

Some Further Experiments on Chronic Gamma-Irradiation of Plants

By NILS NYBOM

Balsgård, Fjälkestad, Sweden

Introduction

The application of atomic energy has given us new tools in the study of the biological effects of radiations at the same time as it stresses the importance of investigating further the consequences of exposing living matter to ionizing radiations.

The biological radiation effects have become of interest for several reasons. Any attempt to clarify their nature, or the mechanism of action of the radiations, will also shed some light on the organization and function of the cells and their constituents. From a practical point of view, the production of new radiation-induced types of cultivated plants is becoming increasingly important in plant breeding.

It is often convenient to divide the primary biological radiation effects into physiological or somatical as opposed to hereditary or genetical effects. The former ones, being limited to the irradiated individual, affect primarily non-genetical elements of the cells. The genetical effects, on the other hand, concern the genetical material and may, therefore, be inherited by the progeny if not eliminated during the growth or development of the organism. Though this distinction is often helpful in the discussion and will be used in this paper, it is certainly somewhat schematical. It must also be kept in mind that the genetical material may be damaged "physiologically". This is mentioned parenthetically, because mutagenic or toxic agents may have a specific affinity *e.g.*, for nucleic acids, but this does not necessarily mean that their general biological effects are mainly "genetical" in nature.

A research method sometimes used to differentiate between physiological and genetical effects applies a variation of the rate at which the

radiation dosage is administered. Most physiological changes show a pronounced dependence on the radiation intensity, *i.e.*, they obey a time factor, whereas an apparent independence of the dose-rate was early found to be typical for the primary genetical events. This lack of time-factor dependence was then interpreted so that each elementary radiation unit absorbed by a sensitive biological entity, *e.g.*, a gene, directly and invariably led to an observable effect. All these partial effects should be completely additive, and the total end effect, therefore, independent of the dose-rate (*i.e.*, the "Treffer" or "target" theory, *cf.* Timofeeff-Ressovsky and Zimmer, 1947).

If, on the other hand, secondary physiological reactions intervene, the end result may vary according to the rate at which the irradiation was given. Usually there are initiated regeneration processes tending to reduce the final damage when the dose is spread out over a longer time.

The common ability of the genetical changes to reproduce themselves, which is part of their definition, tends to make them independent of the time-factor to a larger extent than the physiological ones, but evidence has now accumulated which shows that they may also be induced in an indirect manner just like the latter ones (*cf.* literature quoted *e.g.*, by Nybom *et al.*, 1952, and Ehrenberg and Nybom, 1954). However, it seems that the localized action of the active particles still makes the genetical effects of radiations interpretable by a kind of target theory.

The last years' advanced methods of producing radioactive isotopes have given us increased possibilities of exposing extensive materials to large chronic doses of various radiations, especially with γ -rays from Co^{60} . At the same time, the widened use of atomic power and of artificial radioactivity necessitates a better understanding of the effects of chronic irradiations, especially from the point of view of radiation protection.

One of the objectives of the Swedish Group for Theoretical and Applied Mutation Research has been to aid the production of mutations for practical purposes, *e.g.*, by trying to separate genetical and physiological radiation effects. A differential protection against physiological damage would namely make it possible to accumulate a higher proportion of genetically changed individuals in the progeny of the treated plants than would normally be possible. The mechanism could be two-fold: either a protection against physiological killing thereby permitting higher doses to be used or a reduction of the "intracellular elimina-

tion processes" (*cf.* Ehrenberg and Nybom, 1954, p. 407—408) which would perhaps be more effective. This elimination tends to lower proportionally the effect of higher doses, finally leading to a plateau of the dose: effect curve.

Up to now, these attempts have been only partially successful, as most factors protecting against somatical damage also reduce the yield of mutations. In fact, the best way so far has been to use neutrons, giving less elimination than the x-rays. The application of chronic irradiations was thought of as one possibility of differential protection, but recent results (Nybom *et al.*, 1956) indicate that even chronic irradiation may be insufficient to raise the mutation frequency curve above the plateau mentioned.

