bei einer einzigen der 23 von mir untersuchten Arten beobachten können, sondern gefunden, dass dieses äussere Suspensorhaustorium immer erst nach der Teilung der Eizelle gebildet wird. Ich nehme daher an, dass auch was JAKOBSSON-STIASNY als ein Eizellenhaustorium beschrieben hat, in der Tat ein Suspensorhaustorium ist. Man kann eine Erklärung für ihre Angabe finden, wenn man ihre Figur 19 in Tafel I betrachtet, die vielleicht fehlerhaft gedeutet sein kann. Ich bin der Ansicht dass das mit E Bezeichnete nicht Eizelle sondern Suspensor ist,  $Ed_1$  nicht die obere Endospermkammer sondern den Proembryo und  $Ed_2$  nicht die untere Endospermkammer sondern die noch ungeteilte primäre Endospermzelle darstellt. Mit der gleichen Deutung von E in ihren Figuren 15 und 16 würde das Mikropylarhaustorium auch laut diesen Figuren nicht von der Eizelle sondern vom inneren Suspensorhaustorium gebildet werden. Wenn  $Ed_1$  sich trotz allem als die obere Endospermkammer herausstellen würde, kann ja der kleine und oft schwer wahrnehmbare einzellige Proembryo vielleicht übersehen worden sein. Das ist jedenfalls mit voller Gewissheit in JAKOBSSON-STIASNYS Figur 2, Tafel II, geschehen. Was sie mit E bezeichnet ist hier nicht, wie angegeben, die Eizelle sondern sicher der Suspensor und Ed sind, wie das Bild zeigt, drei Endospermzellen. Der Proembryo und die vierte Endospermzelle sind im Schnitte anbei gelegen und übersehen worden (oder auch es sind zwei der Ed-Zellen Endospermzellen und die dritte der Proembryo). Durch dieses Übersehen ist das Bild fehlerhaft gedeutet worden und hat irrümliche Resultate gezeitigt. Mit dieser geänderten Figurendeutung sowie auf Grund von an allen von mir untersuchten Arten Beobachtetem wird also das äussere Mikropylarhaustorium bei allen Crassulaceen von dem inneren Suspensorhaustorium und nicht von der Eizelle gebildet. Hierfür spricht auch das Aussehen der Kerne in der von JAKOBSSON-STIASNY mit E bezeichne-

ten Zelle (Eizelle). In Figur 19 Tafel I, aber vor allem in Figur 16 Tafel I und Figur 2 Tafel II hat der abgebildete Kern ein Aussehen, das in der Eizelle der Crassulaceen kaum vorkommt, aber im inneren Suspensorhaustorium häufig ist. Der Kern desselben ist nämlich auf Grund der starken Nahrungszufuhr vom äusseren Haustorium meistens stark hypertrophiert. Diese Hypertrophie zeigt übrigens eine deutliche Parallelität mit der stärkeren oder schwächeren Ausbildung des äusseren Haustoriums bei den verschiedenen Arten.

Dieses äussere im Integument und um den Funikulus verzeigte Haustorium finden wir allerdings regelmässig bei allen bisher untersuchten Crassulaceen wieder, es zeigt aber in seiner Ausbildung doch eine grosse Variation. Bei den Arten, wo es am besten entwickelt ist, kann es sich in Länge und Verzweigung mit den grössten bisher beschriebenen Suspensorhaustorien messen oder diese sogar übertreffen (Fig. 12—13). Bei der Gattung, wo es am schlechtesten entwickelt ist (*Crassula*), besteht es nur aus der nach dem Herausdringen gebildeten blasenförmigen Bildung, die nur selten eine kurze Haustorienschlinge entsendet. Zwischen diesen beiden Extremen gibt es in der Familie alle denkbaren Übergänge.

Bisher hat man nicht mit Bestimmtheit gewusst, in welcher Weise das Endosperm in der oberen Endospermkammer gebildet wird. Laut KOCH entsteht es bei *Sedum Aizoon* durch freie Zellenbildung. Aus ROMBACHS Bilder schliesst JAKOBSSON-STIASNY, dass bei *Bryophyllum* und *Sedum calabricum* die Endospermbildung in der oberen Kammer nach dem nukleären Typus erfolgt. (ROMBACH übersah selbst die erste Teilung der primären Endospermzelle und die Bildung des Chalazahaustoriums, was durch JAKOBSSON-STIASNY berichtet wurde.) In bezug auf *Sempervivum* kann sie auf Grund ihrer eigenen Untersuchung nicht mit Bestimmtheit angeben, wie das Endosperm entsteht, nimmt aber an, dass die Bildungsweise die in Rom-

BACHS Figuren dargestellt war. Die ganze Endosperm-  
bildung sollte also nach dem helobialen Typus stattfinden.  
Diese Annahmen wurden indessen von DAHLGREN (1923)  
bezweifelt.

Ich habe bei allen untersuchten Arten die gleiche En-  
dospermentwicklung gefunden, deren erste Teilungen von  
SOUÉGES für *Sedum acre* beschrieben worden sind. Die  
obere Endospermkammer wird durch zwei gekreuzte Wände  
in vier Zellen geteilt, die den Proembryo und den unteren  
Teil des inneren Suspensorhaustoriums umgeben (Fig. 10—  
11). Die Mitteilungen KOCHS und die Annahmen von  
JAKOBSSON-STIASNY haben sich demnach als unrichtig her-  
ausgestellt. *Das Endosperm der Crassulaceen wird nicht  
nach dem Helobientypus gebildet sondern ist ab Initio zellulär*  
und muss daher am nächsten mit der von SCHNARF bei  
einigen *Galeopsis*-Arten gefundenen Bildungsweise verglichen  
werden. Dieser Endospermtypus unterscheidet sich vom  
*Brunella*-Typus des zellulären Endosperms nur darin, dass  
das Chalazahaustorium nur einen Kern enthält, während  
es beim eigentlichen *Brunella*-Typus zwei enthält.

Die oben geschilderte Entwicklung habe ich bei allen  
von mir untersuchten Arten gefunden. ROCÉN hat beob-  
achtet, dass bei *Penthorum sedoides* die primäre Endo-  
spermzelle durch eine Querwand in zwei Kammern geteilt  
wird, in welchen beiden zelluläres Endosperm gebildet wird.  
Doch sind die Zellen in der oberen Kammer ziemlich plas-  
maarm, in der unteren reicher an Plasma. Diese letztere  
Kammer ist auch unterdessen schlauchförmig gegen den  
hypostaseähnlichen Teil der Chalaza gewachsen. Ein äus-  
seres Endospermhaustorium hat ROCÉN, soweit aus seiner  
Figur hervorgeht, nicht gefunden, wohl aber ein kräftig  
ausgebildetes inneres. In bezug auf die systematische Stel-  
lung von *Penthorum sedoides* glaubt er keine Schlüsse ziehen  
zu können, betont aber, »dass die Endospermentwicklung  
Züge aufweist, die bei den bisher untersuchten Gattungen

oder Arten der Familie *Crassulaceae* nicht beobachtet worden sind.»

Vergleicht man diese Ergebnisse mit von mir bei den *Crassulaceae* Gefundenem, findet man, dass *Penthorum* im Gegensatz zu diesen kein äusseres Suspensorhaustorium besitzt, aber hierin mit der Familie *Saxifragaceae* übereinstimmt. Auch in bezug auf die Endosperm bildung zeigt sie einen von allen übrigen *Crassulaceen* scharf abgegrenzten Typus, der indessen grosse Ähnlichkeiten mit bei Gattungen der *Saxifragaceae* Gefundenem besitzt, bei welcher Familie die Endosperm bildung innerhalb gewisser Grenzen erheblich variiert. Ihre Endosperm bildung stimmt ganz mit von GÄUMAN bei *Heuchera purpurea* Gefundenem überein. *Penthorum sedoides* zeigt also einerseits mehrere Ähnlichkeiten mit für die *Saxifragaceae* Festgestelltem und unterscheidet sich andererseits wie ersichtlich in den gleichen Hinsichten deutlich von den *Crassulaceae*. Es dünkt mir deshalb, als ob in der Embryologie von *Penthorum* mehrere Züge dafür sprechen, dass die Pflanze eher zu den *Saxifragaceae* gehört als zu den *Crassulaceae*.

Das chalazale Endospermhaustorium ist in allen von mir untersuchten Gattungen gut entwickelt (Fig. 14). Hinsichtlich Art des Wachstums, Form, Lage des Kerns u. a. m. habe ich zwei gut abgegrenzte Typen unterschieden, deren Verbreitung meistens auf gewisse Gattungen beschränkt zu sein scheint. Durch Untersuchung einer grösseren Anzahl von Arten hoffe ich diesbezüglich einen besseren Überblick erhalten zu können. Ausserdem gibt es bei zwei Gattungen Chalazahaustorien, die kaum dem einen oder dem anderen Typus zugerechnet werden können, sondern am ehesten als ein Übergang zwischen ihnen zu betrachten sind. Eine nähere Beschreibung dieser Haustorientypen und ihrer Verbreitung innerhalb der Familie soll erst bei späterer Gelegenheit erfolgen. Hier soll nur erwähnt werden, dass die Endospermzellen unmittelbar oberhalb des chalazalen Endospermhaustoriums in älteren Samenanlagen zufolge

der reichen Nahrungszufuhr vom degenerierenden Haustorium wachsen und reich an Plasma werden. Ihre Kerne sind aus der gleichen Ursache in Übereinstimmung mit denen des Suspensorhaustoriums stark hypertrophiert (Fig. 15). Es kann sogar vorkommen, dass diese Endospermzellen ein schwaches haustorielles Wachstum gegen die Chalaza aufweisen.

Lund, Botanisches Laboratorium im April 1930.

### Litteraturverzeichnis.

1923. DAHLGREN, K. V. OSSIAN, Notes on the ab initio cellular Endosperm. Bot. Notiser 1923.
1919. GÄUMANN, E., Studien über die Entwicklungsgeschichte einiger Saxifragales. — Rec. d. Trav. bot. Néerlandais, 16.
1896. D' HUBERT, E., Recherches sur le sac embryonnaire des plantes grasses. Ann. des Sc. nat. Bot. Sér. 8, 2.
1913. JAKOBSSON-STIASNY, EMMA., Die spezielle Embyologie der Gattung *Sempervivum* im Vergleich zu den Befunden bei den andern Rosales. — Denkschr. d. Mat-Naturwiss. Kl. d. Ak. d. Wiss., Wien 89.
1907. JUEL, O., Studien über die Entwicklungsgeschichte von *Saxifraga granulata*. — Nova Acta Reg. Soc. Sci. Upsaliensis. Ser. 4, 1:9.
1877. KOCH, L., Untersuchungen über der Entwicklung der Crassulaceen. — Verh. der Naturhist. Med. Vereins zu Heidelberg. 1 Bd. 4 Hef.
1913. MAGNUS, W., Die atypische Embryonalentwicklung der Podostemaceen. Flora, Band 105.
1928. ROCÉN, TH., Beitrag zur Embryologie der Crassulaceen. — Svensk Bot. Tidskrift 1928.
1911. ROMBACH, SARA., Die Entwicklung der Samenknospe bei den Crassulaceen. Rec. d. Trav. Bot Néerlandais, 8.
1890. SCHÖNLAND, S., Crassulaceae (In Engler-Prantl, Die natürl. Pflanzenfam.)
1929. SCHNARF, K., Handbuch der Pflanzenanatomie, Embryologie der Angiospermen.
1926. SCHÜRHOFF, P., Die Zytologie der Blütenpflanzen.
1927. SOUÈGES, R., Développement de l'embryon chez le *Sedum acre* L. — Bull. de la Soc. Bot. de France, 74:3, 4.
1912. WENT, F. A. F. C., Untersuchungen über Podostemaceen. — Verh. K. Ak. Wetensch. Amsterdam, 2 Sekt. D. 17.

## Die $O_2$ -Primärkonstante in den verschiedenen Seengebieten während des Jahres.

VON G. ALSTERBERG.

In dieser Abhandlung habe ich die Absicht, die ebenfalls in dieser Zeitschrift schon angefangenen Auseinandersetzungen über den Stoffwechsel der Seen und die Berechnung desselben fortzusetzen. Vorher habe ich die Beschaffenheit der aktuellen und absoluten  $O_2$ -Defizite und der Prinzip für die Berechnung derselben beschrieben (vgl. ALSTERBERG 1929). Aber noch fehlt die hydrodynamische Motivierung für die Aufstellung und Berechnung der verschiedenen Primärkonstanten, von denen man ausgehen muss um das absolute  $O_2$ -Defizit zu erhalten. Es ist eine Auseinandersetzung dieser Fragen, die diese Abhandlung repräsentiert. Dabei will ich in dieser Abhandlung den Wärmetransport in die Tiefenschichten der Seen hinunter erklären. Hierbei werde ich dieselben Prinzipien benutzen, die ich schon vorher auch in dieser Zeitschrift betreffs der chemischen Stratifikation dargelegt habe (ALSTERBERG 1927).

Später hoffe ich in weiteren Abhandlungen, die übrigens schon im Manuskript vorliegen, neue Prinzipien für die Berechnung des Stoffwechsels, mit besonderer Rücksicht auf dessen synthetische, durch die Pflanzen vermittelte, und dessen dissimilatorische, durch die Tiere vermittelte Phasen vorführen zu können. Daher, trotzdem ich selbst von zoologischen Gesichtspunkten ausgegangen bin, sind meiner Meinung nach diese Berechnungen von allgemein biologischem und daher auch botanischem Interesse. Die neuen Methoden ermöglichen eine Berechnung derart, dass man die Grösse des in einem See am Boden und

dessen Arealeinheiten vor sich gehenden Stoffwechsels und die Grösse des Stoffwechsels draussen im freien Wasser und dessen Volumeinheiten angeben kann.

### 1. Die aktuellen und absoluten $O_2$ -Defizite.

Beim Stoffwechsel eines Organismus\* spielen die Berechnungen der  $O_2$ -Konsumtion eine dominierende Rolle. Das Gleiche gilt natürlich auch in bezug auf den Stoffwechsel eines Sees. Zu dieser Organismengemeinschaft gehören indessen sowohl Pflanzen wie Tiere und beide diese Organismen typen verhalten sich in bezug auf den  $O_2$ -Haushalt ganz verschieden, weshalb die Berechnungen von Beginn an komplizierte Verhältnisse betreffen. Von den bisher angewandten Berechnungsmethoden sind die Komplikationen auch nicht einigermaßen klargelegt worden. Klar ist, dass der  $O_2$ -Verbrauch den signifikativen Wert darstellt, dessen Kenntnis wichtiger ist als die der vorhandenen aktuellen  $O_2$ -Konzentration. Aber der  $O_2$ -Verbrauch muss nach besonderen Prinzipien berechnet werden. Tatsächlich hat man geglaubt im  $O_2$ -Defizit einen geeigneten Wert gefunden zu haben, der im Wesentlichen mit Ausgangspunkt vom  $O_2$ -Absorptionskoeffizienten, welcher der bei der in Rede stehenden Gelegenheit herrschenden Temperatur entspricht, berechnet worden ist. Um eine kurze Terminologie zu benutzen, habe ich das derart berechnete  $O_2$ -Defizit das aktuelle  $O_2$ -Defizit genannt, das in einem direkten physikalischen Verhältnis zur aktuellen Temperatur steht. Ich trage indessen kein Bedenken diese Berechnungsmethode als vollkommen irreführend zu bezeichnen, wenn es sich um die Beleuchtung des Stoffwechsels eines Sees handelt (vgl. ALSTERBERG 1929). Der Biologe darf diese *aktuellen* Zahlen, die nur für den Physiker einen gewissen Wert besitzen, nicht mit den *dynamischen* Zahlen verwechseln, die einzigen, die physiologische Bedeutung haben. Denn, wie ich im folgenden zeigen werde, haben

wir als Ausgangspunkt für unsere Beurteilung des Stoffwechselverlaufes *von Werten auszugehen, die bei Temperaturen gültig gewesen sind, die ganz andere gewesen sind als bei der Gelegenheit der Beobachtung.* Dann müssen wir aus den so erhaltenen absoluten Defiziten den Wert für die Konzentrationsveränderungen herausanalysieren, die *physikalisch* bedingt sein können, und den Wert für die übrigen Veränderungen, die *biologisch* verursacht sein können.

## 2. Die hypolimnische Primärkonstante des Sommers.

Die Temperaturen in den verschiedenen Schichten einer Wassersäule können nämlich Veränderungen erfahren, im allgemeinen in Erhöhungen bestehend, ohne dass dies bedeutet, dass die betreffenden Wasserschichten im Kontakt mit der Wasseroberfläche gewesen sind und dort einen Ausgleich erlitten haben, der in einem Gasaustausch mit der Atmosphäre oder anderen chemischen Veränderungen hätte bestehen können. Ich werde hier einige Serien derartiger Temperaturwerte aus dem Odensee, genommen 1926, anführen. Werte, die besonders beachtet zu werden verdienen, habe ich mit einem Ausrufzeichen versehen. Die mitgeteilten Serien sollen in bezug auf das gleiche Niveau miteinander verglichen werden.

Es ist ziemlich augenscheinlich, dass auch wenn die aktuellen  $O_2$ - und  $N_2$ -Defizite, wie sie sich im Verhältnis zur aktuellen Temperatur gestalten, im Verlaufe des Sommers z. B. im 6-m-Niveau infolge Temperaturerhöhung verändert werden, so ist damit nur als mit einem vollkommen künstlichen Gesichtspunkt zu rechnen, da mit der Anwendung eines derartigen Berechnungsprinzipes auch die Annahme mit einbezogen wird, dass die zu analysierende Wasserschicht unmittelbar vor der Übersättigung in Kontakt mit der atmosphärischen Luft gewesen ist und mit dieser sich hinsichtlich des Gasgehaltes ausgeglichen hat. Tatsächlich ist aber die Schicht während der ganzen Zeit von

Tab. I.

Tiefe in m	23. VI.	20. VII.	10. VIII.	4. IX.	24. X.
0 .....	16.5	22.7	20.6	17.2	6.8
2 .....	16.4	20.4	19.6	17.0	6.6
3 .....	16.3	20.0	—	—	—
4 .....	12.8 !	17.0 !	19.0	16.8	6.6
5 .....	9.2 !	—	14.1 !	16.1	—
6 .....	8.0 !	—	10.4 !	12.0 !	6.6
8 .....	6.2	—	8.0	8.7	6.6
10 .....	5.6 !	—	6.2 !	7.3 !	6.6
11 .....	—	—	—	6.2	—
12 .....	—	—	5.8	5.7	6.5
13 .....	—	—	—	—	6.4
14 .....	5.0 !	—	5.2 !	5.2 !	5.4 !
16 .....	—	—	5.2	5.2	5.4
17 .....	—	—	—	5.0	—
18 .....	—	—	—	4.6	—
21 (Grund)	4.6	—	4.6	4.6	—

Die Temperaturverteilung im Odensee während des Sommers 1926. Lage der Sprungschicht durch starke Linien bezeichnet. Vergleiche in horizontaler Reihe besonders die mit Ausrufzeichen versehenen Zahlen.

einer solchen Kommunikation ausgeschlossen gewesen, so dass das Sprechen von Sättigung, Übersättigung, Defizit usw. biologisch vollkommener Unsinn ist. Nur in bezug auf das epilimnische Oberflächenwasser muss auch mit dem aktuellen  $O_2$ -Defizit bzw. der  $O_2$ -Übersättigung gerechnet werden, denn hier besteht ja dauernd die Möglichkeit eines Ausgleiches mit der Atmosphäre.

Aber für die Tiefwasserschichten sind die Möglichkeiten zu einem Ausgleich sehr begrenzt. Das Temperaturintervall für die Ausgleichs liegt hier innerhalb eines sehr engen Gebietes zu beiden Seiten der Temperatur für die maximale Dichte des Wassers ( $+4^\circ C$ ). Deshalb ist der Absorptionskoeffizient für  $O_2$  in Wasser von  $+4^\circ C$  als Ausgangspunkt für die Berechnungen des Stoffwechsels der Seen während des Sommers normierend. Es dürfte deshalb zweckmässig

sein in der Praxis immer von  $+4^{\circ}$  C und dem bei dieser Temperatur gültigen Absorptionskoeffizienten (9.26 ccm  $O_2/l$ ) auszugehen.

Leider herrscht hier eine gewisse Unsicherheit, die darin besteht, dass die Absorptionskoeffizienten ziemlich ungenau bestimmt sind (siehe hierüber z. B. BIRGE und JUDAY 1911, S. 19 ff.). Ich habe es vorgezogen, die von diesen Verfassern in einer späteren Arbeit tabellarisch angeführten Werte zu verwenden (BIRGE und JUDAY 1912, S. 609). Übrigens will ich bemerken, dass die für die Seen angeführten Sauerstoffwerte keineswegs stets sicher sind; dies infolge der Fehler bei der Verwendung der WINKLERSchen  $O_2$ -Analysemethode und der Einstellung der Hyposulfite (ALSTERBERG 1925, 1926).

Aber dieser Absorptionskoeffizient muss mit Hinsicht auf die Lage des Seenspiegels zum Meeresspiegel korrigiert werden. Es ist ja physikalisch klar, dass Wasser bei niedrigerem Luftdruck eine geringere Gasquantität aufnimmt als bei hohem Luftdruck. Und dies wird vor allem von der Höhe über dem Meeresspiegel bestimmt. Man könnte sich jedoch fragen, ob man nicht statt dessen von den faktisch observierten Luftdruckveränderungen ausgehen müsste. Im Grunde genommen hat man viel die Frage diskutiert, inwiefern der Luftdruck bei solchen Veränderungen eine Rolle spielt oder nicht. Aber hierbei hat man, genau wie betreffend die Rolle, die die Temperatur spielt, versäumt, auf die wesentlichen dynamischen Faktoren Rücksicht zu nehmen. Man hat mit dem *aktuellen* also dem zur Zeit der Observation herrschenden *Luftdruck* gerechnet, aber nicht bedacht, dass das Hypolimnion in der Regel, ausser im Frühling und Herbst, von jedem Kontakt mit der Atmosphäre abgesperrt ist. Dahingegen sind alle Änderungen des atmosphärischen Druckes im Sommer und Winter ohne jede Bedeutung (LUNDBERG 1929).

Damit ist das Problem insofern klargelegt, dass wir wissen, dass wir als Gesichtspunkt für die Berechnung den

Tab. II.

Temp.	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9
0	10.290	10.263	10.236	10.209	10.182	10.155	10.128	10.101	10.074	10.047
1	10.020	9.993	9.966	9.939	9.912	9.885	9.858	9.831	9.804	9.777
2	9.750	9.725	9.700	9.675	9.650	9.625	9.600	9.575	9.550	9.525
3	9.500	9.476	9.452	9.428	9.404	9.380	9.356	9.332	9.308	9.284
4	9.260	9.237	9.214	9.121	9.168	9.145	9.122	9.099	9.076	9.053
5	9.030	9.008	8.986	8.964	8.942	8.920	8.898	8.876	8.854	8.832
6	8.810	8.789	8.768	8.747	8.726	8.705	8.684	8.663	8.642	8.621
7	8.600	8.580	8.560	8.540	8.520	8.500	8.480	8.460	8.440	8.420
8	8.400	8.381	8.362	8.343	8.324	8.305	8.286	8.267	8.248	8.229
9	8.210	8.191	8.172	8.153	8.134	8.115	8.096	8.077	8.058	8.039
10	8.020	8.002	7.984	7.966	7.948	7.930	7.912	7.894	7.876	7.859
11	7.840	7.824	7.808	7.792	7.776	7.760	7.744	7.728	7.712	7.696
12	7.680	7.664	7.648	7.632	7.616	7.600	7.584	7.568	7.552	7.526
13	7.520	7.505	7.490	7.475	7.460	7.445	7.430	7.415	7.400	7.385
14	7.370	7.355	7.340	7.325	7.310	7.295	7.280	7.265	7.250	7.235
15	7.220	7.206	7.192	7.178	7.164	7.150	7.136	7.122	7.108	7.094
16	7.080	7.066	7.052	7.038	7.024	7.010	6.996	6.982	6.968	6.954
17	6.940	6.927	6.914	6.901	6.888	6.875	6.862	6.849	6.836	6.823
18	6.810	6.798	6.786	6.774	6.762	6.750	6.738	6.726	6.714	6.702
19	6.690	6.678	6.666	6.654	6.642	6.630	6.618	6.606	6.594	6.582
20	6.570	6.559	6.548	6.537	6.526	6.515	6.504	6.493	6.482	6.471
21	6.460	6.449	6.438	6.427	6.416	6.405	6.394	6.383	6.372	6.361
22	6.350	6.339	6.328	6.317	6.306	6.295	6.284	6.273	6.262	6.251
23	6.240	6.230	6.220	6.210	6.200	6.190	6.180	6.170	6.160	6.150
24	6.140	6.130	6.120	6.110	6.100	6.090	6.080	6.070	6.060	6.050
25	6.040	6.030	6.020	6.010	6.000	5.990	5.980	5.970	5.960	5.950
26	5.940	5.930	5.920	5.910	5.900	5.890	5.880	5.870	5.860	5.850
27	5.840	5.831	5.822	5.813	5.804	5.795	5.786	5.777	5.768	5.759
28	5.750	5.741	5.732	5.723	5.714	5.705	5.696	5.687	5.678	5.669
29	5.660	5.651	5.642	5.633	5.624	5.615	5.606	5.597	5.588	5.579
30	5.570	5.561	5.552	5.543	5.534	5.525	5.516	5.507	5.498	5.489

Anzahl cem O<sub>2</sub> per 1 aq. dest. in Kontakt mit trockener Luft von 760 mm Druck bei verschiedenen Temperaturen.

*absoluten Luftdruck* in Betracht ziehen müssen, der entweder von der Höhe über dem Meer, d. h. dem mittleren Luftdruck, oder vom Luftdruck zeitig im Frühjahr, gerade wenn die Wasseroberflächtemperatur + 4° C ist, abhängig ist. Soviel ich verstehen kann, ist eine Rücksichtnahme

auf das Niveau über dem Meer die allerwichtigste Seite der Sache. Wahrscheinlich werden die Luftdruckveränderungen während der genannten Zeitepoche nur korrigierende Momente repräsentieren.

Der Zusammenhang zwischen dem Luftdruck und der Höhe über dem Meer bei barometrischen Höhenmessungen geht aus folgender Formel (vgl. WEGENER 1912) hervor:

$$\ln \left( \frac{p_0}{p} \right) = \frac{h}{H(1 + \alpha t)} \quad (1)$$

$p_0$  = Luftdruck der bekannten unteren Station.

$p$  = Luftdruck der oberen Station.

$h$  = Niveaudifferenz zwischen den Lagen der Stationen in m.

$H$  = eine Konstante, 7991, die sogenannte Höhe für die homogene Atmosphäre.

$t$  = mittlere Temperatur der Luftsäule.

$\alpha$  = Ausdehnungskoeffizient des Gases,  $\frac{1}{273}$ .

Die Formel erhält in BRIGG'schen Logarithmen ausgedrückt, folgendes Aussehen:

$$\log \left( \frac{p_0}{p} \right) = \frac{h}{18400(1 - \alpha t)} \quad (1')$$

In unserem Falle ist das Problem ja insofern abweichend, als wir die Höhenlage der Stationen kennen, aber aus diesen den mittleren Luftdruck zu berechnen suchen. Die tiefere Station ist das Niveau des Meeresspiegels; dessen reduzierter mittlerer Luftdruck ist 760 mm Hg bei 0° C und 45° Breite, während  $h$  die Lage der oberen Station über dem Meeresspiegel ist. Der Ausdruck  $\alpha t$  wird 0, da man eine Berechnung des mittleren Luftdruckes auch von den oberen Station beabsichtigt. Die Formel sieht also folgendermassen aus:

$$\log \left( \frac{760}{p} \right) = \frac{h}{18400} \quad (1'')$$

$$\log p = \log 760 - \frac{h}{18400}$$

Die Absorptionskoeffizienten der Gase sind direkt proportional dem Druck. Also gilt die Formel:

$$\frac{k_1}{k} = \frac{760}{p} \quad (2)$$

$k_1$  = Absorptionskoeffizient beim Druck 760 mm, cem  $O_2$  per l Wasser.

$k$  = Absorptionskoeffizient beim Druck  $p$ , cem  $O_2$  per l Wasser.

Die Ekvationen (1'') und (2) ergeben:

$$\log k = \log k_1 - \frac{h}{18400} \quad (3)$$

Mit besonderer Berücksichtigung der  $O_2$ -Berechnungen müssen wir uns daran erinnern, dass  $k_1 = 9,26$  ist.

$$\log k = 0,96661 - \frac{h}{18400}. \quad (3')$$

Der erhaltene Wert für  $k$  ist der für den See gültige  $O_2$ -Absorptionskoeffizient nach der Frühjahrszirkulation. Von dieser hypolimnischen Primärkonstante wird der bei der Beobachtungsgelegenheit festgestellte  $O_2$ -Wert abgezogen und so der Wert erhalten, den ich als das *absolute  $O_2$ -Defizit* bezeichnen will.

Betreffs der Gasgehaltsverhältnisse des Epilimnions werde ich zeigen, dass man bei den Berechnungen die aktuellen, mit Rücksicht auf die Lage über dem Meeresspiegel korrigierten Absorptionskoeffizienten als Primärkonstanten betrachten soll, die also als epilimnische Primärkonstanten fungieren werden. In Formel (3') ist  $k$  dann der entsprechende Absorptionskoeffizient zu der beim Observationszeitpunkt tatsächlich beobachteten Temperatur. Ich will hinzufügen, dass meine Berechnungen ergeben haben, dass die epilimnischen Gasgehaltsverhältnisse vor allen Dingen von physikalischen Umständen bestimmt werden, also am ehesten innerhalb des Rahmens der aktuellen Absorptionskoeffizienten fallen, während im hypolimnischen und auch in den metalimnischen Schichten die grössten Veränderungen gerade auf biologische Ursachen zurückzuführen sind.

### 3. Die hypolimnische Primärkonstante und die Genesis der Sprungschicht.

Dass man die Gasgehaltsveränderungen wenigstens in der obersten Schicht des Hypolimnions auf den Einfluss physikalischer Faktoren hat zurückführen wollen, hat mehrere Ursachen. Teils beruht dies auf hydrodynamischen Irrtümern und teils hat dies seinen Grund darin, dass Ausgangspunkte für die Beurteilung des Umfanges der biologischen Faktoren gefehlt haben. Die Dynamik der Sprungschicht wird dann und wann so dargestellt, dass diese im Frühjahr in der Tiefe der Wassermassen gebildet werden und darauf im Takt mit der im Vorsommer mehr und mehr zunehmenden Temperatur nach oben steigen soll, um dann im Herbst wieder nach unten zu wandern und schliesslich ganz zu verschwinden. Indessen verhält es sich keineswegs so, dass die Frühjahr- und Herbstdynamik Spiegelbilder darstellen, denn obgleich im Herbst eine Nach-untenwanderung stattfindet, erfolgt im Frühjahr kein Nach-obensteigen.<sup>1</sup> Die Sprungschicht wird tatsächlich in dem Niveau gebildet, wo wir sie dann während des grösseren Teiles des Sommers antreffen. Zu Beginn ist der Temperaturfall innerhalb der Schicht gering, aber der Fall wird allmählich stärker und stärker, je höher die Temperatur im Epilimnion steigt. Im Vorsommer dominiert ja die von Tag zu Tag mehr und mehr zunehmende Erwärmung, d. h. im Laufe des Tages wird dem Wasser mehr Wärme zugeführt, als während der Nacht abgegeben wird. Das am Tage erwärmte Wasser wird an der Oberfläche liegen, und in dieser oberflächlichen Schicht wird also auch die Abkühlung der Nacht wirken. Die untere von Wind und Konvektion bestimmte Linie wird die obere Grenze der Sprungschicht bilden. Wir können sagen, dass bei der

<sup>1</sup> In zwei Fällen (ALSTERBERG 1924, S. 315 und 1927, S. 268) habe ich mich selbst dieser fehlerhaften Annahme schuldig gemacht. Ich will jedoch hinzufügen, dass der Irrtum in den angegebenen Zusammenhängen ohne theoretische Bedeutung ist.

Ausbildung der Sommerschichtung das Epilimnion aus der Wassermasse ausgemeisselt wird, während die Temperatur der übrigen Wassermasse anfangs beibehalten wird. Die Verlegung der oberen Grenze der Sprungschicht nach unten wird durch den Umstand bestimmt werden, wie tief nach unten im Wasservolumen die Abkühlung der oberflächlich erwärmten Schicht geht. Um grössere Verschiebungen in vertikaler Richtung kann es sich ja unter derartigen durchweg stark begrenzend wirkenden Umständen nicht handeln. Dies bestätigen auch meine vom Odensee eben angeführten Temperaturwerte.

Gleichzeitig steigt die Temperatur mehr und mehr auch in der Wasserschicht, die in den eigentlichen Sprungschichtenkomplex fällt, ohne dass diese Temperaturerhöhung einer Überführung zugeschrieben werden kann, die durch Eintransport von erwärmtem Oberflächenwasser oder durch ein Einverleiben in den Sprungschichtenkomplex von Wasserschichten, die früher zum Epilimnion gehört haben, zustandegekommen wäre. Die Abhängigkeit der Sprungschicht vom Winde ist gewiss von anderer Art. So wird ihre Lage vom Winde bestimmt, aber auch von der Form des Wasserbeckens, die ja für jeden See konstant ist. Hierzu kommt die Insolation und ihre Veränderungen, sowie die Beschaffenheit des Wassers in bezug auf dispersierte oder gelöste Stoffe. Ein besonders wichtiger Faktor ist auch die von BIRGE (1910, 1916) hervorgehobene eigentümliche Verminderung im spezifischen Gewicht des Wassers bei steigender Temperatur. Ich kann ganz einfach nicht auf die Einzelheiten aller dieser Umstände eingehen, von denen mehrere abseits der Aufgabe dieser Darstellung liegen, sondern ich beschränke mich ausschliesslich auf eine kurze Klarlegung einiger in diesem Zusammenhang wichtiger Fragen. Denn teils haben wir zu untersuchen, ob die Verschiebungen von Gasgehalt und Temperatur im Hypolimnion während des Sommers von einander abhängig sind oder nicht, und teils ob sie einen Wassertransport vom Epilimnion bezeichnen.

#### 4. Ansichten verschiedener Verfasser über die hypo- und eumetalimnische Erwärmung.

Wie ich schon hervorgehoben habe, ist es meine bestimmte Ansicht, dass die im Verlaufe des Sommers allmählich zunehmende Erwärmung des Wassers der Sprungschicht und natürlich dann auch der hypolimnischen Wassermassen nicht durch einen Transport von erwärmtem epilimnischem Wasser nach unten zustandekommt, denn ein derartiger Transport müsste während des Sommers mit Abkühlung verknüpft sein (ALSTERBERG 1928). Diese meine Ansicht steht in bestimmtem Gegensatz zu der von BIRGE, der bezüglich der Seen von New York sagt, dass »in lakes of this type, all heat gained which is above 4° and which is found below a depth of 5 meters, has been conveyed there by mechanical agencies; by currents due, directly or indirectly, to wind. Such heat may be called wind-distributed heat. The same is true of most of the heat found between the depth of 1 meter and 5 meters. There is as yet no clear evidence that thermal convection currents aid appreciably in carrying heat downward. . . . The thickness of the epilimnion in lakes of different size and otherwise comparable is a fair measure of the relative efficiency of the wind in distributing heat» (BIRGE and JUDAY 1912, S. 547). Die Prinzipien für die hierbei ausgeführte Arbeit ergeben sich aus folgendem Passus der gleichen Abhandlung (S. 574): »The work to be done in warming a stratum of water which lies below the direct influence of the sun is done against gravity which resists the descent of the warmer and lighter water. The net work done in warming a stratum of water to a given degree may be measured by the energy which would be needed to transport the mass of water, thus warmed, to the place where it is found, against the resistance of denser water at a temperature of 4°. We may think of such a stratum as pushed down to its place through the water. The weight to be moved is the difference in weight between the warmed water and water at the temperature of maximum density. This distance through which it is carried is the mean distance of the stratum in question from the surface.» Diese also von oben eintransportierte Wärme ist laut BIRGE für den Wärmehaushalt der Seen besonders charakteristisch und bildet »the amount of heat necessary to raise its water from 4° C to the maximum summer temperature. This may be called . . . the *winddistributed heat* or the *summer heat-income*» (BIRGE 1915, S. 167). Später schlagen die gleichen Verfasser (BIRGE und JUDAY, 1919, S. 215) die ausschliessliche Verwendung der letzteren Ter-

minologie vor »for the gains of heat, preferring a term which does not imply any theory as to the method of distributing such heat«. In dieser letztgenannten Abhandlung liegen äusserst wichtige Untersuchungen über die Verteilung der direkt eingestrahlt Wärme (= »work of sun») und der vom Winde transportierten Wärme (= »work of wind») vor, die zusammen die Arbeit für die Distribution von »the summer heat-income« repräsentieren. Ausserdem wird hinsichtlich der speziellen Fälle (S. 234) hinzugefügt: »The subject must be left here with the general statement that between 84 and 92 per cent of the work done in distributing heat through the water of Seneca Lake is performed by the wind . . . The amount really attributable to the sun is probably as much as 10 to 12 per cent.« Also auch wenn die amerikanischen Autoren in ihren klassischen Untersuchungen die direkt eingestrahelte Energie einigermaßen berücksichtigen müssen, verbleibt doch in wesentlicher Übereinstimmung mit ihren frühesten Antizipationen bestehen, dass der Wind der wichtigste wärmetransportierende Faktor ist.

Aber wie man sich vorzustellen hat, dass der Wind seinen Einfluss ausübt, ist dagegen nicht ebenso klar. »If the wind is strong enough and continues long enough and if the surface water is not too much warmed, part of the warmer water will be pushed down into the cooler water and mingled with it. But in general most of it will return to the windward side of the lake in horizontal currents on top of the cooler water. As it flows along the cooler water there will be more or less mixture with consequent warming of the colder and deeper lying strata and cooling of the surface strata« (BIRGE 1916, S. 343). Und HALBFASS (1923, S. 183) hat in der Hauptsache die gleiche Erklärung: »Die mechanische Kraft des Windes drückt, wenn sie an einem bestimmten Punkte der Seeoberfläche zur Geltung kommt, auf die obersten Wasserschichten um so nachhaltiger und intensiver, je stärker er ist. Die Stelle des durch den Wind herabgedrückten Oberflächenwassers wird natürlich das darunter befindliche Wasser einnehmen. War die Wärmeschichtung des Wassers eine direkte, so ist das emporgekommene Wasser kälter, also schwerer als das herabgedrückte und hat infolgedessen das Bestreben, alsbald wieder hinabzusinken, sowie die Kraft des Windes nachgelassen hat. Die natürliche Folge dieses Zustandes ist also ein Vermischen der oberen Wasserschichten mit einander, die nun, vorher nach ihrem spez. Gewicht geschichtet, jetzt homotherm geworden sind.« In diesen Sätzen liegt in der Tat gar keine Erklärung der Kausalität der Mischungsdynamik, denn entscheidend ist doch,

dass das kältere Wasser sich jeder Mischung mit dem wärmeren widersetzt und vice versa, namentlich bei höheren Temperaturen infolge des von HAMBERG (1911) und BIRGE (l. c.) hervorgehobenen wichtigen Umstandes, dass die Differenzen im spez. Gewicht für jeden Gradintervall nicht gleich gross sind, sondern in stärkerer Progression steigen, je mehr sich die Temperatur vom  $+4^{\circ}$  C-Punkt entfernt.

Aus diesem Grunde bin ich gezwungen einige Faktoren detailliert zu besprechen, die hierbei von Bedeutung sein können, die aber meiner Ansicht nach bisher nicht genügend gewürdigt worden sind.

##### 5. Die Bedeutung des Eintransportes von strahlender Energie in das Wasservolumen unterhalb der Sprungschichtlinie.

Die Bedeutung dieses Faktors hat man allerdings wie erwähnt schon früher eingeschätzt und auch mit sehr exakten Methoden untersucht (BIRGE und JUDAY 1919). Was ich hier anführen will, ist vor allem eine Tatsache, die für den botanischen Physiologen von Interesse ist, nämlich die Einstrahlung von Licht, die dann in Wärme und chemische Energie umgesetzt werden kann. Die Zahlen von BIRGE und JUDAY in einer anderen Publikation (1911) zeigen demnach, dass die Photosynthese in diesen und noch grösseren Tiefen sich bei der Ausgestaltung der  $O_2$ -Schichtung noch sehr stark geltend machen kann. Ich bringe hier eine Zusammenstellung derartiger Bestimmungen (Tab. III).

Nun muss ich indessen mit Schärfe betonen, dass diese Photosynthese an und für sich eine sehr geringe Energieakkumulation repräsentiert. Diese Behauptung will ich durch folgende Kalkulation stützen. Wir nehmen an, dass bei der Photosynthese Glukose gebildet wird. Von dieser wissen wir auf Grund der Untersuchungen von STOHMANN und LANGBEIN (ref. in BEILSTEINS Handbuch 1918), dass die molekulare Verbrennungswärme 673.7 Kal. beträgt. In Übereinstimmung mit dem Satz von der Unzerstörbarkeit der Energie ist es klar, dass die *Bildungswärme* der Glukose, also die bei der Bildung gebundene Energie, gleich

Tab. III.

See	Höhe über dem Meer in m	Beobachtungstag	Tiefe in m	Temp. + ° C	O <sub>2</sub> -Gehalt, cem per l	Ausgangswert für O <sub>2</sub> -Konz., cem per l	Ausgangswert auf Höhe über dem Meer korrigiert, cem per l	O <sub>2</sub> -Überschuss, cem per l
Beasley .....	244	16. VIII. 05	6	12.8	11.1	9.26 (Wert bei + 4° C)	8.98	2.12
Garvin .....	266	21. VII. 09	5	14.5	13.6	»	8.96	4.64
Knight .....	214	14. VIII. 09	5	12.6	23.6	»	8.98	11.62
Marl .....	244	14. VIII. 09	7	12.2	11.4	»	8.98	2.42
		(18. VI. 09	4	12.5	9.3	»	8.98	0.32
		2. VII. 09	»	13.7	12.2	9.25 (Wert v. 18. VI.)	(9.25)	2.95
		17. VII. 09	»	15.6	15.3	»	( » )	6.05
Otter .....	244	2. VIII. 09	»	17.0	17.3	»	( » )	8.05
		13. VIII. 09	»	18.5	18.1	»	( » )	8.85
		26. VIII. 09	»	19.3	18.9	»	( » )	9.65
Rainbow .....	244	16. VII. 09	8	11.4	10.7	8.4 (Wert v. 17. VI.)	(8.4)	2.3
		31. VII. 09	»	12.0	10.9	»	( » )	2.5
Silver .....	263	9. VIII. 09	7	10.1	10.3	9.26 (Wert bei + 4° C)	8.96	1.34

Metallinische O<sub>2</sub>-Akkumulationen in nordamerikanischen Seen nach BIRGE und JRDAY (1911). Die Ausgangswerte sind mit Rücksicht auf die Höhenlage des Sees über dem Meer korrigiert; jedoch sind direkt konstatierte Werte (binnen Klammer) natürlich nicht korrigiert.

gross wie die Verbrennungswärme sein muss, vorausgesetzt, dass die Ausgangssubstanzen für die Photosynthese dieselben sind wie die bei der Verbrennung gebildeten, nämlich Kohlensäure und Wasser. Also ist die Energie, die verbraucht wird, um bei der Glukosebildung ein gewisses Quantum  $O_2$  freizumachen, gleich gross wie das Energiequantum, das bei einer Verbrennung frei wird, wo die gleiche  $O_2$ -Menge verbraucht wird, insofern in diesem speziellen Fall die in der einen oder anderen Richtung verlaufenden Reaktionen durch untenstehende Formel charakterisiert werden können:



Ich komme damit zu dem Schlusssatz, dass die Menge photosynthetisch freigemachten  $O_2$  die Grösse des Energiequantums angibt, die aus unten in die Wasserschichten eingestrahltm Licht gewonnen wurde. Wir nehmen an, dass bei der Photosynthese Glukose gebildet worden ist, aber auch wenn andere Kohlehydrate gebildet würden, ist diese Annahme eine Aproximation von geringer Bedeutung, da die äquivalenten (per Gewichtseinheit) Verbrennungs- bzw. Bildungswärmen der anderen Kohlehydrate ungefähr gleiche Grösse haben (vgl. STOHMANN u. LANGBEIN l. c.). Wir müssen ausserdem eingedenk sein, dass der angegebene Wert für die Verbrennungswärme für den Fall gilt, dass das gebildete Wasser aus Wasserdampf besteht und nicht aus Flüssigkeit. In unten angeführtem Fall habe ich berechnet, um wieviel die Temperatur gestiegen wäre, wenn die eingestrahelte und photosynthetisch gebundene Energie anstatt dessen in der gleichen Wasserschicht in Wärme umgesetzt haben würde. Als Ausgangspunkt für die Temperaturerhöhung denke ich mir die bei der in Frage stehenden Gelegenheit tatsächlich beobachtete Temperatur.