A special way of varying the dose-rate of the irradiation is to make it intermittent, *i.e.*, to let irradiation periods alternate with rest periods. One of the aims of the present publication is to communicate some results from such fractionated irradiation of growing plants as compared with continuous exposure.

It was considered suitable to divide the 24 hours into two 12-hour periods, so that one part of the material was irradiated only during the day and an other part only during the night. As many life-processes in both plants and animals show a marked daily rhythm, it might then be interesting to see whether the plants are more sensitive towards irradiation during the light or during the dark period.

Technical Arrangements

The radiation was obtained from a stationary outdoor Co^{60} -source at the Balsgård Fruit Breeding Institute, in southern Sweden. The source has been described before, *e.g.*, by Ehrenberg *et al.* (1954). During the summer of 1955 it had a strength of c. 15 curies, giving a dose-rate of 460 r/day at 1 metre's distance, measured by means of a bakelite-walled ionization chamber "free in air".

The plants to be irradiated were placed in sectors around the source, as shown in Fig. 1. Close to the brass tube holding the cobalt there was built a special stand bearing three lead shields, Fig. 2. The central one of these was fixed in order to protect one sector from irradiation. The other two shields were attached at each end of a cycle-chain hung over a cog-wheel, turned by a slow-going motor. Thus, when one sector was protected the other was open for irradiation and *vice versa*. The direction of the motor was changed in the evenings and in the mornings

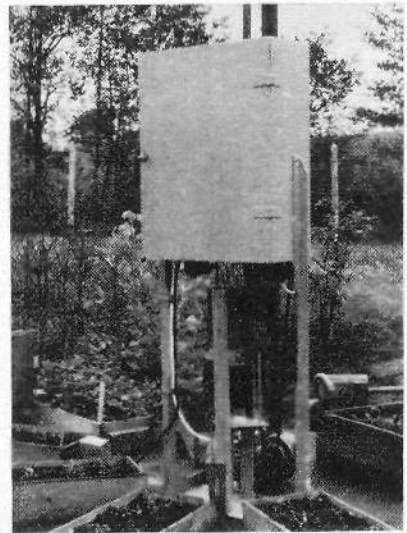
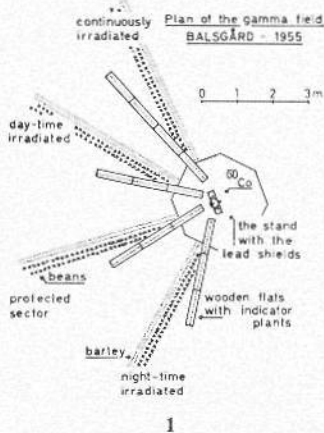


Fig. 1. Plan of the gamma field at Balsgård during the summer of 1955. Cf. text.
 Fig. 2. The stand bearing the lead shields, the left one is down, the right one in position to protect its sector. In the centre the fixed shield protecting the control sector. The brass tube, visible at the top, contains the cobalt. The position-contacts are visible just under the cabinet containing the electrical instrumentation.

by means of a contact-watch. Position-contacts switched off the motor when the shields were in position. The watch was set to effect the changes at 04 and 16 o'clock, as it was supposed that the rising of the sun (between 03 and 05 o'clock) indicated the initiation of those processes in the plants occurring during the day.

The last sector was continuously irradiated day and night, with the exception of fairly short periods for management and inspection, amounting to less than 5 per cent of the total time.

The thickness of the lead shields was 15 cm, which permitted less than 0.1 per cent of the primary beam to pass through. However, from earlier experiments we knew that we had to calculate with a considerable secondary radiation from unshielded parts of the stand, from surrounding plants, the soil and especially from the air. Measurement of the scatter in the shielded sector by means of a Philips' pocket dose-meter showed the dose-rate to be between 4 and 6 per cent of what it was at the same distance in the open sectors.

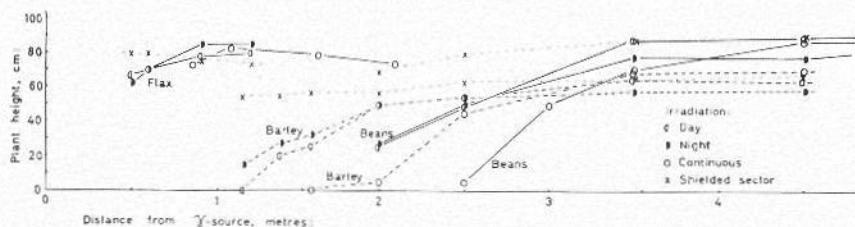


Fig. 3. Diagram showing the growth in height of flax, barley and beans at various distances from the Co^{60} -source.

Plant Material

The main material consisted of barley (*Hordeum distichum*, an x-ray induced straw-stiff mutant, *Erectoides 23*, was used; cf. Nybom, 1954) and horse beans (*Vicia faba f. equina*, a Svalöf strain). They were sown in double radial rows. A number of other plants were sown or planted in 1-m. long wooden flats (Figs. 2 and 4). These were plants that had earlier been used as "radiation indicators" either at Balsgård (cf. Ehrenberg *et al.*, 1954) or at Brookhaven (cf. Sparrow and Christensen, 1953), viz. flax (*Linum usitatissimum*), *Godetia amoena*, *Matthiola annua*, *Tradescantia paludosa* and *Lilium longiflorum*. In addition several other kinds of plants, fruit trees, small-fruit bushes, ornamental shrubs and various crop plants were irradiated for plant breeding purposes.

The barley material is to be analysed also for induced mutations and must, therefore, be cultivated a year longer. For the same purpose there were also arranged barley plots receiving especially low doses together with a well-protected control.

Effects Studied

Growth. As expected the plants showed very different tolerance towards the chronic irradiation.

The growth in height of the flax, barley and the beans is shown in Fig. 3. The flax proved to be extremely resistant. Even the plants standing closest to the source and receiving 600–700 r/day did not suffer very greatly.

The barley and the beans, on the other hand, showed all degrees of growth inhibition from the limit of survival to completely normal growth. For barley these limits were situated between 150–200 and 30–40 r/day, and for the beans between 65–90 and 20–30 r/day.