Für den Fall Knight lake (siehe Tab. III) wird folgende Gleichung erhalten:

$$\frac{[673700 + 108 \cdot 536 + 108(100 - x)] 14,62}{6 \cdot 22400} = 1000 (x - 12,6)$$

- Der Wert 673700 ist die molekulare Verbrennungswärme der als planktonische Substanz angenommenen Glukose in Grammkalorien.
- Der Wert 108 ist die bei der molekularen Verbrennung von Glukose gebildete Wassermenge in g.
- Der Wert 536 ist die Dampfbildungswärme des Wassers, in diesem Fall in Grammkalorien.
- Der Wert 12,6 ist die im Augenblicke der Beobachtung festgestellte Temperatur.
- Der Wertkomplex  $(100 - x)$  ist die Wärme in Grammkalorien, die von dem nach der Kondensation  $100^{\circ}$  C warmen Wasser an das Wasser der beobachteten Temperatur abgegeben wird.
- Der Wert 14,62 ist der produzierte  $O_2$ -Überschuss, ausgedrückt in cem per l.
- Der Wert 6 ist die Anzahl  $O_2$ -Moleküle, die zur Verbrennung von 1 Molekül Glukose zu den in der früher erwähnten Formel angegebenen Endprodukten erforderlich ist.
- Der Wert 22400 ist das Volumen des Grammmoleküls, ausgedrückt in cem.
- Das Resultat  $1000(x - 12,6)$  würde nun die Anzahl Grammkalorien per l durch die Photosynthese absorbierte Energie darstellen. Durch diese Berechnung wird x die zufolge Abwesenheit der Photosynthese erhöhte Temperatur darstellen. Die Klammer  $(x - 12,6)$  gibt an, wieviel  $^{\circ}$ C der Wassertemperatur zufolge der Umwandlung der eingestrahlten Energie nicht in Wärme sondern in chemisch gebundene Energie verkleinert worden ist.

Nun könnte man indessen anführen, dass aus diesem Wert nicht direkt die Temperatursenkung sich berechnen lässt, die durch die Photosynthese in der Schicht zustand gekommen ist. Denn durch diesen Prozess wird ausserdem ein Quantum Wasser verbraucht, nämlich soviel wie der  $O_2$ -Produktion entspricht, weshalb die Temperatursenkung ein wenig grösser ist als in Wirklichkeit. Das ist allerdings ein so unbedeutender Wert, dass er das Endresultat kaum beeinflusst.

Die Temperatursenkung sollte also  $0,08^{\circ}$  C betragen, ein sehr unbedeutender Wert, und doch ist dieser Fall von Übersättigung von extrem ausgeprägter Beschaffenheit. In der Tat ist die Energieackumulation unter diesen Umständen von homöopathischer Art und steht in voller Beziehung zur allgemeinen Beschaffenheit des Seewassers als eine sehr

schwache Nährlösung. Man fragt vielleicht, weshalb ich diese Frage so eingehend erörtert habe; dies hat seinen Grund darin, dass man sonst leicht der Ansicht sein könnte, dass die Photosynthese in diesen Fällen eine besonders mächtige Energiebindung bedeute. Das ist nicht der Fall, denn die produktionsbiologisch wichtige Photosynthese spielt sich an der Oberfläche ab. Das Besondere besteht ganz einfach darin, dass sie in thermisch geschichtetem Wasser stattfindet (man beachte die niedrigen Temp. in der Tab. III), sodass eine Entlüftung nicht zustande kommen kann.

Wie ich aber schon erwähnt habe, ist es doch von Interesse, dass doch die kurzwelligen Lichtstrahlen so tief eindringen können, wie es tatsächlich der Fall ist. Im Odensee findet eine photosynthetische  $O_2$ -Produktion noch in einer Tiefe von 10 m statt, was aus beigefügter Tabelle hervorgeht, die zwei Profundalserien umfasst (Tab. IV).

Es ist leicht festzustellen, dass hier in 10 m Tiefe eine Photosynthese noch im Herbst stattfindet, trotzdem jetzt ein wesentlich geringerer Teil des Sonnenlichtes in die Tiefe des Wassers dringt. In der 10-m-Schicht war ein sehr reiches *Oscillatoria*-Plankton vorhanden, das offenbar diese Arbeit verrichtete. Nun will ich hier hinzufügen, dass diese Planktonen mit einem besonderen Farbstoff ausgerüstet sind, weshalb es sich um eine chromatische Adaption handelte. Es kann hier also die Photosynthese auf die Tätigkeit mehr kurzwelliger Strahlen zurückzuführen sein. BIRGE und JUDAY (1919) haben auch gezeigt, dass Energie in derartiger Form, doch in schnell abnehmenden Quanten in grössere Tiefe herabdringt. Es ist also richtig, dass der allergrösste Teil der eingestrahnten Energie von den epilimnischen Schichten absorbiert wird, deren homotherme Beschaffenheit ein Resultat der Bilanz zwischen Wärmeökonomie von Tag und Nacht darstellt. Aber beträchtliche Teile gelangen tiefer hinab und werden dann besonders in den oberen Schichten der Sprungschicht konzentriert. Wenn wir uns die meteorologischen Verhältnisse des Sommers

Tab. IV.

Tiefe m	23. VI. 1926 ccm O <sub>2</sub> per l.	4. IX. 1926 ccm O <sub>2</sub> per l.
0 .....	6.71	6.80
2 .....	6.71	6.82
3 .....	6.76	—
4 .....	9.13	6.87
5 .....	—	7.66
6 .....	9.17	9.50
8 .....	9.17	9.11
10 .....	9.13	11.34
11 .....	—	6.32
12 .....	—	0.68
14 .....	3.67	0.15
16 .....	—	0.16
18 .....	—	0.17
19 .....	0.44	—
21 (Grund)	—	0.19

O<sub>2</sub>-Serien vom Odensee 1926.

persistierend vorstellen, würden die Schichten anstatt dessen nach und nach — die Tiefwasserschichten doch nach unerhört langer Zeit — in das Epilimnion einverleibt werden. In den Tropen belegene Seen sind in der Tat fast homotherm, wie die Untersuchungen von JUDAY (1915) gezeigt haben. Ich will hierbei auf meine S. 254 angeführten Temperaturwerte vom Odensee hinweisen. Auch hier kommt es im Verlaufe des Sommers zu einer metalimnischen und hypolimnischen Erwärmung, trotzdem dieser See — oder eher Teich — durch seine Lage ganz von starken Winden geschützt ist. Meistens liegt der See spiegelglatt und nur ab und zu gewahrt man ein schwaches Kräuseln der Wasseroberfläche infolge eines Windstosses. Die hypolimnische chemische Makrostratifikation war stark primär und von der Bodenkonfiguration abhängig, was des weiteren bestätigte, dass der Wind hier als Faktor eliminiert war. Der gesteigerte Wärmegehalt in den metalimnischen und hypo-

limnischen Volumen kann hier nur durch Einstrahlung eintransportiert worden sein. Es ist offenbar, dass je mehr diese eumetalimnische und hypolimnische Erwärmung auf durch Strahlung eintransportierte Energie zurückzuführen ist, umso mehr wird die hypolimnische Primärkonstante dem Einfluss der physikalischen Faktoren entzogen, und sie wird umso wertvoller, je näher sie einem einheitlichen Ausdruck für die biologischen Veränderungen kommt.

#### 6. Die Bedeutung der Windwirkung für den Eintransport der strahlenden Energie in Wasservolumen unterhalb der Sprungschichtlinie.

Hier will ich betonen, dass es klar ist, dass der Wind unter normalen Verhältnissen, also für nicht windgeschützte Seen, einen wichtigen bestimmenden Faktor für die Ausgestaltung des Epilimnions und seiner Mächtigkeit bildet. Ausserdem besitzt er dominierende Bedeutung, da er den chemischen Makrostratifikationen das horizontale Gepräge verleiht.

Dass die Mächtigkeit des Epilimnions also in hohem Grade durch den Wind bestimmt wird, wird von BIRGE immer hervorgehoben. »The thermocline lies deeper in the larger lakes than in the smaller, and on the average is over 1.5 meters thicker. This region represents the stratum in which the effects of the direct wind circulation die out, just as the epilimnion is the stratum in which a direct wind circulation is made possible by the cooling effect of night and of cold periods» (BIRGE u. JUDAY, 1912, S. 552). Und offenbar, ja fast selbstverständlich ist, dass die Grösse der Seeoberfläche und die Mächtigkeit des Epilimnions in einem derartigen gegenseitigen Konnex stehen müssen. Aber der kausale Zusammenhang kann zum Gegenstand verschiedener Auslegungen gemacht werden. Wie ich schon eingehend besprochen habe, hat BIRGE angenommen, dass die Temperaturveränderungen in der Sprungschicht und im Hypolimnion meistens auf direkter Mischung beruhen. In dieser Hinsicht sollte indessen der seichte See viel eher eine Homothermie veranlassen als der tiefe See. »The shallow lake has an advantage in one respect, probably a

small advantage but one whose amount has not been determined. What may be called its mixing areas are more efficient because of the gradual slope of the bottom. Consider the condition of the lake with direct thermal stratification, whose form is that of an oblong tank with vertical sides. A wind blowing the surface water to one end would depress the isotherms. The cold water would swing back and oscillate, but there would be very little friction between the strata and little mixture and correspondingly little warming of the lower water. In an actual lake with sloping bottom, the narrower ends concentrate and give force to the movements of the water caused by the wind and increase the amount of mixture due both to the direct and indirect effects of the wind. As the warm water is forced downward at the ends, it squeezes out the cooler water in a relatively thin layer between the descending surface of the epilimnion and the gradually sloping bottom of the lake. As the cool water swings back, its edge pushes in like a wedge between the bottom and the epilimnion. Both movements are attended with relatively great friction and corresponding mixture of the warmer and cooler water. Thus the ends of the lake constitute its chief mixing areas, and they are the region where the gradual warming of the thermocline and hypolimnion goes on most rapidly» (BIRGE u. JUDAY, 1912, S. 575). Nun will ich hierbei bestreiten, dass der seichtere See mit seiner geringeren Wasseroberfläche hinsichtlich des mischenden Vermögens des Windes günstiger gestellt ist als der tiefe See, denn das Vorhandensein einer nahegelegenen Bodenfläche bildet auf Grund des Trägheitsgesetzes ein Hindernis für die Entstehung stärkerer Strömungen in den tangierenden Schichten, wozu noch kommt, dass auch die Beeinflussung der Wasseroberfläche durch den Wind infolge der Verminderung derselben kleiner wird, was ja augenfällig durch die im Verhältnis zur Grösse des Sees verminderte Wellenbewegung illustriert wird.

Die Lösung des Problemes stellt sich sehr einfach, wenn wir in die Berechnungen noch einen anderen Umstand einbeziehen, der, soweit mir bekannt, bisher noch nicht berücksichtigt worden ist. Durch die Winde wird ja die Lage der Isothermen verändert, die sonst in der Horizontalebene liegen würden, und bei starkem Wind kann zuweilen als Resultat erhalten werden, dass das ganze Epilimnion gegen die Windseite getrieben wird, während auf der Leeseite das Hypolimnion so hoch hinaufgesogen wird,

dass es die Wasseroberfläche direkt tangiert oder wenigstens von dieser nur durch eine minimal dünne Wasserschicht getrennt wird. Derartige starke Verschiebungen in der thermischen Stratifikation sind z. B. von BIRGE und JUDAY (1912) selbst beschrieben. Sie kommen normal in grösseren tiefen Seen in der temperierten Zone vor (HALBFASS 1923, S. 184 ff.). In bezug auf den Vättern vermerkt EKMAN (1915, S. 155) »die bisweilen eintretenden heftigen Senkungen der Temperatur. Wenn bei starkem südlichem Wind das Oberflächenwasser des Ufers bei Jönköping herausgetrieben und vom Bodenwasser ersetzt wird, ist in einem Tage ein Sinken der Temperatur von sogar  $8^{\circ}$  verzeichnet worden«. In meiner ersten Abhandlung über die chemische Schichtungsdynamik (ALSTERBERG 1927) hatte ich noch nicht diesen Verschiebungen die gehörige Aufmerksamkeit geschenkt. Tatsächlich habe ich selbst sehr oft in meinen Messungen solche thermischen Schiefstellungen besonders der Sprungschicht konstatiert.

Aber damit sind auch diese heraufgepumpten hypolimnischen Wassermassen nivellierenden Kräften der gleichen Art ausgesetzt, die im Vorsommer die epilimnische Schicht ausmeisseln. Die Oberfläche der auf der Leeseite heraufgepumpten hypolimnischen Wassermasse wird erwärmt werden, besonders bei warmer und sonniger Witterung, und in demselben Masse wie dies geschieht, findet gleichzeitig ein *Delaminationsprozess* statt, wobei die erwärmten oberflächlichen Hypolimnionschichten, also die Schichten in der Grenze zwischen Epilimnion und Sprungschicht selbst, losgerissen und mit dem Epilimnion einverleibt werden. Diese Delamination muss wie erwähnt die Linie selbst oder richtiger gesagt die Grenzfläche zwischen Epilimnion und Hypolimnion betreffen. Hier besteht nämlich der grösste Widerstand in der ganzen Wassersäule gegen die Tätigkeit mischender Kräfte, also auch gegen die Wirkung des Windes, da hier die grössten Differenzen im spezifischen Gewicht zwischen den Elementarschichten, die

die obersten Niveaus des Hypolimnions zusammensetzen, d. h. die eigentliche Sprungschicht, vorhanden sind. Eine Mischung kann hier also nicht in Frage kommen, sondern der Prozess wird zu einer Delamination oder Abschleifung. Durch den Wind wird demnach in erster Linie jenen Prozessen grössere Energie verliehen, die bestrebt sind das Hypolimnion und hierbei vor allem die oberflächlichen Teile der Sprungschicht zu erwärmen und sie für das Epilimnion assimilierbar zu machen. In zweiter Hand folgt dann, wenn die Temperaturdifferenz hinreichend gering geworden ist, die Assimilation selbst. Damit die Schichtung durch den Wind, der ein oberflächlicher Faktor ist, beeinflusst werden können soll, ist ein Faktor erforderlich, der das System von innen trifft. Die Erwärmung wird also zur primären Ursache, während der Wind in bezug auf die Delamination sozusagen ein Faktor zweiten Ranges wird. Durch diese meine Erklärung wird der Unterschied im Sprungschichtniveau zwischen den seichten kleinen Seen mit ihrer trägen schwer zu verschiebenden Wassermasse und den tiefen ausgedehnten Seen mit ihrer leichtbeweglichen Wassermasse selbstverständlich. Der Wind besitzt demnach einen bedeutenden und entscheidenden Einfluss, aber in einer mehr indirekten Art, indem er das erwärmte Wasser nicht von den höher gelegenen Wasserschichten in die tiefer gelegene Wassermasse herabtransportiert, sondern indem er das kalte Wasser von unten nach oben zur Erwärmung transportiert. Durch diese Erklärung wird auch ein anderer Umstand leicht verständlich. BIRGE und JUDAY (1912, S. 552—553) schreiben: »It might be thought that in the larger lakes the greatest influence of the winds would make the descent of temperature in the thermocline more gradual. This is true to a limited extent, as is best seen in the thermocline of Seneca Lake. It is more evident when large lakes are compared with very small ones. In general, however, the greater effect of wind in the larger lakes is rather to increase the thickness of the epilimnion

than to modify the character of the thermocline». Durch die Wirksamkeit der windbedingten hypolimnischen Delamination wird natürlich die Sprungschicht immer in selben Masse beibehalten.

#### 7. Die Bedeutung der Bodenkonfiguration für die Erwärmung des Wasservolumens unter den Sprungschichtlinie.

Hier treffen wir noch auf einen dritten Umstand, den man vernachlässigt hat, nämlich das Bodenareal in der Sprungschichtregion, denn dieses Areal muss als ein Energieakkumulator für die Wasserschicht in diesem Gebiet wirken.

Dass man dem Bodenareal vom Gesichtspunkt des Wärmehaushaltes Aufmerksamkeit schenken muss, geht aus den verschiedenen Arbeiten von BRÖNSTED und WESENBERG-LUND hervor, aus denen ich die folgenden Sätze zitieren will. »Die breite Litoralregion der baltischen Seen verursacht ferner, dass die Temperaturen derselben äusserst genau den Schwankungen der Lufttemperatur folgen; sie haben nicht wie die alpinen eine schmale Litoralregion mit einer Eigentemperatur, die anders als die Lufttemperatur ist. — In den seichten Sandebenen des Brandungsufers und dem schwarzen Schlamm Boden der Leeseiten werden in den seichten baltischen Seen im Sonnenschein grosse Wärmemengen aufgespeichert, diese werden später der pelagischen Region zugeführt. Wenn die baltischen Seen im Vergleich mit südlicheren tiefliegenden Seen von alpinem Charakter viel höhere Sonnentemperatur aufweisen, so ist die Hauptursache eben in der seichten, wärmesammelnden Uferregion, die den letztgenannten fehlen, zu suchen» (BRÖNSTED und WESENBERG-LUND, 1911, S. 275 und 276). Die gleichen Gesichtspunkte, die vom letztgenannten Verfasser auch in einer späteren Arbeit (WESENBERG-LUND, 1912, S. 292) hervorgehoben werden, erhalten auch volle Anerkennung von HALBFASS (1923, S. 195 ff.): »Einen sehr wesentlichen Einfluss auf die Temperaturverhältnisse des Sees hat seine Beckenform. — Ein durchweg tiefer See, d. h. ein See mit grosser relativer Tiefe, birgt in seinen tieferen Schichten ein Wärme- bzw. Kältereservoir, das nur sehr langsam und zögernd von den Änderungen, die an der Oberfläche des Sees durch thermische Einwirkung der Atmosphäre entstehen, Notiz nimmt und schon durch seine blosser Existenz als Wirkung der Wärmeleitung die oberen Schichten des

Sees zu langsamerer Annahme und Abgabe der Sonnenstrahlung nötig, als dies bei Seen mit geringerer mittlerer Tiefe geschieht».

Dass das Bodensubstrat mit der Temperatur des Wasservolumens in engem Zusammenhang steht, ist auch von BIRGE, JUDAY und MARCH (1928) gezeigt worden, ein Umstand, den ich in zwei Untersuchungen in hohem Grade für die Thermik und O<sub>2</sub>-Schichtung des Wassers normierend gefunden habe (ALSTERBERG 1928).

Indessen hat man in diesem Falle gleichwie früher hinsichtlich des direkten bestimmenden Einflusses des Windes auf die Lage der Sprungschicht wichtige wärmeökonomische Verhältnisse übersehen, die mit der in der Vertikalebene verschobenen Lage der metalimnischen und hypolimnischen Volumen bei Veränderungen im Einflusse des Windes Hand in Hand gehen müssen. Ich habe eben hervorgehoben, dass diese Verschiebung den Transport von Wärme in grössere Tiefe dadurch erleichtern wird, dass die Tiefwasserschichten ab und zu zur Erwärmung nach oben transportiert werden um dann bei eingetretener Windstille abermals in tiefere Niveaus zu sinken. *Aber bei diesen Transporten kommt das kalte Tiefwasser auch mit den erwärmten epilimnischen Bodenarealen in Kontakt und empfängt auf diese Weise auch Wärme von unten, was ja zu der früher beschriebenen Delamination beitragen muss.* Diese Form von Wärmetransport kommt auf der Leeseite zustande, während auf der Windseite ein anderer ebenso bedeutungsvoller Wärmetransport in vertikaler Richtung stattfindet. *Hier werden die erwärmten epilimnischen Wassermassen nach unten gepresst, wobei sie mit den kälteren eumetalimnischen und hypolimnischen Bodenarealen in Kontakt kommen, die natürlich erwärmt werden und dann ihrerseits diese Wärme an die tiefer herabgepressten Wasserschichten abgeben, wenn diese, beim Aufhören der Wirkung des Windes, in ihre horizontale Lage zurückkehren.* Natürlich werden sich die Wärmeverschiebungen nicht nur zwischen den epilimnischen Wassermassen und Böden einer-

seits und den eumetalimnischen und hypolimnischen Wasservolumen und zugehörigen Böden andererseits abspielen, sondern sie müssen sich auch hinsichtlich der Wärmetransporte zwischen den Wasserquanten der einzelnen eumetalimnischen und hypolimnischen Schichten und den Bodenarealen nach unten geltend machen, wengleich auf Grund der nach unten mehr und mehr hervortretenden Verminderungen der vertikalen Verschiebungen in einer abwärts allmählich abnehmenden Progression (Fig. 1). Der Wärmetransport nach unten wird umso effektiver, je mehr die Windverhältnisse wechseln und je ausgedehnter die Bodenareale im Gebiete der Sprungschicht sind; dies gilt aber nur bis zu einem gewissen Grade. Denn wir müssen in bezug auf die Effektivität der Windwirkung, wie ich schon erwähnt habe, bedenken, dass stark entwickelte Bodenflächen infolge der Trägheit ausserdem den Verschiebungen der Wassermassen einen starken Widerstand entgegenzusetzen werden.

Es ist klar, dass dieser Typ von Wärmetransport den Wert der Berechnungen noch mehr erhöhen wird, wenn wir von der hypolimnischen Primärkonstante als Norm ausgehen. Die Veränderungen, die die hypolimnische Temperatur treffen, lassen sich nicht als durch Einmischung von epilimnischem Wasser verursacht erklären, ein Schlusssatz, der natürlich seinen chemischen Wert hat.