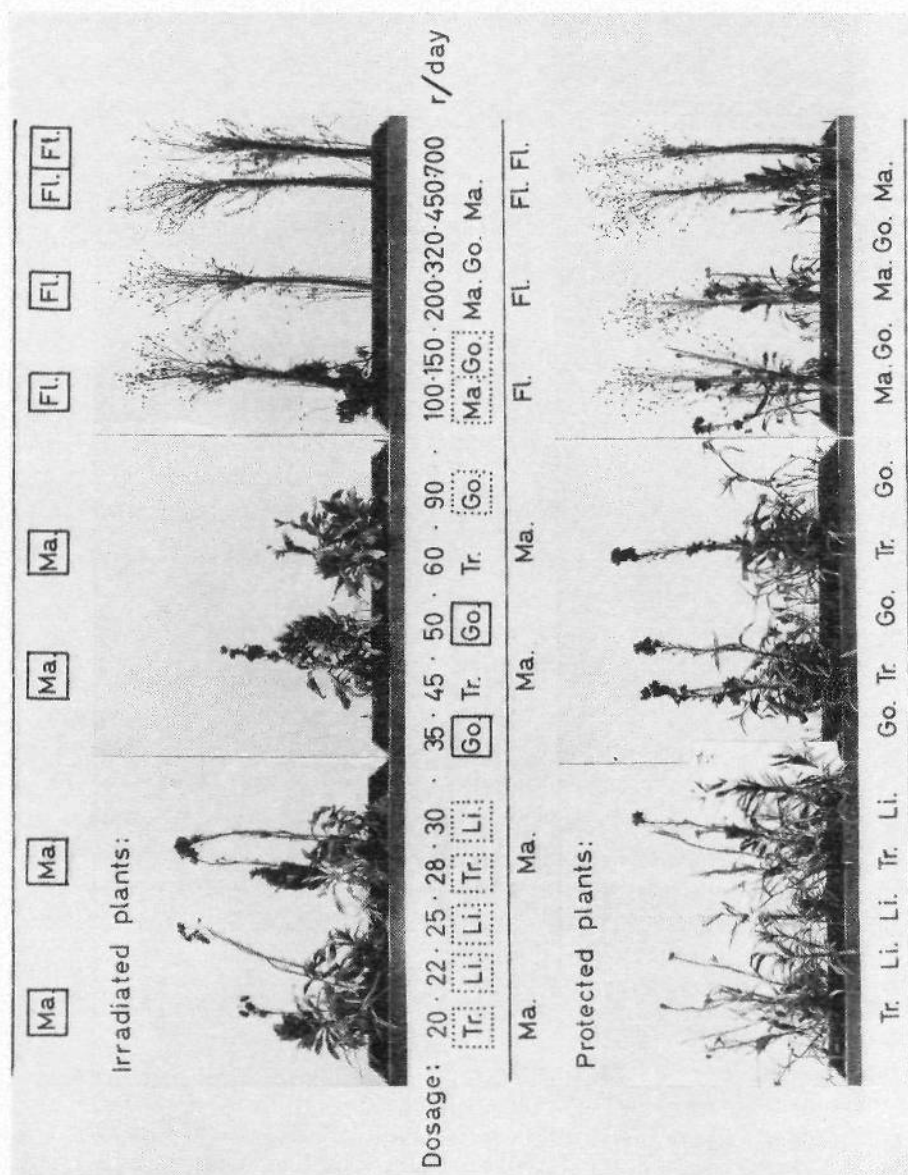


Fig. 4. Photographs of the plants growing in the wooden flats. The symbols set above or below the respective plants mean: FL, flax; Ma, *Matthiola*; Go, *Godetia*; Tr, *Tradescantia*; Li, *Lilium*. For the irradiated plants the symbols are framed, solid lines indicating rel. good growth and dotted lines indicating serious inhibition. For killed plants the symbols are left without frames.

If the daily doses corresponding to the height measurements are calculated, it will be found that the plants reacted in a rather similar way whether the irradiation was continuous or concentrated to 12 hours per day. Also, there was no significant difference between the day and the night irradiations.

The appearance of the plants in the flats is shown in Fig. 4. The lower half of the figure shows the plants in the protected sector (photos taken on Sept. 19th, when *Godetia* had already fructified). The upper corresponding row of plants were irradiated during the day. Even in regard to these plants there was no apparent effect of the dose fractionation and scarcely any difference between day and night exposure.

As already mentioned the flax turned out to be extremely radio-resistant. An other plant, which has been grown at the source for several years and been found to be almost as resistant is white mustard, *Sinapis alba*. Even in 1955 it developed quite well at 400 r/day. *Godetia* and *Matthiola* were considerably more sensitive. They stopped growing at 200—300 r/day. They did not grow comparatively normally until at 30—40 r/day. Thus they come just after barley in sensitivity. *Tradescantia* was still more sensitive, being markedly retarded already at 20 r/day. *Lilium longiflorum* was the most sensitive of them all, only forming 6—10 cm long dwarfish shoots even at about 20 r/day.

Between the flax and this lily there is certainly a factor in tolerance towards chronic irradiation of more than 100.

Fertility. The degree of seed setting was determined for three of the plants, *viz.* the flax, the barley and the beans. Their respective fertilities are shown in the diagrams of Fig. 5.

It is interesting to note that about the same relations in sensitivity are found as for the growth. The flax is some 10 times more resistant than the barley and some 30 times more than the beans.

Furthermore, the reduction in fertility seems to be proportional to the daily dosage only, irrespective of whether it is given continuously or fractionated into 12 hour periods.

The pollen fertility was also studied in the same plants. Samples of pollen was put into lacto-phenol-fuchsin and the proportion of morphologically normal grains was determined. Usually this method gives very reliable results, but in all plants studied in this case the reduction in fertility due to the irradiation was very small and irregular, varying between 0—20 per cent even in plants which would later show almost complete seed sterility. Either the appearance of the pollen grains does not reflect their true constitution, or the seed abortion to a large extent

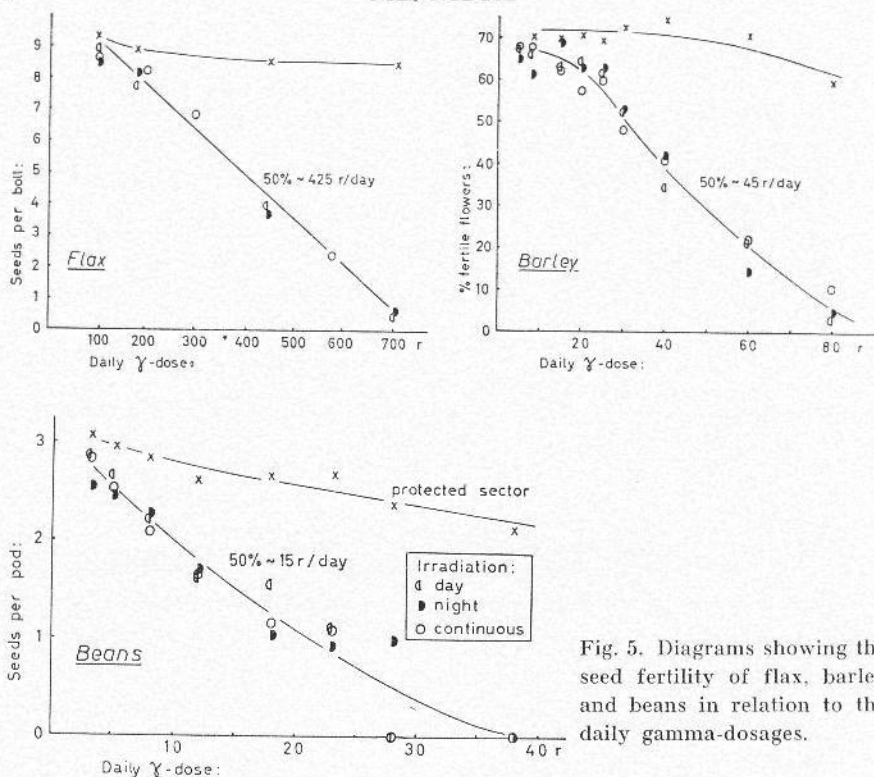


Fig. 5. Diagrams showing the seed fertility of flax, barley and beans in relation to the daily gamma-dosages.

is due to radiation damage at a later stage than fertilization, presumably during early embryogenesis, with its rapid cell divisions.

Discussion

Analogous to the division of the primary radiation effects into physiological and genetical ones, the corresponding two kinds of mechanisms can be made responsible for the general damage caused by chronic radiations on growing plants. Physiological injuries may *e.g.*, consist of metabolic disturbances of various kinds, enzyme inactivation or inhibition of enzyme synthesis, destruction of growth factors or other interferences with cell growth and division.

Genetical injuries, the extent of which could determine the tolerance of diploid organisms towards chronic irradiation, are mainly to be sought in chromosome disturbances. In the form of deficiencies and translocations these changes lead to division irregularities and/or genetical unbalance — not so much of the irradiated cells themselves —

but rather of the daughter cells. They may cause anatomical disturbances, growth disorientation, degeneration of meristematic tissues (*blind shoots*, cf. Hagberg and Nybom, 1954), initiation of secondary meristems, fasciations, bifurcations of the vegetation point and other abnormalities.

There is little doubt that a good deal of the radiation damage caused to living plants is purely physiological in nature. Gunckel and Sparrow (1954) even conclude that most, if not all, of the abnormalities "result from the induced physiological or biochemical disturbances". This is, however, not in good accord with the common experience that physiological processes *in vivo* are fairly radio-resistant. Forssberg (1945) says: "It is for instance noticeable that when doses are given which produce fairly strong histological disturbances in the cells, or even cause death later on, a great many fundamental biochemical reactions appear to be practically unaffected by the irradiation".