Hier stösst man aber auf einen komplizierenden Umstand, den ich, wengleich in einem ganz anderen Zusammenhang, in anderen Abhandlungen berührt habe (ALSTERBERG 1928, sowie specielle Arbeiten hierüber, die sich gegenwärtig im Drucke befinden). Dieser infolge des Gegensatzverhältnisses zwischen Boden- und Wasserkontakt wirksame Wärmetransport nach unten wird auch die besonderen an den Wasserkontakt gebundenen thermischen Ausgleichsströmungen verursachen, die bis zu einem gewissen Grade den Effekt der Arbeit des Windes zu paralyisieren versuchen. Am leichtesten wird das Problem klar-

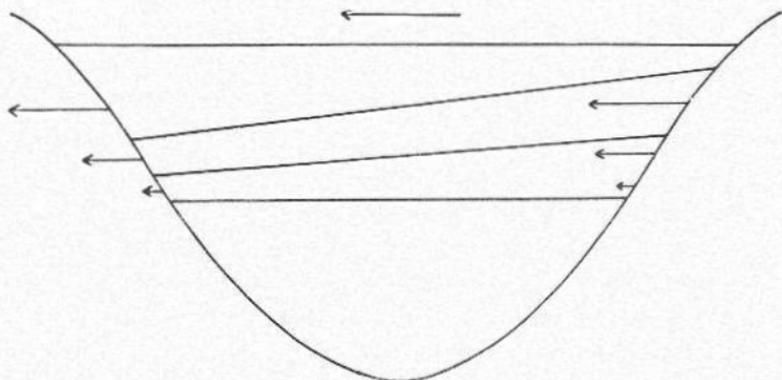


Fig. 1. Diagramm über den Wärmetransport zwischen Bodenkontakt und Wasserkontakt in einem See mit einer infolge von der vom oberen Pfeil bezeichneten Windwirkung entstandenen diskordanten Schichtung. Die Pfeile geben die Richtung des Wärmetransportes an, also ob dieser gegen den Bodenkontakt oder gegen den Wasserkontakt gerichtet ist. Die verschiedene Länge der Pfeile in den verschiedenen Niveaus markiert schematisch die verschiedene Grösse des Wärmetransportes in den verschiedenen Niveaus.

gelegt, indem die Strömung diagrammatisch dargestellt wird (Fig. 2). Wir denken uns hier dasselbe Verhältnis, das im ersten Fall gleich vorher dargestellt worden ist und den gleichen Typus von Temperaturengleich. Der Wind bläst gegen links und hat also auf der rechten Seite die kälteren, metalimnischen und hypolimnischen Wasserschichten nach oben gesogen, während auf der linken Seite die epilimnischen erwärmten Schichten im gleichen Masse nach unten gepresst werden; der Wärmeaustausch wird der im ersten Diagramm veranschaulichte. Damit folgt die Entstehung von besonderen Strömungen; denn die nach oben gesogenen kälteren Wasserschichten, die im Wasserkontakt erwärmt werden, werden leichter und dadurch entsteht hier eine nach oben gerichtete Wasserströmung. In gleicher Weise wird in den von dem herabgepressten Epilimnion bestrichenen Wasserkontakten durch Abkühlung eine nach unten gehende Wasserströmung zustande kommen.

Unter gewöhnlichen Verhältnissen ohne Mithilfe des

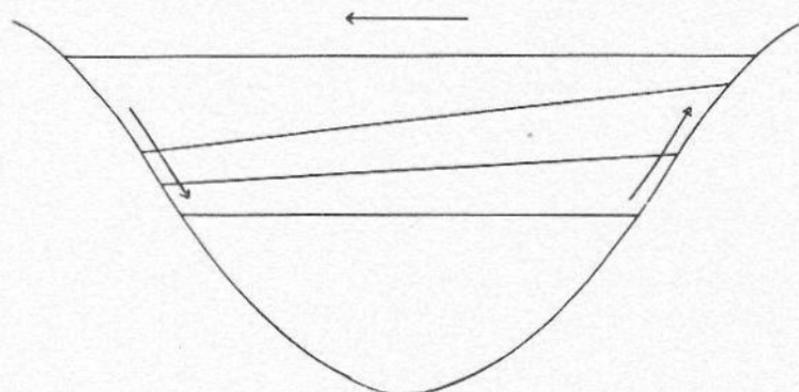


Fig. 2. Diagramm über die Richtung der infolge des Temperaturaus-  
 tausches zwischen Bodenkontakt und Wasserkontakt hervorgerufenen  
 Ausgleichsströmungen bei einer infolge der vom oberen Pfeil bezeich-  
 neten Windwirkung entstandenen diskordanten Schichtung. Die Pfeile  
 markieren die Bewegungsrichtung der Ausgleichsströmungen.

Windes sind die thermischen Differenzen zwischen Epilim-  
 nion und Metalimnion und auch zwischen den verschie-  
 denen thermoklinischen Schichten bei ausgebildeter Schich-  
 tung untereinander so gross, dass ein Wasseraustausch  
 im Metalimnion in vertikaler Richtung in hohem Grade  
 verhindert wird; und eine Perforation der ganzen Sprung-  
 schicht von oben nach unten oder von unten nach  
 oben kann kaum in Frage kommen. Aber durch die aspi-  
 rierende Wirkung des Windes können doch die verschie-  
 denen Wasserschichten so diskordante Lagen einnehmen, dass  
 das thermische Gegensatzverhältnis zwischen Wasserkontakt  
 und Bodenkontakt grösser wird als die eben erwähnten  
 Gegensätze, und unter derartigen Umständen in den beiden  
 Richtungen perforiert werden, sodass ein wirklicher Wasser-  
 transport zustande kommen kann. Es ist demnach von  
 Bedeutung zu konstatieren, dass auf der Windseite durch  
 diesen Ausgleich in den metalimnischen Schichtenkom-  
 plex Wasser einverleibt wird, das ursprünglich dem Epilim-  
 nion angehört hat.

Es ist selbstverständlich, dass diese Umstände die

metalimnischen und hypolimnischen Gasgehaltverhältnisse beeinflussen. In bezug auf den  $O_2$ -Gehalt liegt hier also ein physikalischer Umstand vor, der eine Verarmung desselben herbeiführt. Ich besitze nicht viele Anhaltspunkte zu einer direkten Bewertung des in Rede stehenden Faktors. Gleichzeitig und als ein bedingender Faktor wirkt der verstärkte Wind, der ja gleichzeitig eine Verstärkung der pelagischen Zirkulation herbeiführen muss, die ihrerseits auf die kontaktgebundenen Ausgleichsströmungen stark mischend wirken muss. Und hierbei korrelieren die Verstärkungen in der Zirkulation mit den Verstärkungen der Ausgleichsströme, sodass wahrscheinlich nur unter ganz besonderen Umständen eine Einverleibung in das Metalimnion epilimnischer Wasserschichten zustande kommt. Wahrscheinlich ist dies jedoch der Fall, wenn im Sprungschichtsniveau eine Anhäufung von verhältnismässig ausgedehnten Bodenarealen vorhanden ist. Unter allen Verhältnissen können diese einverleibenden Prozesse nur jene Teile des Metalimnions und des Hypolimnions treffen, die von den Winden in schaukelnde Bewegung mit einigermaßen grosser Amplitude versetzt werden.

Ich will hier einige allgemeine resumierende Schlüssätze hinsichtlich der hier vorgelegten Gesichtspunkte hinzufügen. BIRGE war der Ansicht, dass der durch den Wind verursachte Transport von Wärme in die Tiefe durch einen Transport von warmem Oberflächenwasser nach unten erfolge. Meiner Ansicht nach findet kein derartiger Transport von erwärmtem Wasser statt, sondern die Wärme wird eingestrahlt, und durch das Zusammenwirken von Wind und Bodenarealen wird die Wärme auf mehr indirekte Weise nach unten transportiert. Nachuntentransport von epilimnischem Wasser kommt nur bei Abkühlung zustande; wie man sieht, stehen meine Ansichten im diametralen Gegensatz zu denen von BIRGE. Unterhalb der  $+4^\circ C$ -Temperatur findet bei den Transporten nach unten durch die Ausgleichs eine Erwärmung des Hypolimnions statt,

oberhalb des gleichen Temperaturpunktes kommt dagegen durch die Nachuntertransporte nur eine Abkühlung zustande; der genannte Temperaturpunkt repräsentiert einen Stabilitätspunkt, gegen den die thermische Stratifikation gravitiert.

#### 8. Die $N_2$ -Verteilung während des Sommers mit Rücksicht auf die Aufstellung der hypolimnischen Primärkonstante.

Bisher habe ich namentlich jene Gesichtspunkte besprochen, die dafür sprechen, dass alle späteren Veränderungen im  $O_2$ -Gehalt biologisch und nicht physikalisch bedingt sein sollten. Hierbei scheint mir vor allem der Umstand wichtig zu sein, dass die hypolimnischen und metalimnischen Wasserschichten so gut wie vollständig vom epilimnischen Wasservolumen abgesperrt sind. Nun sollten wir im  $N_2$ -Gehalt einen Indikator für eine derartige Erscheinung besitzen, da, wenigstens bei Bezugnahme auf die ozeanographischen Gesichtspunkte, der Gehalt eines Wassers an elementarem  $N_2$  ausschliesslich durch den  $N_2$ -Absorptionskoeffizienten bestimmt wird, und jede Veränderung auf veränderten Verhältnisse in bezug auf diesen beruhen muss, während biologische Verhältnisse keine Rolle spielen können<sup>1</sup>. Der im Wasser gelöste elementare  $N_2$  steht hierbei in einem bestimmten Gegensatz zu dem metalimnischen und hypolimnischen elementaren  $O_2$ , dessen Konzentrationsveränderungen vor allem biologisch bedingt sind. Der elementare  $N_2$  ist aber keineswegs leicht quantitativ zu bestimmen. Diese Schwierigkeit kommt schon in den recht stark wechselnden Angaben für die Absorptionskoeffizienten des Gases zum Ausdruck, was bei einem Vergleich von z. B. der Werte von BUNSEN und WINKLER hervorgeht (sich diesbezüglich KNAUTHE 1907). Ich werde hierzu eine tabellarische Zu-

<sup>1</sup> Hier will ich eine Berichtigung eines Ausdruckes in einer schon erwähnten Abhandlung (ALSTERBEEG 1929) anführen. S. 370 Z. 5 v. u. steht »Nitrifikationsprozessen«, soll dagegen »stickstoffbindende Organismen« heissen.

sammenstellung der Werte von BUNSEN und WINKLER mitteilen (Tab. V), wobei ich dieselben so umgerechnet habe, dass sie für Wasser in Berührung mit einer Atmosphäre von der Zusammensetzung der Luft und nicht mit einer reinen  $N_2$ -Atmosphäre gelten. Als Zusammensetzung der Luft habe ich 79 %  $N_2$  und 21 %  $O_2$  zugrundegelegt. Den Umstand, dass von den angegebenen 79 %  $N_2$  etwa 1 % Argon ist, habe ich hierbei als bedeutungslos betrachtet, da die Angaben für den  $N_2$ -Absorptionskoeffizienten schon im übrigen sehr divergieren. Ich will jedoch erwähnen, dass der Argongehalt den Wert für den wassergelösten  $N_2$  erhöhen sollte, da der Absorptionskoeffizient des Argons für das Wasser etwa  $2\frac{1}{2}$  Mal so gross ist (EBLER 1914, S. 303). Die Werte von BUNSEN und WINKLER gelten nämlich für reinen Stickstoff ohne Beimengung von Argon.

Die angeführten Werte geben die  $N_2$ -Gehalte in Wasser, ausgedrückt in ccm  $N_2$  per l an. Hat in den metalimnischen und hypolimnischen Wasservolumen keine biologische Veränderung des  $N_2$ -Gehaltes stattgefunden, und waren diese vom Zeitpunkte an, wo die Temperatur  $+4^\circ C$  betrug, von jeder Möglichkeit zu einem Ausgleich mit der Atmosphäre abgeschnitten, so sollen wir ja hier eine unveränderte  $N_2$ -Primärkonstante antreffen. Zur Beleuchtung der Frage will ich hier einige in diesem Falle brauchbare  $N_2$ -Werte aus den analytischen Serien von BIRGE und JUDAY (1911) anführen (Tab. VI). Die  $N_2$ -Konzentrationen gelten für deutlich metalimnische Schichten. Beim Zusammenstellen ging ich so vor, dass ich die  $N_2$ -Werte solcher Schichten ausgewählt habe, die *so hoch oben wie möglich* aber noch unter der Grenzlinie gegen das Epilimnion gelegen waren, insofern sich die Lage der letzteren an Hand der Temperaturwerte ungefähr feststellen liess. Auch hier habe ich die Werte mit Rücksicht auf die Höhenlage des Sees über dem Meeresniveau korrigiert und dabei die vorher angeführte Formel  $\log k = \log k_1 - \frac{h}{18400}$  benutzt. In

Tab. V.

Temp. $+^{\circ}$ C.	BUNSEN	WINKLER	Temp. $+^{\circ}$ C.	BUNSEN	WINKLER
0	16.1	18.5	13	12.0	13.8
1	15.6	18.1	14	11.9	13.5
2	15.3	17.7	15	11.7	13.3
3	14.9	17.2	16	11.5	13.0
4	14.5	16.8	17	11.4	12.8
5	14.2	16.4	18	11.3	12.6
6	13.8	16.1	19	11.2	12.4
7	13.5	15.7	20	11.1	12.2
8	13.2	15.3	21	—	12.0
9	13.0	15.0	22	—	11.8
10	12.7	14.7	23	—	11.6
11	12.5	14.4	24	—	11.5
12	12.2	14.1	25	—	11.3

Anzahl cem  $N_2$  per l aq. dest. in Kontakt mit trockener Luft von 760 mm Druck bei verschiedenen Temperaturen.

diesem Fall sind die tatsächlich konstatierten  $N_2$ -Werte als  $k$  angeführt, wobei wir als  $k_1$  den Wert der unteren Station (= Meeresniveau) bekommen. Ferner habe ich auf Grund der erhaltenen Werte und mit Hilfe der Werte von BUNSEN und WINKLER für die  $N_2$ -Absorptionskoeffizienten die Temperatur berechnet, die den  $N_2$ -Konzentrationen annähernd entsprechen sollte, wenn das mit der Luft in vollen Austausch versetzte Wasser mit dieser Gasart gesättigt wäre.

Der allgemeine Eindruck dieser Tabelle ist, dass die berechneten Sättigungstemperaturen sowohl auf Grund der Werte von WINKLER und noch mehr auf Grund der von BUNSEN in der Regel *wesentlich unter* den tatsächlich beobachteten aktuellen Temperaturwerten liegen. Insofern wird meine Annahme bestätigt, als die Sprungschicht, lange bevor dieselbe sich durch einen scharfen Temperatursprung zu erkennen gibt, von jeder intimeren Mischung mit dem epilimnischen Wasservolumen abgeschieden ist, was natürlich in noch höherem Grade für das Hypolimnion gilt. Die

$N_2$ -Werte stammen also von einer Schichtenstabilisierung bei erheblich niedrigerer Temperatur als die aktuelle. Dies gilt namentlich für die Werte von den Seen Beasley, Elkhart und Garvin und wahrscheinlich auch von Nagawicka, obgleich hier die Niveaudifferenz zwischen der hoch oben gelegenen Schicht für die  $N_2$ -Analyse und der unteren Grenze des Epilimnions ziemlich gross ist (4 m), was ja den Beweis betreffs der Gültigkeit des Schlusssatzes für diesen Fall in gewissem Grade einschränkt. Jedoch bestehen bemerkenswerte Ausnahmen; besonders stellt der Okauchee eine ausgesprochene solche dar, denn dort sollte wenigstens im 8-m-Niveau auf Grund der Werte von WINKLER zu urteilen eine Schichtenstabilisierung erst bei einer Temperatur, die gleich in der Nähe der aktuellen lag, stattgefunden haben.

Um hier auch früher besprochene hierhergehörige Fragen zu resumieren, müssen wir bei diesen Analysen auf das mögliche Vorkommen mehrerer verschiedener Vorgänge Rücksicht nehmen, die mit den Konzentrationsveränderungen zu tun haben können. Wir haben teils mit Vorgängen zu rechnen, die in einer verspäteten Schichtenstabilisierung bestehen können, die eine  $N_2$ -Abgabe von Wasserschichten verursachen, bevor sie in den hypolimnischen-metalimnischen Schichtenkomplex einverleibt werden, teils mit nach der Schichtenstabilisierung wirksamen — und trotz realisierter Schichtenstabilisierung — mehr oder weniger progressiven Prozessen, die Anlass zu physikalischem und chemischem Austausch von dem bereits stabilisiertem Schichtenkomplex geben können, ohne dass deshalb Wasser von höheren Schichten in tiefere transportiert wird. Noch an eine dritte Möglichkeit kann man denken, nämlich dass bei diesen progressiven Prozessen ein wirklicher Wassertransport stattfindet.

Dass die tieferen Wasserschichten sehr schnell stabilisiert werden, dafür sprechen alle Umstände, und dies muss auch schon für die Sprungschicht selbst gelten. In gleiche Richtung zeigen die  $N_2$ -Werte, die ja, wie schon erwähnt,

Tab. VI.

See	Höhe über dem Meer m	Beobachtungszeit	Niveau für d. untere Grenze des Epilimnions m	Tiefe m	Temp. d. Wassers, $+^{\circ}\text{C}$	Tatsächlich festgestellter $\text{N}_2$ -Gehalt, cem pr l	$\text{N}_2$ -Werte auf das Meeresniveau korrigiert, cem per l	Sättigungstemp. laut BENSEN $+^{\circ}\text{C}$	Sättigungstemp. laut WINKLER $+^{\circ}\text{C}$
Beasley .....	244	16. VIII. 05	5	6	12,8	15,8	16,4	< 0,0	5,0
Elkhart .....	282	9. VIII. 06	5	8	16,0	15,9	16,5	< 0,0	5,0
Garvin .....	266	26. VI. 06	3	5	13,7	15,5	16,4	0,0	6,0
Green .....	278	20. VIII. 05	12	15	12,6	14,4	14,9	3,0	9,0
		14. VIII. 06	10	12	16,5	14,5	15,0	3,0	9,0
		» » »	10	15	12,3	16,1	16,7	< 0,0	4,0
Mendota .....	259	25. V. 06	5 <sup>1</sup>	12	11,5	15,9	16,4	< 0,0	5,0
		11. VI. 06	5	10	16,0	14,1	14,6	4,0	10,0
		18. VI. 06	5	10	16,7	14,0	14,6	4,0	10,0
Mouse .....	267	17. VII. 06	8	10	17,4	13,6	14,1	5,5	12,0
		1. VIII. 06	6	8	14,2	15,1	15,6	1,0	7,0
		2. VIII. 06	8	12	11,5	15,8	16,4	< 0,0	5,0
Nagawicka .....	271	4. VIII. 05	5	8	16,6	12,7	13,1	8,5	15,5
		» » »	5	10	12,6	14,4	14,9	3,0	9,5
		26. VII. 06	5	8	17,0	12,7	13,1	8,5	15,5
Okauchee .....	266	» » »	5	10	11,7	15,4	15,9	0,5	6,5

Metallimische  $\text{N}_2$ -Verteilungen in nordamerikanischen Seen nach BIRGE und JUDAY (1911).

<sup>1</sup> Es war keine Temperaturbestimmung vorhanden, aber an der Hand, was wir früher über die Genese der Sprungschicht erwähnt haben, ist nicht anzunehmen, dass diese Schicht nun höher liegen sollte als später im Sommer.

im allgemeinen niedrigeren Temperaturen entsprechen. Doch kommen z. B. betreffs der  $N_2$ -Konzentrationen besonders des Metalimnions einige Veränderungen vor, aber die von der Schichtenstabilisierung unabhängige Natur der Prozesse wird dadurch bewiesen, dass der  $N_2$ -Gehalt in der gleichen Schicht in der Sprungschicht im Verlaufe des Sommers sinkt (siehe Mendota 10-m-Niveau am 11. VI., 18. VI. und 17. VII.). Gerade der Umstand, dass wir feststellen können, dass sich dieser progressive Verlauf trotz der Schichtenstabilisierung mit der Zeit mehr und mehr geltend macht, beweist, dass die Ursache der Veränderungen nicht in einer verspäteten Schichtenstabilisierung zu suchen ist.

Aber damit kommen wir hinüber in die Mechanik des  $N_2$ -Transportes bei diesen Vorgängen. Die Diffusion an und für sich kann nur wenig bedeuten, sodass wir entweder an eine Wassereinemischung von oberflächlichen Schichten zu denken haben, oder auch an diffusionsverstärkende Faktoren, die durch einen  $N_2$ -Austransport befördert werden, ohne dass deshalb eine Wassermischung zustandekommt. Hinsichtlich des Temperaturtransportes während des Sommers in tiefere Wasserschichten glaube ich, dass es mir zu beweisen gelungen ist, dass bei den in Rede stehenden Wärmetransporten eine Überführung durch nach unten transportierte Wassermassen keine Rolle spielt, sondern dass wir die wichtigsten Momente in der durch die Winde erleichterten Energieeinstrahlung sowie vor allem in Wärmetransporten längs des Bodens und in der Aktivierung des letzteren Faktors durch die Winde zu suchen haben. Dagegen können nach unten sinkende Wassermassen, die das Metalimnion perforieren, nur abkühlend aber nicht erwärmend wirken. Ich neige zur Annahme, dass auch der  $N_2$ -Ausgleich in der Sprungschicht durch das Mitwirken der Böden zustandekommt. Durch die Erwärmung im Epilimnion wird der  $N_2$ -Absorptionskoeffizient gesenkt und dadurch wird die Wassermasse gezwungen einen Teil ihres  $N_2$ -Gehaltes abzugeben. Im gleichen Masse muss auch der Ge-

halt des Bodensubstrates an freiem  $N_2$  sinken. Wird nun  $N_2$ -reiches metalimnisches Wasser über diese an  $N_2$  armen Bodenarealen hinaufgesogen, muss in diese ein  $N_2$ -Eintransport stattfinden, der recht effektiv ausfallen muss, da das Wasser in den heraufgepumpten Schichten sich in einer beständigen ausgleichenden Zirkulation befindet.

Hierzu muss eine  $N_2$ -Verarmung durch die metalimnische Einverleibung der früher beschriebenen das Metalimnion perforierenden durch den Wind hervorgerufenen Ausgleichsströme vom Epilimnion kommen. Diese können indessen nicht weit unter das Niveau reichen, wo die schaukelnde Wirkung der Winde auf den metalimnisch-hypolimnischen Schichtenkomplex aufhört. Dass wir mit der Existenz eines derartigen Austausches rechnen müssen, ergibt sich aus zwei Umständen. Teils hat die metalimnische Schicht, d. h. die Schicht, wo die  $N_2$ -Werte den Sättigungstemperaturen, den  $+4^\circ$  C-Punkt übersteigend, entsprechen, nur geringe Mächtigkeit; ganz sicher ist auch die mit grösserer Amplitude durch die Wirkung des Windes schaukelnde Schicht nur wenig mächtig, denn sonst würde das Metalimnion sogar während des Hochsommers sehr schnell herabgepresst werden. Ferner finden wir, dass der  $N_2$ -Wert namentlich im Okauchee sehr klein ist, nur wenig grösser als der Sättigungskoeffizient der aktuellen Temperatur der Schicht. Dies deutet in diesem Fall auf eine sehr intime Verbindung mit dem Epilimnion, was hier von speziellem Interesse ist, da wir gerade hier einen Fall haben, wo die Bodenkonfiguration eben die Eigentümlichkeit aufweist, dass in der Sprungschicht grosse Bodenareale anzutreffen sind. Damit steht auch der Umstand in Beziehung, dass im Okauchee ein metalimnisches  $O_2$ -Minimum vorhanden ist. Auch hier ist die in bezug auf den  $N_2$ -Gehalt schwach konzentrierte metalimnische Schicht wie sonst von geringer Mächtigkeit, was sich aus der früher angeführten Tabelle ergibt.

Hinsichtlich der Verteilung des  $N_2$  ist betreffs der Gül-

tigkeit der von mir früher entwickelten Gesichtspunkte über die Verteilung des  $O_2$  sowie der Berechnung seines Verbrauches mit Ausgangspunkt von einer hypolimnischen Primärkonstante folgendes zu beachten. Eine vollständige Konstanz in der Verteilung des  $N_2$  haben wir nicht konstatieren können, und doch können keine biologischen Prozesse angenommen werden, die den  $N_2$ -Gehalt in wesentlicherem Grade verändern könnten, weder nach oben noch nach unten durch Nitrifikationsprozesse oder Denitrifikationsprozesse. Wir haben eher mit physikalischen Faktoren zu rechnen, diese dürften aber kaum so beschaffen sein, dass ich gezwungen wäre, meine früher aufgestellte Auffassung über den Zusammenhang zwischen den Wärmetransport und die  $O_2$ -Veränderungen zu revidieren. Die ausgehend von der  $O_2$ -Primärkonstante berechneten absoluten  $O_2$ -Defizite sind, wie wir schon früher angenommen haben, dagegen biologisch verursacht. Natürlich muss auch der  $O_2$ -Gehalt einer Wasserschicht in der einen oder anderen Weise zum Bodensubstrat in Beziehung stehen, dies beruht aber meistens auf biologischen Ursachen, und deshalb bedeuten Verschiebungen in der Lage der Schichten zu Folge des Windes auch Verschiebungen in den biologischen Prozessen. Nur in den obersten Teilen der Sprungschicht, die der schaukelnden Wirkung des Windes ausgesetzt sind, können die Veränderungen der  $O_2$ -Konzentration in der einen oder anderen Richtung in gewissem, wenn gleich geringem Masse physikalisch bedingt sein. Von besonderem Interesse ist hierbei, dass dieser  $O_2$ -Nachuntertransport nicht direkt *beim Nachuntertransport von Wärme in das Hypolimnion zustandekommt, sondern bei den Kälte-transporten*, die zur Kompensation der Wärmetransporte einsetzen. Für die  $N_2$ -Verteilung lag die Erklärung der Konzentrationsveränderungen ausschliesslich auf physikalischem Gebiete, und die die  $N_2$ -Konzentration verändernden Faktoren sind offenbar nur in einer wenig mächtigen metalimnischen Schicht wirksam; siehe z. B. Green den 14.

VIII. 06 und Okauchee den 4. VIII. 05 und den 26. VII. 06. Im übrigen lag der stark dominierende Zug der  $N_2$ -Verteilung in dem Umstande, dass die  $N_2$ -Verteilung auf eine Schichtenstabilisierung des metalimnischen und hypolimnischen Schichtenkomplexes deutete, die schon vorhanden ist lange bevor dieses Stabilisierungsverhältnis in einer thermischen Schichtung zum Ausdruck kam. Wahrscheinlich ist diese Stabilisierung schon in allernächster Nähe der Temperatur von  $+4^\circ C$  zustande gekommen, obgleich auch die physikalischen Prozesse, die an einem  $N_2$ -Austransport von den darunterliegenden Wasserschichten arbeiten, ihre Tätigkeit in einem sehr frühen Stadium einsetzen. Alles in allem kann ich in der  $N_2$ -Verteilung keinen besonders komplizierenden Umstand finden, der meinen vom  $O_2$ -Verbrauch ausgehenden Berechnungen besondere Schwierigkeit bereiten würde.

Hinzugefügt soll werden, dass meine Untersuchung in diesem Punkte besonders darauf ausging, ob es mehr motiviert gewesen wäre, von den auf Grund der  $N_2$ -Werte berechneten Sättigungstemperaturen und den entsprechenden  $O_2$ -Absorptionskoeffizienten als Primärkonstanten auszugehen. Aber soweit ich finden kann, ist eine derartige Methode unmotiviert, da der  $N_2$ -Wert offenbar nicht vollkommen stabil, sondern progressiven Verschiebungen ausgesetzt ist. Hierzu kommen praktische Schwierigkeiten in bezug auf das Analysieren und ausserdem ein allzu spärliches Primärmaterial.

#### 9. Die Gasgehaltsverhältnisse in den Seen bei der thermischen Schichtenstabilisierung im Frühjahr.

Bisher haben wir uns bei allen jenen Umständen aufgehalten, die bei den Berechnungen in Betracht gezogen werden mussten, wenn wir von der hypolimnischen Primärkonstanten, unter Rücksichtnahme auf den  $O_2$ -Stoffwechsel und damit auch auf den allgemeinen Stoffwechsel,

ausgegangen sind. Wir haben uns bisher so gut wie ausschliesslich mit dem Problem beschäftigt, wie und in welcher Weise die absoluten  $O_2$ -Defizite Veränderungen erfahren könnten, hierbei aber so gut wie ausschliesslich Veränderungen *nach der Schichtenstabilisierung* in Betracht gezogen. Wir haben uns namentlich mit allen jenen Umständen beschäftigt, die  $O_2$ -Verluste infolge einer eventuellen verspäteten Schichtenstabilisierung verursachen könnten und hierbei gefunden, dass keine Verspätung in der Schichtenstabilisierung existiert, sondern die eventuellen Veränderungen müssen ein bereits stabilisiertes Schichtensystem treffen. Ich habe bei meinen Analysen gefunden, dass hinsichtlich der metalimnischen und hypolimnischen  $O_2$ -Verteilung diese Veränderungen von biologischer Art sein müssen und damit für die hypolimnische Primärkonstante und die mit dieser als Ausgangspunkt berechneten absoluten  $O_2$ -Defizite ihren vollen und für uns besonders bedeutungsvollen biologischen Wert haben.

In bezug auf den  $O_2$ -Gehalt des Wassers ist also nach Erreichung der Temperatur  $+4^\circ C$  kaum an physikalische Verluste zu denken, dagegen könnte die Vermutung sehr nahe liegen, dass vollkommene Sättigung entsprechend der  $+4^\circ C$ -Temperatur recht selten sei. Denn im Frühjahr kommt ein vollkommener  $O_2$ -Ausgleich zwischen Atmosphäre und Wasservolumen nur im Intervall  $0 \rightarrow +4^\circ C$  zustande, dessen Umfang übrigens in mehr oder weniger hohem Grade reduziert sein kann, wenn die Temperatur des Wasservolumens während des Winters gestiegen ist, was in der Regel zutrifft (ALSTERBERG 1928). Dieses Steigen kann bis  $+4^\circ C$  oder sogar darüber gehen, wenngleich dies selten ist; dann ist aber das Intervall  $= 0$ . Jedenfalls wird die mischende Dynamik im gleichen Masse ineffektiv, wenn ausserdem die Windwirkung ausgeschlossen ist. Oft kommt es vor, dass die Frühjahrszirkulation ausbleibt oder unvollständig wird, so in kleineren, geschützt liegenden Seen. Die Konvektion allein kann jedenfalls als

O<sub>2</sub>-Transporteur nur wenig ausrichten, sie muss wom Wind als wassermischendem Faktor unterstützt werden.

Als Beispiel für derartige Seen mit einer unvollständigen Frühjahrszirkulation kann ich den früher genannten Odensee anführen, der ja durch seine Lage und seine Morphologie zu einem derartigen Zustand der Verhältnisse prädestiniert ist. Der See liegt 60 m über dem Meeresniveau. Die erste hier angeführte Serie wurde am 16. März 1927, nicht lange vor dem Eisbruch genommen, die zweite am 18. Mai des gleichen Jahres. Während dieser ganzen Zeit ist der See eisfrei gewesen. Die Serien wurden in Übereinstimmung mit früher mitgeteilter Technik (ALSTERBERG 1928) genommen, werden hier aber nicht ausführlich referiert. Ich habe hier nur die Profundalserien der beiden Fälle ausgewählt. Die Märzserie wurde bei Sonnenschein genommen, während die Witterung bei der Entnahme der Maiserie für diese Jahreszeit ungewöhnlich kalt war; ab und zu kam eine Schneehö. Wie gewöhnlich bedeuteten die Winde in der tiefen Senke wenig. Die Korrigierungen der festgestellten O<sub>2</sub>-Werte zum Meeresniveau sind mit Anwendung der schon angeführten Formel  $\log k = \log k_1 - \frac{h}{18400}$  gemacht.

Im Verlaufe des Frühjahrs ist offenbar ein O<sub>2</sub>-Quantum in die Tiefe transportiert worden (siehe die Werte des O<sub>2</sub>-Gehalts), aber dieses war keineswegs genügend gross um allgemeine Sättigung herbeizuführen und namentlich gegen die Tiefe ist das O<sub>2</sub>-Defizit gross. Ein weiterer Nach-  
 untentransport von Bedeutung ist ferner nach dem Zeitpunkt für diese letztere Serie nicht zu erwarten, denn nun ist die Schichtung offenbar schon vor langem stabilisiert geworden. Dass die Frühjahrszirkulation in derartigen kleinen Seen unvollständig ist, wurde übrigens auch von BIRGE und JUDAY (1911, S. 28, 29 u. 48) beobachtet. Ihre Erklärung des Phänomenes stimmt mit meinen Gesichtspunkten überein. In derartigen Fällen können wir natürlich zwecks

Tab. VII.

M ä r z s e r i e				M a i s e r i e			
Tiefe m	Temp. + °C	O <sub>2</sub> -Gehalt, ccm O <sub>2</sub> per l	O <sub>2</sub> -Werte auf das Meeresniveau korrigiert, ccm per l	Tiefe m	Temp. + °C	O <sub>2</sub> -Gehalt, ccm O <sub>2</sub> per l	O <sub>2</sub> -Werte auf das Meeresniveau korrigiert, ccm per l
0.0.....	4.4	8.08	8.14	0.0.....	10.1	7.93	7.99
3.8.....	4.4	7.86	7.92	3.0.....	10.0	8.17	8.23
7.4.....	4.2	6.69	6.74	5.0.....	8.0	8.92	9.00
9.0.....	4.2	6.37	6.42	9.0.....	6.4	6.37	6.42
13.1.....	4.2	5.94	5.99	12.9.....	5.8	5.02	5.06
14.9.....	4.2	4.36	4.39	17.0.....	5.5	3.23	3.25
18.4.....	4.2	0.40	0.40	20.5 (Grund)	5.5 <sup>1</sup>	2.83	2.85
19.4 (Grund)	4.2	0.22	0.22				

O<sub>2</sub>- und Temperaturserien vom Odensee 1927.

<sup>1</sup> Aus gewissen Gründen ist klar, dass die Temperatur der Maiseerie nicht ganz korrekt bestimmt ist. Das verwendete Thermometer ist eben fehlerhaft gewesen und die ganz sicher unrichtige Skala ist nie berichtigt worden, da es kurz nach der Maiseerie zerbrach.

Berechnung des Stoffwechsels nicht von einer bestimmten Konstanten ausgehen, sondern wir müssen von den Ergebnissen der auf einen geeigneten Zeitpunkt verlegten  $O_2$ -analytischen Serien ausgehen. Dieser Typus von Frühjahrszirkulation dürfte indessen recht selten sein.

In grösseren Seen mit genügend offenen Flächen kann man dagegen eine vollständige Zirkulation mit damit verbundenem  $O_2$ -Stoffwechsel erwarten. Ich will hierzu als Beispiel eine Frühjahrsreihe von dem vorher erwähnten Ivösee anführen, den ich früher in einer anderen Abhandlung (ALSTERBERG 1927) beschrieben habe. Dieser See liegt 7 m über dem Meeresniveau. Diese Serie wurde mit der früher benutzten Methodik am 21. März 1927 entnommen. Die Eisdecke ist diesen Winter sehr schwach gewesen. Es herrschte schönes und ruhiges Wetter. Lufttemp. + 4.6° C.

Tab. VIII.

Tiefe m	Temp. — °C	$O_2$ -Gehalt, ccm per l	$O_2$ -Werte, auf Meeresniveau korrigiert, ccm per l	$O_2$ -Absorptions- koeffizient, ccm per l	$O_2$ -Defizit, ccm per l
0.0	3.5	9.18	9.19	9.38	— 0.19
12.6	3.2	9.35	9.36	9.45	— 0.09
22.0	3.2	—	—	9.45	—
37.0	3.2	9.35	9.36	9.45	— 0.09
48.5	3.1	9.21	9.22	9.48	— 0.26

$O_2$ - und Temperaturserie vom Ivösee 1927.

Hier in diesem nährstoffarmen See ist die Sättigung offenbar sehr vollständig und liegt ganz in der Nähe der theoretischen Werte für die Absorptionskoeffizienten des  $O_2$ , wie sie den aktuellen Temperaturen entsprechen. In einem derartigen Fall kann also gegen meine Art der Berechnung nichts eingewendet werden. Wahrscheinlich dürfte bei der Frühjahrszirkulation in der Regel vollkommene Sättigung zustande kommen, was demnach den Normalfall darstellen dürfte. Die Profundalwerte erscheinen in den

allermeisten Fällen, so auch in den von BIRGE und JUDAY untersuchten Seen in Wisconsin, allerdings schon zeitig im Frühjahr viel zu niedrig, aber in der Regel dürfte es sich hierbei nicht um eine unvollständige Sättigung infolge einer defekten Frühjahrszirkulation handeln, sondern um einen simultanen mit der Sättigung arbeitenden  $O_2$ -Verbrauch. Nur in gewissen Fällen haben wir es mit einer defekten Frühjahrszirkulation zu tun, so z. B. im Odensee, wo das  $O_2$ -Defizit auch besonders gross wird.

Aber eine Prüfung des Ivösees hinsichtlich der  $O_2$ -Verteilung ergibt, dass noch eine andere Frage von der Tagesordnung abgeführt werden kann. Denn sobald ich hier habe zeigen können, dass die  $O_2$ -Verteilung im Frühjahr im Temperaturabschnitt  $0 \rightarrow +4^\circ C$  annähernd den aktuellen Temperaturen entspricht, ist damit auch dargetan, dass wir unter normalen Verhältnissen nicht zu erwarten haben, dass  $O_2$ -Konzentrationen in das System sich einschleichen können, die grösser als die Primärkonstante sind. Man könnte den Verdacht hegen, dass im Temperaturintervall  $0 \rightarrow +4^\circ C$  infolge der grösseren Absorptionskoeffizienten ein  $O_2$ -Quantum eintransportiert werden könnte, das der See dann nicht vor dem Eintritt in das Stadium der Sommerstratifikation abgeben könnte. Offenbar ist die  $O_2$ -ausgleichende Zirkulation gerade beim  $+4^\circ C$ -Punkt sehr vollständig und effektiv, was auch, wie wir eben gefunden haben, in der hypolimnischen  $N_2$ -Verteilung zum Ausdruck kommt. Hier ist der thermisch bedingte Mischungswiderstand am geringsten, gleichzeitig wie diese Temperatur offenbar *einen längeren Zeitabschnitt* umfasst als irgend eine andere (vgl. auch hier S. 300 u. 301).

#### 10. Die epilimnischen Primärkonstanten.

Bisher haben wir die hypolimnische Primärkonstante des Sommers behandelt und hierbei gefunden, dass ihre Berechnung glücklicherweise eine sehr einfache Sache ist.

Und das ist ein fundamentaler Umstand, denn gerade der hypolimnische Stoffwechsel ist für den See normierend; dies soll in besonderen Abhandlungen gezeigt werden. Anders liegen die Verhältnisse für das Epilimnion, denn dieses ist von der Atmosphäre nicht abgeschlossen, sondern steht mit ihr in beständigem Kontakt. Aus diesem Grunde werden hier die  $O_2$ -Verhältnisse vor allem durch diesen Umstand beherrscht. Allerdings können hier infolge der Assimilation des Phytoplanktons Übersättigungen auftreten, oder es kann durch den Stoffwechsel von Tieren und Bakterien zu Defiziten kommen, aber diese Einflüsse in der einen oder anderen Richtung werden doch um den  $O_2$ -Absorptionskoeffizienten des Wassers balanzieren, und dieser wird von der aktuellen Temperatur des Wassers bestimmt. Es sind die aktuellen Defizite, die hier normierend werden, denn eine Diskussion mit Ausgangspunkt von z. B. der Temperatur von  $+4^\circ C$  muss wenig ergiebig ausfallen. Insofern ist das Problem einfach.

Auf Grund der Tabelle IX zu urteilen besteht immer eine  $N_2$ -Übersättigung. Dass es sich so verhält, hat eine dynamische Ursache. Im Frühjahr ist der  $N_2$ -Gehalt überall hoch, da in dieser Zeit eine durchgreifende Zirkulation einsetzt. Wie wir sehen werden, ist der  $N_2$ -Gehalt auch vor dieser Zirkulation sehr hoch, was den ganzen Winter hindurch der Fall ist. Dann folgt die Sommerstratifikation mit einer namentlich im Epilimnion steigenden Temperatur. Das Epilimnion muss nun  $N_2$  abgeben, und dieser Exspirationsprozess ist offenbar nicht allzu energisch, sondern die Temperatursteigerung eilt ihm etwas voran. Nun könnte man glauben, dass wir im Herbst das Gegenteil zu sehen bekommen werden; das ist aber nicht der Fall. Wir gewahren keine  $N_2$ -Untersättigungen. Im Herbst wird die Sprungschicht gleichzeitig mit dem Sinken der Temperatur mehr und mehr in das, wie wir früher gesehen haben,  $N_2$ -reiche Hypolimnion herabgemeißelt. Aber während der  $N_2$ -Gehalt des Hypolimnions gegen  $+4^\circ C$  stabilisiert war, wird

die im Herbst erfolgende epilimnische Einverleibung bei höherer Temperatur stattfinden, da das Hypolimnion während des Sommers auch eine Erwärmung erfahren hat. Das zufolge der Temperaturerniedrigung von Beginn an wenig  $N_2$ -untersättigte epilimnische Wasser wird hierbei mit so grossen Mengen übersättigtem hypolimnischem Wasser gemischt werden, dass der  $N_2$ -Gehalt im Ganzen eine Übersättigung aufweist.

Aber so viel zeigen die Werte der Tabelle, dass wir hinsichtlich des epilimnischen  $N_2$ -Gehaltes am besten mit der aktuellen Temperatur als Norm rechnen müssen. Und das Gleiche muss auch offenbar in bezug auf den  $O_2$ -Gehalt der Fall sein. Es ist jedoch wichtig, sich daran zu erinnern, dass wir in bezug auf das Epilimnion und die dortigen  $O_2$ -Verhältnisse uns keineswegs so auf die aktuellen Temperaturen als Primärkonstanten verlassen können, wie dies betreffend die hypolimnische Primärkonstante der Fall gewesen ist, denn auf Grund der Schwankungen des  $N_2$ -Gehaltes zu urteilen kommen Abweichungen in verschiedener Richtung vor, und an diesen Abweichungen wirken sowohl physikalische wie physiologische Momente mit. Zu beachten ist ferner, dass auch das Epilimnion ab und zu, und zwar während längerer Zeiten, thermisch geschichtet sein kann. Dies ist namentlich während des Hochsommers in kleinen, gegen Winde gut geschützten Seen der Fall. So fand ich im Odensee in einer Serie am 20. Juli 1926, dass die Temperatur von der Oberfläche aus, wo sie  $+22.7^\circ C$  betrug, bis zur Tiefe von 4 m auf  $+17.0^\circ C$  sank, also in einem Niveauintervall, das doch offenbar epilimnisch war. Aus diesem Grunde dürfen die Proben aus den verschiedenen epilimnischen Schichten nicht in gleicher Weise bewertet werden. Dies kann hier jedoch nicht in den Einzelheiten besprochen werden, da hierfür als Grundlage dienende Daten nur allzu spärlich zur Verfügung stehen.