On the other hand, there are many observations pointing to a rather specific sensitivity of the chromosomes towards radiation. From the experiments reported in this paper one may notice chromosomal damage leading to 25—50 per cent sterility already after doses leaving the growth and development relatively uninfluenced. Gray and Scholes (1951), studying the effects of radiations on *Vicia* roots, also consider that chromosomal disturbances play a major rôle in growth inhibition. Reference could also be made to the mode of dying of irradiated microorganisms. The exposed cells themselves show no sign of damage, but when they attempt to divide the injuries become acute, leading to the death of the daughter cells, probably due to induced chromosomal changes (cf. Nybom, 1953).

Also, this interpretation of the mechanism is in line with the often made observation that it is particularly the meristematic regions that show the greatest sensitivity, whereas differentiated tissue — even when engaged in high metabolic activity — may be relatively resistant.

The order of sensitivity found among the plants studied in this paper seems to warrant the view, expressed also by Sparrow and Christensen (1953), that species with large chromosomes are especially radio-sensitive. In order to study this in more detail the author made root tip squashes of all species used as indicator plants. The chromosomes are drawn in Fig. 6 with the same magnification and arranged according to increasing sensitivity. The tendency is striking. One can hardly avoid the conclusion that the size of the chromosomes does play a great rôle for the specific sensitivity, and that the effects of the radiation on the

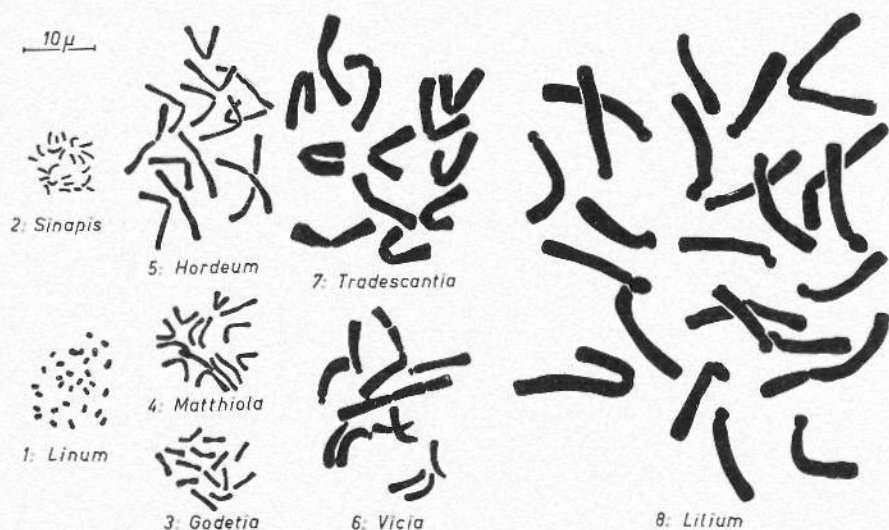


Fig. 6. The chromosome complements of the plants studied, drawn with the same magnification and arranged in order of increasing radio-sensitivity.

chromosomes is perhaps decisive for the damage leading to induced growth inhibition, abnormal development and death.

It is rather noteworthy that the dosage fractionation has been without effect on the growth inhibition. Probably this is also an indication that the underlying mechanism largely consists of induced genetical damage, but it is not quite clear how to interpret this result. It looks as if the rest periods have been just enough to compensate for the higher efficiency the doubled dose-rate may have had during the irradiation periods.

It is also somewhat unexpected that the plants show the same reaction whether irradiated during the day or night. Many plants do show a diurnal cell division rhythm that should make them more sensitive during certain periods. The photosynthesis during the day, tending to raise the redox-potential, should also lead to a higher sensitivity (as could be demonstrated for green algae, Nybom 1953).

Summary

The first-generation effects of plants exposed to continuous γ -irradiation are studied. A fractionation of the dosage into 12-hour periods did not markedly change the tolerance of the plants, nor was there any apparent difference between irradiation carried out during the day or during the night. The factors determining the specific tolerance of growing plants towards chronic irradiation are briefly discussed.