See	Höhe über dem Meer m	Zeitpunkt d. Beobachtung	Tiefe m	Wassertemp. +°C	N <sub>2</sub> -Gehalt, cem per l	N <sub>2</sub> -Werte auf das Meeresniveau korrigiert, cem per l	Sättigungstemp. laut WINKLER +°C
Beasley .....	244	{ 16. VIII. 05	0	23.2	11.5	11.9	21.5
		{ » » »	3	21.5	12.0	12.5	18.5
		{ » » »	5	18.4	13.3	13.7	13.5
Elkhart .....	282	{ 9. VIII. 06	0	23.3	12.6	13.1	15.5
		{ 26. VI. 06	0	21.1	12.3	12.7	17.5
Garvin.....	266	{ 27. VII. 06	0	24.2	11.9	12.3	19.5
		{ 20. VIII. 06	0	23.0	11.6	12.0	21.0
Green .....	278	{ » » »	10	20.7	12.8	13.3	15.0
		{ 20. IV. 06	0	5.1	18.6	19.2	0.0
Mendota .....	259	{ 25. V. 06	0	17.0	14.6	15.1	8.5
		{ 11. VI. 06	0	19.1	13.1	13.5	14.0
Mouse .....	267	{ » » »	5	18.7	13.2	13.6	13.5
		{ 18. VI. 06	0	21.9	13.2	13.6	13.5
Nagawicka ...	271	{ » » »	5	18.0	13.9	14.4	11.0
		{ 17. VII. 06	0	23.3	12.5	12.9	16.5
North (east p)	273	{ » » »	8	22.1	12.5	12.9	16.5
		{ 27. IX. 06	0	19.8	13.1	13.5	14.0
Okauchee ...	266	{ » » »	12	19.5	12.7	13.1	15.5
		{ 1. VIII. 06	0	23.4	12.1	12.5	18.5
Otter .....	244	{ 30. VII. 06	0	23.0	12.5	12.9	16.5
		{ 4. VIII. 05	0	23.8	11.8	12.2	20.0
		{ 15. X. 05	0	22.4	11.9	12.3	19.5
		{ » » »	8	14.7	13.6	14.1	12.0
		{ » » »	10	14.7	13.5	14.0	12.5
		{ » » »	12	15.7	13.4	14.0	12.5
		{ 26. VII. 06	0	24.2	13.6	14.1	12.0
		{ 20. VIII. 06	0	26.7	11.9	12.3	19.5
					11.9	12.3	19.5

Epilimnische N<sub>2</sub>-Verteilungen in nordamerikanischen Seen nach BIRGE und JUDAY (1911).

## 11. Die Primärkonstanten der Winterstratifikation.

Hinsichtlich der Konstanten des Sommers gilt, dass das Seevolumen in zwei Strata geteilt ist, jedes mit seinem besonderen Regim. In bezug auf die Schichtung während des Winters in eisbedeckten Seen liegen die Verhältnisse anders, denn in diesem Falle haben wir bei den Berechnungen, wenn es sich um die Ermittlung des  $O_2$ -Verbrauches handelt, vom ganzen Seevolumen als eine Einheit auszugehen, denn der ganze See bildet im grossen betrachtet ein einheitliches Strömungssystem (ALSTERBERG 1928). Aber es fragt sich nun, ob die thermische Stratifikation beim Belegen mit Eis von solcher Beschaffenheit ist, dass wir berechtigt sind von einem einzigen chemischen Ausgangspunkt auszugehen.

Vor dem Belegen mit Eis bewegt sich die Thermik zwischen dem Temperaturintervall  $+4 \rightarrow 0^\circ C$ . Bei  $+4^\circ C$  ist das Wasser am schwersten, und man würde annehmen können, dass unmittelbar vor der Bildung der Eisdecke eine Temperaturskala nach unten von  $0^\circ$  an der Oberfläche und  $+4^\circ C$  unten am Boden vorhanden sein soll. Nun ist aber Folgendes zu beachten.

Man würde gegen meine Berechnung des Mittelwertes für die  $N_2$ -Konzentration einige Einwände machen können. Es ist besonders deutlich, dass der  $N_2$ -Wert auf die  $0^\circ C$ -Temperatur (= 18.5 ccm  $N_2$  per l bei 760 mm Druck) eingestellt ist, er ist in der Tat sogar etwas höher, d. h. die Temperatur sollte bei der Gelegenheit der Sättigung unter  $0^\circ C$  gelegen sein. Über die Diskrepanz kann ich mich nicht näher aussprechen, es ist aber offenbar, dass die Norm *in allernächster Nähe von  $0^\circ C$  liegt*. Und auf Grund des Verhaltens des  $N_2$  schliesse ich darauf, dass auch das  $O_2$ -Regim dasselbe sein muss. Hier möchte ich noch beifügen, dass anzunehmen ist, dass auch die früher angeführten  $N_2$ -Werte zu hoch sind. Es steht jedoch auch mit Rücksicht auf diese Komplikation fest, dass auch nach

Tab. X.

See	Höhe über dem Meer m	Zeitpunkt d. Beobachtung	N <sub>2</sub> -Gehalt ccm per l	N <sub>2</sub> -Werte auf das Meeresniveau korrigiert, ccm pr l	Sättigungstemp. laut WINKLER + ° C
Green.....	278	15. II. 06	18.6	19.3	< 0
		26. I. 06	19.2	19.8	< 0
		12. II. 06	19.4	20.0	< 0
Mendota ....	259	25. II. 06	19.1	19.7	< 0
		8. III. 06	19.3	19.9	< 0
		29. III. 06	19.8	20.6	< 0
Nagawicka..	271	22. II. 06	19.3	20.1	< 0
		17. III. 06	19.4	20.1	< 0

N<sub>2</sub>-Verteilungen im Winter in nordamerikanischen Seen. Die angeführten Zahlen repräsentieren Mittelwerte von den von BIRGE und JUDAY (1911) festgestellten Primärwerten.

einer in entsprechender Weise durchgeführten Reduktion die erörterten Verhältnisse deutlich hervortreten.

In diesem Falle will ich die Rolle des Eises etwas eingehender besprechen. Auf Grund des oben Angeführten habe ich vorausgesetzt, dass es die Rolle einer gassperrenden Schicht spielt, die das Wasser von der Atmosphäre trennt. Diese Frage ist meines Wissens bisher nie untersucht worden, weshalb ich in diesem Zusammenhang die Ergebnisse einiger weniger Experimente mitteilen will, mit denen ich klarzulegen versucht habe, ob das Eis einen Gasaustausch vermitteln kann. Hierbei bin ich zu dem Resultat gekommen, dass eine Diffusion von O<sub>2</sub> durch eine Eisdecke physikalisch unmöglich ist. Das Eis selbst vermag nämlich keinen O<sub>2</sub> zu absorbieren, wenigstens nicht in nennenswerten Quantitäten.

Bei der Ausführung dieser Experimente ging ich nach verschiedenen Prinzipien zuwege. Zu Beginn bestimmte ich direkt den O<sub>2</sub>-Gehalt des Eises. Hierbei ging ich von stark O<sub>2</sub>-angereichertem Wasser aus, das in WINKLER-Flaschen von bestimmtem Volumen und Gewicht gefüllt wurde. Diese

wurden darauf ins Freie gestellt, wobei der Inhalt zu Eis gefror. Die Versuche wurden im Januar 1923 ausgeführt, wo die Temperatur besonders während der Nacht sehr niedrig war. Bei der Analyse wurde das noch nicht gefrorene Wasser ausgegossen, worauf die Flasche mit ihrem Inhalt eiligst gewogen wurde. Darauf wurde dieselbe neuerdings mit Wasser von bekanntem  $O_2$ -Gehalt sowie den gebräuchlichen WINKLER-Reagenzien gefüllt und in Wasser von normaler Temperatur gestellt, bis das Eis geschmolzen war. Diese letztere Prozedur war notwendig, denn beim Schmelzen des Eises findet eine starke Kontraktion des Inhaltes statt, wobei Luft eingesogen und schwere Fehler verursachen würde. Von aussen eingesogenes Wasser bedeutet weniger, und ausserdem konnte man ja bei den Berechnungen die hierbei hinein gelangten  $O_2$ -Mengen berücksichtigen, da das spez. Gew. des Eises bekannt ist. Es wurden auch Versuche ausgeführt, wobei ich von Wasser mit anderen  $O_2$ -Gehalten ausging.

Hier sollen einige derartige Werte tabellarisch aufgestellt mitgeteilt werden. Das in die Flasche zum Eis gefüllte Wasser war Wasserleitungswasser und enthielt 6.3 ccm  $O_2$  per l.

Tab. XI.

Art des Wassers	$O_2$ -Menge im Wasser, ccm pr kg.	$O_2$ -Menge im Eis, ccm per kg.
Ausgekochtes Wasser .....	0.9	0.5
Wasserleitungswasser .....	4.9	0.6
$O_2$ -angereichertes Wasser.....	14.6	1.2

$O_2$ -Verteilungen im Eis.

Das Verfahren war mit mehreren grossen Fehlern behaftet, und deshalb variieren auch die Werte. Beim Ausgiessen des Wassers, das teilweise zu Eis gefroren war, wurden alle Poren des Eises mit atmosphärischer Luft

gefüllt; ferner schmolz das Eis unter den Vorbereitungen zu der Analyse etwas an der Oberfläche, und vom Schmelzwasser wurde natürlich etwas  $O_2$  aus der Luft aufgenommen. Ausserdem waren selbstverständlich auch Poren vorhanden, die mit dem ursprünglichen unter diesen Verhältnissen noch mehr  $O_2$ -angereichertem Wasser gefüllt waren<sup>1</sup>. Wir können unter Berücksichtigung aller dieser Fehlerquellen, die alle zu einer Erhöhung der Werte für den  $O_2$ -Gehalt des Eises beitragen müssen, den Schlusssatz ziehen, dass eine feste Eismasse keinen  $O_2$  enthält, mag sie auch aus  $O_2$ -reichem Wasser ausgeschieden worden sein. Und es ist klar, dass wenn das Eis keinen elementaren  $O_2$  zu lösen imstande ist, können auch die Diffusionsprozesse keinen  $O_2$  durch dasselbe hindurchtransportieren.

Zur Untersuchung der abschliessenden Bedeutung des Eises habe ich auch ein anderes Verfahren benutzt. Hierbei bin ich zu Resultaten gekommen, die mit den mit der vorigen Methode erhaltenen Werten übereinstimmen. Hierbei ging ich von Wasser mit bekanntem Gasgehalt aus. Dieses wurde in Glasschalen gefüllt, die dann der Winterkälte ausgesetzt wurden, wobei die Oberfläche bald mit Eis bedeckt war. Nach einiger Zeit, etwa  $\frac{1}{2}$  Tag, wurde der  $O_2$ -Gehalt des noch nicht gefrorenen Wassers bestimmt. Ich werde hier einige Werte mitteilen (vgl. Tab. XII).

Dieses Resultat zeigt, dass der  $O_2$ -Gehalt des Wassers zugenommen hat, aber keineswegs infolge dessen, dass durch das Eis Luft hineintransportiert worden ist. Eine solche Annahme wäre fehlerhaft, denn das würde bedeuten, das  $O_2$  — wenigstens im letzteren Fall — in der Richtung gegen den grösseren Druck diffundiert wäre. Die  $O_2$ -Anreicherung ist dadurch zustande gekommen, dass der von

<sup>1</sup> Es dürfte indessen mit Ausgangspunkt von diesem Verfahren sehr leicht sein, vollkommen korrekte Werte zu erhalten. Bedingung ist nur eine gewisse Verfeinerung der Methodik und geeignetere Laboratoriumseinrichtung. Für die obige Erörterung genügen jedoch meine Werte.

Tab. XII.

Versuch	O <sub>2</sub> -Gehalt vor dem Gefrieren, cem O <sub>2</sub> per l	O <sub>2</sub> -Gehalt nach dem Gefrieren, cem O <sub>2</sub> per l
1	5.0	8.2
2	13.9	18.6

O<sub>2</sub>-Verteilungen im Wasser beim Gefrieren.

Beginn an im Wasser vorhandene O<sub>2</sub> beim Gefrieren abgeschieden worden ist, ganz in gleicher Weise wie Salze und andere Bestandteile abgeschieden werden. Bei der Zunahme der Dicke des Eises nach unten wird der aus dem Eis ausgeschiedene O<sub>2</sub> nach und nach an das darunter befindliche Wasser abgegeben. Ein Transport nach oben kommt dagegen von einer eisbedeckten Wasseroberfläche aus nicht in Frage. Durch das absperrende Vermögen des Eises wird eine Wasseransammlung gezwungen nur mit dem O<sub>2</sub> auszuhalten, der im Wasser vor der Eisbildung vorhanden war oder der eventuell durch die Assimilationsprozesse überdies chemisch gebildet werden kann.

## 12. Die Primärkonstanten während den Zirkulationsperioden.

Früher habe ich die Gasgehaltsverhältnisse in den Seen gleich *im Temperaturabschnitt*  $+4^{\circ}$  (im Frühling als Ausgangspunkt für den O<sub>2</sub>-Haushalt des Sommers) und  $0^{\circ}$  (im Herbst als Ausgangspunkt für den O<sub>2</sub>-Haushalt des Winters) behandelt. Hier will ich dagegen *die ganzen Intervalle*  $0 \rightarrow +4^{\circ}$  C (im Frühling) und umgekehrt (im Herbst) als solche ein wenig erwähnen.

Während des Frühjahres und Herbstes im Temperaturintervall  $0 \rightarrow +4^{\circ}$  C und umgekehrt befindet sich die ganze Wassermasse eines Sees von normaler Beschaffenheit in Zirkulation. Das ganze Wasservolumen befindet sich nun in einem epilimnischen Status. Deshalb ist auch zu er-

warten, dass die aktuellen Temperaturen den Umfang der  $O_2$ -Absorption bestimmen. Und es ist ja tatsächlich dieser Umstand, der eine Voraussetzung für die Existenz gewisser Konstanten bilden muss, von denen wir bei der Berechnung des  $O_2$ -Haushaltes während des Sommers und Winters ausgehen können. Wichtig ist dabei der Umstand, dass der dem Temperaturintervall  $0 \rightarrow +4^\circ C$  und vice versa entsprechende Zeitabschnitt von relativ langer Dauer sein muss, wozu kommt, dass nun auch die atmosphärischen Verhältnisse besonders instabil sind.

Für die Zirkulation des Frühjahres habe ich eine Serie über die  $O_2$ -Verteilung im Ivösee (Tab. VIII) während dieses Temperaturintervalls schon angeführt, wobei offenbar ist, dass der  $O_2$ -Gehalt dem theoretischen Werte sehr nahe liegt. Das Defizit kann darauf beruhen, dass der  $O_2$ -Verbrauch einen gewissen, wenngleich sehr geringen Vorsprung hat. Von entsprechendem Temperaturintervall im Herbst habe ich keine Serie von diesem See. Und leider muss ich beifügen, dass bei einer Prüfung solcher Wertangaben in der Literatur immer zu berücksichtigen ist, dass durch Mangelhaftigkeiten in den benutzten Bestimmungsmethoden besonders in der Titerstellung (cfr. ALSTERBERG 1925) die Sicherheit nicht jeder Kritik erhaben ist.

Nur in dem Fall, wenn der See vollkommen windgeschützt liegt, gestaltet sich die Zirkulation weniger effektiv (vgl. Tab. VII). Diese Umstände gelten aber nur ausnahmsweise und spielen für die allgemeine Gültigkeit der hier benutzten Berechnungsprämissen keine Rolle. Sie besitzen nur Bedeutung, wenn es sich darum handelt, die Hydrodynamik der Seen klarzulegen.

### Zusammenfassung

1. Für die Berechnung des Stoffwechsels der Seen ist es von Bedeutung, den  $O_2$ -Haushalt zu kennen.
2. Diesen lernen wir nicht nur durch die Bestimmung des bei der Gelegenheit der Untersuchung vorhandenen  $O_2$ -Gehaltes kennen.

3. Direkt unrichtig ist die Methode, auf den Umfang des Stoffwechsels aus den  $O_2$ -Defiziten zu schliessen, wenn diese aus der Differenz zwischen dem vorhandenen  $O_2$ -Gehalt und dem Sättigungskoeffizienten berechnet worden ist, der der zur gleichen Zeit vorhandenen Temperatur entspricht (= das aktuelle  $O_2$ -Defizit).

4. Die Temperatur- und Gasgehaltsveränderungen brauchen nämlich keineswegs immer parallel zu verlaufen.

5. Dies ist z. B. nicht der Fall während des Sommers in den hypolimnischen Wasservolumina, die fast vollständig von der Atmosphäre abgeschlossen sind.

6. Bei der Berechnung des Sommerstoffwechsels im Hypolimnion soll von dem  $+4^\circ C$  entsprechenden  $O_2$ -Sättigungskoeffizienten ausgegangen werden (= 9.26 ccm  $O_2$  per l).

7. Dieser Wert soll mit Rücksicht auf die Höhenlage des Sees über dem Meeresniveau korrigiert werden. Die Formel ist:

$$\log k = 0,96661 - \frac{h}{18400}$$

$k$  = die korrigierte Koeffizient in ccm  $O_2$  per l Wasser.

$h$  = die Lage der Wasseroberfläche des Sees in m über der Meeresoberfläche.

8. Fast alle Veränderungen, die diesen treffen, sind von biologischer Art, während dagegen physikalisch bedingte Veränderungen fast ausgeschlossen sind.

9. Die Temperaturerhöhung im Hypolimnion der Seen während des Sommers erfolgt durch direkte Einstrahlung von Wärme und Licht, wobei ausserdem die Winde durch ein Versetzen des hypolimnischen Schichtenkomplexes in schaukelnde Bewegung in hohem Grade zu einem Transport der Wärme nach unten beitragen.

10. Eine Einnischung von erwärmtem, von oben herstammendem Wasser kommt nur in sehr geringem Grade in Frage.

11. Die Sprungschicht bildet primär eine scharfe Linie zwischen Epi- und Hypolimnion und ihre Lage wird durch die Wirkung der Wärmeeinstrahlung und den »delaminierenden« Effekt der Winde bestimmt.

12. Im Epilimnion soll man bei den Berechnungen der Veränderungen der  $O_2$ -Konzentration dagegen von den entsprechenden  $O_2$ -Absorptionskoeffizienten der aktuellen Temperaturen ausgehen, die in diesem Falle in hohem Grade normierend sind. Die allgemeine Formel für die Höhenlagekorrigierung ist in diesem Fall:

$$\log k = \log k_1 - \frac{h}{18400}$$

$k_1$  = die  $O_2$ -Absorptionskoeffizienten des Wassers der aktuellen Temperaturen bei 760 mm Hg.

$k$  und  $h$  wie in der vorher angeführten Formel.

13. Bei der Berechnung des Stoffwechsels im Winter soll dagegen vom  $O_2$ -Gehalt ausgegangen werden, der dem Sättigungskoeffizient bei  $0^\circ C$  entspricht (= 10,29). Die Formel für die Höhenlagekorrigierung ist:

$$\log k = 1,01242 - \frac{h}{18400}$$

14. Das Eis wirkt, wie Versuche zeigen, als eine hermetisch abschliessende Schicht, die das Wasservolumen von der Atmosphäre trennt.

15. Während der Zirkulationsperioden im Frühjahr und Herbst, also während des Temperaturintervalls  $0 \rightarrow +4^\circ C$  und umgekehrt, gilt hinsichtlich der  $O_2$ -Verhältnisse des Epilimnions, dass der  $O_2$ -Gehalt in einem direkten Verhältnis zu den herrschenden Temperaturen steht; die diesen entsprechenden Sättigungskoeffizienten werden also nach entsprechender Höhenlagekorrigierung zu Primärkonstanten.

### Literaturverzeichnis.

- ALSTERBERG, G., Die Nahrungszirkulation einiger Binnenseetypen. Arch. f. Hydrobiol. Bd. 15, 1924.
- , Über Jodidanalyse und neue Einstellungsmethoden für Permanganat- und Hyposulfitlösungen. Biochem. Zeitschrift. Bd. 166, 1925.
- , Die Winklersche Bestimmungsmethode für in Wasser gelösten, elementaren Sauerstoff sowie ihre Anwendung bei Anwesenheit oxydierbarer Substanzen. Ibid. Bd. 170, 1926.
- , Die Sauerstoffschicht der Seen. Botaniska Notiser, Lund 1927.
- , Neue Beiträge zur Sauerstoffschichtung der Seen. Gleerupska Univ.-Bokhandeln 1928.
- , Über das aktuelle und absolute  $O_2$ -Defizit der Seen im Sommer. Botaniska Notiser, Lund 1929.
- BIRGE, E. A., An unregarded factor in lake temperatures. Transactions of the Wisconsin Acad. of Sciences, Arts, and Letters Vol. 16, 1910.
- , The heat budgets of American and European Lakes. Ibid. Vol. 18 P. I, 1915.
- , The work of the wind in warming a lake. Ibid. Vol. 18 P. II, 1916.
- u. JUDAY, C., The inland lakes of Wisconsin; the dissolved gases of the water and their biological significance. Wisconsin geological and natural History Survey Bull. no. 22, Sc. Series nr. 7. Madison 1911.

- BIRGE, E. A. u. JUDAY, C., A limnological study of the Finger Lakes. Bull. of the Bureau of Fisheries Vol. 32, 1912.
- , —, Further limnological observations on the Finger Lakes of New-York. Ibid. Vol. 37, 1919—1920.
- , —, u. MARCH, K. W., The temperature of the bottom deposits of Lake Mendota. Transactions of the Wisconsin Acad. of Sciences, Arts, and Letters Vol. 23, 1928.
- BRÖNSTED, J. N. u. WESENBERG-LUND, C., Chemisch-physikalische Untersuchungen der dänischen Gewässer. Internat. Revue der ges. Hydrobiol. und Hydrographie Bd. 4, 1911—1912 (Abhandlung 1911 publiziert).
- EBLER, E., Art. »Heliumgruppe«. In: Handwörterbuch d. Naturwissenschaften Bd. 5, 1914.
- EKMAN, SVEN, Die Bodenfauna des Vättern, qualitativ und quantitativ untersucht. Internat. Revue der ges. Hydrobiol. und Hydrographie Bd. 7, 1915—1916 (Abhandlung 1915 publiziert).
- HALBFASS, W., Grundzüge einer vergleichenden Seenkunde. Berlin 1923.
- HAMBERG, A., Dichteunterschiede und Temperaturverteilung hauptsächlich der Binnenseen. Petermanns Mitteilungen 57. Bd., 1911.
- JUDAY, C., Limnological studies on some lakes in Central America. Transactions of the Wisconsin Acad. of Sciences, Arts, and Letters Vol. 18 P. 1, 1915.
- KNAUTHE, K., Das Süßwasser. Neudamm 1907.
- LUNDBERG, F., Über die Sauerstoffschiebung der Seen im Sommer. Botaniska Notiser 1929.
- MINDER, L., Studien über den Sauerstoffgehalt des Zürichsees. Arch. f. Hydrobiol. Suppl.-Bd. 3, 1924.
- STOHMANN u. LANGBEIN, Ref. in: Beilsteins Handbuch der organischen Chemie. 4. Aufl. Bd. 1, S. 882. 1918.
- THIENEMANN, A., Der Sauerstoff im eutrophen und oligotrophen See. In: Die Binnengewässer Bd. 4, 1928.
- WESENBERG-LUND, C., Über einige eigentümliche Temperaturverhältnisse in der Litoralregion der baltischen Seen und deren Bedeutung, nebst einem Anhang über die geographische Verbreitung der zwei Geschlechter von *Stratiotes aloides*. Internat. Revue der ges. Hydrobiol. und Hydrographie Bd. 5, 1912—13 (Abhandlung 1912 publiziert).
- WEGENER, A., Art. »Barometer«. In: Handwörterbuch d. Naturwissenschaften Bd. 1, Jena 1912.

## Smärre uppsatser och meddelanden.

### *Quercus sessiliflora* Salisb. funnen i Lurö skärgård i Värmland.

I en uppsats »Floristiska anteckningar från några av öarna i östra Vänern (Torsö, Bromö, Dillö och Onsö)», Sv. Botan. Tidskr. 1929, sid. 63 o. f., omtalar J. A. O. SKÅRMAN, att han under ett besök inom Lurö-området i början av juli 1927 utan framgång där eftersökte bl. a. *Quercus sessiliflora* Salisb. Då undertecknad vid ett besök å Lurö den 17 juni 1929 — besöket föranlett av undersökningar i samband med Väterns planerade reglering — hade turen därstädes påträffa såväl ren *Quercus sessiliflora* som dess hybrid med *Q. robur*, må några ord om fynden i fråga här finna plats.

Den första ön, som under min Lurö-färd besöktes inom Lurö skärgård, var den N. om Lurö belägna Svinön. Av *Quercus robur* förekommo här talrika individ och bland dessa även former, som till bladtypen närmade sig *Q. sessiliflora*. Först då jag efter rätt mycket sökande funnit ett exemplar av ren *Q. sessiliflora*, blev det mig klart, att typiskt hybridogena mellanformer de båda arterna emellan verkligen här förekommo. Innan jag lämnade ön, hade jag nu också turen att finna ytterligare ett par individ av ren *Q. sessiliflora* ävensom några vackert intermediära hybridformer.

Från Svinö fortsattes färden till huvudön Lurö och de med denna sammanhängande Källbergsö och Husö. Alla ekar inom räckhåll blevo nu föremål för undersökning, men i det längsta syntes här *Q. robur* vara ensamrådande. Först på Husö, den sist besökta delen av Lurön, anträffades ytterligare ett exemplar av ren *Q. sessiliflora* och i dess närhet ånyo även tydligt hybridogena mellanformer *Q. robur* × *sessiliflora*.

Närmaste förut kända lokal för *Q. sessiliflora* är St. Eken utanför Kållandsö i Otterstads sn i Västergötland (jmf. J. A. O. SKÅRMAN, Floran på Kållandsö och i angränsande delar av Kålland. Sv. Botan. Tidskr. 1927, sid. 196—197 och 213—214), belägen c. 12 km nästan rakt S. om Lurö. Förutom å St. Eken är arten funnen å ett flertal lokaler inom Kållands-området i Otterstads

och Strö socknar (jmf. närmare SKÅRMAN, anf. arb.). Från Väners-området är *Q. sessiliflora* f. ö. funnen allenast å Hunneberg och i Vänersborgs-trakten. Å Hunneberg fanns den redan av LINNÉ, som i sin Wästgöta-Resa (Stockholm 1747, sid. 214) härifrån för första gången beskriver växten som »en different varietet, som aldrig tillforene af Svenske Botanicis blifwit i akt tagen, näml. *Quercus latifolia* mas, quæ brevi pedunculo est». För Vänersborgstrakten, »nära Wenersborg vid Bastungen», uppgives arten av L. M. LARSSON, Flora öfver Wermland och Dal. Andra upplagan. Carlstad, 1868, sid. 306. Andra av LARSSON anförda Dalslands-lokaler äro: »Hesselskog och Löfnäs i Dalskogs s:n» och »många ställen i Kroppefjell i Högsåters s:n». I Värmland torde arten före Lurö-fyndet vara okänd.

Efter artens upptäckt inom Kållandsö-området kunde man ju med allt fog vänta densamma just på öarna inom Lurö skärgård. Någon större spridning inom Lurö-området synes den emellertid ännu ej hava nått. Härför tala såväl de av mig blott i fåtal anträffade exemplaren som framför allt SKÅRMANS resultatlösa efterspanande av arten inom de av honom besökta delarna av området.

I detta sammanhang må några ord särskilt nämnas om de å Lurö uppträdande formtyperna av den inom sitt svenska utbredningsområde rätt så mångformiga *Q. sessiliflora*. De som ren *Q. sessiliflora* ovan angivna ekarna utmärktes — som sig bör — av oskaftade ♀-blomställningar samt tydligt långskaftade och på undersidan glest stjärnhåriga blad. Bladens flikighet och bladbasen erinrade dock ej sällan i viss mån om *Q. robur*; den största bladbredden mötte ofta först ovan mitten av bladskivan och den ofta blott kort vigglika bladbasen befanns ej sällan ± *robur*-likt inskuren vid basen. Hade dylika *sessiliflora*-individ träffats i ett typiskt blandbestånd av båda våra ekarter — blandbestånd, sådana som man påträffar snart sagt allestädes i vårt land inom vinterekens egentliga utbredningsområde — hade man måhända närmast velat rubricera dem som »återgångsformer» till *Q. sessiliflora*, d. v. s. en återkorsning av en ursprungligen uppkommen hybrid de båda ekarterna emellan med *Q. sessiliflora*. Detta giver osökt anledning till ett något närmare diskuterande av uppkomsten av de förefintliga *sessiliflora*-formerna inom Lurö-området. Från närmast belägna *sessiliflora*-lokal inom Kållandsö-området bör transport av *sessiliflora*-pollen till Lurö få anses som allt annat än otänkbar. Det är rent av sannolikt, att det första *sessiliflora*-inslaget i Lurö-floran utgjorts av efter dylik pollenöverföring därstädes uppkomna F<sub>1</sub>-individ av korsningen *Q. robur* ♀ × *sessiliflora* ♂. Tänka vi

oss dessa  $F_1$ -individ senare korsade sinsemellan och de därvid uppkomna, mest *sessiliflora*-liknande  $F_2$ -individerna i sin tur korsade inbördes o. s. v., är — i tankegången — steget till möjligast ren *Q. sessiliflora* snart taget. I verkligheten måste ju dock ett sådant uppkomst sätt för *Q. sessiliflora* på Luröarna ha tagit en rätt så lång tid. Måhända ha de inom Lurö-området nu förekommande *sessiliflora*-individerna — på detta sätt uppkomna — ännu något kvar av ett ursprungligt *robur*-»blod»; i tidernas fullbordan kan detta måhända bli i ännu högre grad uttunnat.

Då Lurö-fyndet skänker åt Värmlands-floran en ny art och genom detsamma artens nordgräns i vårt land förflyttas ytterligare några km eller kanske någon mil längre mot norr, har det gjorda fyndet alltid sitt särskilda växtgeografiska intresse.

NILS SYLVÉN.

### Vad är *Leptodontium norvegicum* Kaalaas?

I *Nyt Mag. for Naturv.*, Band 51 (1913) beskrev framlidne direktör KAALAAS under namnet *Leptodontium norvegicum* en av honom året förut funnen mossa. Lokalen var Vest-Agder, Södal i Oddernes, på grusjord över kalkberg. Exemplaren voro totalt sterila.

Arten var ny för vetenskapen, släktet nytt för Skandinavien.

I såväl BROTHERUS' »Laubmoose Fennoskandias» som MOENKE-MEYERS »Laubmoose Europas» upptages arten utan reservation. Sannolikt har ingen av dessa båda författare sett ex. av densamma. Dr I. HAGEN har däremot tydligen varit i tillfälle att se ex. därav, ävensom ex. från en andra, närbelägen lokal, insamlade av apotekare SÖRENSEN. I HAGENS posthuma del XXI av »Forarbejder til en norsk løvmosflora» (1929) omnämnes även *Leptodontium norvegicum*. HAGEN framhåller här, att den har »lite til felles med slektens andre europeiske arter», och medger, att dess auktor möjligen har rätt, när han »antyder at den muligens er typen for en ny slekt.» På grund av SÖRENSENS fynd gör HAGEN några obetydliga modifikationer i originalbeskrivningen, och kommer till det resultatet, att *L. norvegicum* skulle vara närmast släkt med *Didymodon Debatii* Husn. (Rev. Bryol. 1895), samt att även den sistnämnda tillhör släktet *Leptodontium*.<sup>1</sup> Var *Didymodon* (*Leptodontium?*) *Debatii* rätteligen hör hemma, kan jag icke av-

<sup>1</sup> I HAGENS Forarbejder XXI p. 67 rad 7 uppifrån står »il est à nommer *Didymodon Debatii* Husn. mss.; Deb.» — skall naturligtvis vara: il est à nommer *Leptodontium Debatii* (Husn. mss.) Hagen nova comb.

göra, då jag ej sett ex. av denna mossas, och då figurerna i Rev. Bryol. äro tämligen intetsägande.

Med frågan om *Leptodontium norvegicum* ställer det sig anorlunda, sedan jag genom vänligt tillmötesgående av konservator J. LID i Oslo erhållit ett litet prov av originalexemplaret.

Provet ifråga innehåller dels en liten form av *Bryum capillare*, dels några mycket små individ, som enligt beskrivningen synas överensslämma med *Leptodontium norvegicum*. Undersökningen av ett bland dessa individ kom mig att draga den slutsatsen, att här överhuvud taget icke förelåg någon *Barbulacé* utan snarast en *Dicranacé*. Till vilket släkte den borde föras syntes mig dock ovisst. Jag sände därför hela provet till apotekare C. JENSEN i Köpenhamn. Ur det svar, som jag erhöi från honom, tillåter jag mig citera följande rader: »Jeg har nu gransket den og Resultatet blev merkværdigt, det er aldeles ikke nogen *Leptodontium*, ej en gang en *Barbulacé*, men efter min Mening helt enkelt en ynkelig liten steril *Cynodontium*, sannoligt *laxirete*, som ibland væxer på Jord. De grønne Blade findes på Nyskott, som fremkommer fra gamle, døde Stammer. Aegte Papiller som hos *Barbula* og *Leptodontium* saknes aldeles. Bladkanten reflex, i selve Kanten findes en enkelt Rad av Tænder, den anden Rad er placeret indenfor Kanten, her og der findes op imod Spidsen av Bladet på Bladryggen nogle Tænder, dannede av udskydende Celler aldeles som på Bladkanten, den øvrige Del av Lamina er glat på begge Sider, naar undtages at der nogle Steder kan forekomme Tilløb til Dannelsen av en Mammil, men ikke et Spor av ægte Papiller. Nerveryggen er optil mammiløs eller tandet som vanligt hos mange *Cynodontium*-Arter. At Cellerne i Bladbasis er kortere end vanligt skyldes sikkert Væxtens uudviklede Tilstand».

Hur har nu en så framstående bryolog som HAGEN kunnat se ett *Leptodontium* eller överhuvud taget en *Barbulacé* i denna mossas? Jensen har nog rätt, då han menar, »at det skyldes vel nogen Suggestion.»

Det torde kunna anses avgjort, att *Leptodontium norvegicum* är en dåligt utvecklad *Cynodontium laxirete*, att namnet således är att betrakta som synonym till sistnämnda art.

Axelvold i februari 1930.

S. MEDELIUS.

**Blomningen hos *Epipogium aphyllum* Sw.**

I Bot. Not. för 1912, h. 6 skrev undertecknad några ord om blomningen hos *Epipogium aphyllum*. Jag uppställer frågan: Varför blommar *E. a.* jämförelsevis så sällan? Jag svarar: det fordras kalkhaltig jord, fuktighet och värme. Jag tillägger: Men även om alla nu nämnda villkor äro för handen, så blommar växten ändå icke alla år. Ja, så tänkte jag då, och så tänka nog de flesta, som ägna företeelsen något intresse.

Emellertid har här upptäckts ett ganska stort fält, där växten under 7 år blommat i hundratals ex., och detta trots att det varit mycket klennt med sommarvärmnen här under de sista åren. Det syntes alltså, som om den gamla iakttagelsen om långa mellantider mellan blomningen icke skulle hålla streck. För tre år sedan gjorde jag närmare bekantskap med området i fråga och har sedan dess konstaterat förhållandet. Jag tänkte dock ganska snart, att den gamla teorien, att »korallkroppen» vilar sig åtskilliga år efter varje blomning, ändå kunde vara riktig, näml. på det sättet, att det icke är samma individ, som blomma år efter år, utan skilda sådana på samma fält. Jag försökte också fixera lokalerna för några bestånd för att kunna se, om de visade sig precis på samma ställe även nästa år. År 1927 utmärkte jag särskilt tvenne bestånd, ett på 5 individ alldeles vid roten av några granar i multnande barr, ett annat på 9 individ på gräsmark. Följande år funnos inga blommor på förstnämnda plats, på den andra endast en enda stängel. Men i trakten såg man växten som förut blommande i hundratals ex. Jag är därför böjd att tro, att det på denna trakt förhåller sig så, att av de i jorden dolda många individen blott en del blommor, under det att de andra »årgångarna» vila sig, tills det åter blir deras tur. Vi ämna nu här göra mera bestämda iakttagelser, och jag skulle vilja uppmana andra att på andra lokaler göra detsamma. Växtens frösättningsförhållanden äro redan föremål för sakkunnig undersökning. Det är ju ock en ännu olöst gåta, hur den kan sprida sig, då den, så vitt känt är, sällan eller aldrig frambringar frön.

Östersund <sup>3</sup>/<sub>30</sub>.

G. ÖHRSTEDT.

### Litteratur.

TH. ARWIDSSON, Om några *Betula*-bestämningar. Uppsala 1930. 15 sid.

I företalet till ovannämnda skrift omtalar förf., att det ursprungligen varit hans avsikt att offentliggöra sin nu på egen bekostnad tryckta lilla broschyr såsom ett led i den serie »Biologiska och floristiska notiser», som han 1929 påbörjade i Botaniska Notiser. Då han särskilt tillägger, att »redaktionen av nämnda tidskrift utan saklig motivering vägrat att bereda plats för meddelandet», är det redaktionen ett nöje att här offentliggöra nedanstående randanmärkningar till meddelandet i fråga, vilka under titeln »en tentamen i botanik» av framlidne läroverksadj. T. VESTERGREN nedskrivits och insänts till redaktionen sistlidne påskafton, omedelbart före insändarens plötsligt timade frånfalle. Av VESTERGRENS inlägg att döma, har redaktionen ej varit ensam om sin uppfattning om lämpligheten av det ARWIDSSON'ska meddelandets publicerande i sin ursprungliga form. Då förf. säger, att redaktionen »utan saklig motivering vägrat att bereda plats för meddelandet», må härtill allenast anmärkas, att det insända manuskriptet till meddelandet i fråga först efter en ingående brevväxling mellan Botaniska Notisers utgivare och författaren återsändes till förf. Då det i slutet av det nu tillagda företalet framhålles, att »inga möjligheter» förelegat »att få det publicerat i oförändrad form», och att förf. därför sett sig »nödsakad att trycka det på egen bekostnad», måste han väl även från annat redaktionshåll ha mött samma oförståelse för sitt handlingsätt. Vi få hoppas, att motståndet här blivit verkligt sakligt motiverat, då ett dylikt sakförhållande av förf. förbigås med tystnad.

### En tentamen i botanik.

I en under innevarande påsk distribuerad broschyr med titeln »Om några *Betula*-bestämningar», vilken författaren sett sig »nödsakad att trycka på egen bekostnad» (13 sidor), har kandidaten TH. ARWIDSSON redogjort för en originell men enligt min privata åsikt föga sympatisk metod att kontrollera kunskaperna hos personer, som äro nog djärva att egna sig åt studiet av kritiska växtsläkten. Som försöksobjekt hade han utvalt den kände specialisten på släktet *Betula*, apotekare J. G. GUNNARSSON. Metoden bestod i att från samma träd insamlades kvistar på olika höjd (»rotskott», toppskott etc.) och under olika år, varefter specialisten i fråga bibragtes den åsikten, att de härstammade från

skilda träd. I skriften redogöres för resultatet av apotekare GUNNARSSONS bestämning.

Här vill jag genast säga ifrån, att min vän GUNNARSSON enligt min åsikt redde sig alldeles utmärkt i denna illistigt anordnade ofrivilliga tentamen. Om jag tvivlat på dennes ingående kunskaper om släktet *Betula*, vilket ingalunda är fallet, skulle jag genom den tenterande kandidatens skrift blivit övertygad om dessa kunskapers befinnlighet. Jag hoppas att någon gång bli i tillfälle att gå i en björkskog med vännen GUNNARSSON som ciceron. Det skulle roa mig mycket.

Kandidat ARWIDSSON har tydligen förbisett en sak, som jag trott, att alla hade klart för sig. Inom släkten med stark hybridbildning och fertila hybrider, varpå släktena *Betula* och *Salix* ju äro klassiska exempel, uppstår ett virrvarr av korsningar och återkorsningar, och att bestämma en dylik hybrid form i allo riktigt blir detsamma som att fastställa den föreliggande växtens fylogeni, och det är en svår sak, som även Herr Kandidaten torde veta. I första hand får man inrikta sig på fastställandet av arterna och dessas särskiljande från hybriderna. Om vi hålla oss till släktet *Salix*, som torde vara mest känt av de två, så ha vi genom talrika forskares ogennyttiga och intresserade arbete hunnit ganska långt i det fallet. T. o. m. arter, som knappast längre torde förekomma i oblandadt tillstånd, såsom *Salix nigricans*, har man ganska klart för sig. Vad *Salix*-hybriderna beträffar, så erinrar jag mig särskilt den inblick i de salikologiska metoderna, som jag fick genom att iakttaga min vän AXEL ARRHENIUS' ytterst noggranna analys av desamma. (Jag hoppas, att min vän AXEL ARRHENIUS ursäktar, att jag så här ogenerat använder honom som läroboksexempel.) Han sade t. ex.: Åtskilliga karaktärer, däribland den ytterst karakteristiska hårligheten på de unga bladen, tala för närvaron av *Salix caprea*; vedåsarne på grenarna, som jag haft hemma och kokat för att få barken att lossna, tyda jämte bladens form etc. på närvaron av *Salix cinerea*; om något stänk av *Salix aurita* är närvarande, är svårt att säkert avgöra, men jag tror det nästan på de och de grunderna; den tjocka håriga medelnerven och de i någon mån svartnade bladen tyckas visa, att även något *nigricans* är inblandat. Växten betecknades: *Salix caprea*  $\times$  *cinerea* ( $\times$  *nigricans*) ( $\times$  *aurita*?). Längre kan man knappast komma med den jämförande metoden, men detta säger en hel del. Det säger, att en hybrid föreligger, att ingenting tyder på, att en okänd art, som bör efterforskas, ingår, att tydliga karaktärer, som utmärka *S. caprea* och *S. cinerea*, äro närvarande, och att man därför har skäl att förmoda, att dessa arter ingå i

hybriden. Ultra posse nemo obligatur. »Wir folgern das, aber wir wissen es nicht», som en gammal tysk professor sade på senaste geologkongressen i Stockholm på tal om klimatväxlingarna efter istiden. Men låt oss ej ta bort allt inom vetenskapen, om vilket man kan säga det, Herr Kandidat, ty då blir den bra fattig, öde och tom.

Kand. ARWIDSSON säger: »Det måste nu enligt min mening klart sägas ifrån, att det finnes växtsläkten, där enheterna — med användande av sedvanliga arbetsmetoder och sedvanliga begrepp — äro från systematisk synpunkt outredbara, och ett försök att utreda dessa släkten är a priori dömt att misslyckas.» Tro mig, Herr Kandidat, värre saker har människoanden knäckt, än släktet *Betula*. Kandidaten har säkert hört talas om den, som lyckades läsa kilskrifterna i Assurbanipals bibliotek. Han hade kanske mer än en ARWIDSSON, som förklarade försöket a priori dömt att misslyckas. Ni säger det ovanstående helt framt om *Betula*, men säg det om *Salix*! Då svävar Ni kanske redan en smula på målet. I min ungdom sades detsamma om *Hieracium*, ett släkte för vilket ju Ni visat ett speciellt intresse genom att publicera K. JOHANSSONS diagnoser och MÅRTEN ELFSTRANDS efterlämnade privata anteckningar. Ni säger som ungdomen: allt eller intet, jag säger numera: något är bättre än intet. Av något kan bli mycket. Den ene tar vid, där den andre slutar, och slutligen står bygget färdigt, trots de mänskliga ofullkomligheterna. Forskaren forskar, även om han ej vet, om det blir något resultat. Forskningen är hans mål. Det sade redan LESSING mycket finare.

Men låtom oss återvända till vännen GUNNARSSONS prövning! Se här ett par stickprov ur examensprotokollet.

Björk 5.

- A. (13. 6. 25.) Från mittpartiet av en gren 1,5 m ovan marken.  
Bestämning 1. *B. verrucosa* (spår av *concinna* × *pubescens* \**suecica*!).  
Best. 2. *B. concinna* × *pubescens* \**suecica* × *verrucosa* f. *subverrucosa*.
- B. (13. 6. 25.) Basalsidoskotts topp.  
Best. 1. *B. concinna* × *pubescens* \**suecica* × *verrucosa* f. *subverrucosa*.  
Best. 2. Som föregående.
- C. (11. 6. 27.) Rotskott.  
*B. pubescens* \**suecica* × *verrucosa* f. *subverrucosa*.
- D. (14. 8. 27.) Toppskott 3 m ovan marken.  
*B. concinna* × *pubescens* \**suecica* × *verrucosa* f. *subverrucosa*.

(Här måste jag be att få inskjuta en parentes. Tänk, att han klarade »rotskottet» så pass fint! Tänk er, mina vänner, att bli tenerad på björkarnas »rotskott!»! Vi skulle »rulla» alla, både professorer och lekmän.)

Björk 8.

- A. (12. 6. 27.) En kvist med kvarsittande torra löv.  
*B. concinna* × *coriacea* × *pubescens* \**suecica* × *verrucosa?* f. *hiberna*.
- B. (12. 6. 27.) En kvist utan kvarsittande torra löv.  
*B. concinna* × *pubescens* \**suecica* × *verrucosa* f. *subverrucosa*.
- C. (15. 8. 27.) En kvist med kvarsittande torra löv.  
*B. concinna* × *coriacea* × *pubescens* \**suecica* × *verrucosa* f. *subverrucosa*.

En kvist utan kvarsittande torra löv! Herr ARWIDSSON är bra svår i tentamen. Det medger han också själv: »Att mitt material nog många gånger var rätt ofullständigt samt delvis insamlat för tidigt, vadan bestämningarna ej kunnat bliva fullt säkra, hade apotekare GUNNARSSON redan flera gånger i brev framhållit —».

Vi säga väl *lilla a*, Kandidaten? Själv röstar jag för *stora A* (par nobis vore en förolämpning), men jag ger mig, ty jag är van att sitta i kollegium och kompromissa.

Vi avstå från att rösta om Herr Kandidatens uppförande. Det björkris, som ni i dessa påskdagar så hotande höjt över vår värderade *Betula*-kännare, tyckes visa en fatal benägenhet att peka mot Er egen värderade baksida. Det kan räcka.

Stockholm, påskafton 1930.

T. VESTERGREN.

In memoriam.



August Stensson. †

För ungefär ett år sedan gick magister AUGUST STENSSON lungt och stilla ur tiden. Han tillhörde en generation av amatörbotanister, som fostrats av BENGT JÖNSSON och F. W. C. ARE-SCHOUG, och hade på sin ålders höst nästan helt släppt kontakten med våra botaniska kretsar.

Redan från barndomen varmt intresserad för botaniken, blev det honom beskärt att under BENGT JÖNSSONS erfarna ledning få en närmare inblick i den skånska floran, speciellt genom ett antal exkursioner i bådass gemensamma hemtrakt, Kullabygden. STENSSON fick härigenom en fond av solidt floristiskt vetande, vars frukter man kan iakttaga särdeles i de värdefulla insamlingar, som han tillsammans med sin son, filosofie magistern NILS STENSSON, hopbragte under den senares gymnasist- och studenttid 1908—1916. Bland de intressantare fynd, som AUGUST STENSSON därvid gjorde, må nämnas upptäckten av *Rubus laciniatus* vid Kulla-Gunnarstorp.

STENSSONS namn skall emellertid alldeles särskilt knytas till tvenne av den skånska florans största rariteter: *Lathyrus sphaericus* och *Primula acaulis*. Dessas växtställen på Kullaberg försummade STENSSON aldrig att besöka, då tillfälle gavs. Han höll trogen vakt över bestånden av desamma och sökte på allt sätt skydda dem mot decimering. Denna hans omsorg var emellertid, vad beträffar *Primula acaulis*, förgäves. Sist av alla botanister torde STENSSON ha sett denna art på Kullaberg. Flera år dessförinnan hade han emellertid, då han märkte tendensen i *Primula*-beståndets utveckling, ur frön, hämtade från Kullaberg, uppdragit växten i sin trädgård i Allerum, och där finnes den ännu kvar.

Så länge hans hälsa stod honom bi, var det STENSSONS största nöje att ströva omkring i sin hemtrakts ekdungar och lövängar för att se till sina speciella små skötebarn bland växterna. En sjukdom, som under en lång följd av år tyngt honom, tvingade honom slutligen att avstå från dessa exkursioner. Stilla resignerade han och var glad åt att i sin kammare i det sista få förströ sig med sitt vackra herbarium, där varje växt för honom representerade en episod ur hans rika botaniska liv.

AUGUST STENSSON föddes i Ausås i Skåne den 29 april 1853, tog studentexamen i Lund 1877. Hans enda anställning var som lärare vid Allerums högre folkskola, där han tjänstgjorde från 1878 till 1912. Han dog den 8 mars 1929.

BERTIL LINDQUIST.



### Hans Tedin. †

Den 17 februari borttrycktes genom olyckshändelse f. avdelningsföreståndaren vid Sveriges Utsädesförening i Svalöf, fil. doktor HANS TEDIN. Skåne och hela vårt land har i honom mist en sin floras mest hängivne vän och börne kännare.

HANS TEDIN föddes i Nosaby församling av Kristianstads län den 31 december 1860. Han genomgick högre allmänna läroverket i Kristianstad och inskrevs år 1881 vid Lunds universitet. Tidigt hade hans håg legat åt naturvetenskaperna. Redan som skolyngling hade han börjat samla växter och även insekter, och botaniken blev vid universitetet självfallet hans huvudämne. År 1885 avlade han fil. kand.-examen och 1890 fil. lic.-examen samt promoverades 1891 till fil. doktor. Hans gradualavhandling var en växtanatomisk undersökning: »Bidrag till kännedomen om primära barken hos vedartade dikotyleder, dess anatomi och dess funktioner», tryckt i K. Fysiografiska sällskapet i Lund Handl Ny följd, Bd. 2. N:o 7. I ett föredrag inför Lunds botaniska förening hade han 1888 lämnat ett förelöpande meddelande om dessa sina undersökningar och redan 1886 i en uppsats i Botaniska Notiser »Om den primära barken hos våra löfträd såsom skyddande väfnad» offentliggjort sina första studier i samma ämne.

Samma år, som TEDIN disputerade, anställdes han av föreståndaren för den nya växtförädlingsanstalten i Svalöf, HJALMAR NILSSON, vännen och studiekamraten, som medarbetare i växtförädlingsarbetet därstädes. Såsom förädlare av ärter och vicker samt från och med år 1900 även korn arbetade TEDIN vid Sveriges Utsädesförening till uppnådd pensionsålder den <sup>31</sup>/<sub>12</sub> 1925, men kvarstod allt fortfarande som extra medarbetare på kornavdelningen, in i det sista vid full såväl andlig som kroppslig vigör.

Vid Svalöf hade HANS TEDIN helt och fullt kommit på sin rätta plats i livet. Utgången som han var från ett jordbrukarehem, hade han från barndomen fått sätta sig in i allt, som till ett jordbruk hör. Ett levande intresse för det praktiska jordbruket i förening med ett okuvligt naturforskningsbegär gjorde honom till den rätta mannen vid HJALMAR NILSSONS sida. Med liv och lust grep sig TEDIN också an förädlingen av de växtslag, som närmast kommo på hans lott. Den noggrannhet och målmedvetenhet samt den kritiska skärpa, varmed han allt ifrån början arbetade, framgår med all önskvärd tydlighet av den första redogörelse för de av honom använda förädlingsmetoderna, han framlägger i ett föredrag vid Andra Nordiska Lantbrukskongressen i Stockholm 1897: »Några synpunkter vid förädling af ärter» (Utsädesföreningens Tidskr. 1897, sid. 111—129). Pedigreekulturer — för vars användande i växtförädlingsarbetet vi ha HJALMAR NILSSON och HANS TEDIN främst att tacka — och korsningar äro de av TEDIN från första början framgångsrikt använda förädlingsmetoderna. Genom renodling av olika individs avkommor kunde TEDIN påvisa, att de gamla ärt- och vickersorterna bestodo av ett stort antal konstanta småformer eller linjer, undersökningar som i sin mån blevo grundläggande för JOHANNSENS år 1903 framställda, inom den teoretiska ärftlighetsläran banbrytande lära om rena linjers konstans.

Med skarp blick för formväxlingen inom arten gjorde TEDIN en bestående insats, då det gällde grupperingen och indelningen av de olika formtyperna inom respektive växtarter. Särskilt må härvid erinras om hans grundläggande undersökningar rörande sambandet mellan olika egenskaper. Då MENDELS ärftlighetslagar efter 1900 blevo kända, begynte TEDIN systematiska och ingående teoretiska ärftlighetsundersökningar hos släktet *Pisum*. Resultaten härav äro framlagda i ett flertal för kännedomen om ärtsläktets genetik synnerligen betydelsefulla större och mindre avhandlingar i *Hereditas*, Genetiskt arkiv, utgivet av Mendelska Sällskapet i Lund. Även inom området för kornets genetik har TEDIN publi-

cerat undersökningar av bestående såväl teoretiskt som praktiskt värde.

Som praktisk ärftlighetsforskare och växtförädlare har TEDIN gjort sin mest betydande insats. Hans förädlingsarbeten med baljväxter och korn ledde till en rad värdefulla sorter, som blivit allmänt odlade och i hög grad bidragit att höja avkastningen hos de ifrågavarande växtslagen. Svalöfs Kapitalärt, Svalöfs Concordiaärt, Svalöfs Gröpärt och Svalöfs Soloärt utgingo redan 1904 från TEDINS hand och gjorde honom redan från början högt skattad som praktisk växtförädlare. Av ärtsorter ha under senare år Gyllenärt och Torsdagsärt gjort TEDINS namn än mera känt och erkänt. I ännu högre grad gäller detta de från TEDINS hand, efter hans övertagande av jämväl kornförädlingen i Svalöf, utgångna kornsorterna Gullkorn och Segerkorn samt de för mera speciella förhållanden lämpade sorterna Bragekorn och Prinsess II samt sexradskornet Brio.

Redan under sitt första arbetsår vid Svalöf började TEDIN i Utsädesföreningens tidskrift publicera artiklar med praktiskt vetenskapligt innehåll. Betydande är det arbete, han genom sina populärvetenskapliga uppsatser i nämnda tidskrift gjort i folkupplysningens tjänst på jordbrukets och jordbruksforskningens område. Den klara och sakliga framställningen gjorde hans artiklar lättlästa och givande; TEDINS tungt vägande inlägg i jordbruksfrågor av olika slag funno därför en allt vidare läsekrets. Helt naturligt var därför också, att TEDINS välformade penna under senare år allt flitigare anlätades, då det gällde hans arbetsområde närstående frågor i handböcker etc. inom svensk jordbruksforskning.

TEDIN blev år 1911 ledamot av K. Lantbruksakademien och år 1919 medlem av K. Fysiografiska Sällskapet i Lund.

»HANS TEDIN var en av de lyckliga människor, som endast har vänner», hette det med all rätt i en i tidningspressen över honom skriven dödsruna. »Arbetet gav innehåll och glädje åt hans liv. Städsse var han innerligt förnöjd över det vackra solskenet och det goda regnet och allt det härliga, som grodde och växte och trivdes och skulle ge ny gröda. Alltid lyste hans lynne pojkaktigt ljusst.» — Med tacksamhet skola alla, som haft förmånen att en gång stå HANS TEDIN nära, i honom städsse minnas den ädle och rakryggade mannen, den hjälpsamme, trofaste och hjärtgode vännen.

NILS SYLVÉN.



Tycho Vestergren. †

Hårt har liemannen i de senaste av dessa dagar härjat i de svenska botanisternas led. Drabbad av hjärtförlamning avled utan föregående sjukdom sistlidne påskafton den 20 april läroverksadjunkten vid Vasa realskola i Stockholm, fil. lic. JACOB TYCHO CONRAD VESTERGREN vid ännu icke fyllda 55 års ålder.

TYCHO VESTERGREN var född i Bro socken på Gotland den 11 dec. 1875. Efter avlagd mogenhetsexamen vid Visby högre allmänna läroverk inskrevs han 1895 vid Uppsala universitet, där han liksom senare vid Stockholms högskola med iver och framgång bedrev naturvetenskapliga, främst botaniska studier, som 1909 resulterade i fil. lic.-examen. Sedan 1901 hade han då tjänstgjort som amanuens vid Stockholms högskolas botaniska institut.

Under ledning av professor THORE MAGNUS FRIES begynte VESTERGREN omedelbart efter sin ankomst till Uppsala mykologiska studier, och hans första publikation på botanikens område behandlade den älskade fäderneöns svampflora: »Bidrag till kännedomen om Gotlands svampflora.» Bih. t. K. Sv. Vet. Akad. Handl. Bd. 22. Afd. III. N:o 6. Stockholm 1896. Betecknande för den unge botanistens skarpblick är, att han i detta sitt botaniska förstlingsarbete beskriver ej mindre än 11 för vetenskapen nya svamparter samt utom dessa anför 54 för Sverige nya svampar. Efter att ha

överflyttat till Stockholms högskola kom VESTEREGREN under den framstående svampkännarens, professor G. LAGERHEIM, ledning, och han utbildade sig snart till en forskare av internationell berömmelse. Ett flertal uppsatser på mykologiens område publicerades nu i rask följd. Och han begynte nu också utgivandet av det i en mängd fasciklar under årens lopp utkomna, förnämliga exsiccaterverket »*Micromycetes rariores selecti*,» vartill »*Verzeichnis nebst Diagnosen und kritische Bemerkungen*» publicerats dels i denna tidskrift, dels i Svensk botanisk tidskr.

Ehuru VESTEREGREN under sina högskoleår mest sysslade med mykologien, utvecklades han ingalunda till någon ensidig mykolog. Tvärtom var hans botaniska intresse av det verkligt mångsidiga slaget. Sedan ynglingaåren hade han ett för floristik och fanerogamsystematik djupt rotat intresse. De första bevisen härför har man i de värdefulla bidrag till kännedomen om ön Ösels flora, vilka han och CARL SKOTTSBERG tillsammans publicerade efter en deras gemensamma vistelse på Ösel sommaren 1899. Somrarna 1900 och 1901 tillbragte VESTEREGREN i fjällen såsom deltagare i den av A. HAMBERG ledda naturvetenskapliga undersökningen av Sarjekfjällområdet. Med liv och lust ägnade han sig nu framför allt åt ekologiska studier; hans grundläggande undersökningar »om den olikformiga snöbetäckningens inflytande på vegetationen i Sarjekfjällen», först offentliggjorda i form av föredrag vid Nordiska naturforskare- och läkaremötet i Hälsingfors den 11 juni 1902 (se denna tidskr. 1902, sid 241—268), skola härom bära ett för alla tider bestående vittnesbörd.

Från år 1908 t. o. m. 1917 var VESTEREGREN redaktör för den år 1907 startade nya svenska botaniska tidskriften, Svensk botan. tidskr. Ett flertal mykologiska och floristiska uppsatser och meddelanden ha under denna VESTEREGRENS redaktionstid av honom publicerats i denna tidskrift. Särskilt må av dessa nämnas »*Potentilla fruticosa* på Gotland» (1908), »Förteckning på de i Sverige hittills funna arterna av hyphomycetsläktena *Ramularia*, *Didymaria* och *Ovularia*» (1912) och »Några växtfynd på Gotland» (1913; av de anförda fynden må särskilt nämnas *Equisetum trachyodon* och *Fragaria vesca* × *viridis*). Erinras må i detta sammanhang även om V:s år 1909 i Sv. botan. tidskr. publicerade, intressanta blombiologiska uppsats »Om *Helianthemum Fumanas* blomning».

Under det senaste decenniet inriktades VESTEREGRENS intresse alltmera utpräglat på fanerogamsystematiken och floristiken. Tvenne utländska resor, den ena 1921 till Grekland och Kreta, den andra 1922 till Österrike och Ungern synas hava givit honom den närmaste impulsen härtill. En tredje utländsk resa 1927 till

Italien och Frankrike bidrog än mera till detta intresses ökande. Varje ledig stund ägnade han under de sista åren åt ingående systematiska och floristiska studier. Av riksmuseets talrika frivilliga medhjälpare var han en av de allra flitigaste; åren 1926—1927 var han som Regnellsk amanuens fast knuten till museet. En rad uppsatser i botaniska tidskrifter och ett flertal intresseväckande föredrag i Botaniska Sällskapet i Stockholm vittna från de senare åren om VESTERGRENS eminenta systematiska och floristiska skarpblick. Erinras må härvid främst om de i Svensk botan. tidskr. publicerade uppsatserna om: »*Apera interrupta* (L.) PB. (*Agrostis interrupta* L.), en sydlig xeroterm på Ölands och Gotlands hållmarker» (1924), »*Agropyron litorale* (Host) Dum., en mediterrän-atlantisk art vid Nordeuropas kuster» (1925), »En hybrid mellan *Agropyron repens* (L.) PB. och *Hordeum nodosum* L.» (1925) samt »*Polygonatum multiflorum* (L.) All.  $\times$  *officinale* All. i Sverige» (1925). Så gott som avslutade hade han vid sitt plötsliga frånfalle ingående studier över ett flertal arter tillhörande släktena *Agrostis*, *Centaurea*, *Galium* och *Myosotis* m. fl. Det är att hoppas, att någon av dem, som på nära håll följt hans arbeten, skall kunna bringa dessa till offentliggörande.

Även sitt lärarekall var VESTERGREN varmt hängiven. »Hans i läraregårningen respektgivande, stundom litet barska väsen var fritt från klemighet, men andades en varm och uppriktig välvilja för den ungdom, han var satt att handleda», heter det i en över honom i dagspressen skriven dödsruna. »Detta välvilliga sinnelag var något, som nog de allra flesta av hans lärjungar snart kommo under fund med. Få torde väl också de varit, som inte fångslades av VESTERGRENS ovanligt givande och medryckande undervisning. Om hans livliga, oegennyttiga intresse för sitt ämne och sin skola vittnar vackert dess botaniska institution, som han så berömligt förestått.»

Samma kärlek och trofasthet, som VESTERGREN alltjämt hyste för sin vetenskap, bevisade han sig också äga gent emot sina vänner. Undertecknad, som i ungdomens vår hade förmånen att en hel sommar samarbeta med V. i de nordsvenska fjällen, knöt från den stunden med honom ett vänskapsband, som endast döden kunnat bryta. Huru lystes icke de kulna dagarna alltid upp av vännen Tychos oförlitneliga humor! Och huru lyste icke solen klarare och varmare än någonsin under de oförgätliga fjällvandringarna i den börne naturvännen Tychos trygga och lärorika sällskap. Hans ljusa minne skall förvisso alltid av hans talrika vänner bevaras i tacksammaste hägkomst. NILS SYLVÉN.

## Notiser.

**Undersökning av skandinaviska rhinanthoidéer.** För en påbörjad undersökning över vissa rhinanthoidéers raser och deras utbredning inom Skandinavien anhåller undertecknad att till granskning erhålla pressat material av följande växter: *Rhinanthus major* (incl. *apterus* och *serotinus*), *Odontites litoralis* och *O. rubra* från nordliga och havsstrandslokaler, *Euphrasia* (alla arter, speciellt de tidigblommande) samt *Pedicularis palustris* från Norrland, Dalarne, Västmanland och Uppland och *P. opsiantha*. Det vore synnerligen önskvärt, om botanister, som ha tillfälle därtill, under sommaren ville insamla material av nämnda växter; utan beläggsexemplar äro uppgifter om förekomst i de flesta fall av mindre värde. Av synnerlig vikt är bifogad uppgift om lokalens beskaffenhet (växtsamhälle, kulturberoende) samt om tiden för tagningen. Växterna kunna efter den 1 september insändas till Växtbiologiska institutionen, Uppsala.

Uppsala, maj 1930.

NILS HYLANDER.

---

**Johan August Wahlbergs medalj i guld** har tilldelats professor RUTGER SERNANDER, Uppsala, för det utmärkta sätt varpå han gagnat den geografiska forskningen genom sina studier över den svenska växtvärldens utveckling efter istiden, genom sin entusiastmerande lärargärning och genom sitt arbete för det svenska naturskyddet.

---

### Stipendier och understöd för botanisk forskning.

**Kungliga Svenska Vetenskapsakademien** har vid sammanträde den 12 mars utdelat bl. a. följande stipendier:

Ur Hierta-Retzius-stiftelsens medel:

till professor GUNNAR SAMUELSSON, Riksmuseum, för botaniska museistudier i utlandet, 1,500 kr.;

till amanuens HENNING WEIMARCK, Lund, bidrag till en botanisk forskningsresa till södra och tropiska Afrika, 1000 kr.

Ur fonden för understöd till yngre naturforskare för undersökningar av landets naturförhållanden:

fil. stud. STEN AHLNER, Uppsala; fil. stud. N. HYLANDER, Uppsala, fil. stud. F. LUNDBERG, Lund; e. o. amanuens G. LÖNNERBLAD, Lund; fil. mag. GUNNAR NILSSON, Uppsala; assistent SVEN THUNMARK, Uppsala.

**Kungliga Fysiografiska Sällskapet i Lund** har utdelat följande understöd för vetenskapliga botaniska undersökningar:

IVAR N. WÅLSTEDT, fil. kand, agronom, för omkostnader vid försök med en i växtrötter uppträdande nematod 350 kr.; K. TJEBBES, dr phil., bidrag till kostnader för undersökningar angående självsterilitet hos *Portulaca grandiflora*. 200 kr.; OTTO GERTZ, docent, för fältarbeten och insamling av cecidiematerial, 300 kr.; HERVED VALLIN, fil. dr, för biträde vid registreringsarbete på Hallands Väderö, 150 kr.; NILS HERIBERT NILSSON, professor, bidrag till anskaffandet av fotografiskt bildmaterial till en under utarbetning befintlig avhandling om komplicerade bastardkombinationer hos släktet *Salix*, 400 kr.; ALBERT LEVAN, fil. kand., för fortsatta cytologiska studier över släktet *Allium*, 300 kr.; ÅKE GUSTAFSSON, e. o. amanuens, för fortsatta studier av formbildningen inom de apomiktiska släktena, närmast med hänsyn till förekomsten av sexualitet inom släktet *Taraxacum*, 250 kr.; ARNE HÄSSLER, e. o. amanuens, för biträde vid en undersökning av afrikanska *Euphorbia*-arter, 200 kr.; ERIK ÅKERLUND, fil. kand., för undersökning av en viss *Meandrium rubrum*-forms förekomst i de jämtländska och norska fjällen, 400 kr.

**Längmanska kulturfondens nämnd** har av de för innevarande år disponibla medlen utdelat bl. a. följande anslag:

till professor NILS HERIBERT NILSSON, Åkarp, för material av bastarder inom släktet *Salix* samt för fortsatta undersökningar över artbildningar inom detta släkte, 1,000 kr.;

till fil. lic. RUDOLF FLORIN, Stockholm, för tryckning av första delen av ett arbete med titeln »Untersuchungen zur Stammesgeschichte der Coniferales und Cordales», 2,000 kr.

Ur **Bokelundska fonden** ha resestipendier tilldelats professor H. KYLIN 350 kr., assistent J. MAURITZON 275 kr. och amanuens H. WEIMARCK 400 kr.

Lunds Botaniska Förenings Jubileumsstipendium har tilldelats amanuens SVANTE SUNESSON för att vid västkusten insamla material för studier över kalkalgernas anatomi och embryologi.

---

**Nedsatta bokhandelspriser på Botaniska Notiser.**

Årg. 1856 å 1 kr., 1873 och 1875 å 1 kr. 50 öre, 1878 å 1 kr. 75 öre, 1879—1887 å 2 kr., 1892—1906 å 4 kr., 1909—1920 å 5 kr., 1921—1922 å 6 kr.

---