References

1. EHRENBERG, L.; GRANHALL, I.; GUSTAFSSON, Å. and NYBOM, N. 1954. Acute and chronic ^{60}Co gamma irradiation of plants. — Oxford Radioisotope Conference, 1954, I: 391—396.
2. EHRENBERG, L. and NYBOM, N. 1954. Ion density and biological effectiveness of radiations. — Acta Agr. Scand. 4: 396—418.
3. FORSSBERG, A. 1945. Action of x-rays on catalase and its biological significance. — Arkiv f. kemi, mineralogi och geologi, 21 A, 7, 15 pp.
4. GRAY, L. H. and SCHOLLS, M. E. 1951. The effect of ionizing radiations on the broad bean root. VIII: Growth rate studies and histological analyses. — Brit. J. Radiol. 24, 37 pp.
5. GUNCKEL, J. E. and SPARROW, A. H. 1954. Aberrant growth in plants induced by ionizing radiation. — Brookhaven Symp. in Biology, 6: 252—279.
6. HAGBERG, A. and NYBOM, N. 1954. Reaction of potatoes to x-irradiation and radiophosphorus. — Acta Agr. Scand. 4: 578—584.
7. NYBOM, N. 1953. Some experiences from mutation experiments in *Chlamydomonas*. — Hereditas 39: 317—324.
8. — 1954. Mutation types in barley. — Acta Agr. Scand. 4: 430—456.
9. — GUSTAFSSON, Å. and EHRENBERG, L. 1952. On the injurious action of ionizing radiations in plants. — Bot. Not. 1952: 343—365.
10. — GUSTAFSSON, Å.; GRANHALL, I. and EHRENBERG, L. 1956. The genetic effects of chronic gamma irradiation in barley. — Hereditas 42: 68—78.
11. SPARROW, A. H. and CHRISTENSEN, E. 1953. Tolerance of certain higher plants to chronic exposure to gamma radiation from Cobalt-60. — Science 118: 697—698.
12. TIMOFÉEFF-RESSOVSKY, N. W. and ZIMMER, K. G. 1947. Das Trefferprinzip in der Biologie. — Leipzig 1947.

Studies in the physiology of *Coprinus*

III. Cultivation experiments with running media

By LISBETH FRIES

When cultivating fungi in flasks one cannot avoid a number of changes in the medium produced during incubation by the activity of the fungus. The great differences between the initial and the final pH values in some experiments exemplify this. Therefore it was attempted to cultivate *Coprinus* in a continuously running nutrient solution. An apparatus permitting continuous cultivation of bacteria, a so-called chemostat, has been described by Novick and Szilard (1950), another by Monod (1950). So far only one fungus, viz. *Ophiostoma multiannulatum*, has been grown in chemostat culture (v. Hofsten et al. 1953) in an apparatus similar to that constructed by Monod. In these chemostats, however, only unicellular organisms can be grown. When cultivating *Coprinus* the habit some species have of producing whole floating pads of mycelia in standing liquids had to be kept in mind. It should be possible to detain such a pad in the flask, even if the liquid was running. It was also important to get a series of uniform culture vessels easy to sterilize. According to these principles the trans-flowing flasks were constructed.

A fine tube of Pyrex bent at a suitable angle was inserted into a common 200 ml Pyrex flask in such a way that as soon as the liquid in the flask reached a level corresponding to 50 ml it began to drop continuously from the outside tip of the tube (Fig. 1). With a continuous affluent it was thus possible to obtain a continuous effluent. The storage flask with the nutrient solution was placed a few decimeters above the culture flasks and the affluent was regulated by a screw with very fine threads. By pressing air into the storage flask the tubes were filled with

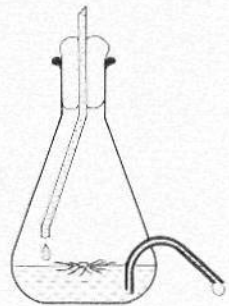


Fig. 1. A trans-flowing flask.

A fine tube of Pyrex bent at a suitable angle was inserted into a common 200 ml Pyrex flask in such a way that as soon as the liquid in the flask reached a level corresponding to 50 ml it began to drop continuously from the outside tip of the tube (Fig. 1). With a continuous affluent it was thus possible to obtain a continuous effluent. The storage flask with the nutrient solution was placed a few decimeters above the culture flasks and the affluent was regulated by a screw with very fine threads. By pressing air into the storage flask the tubes were filled with

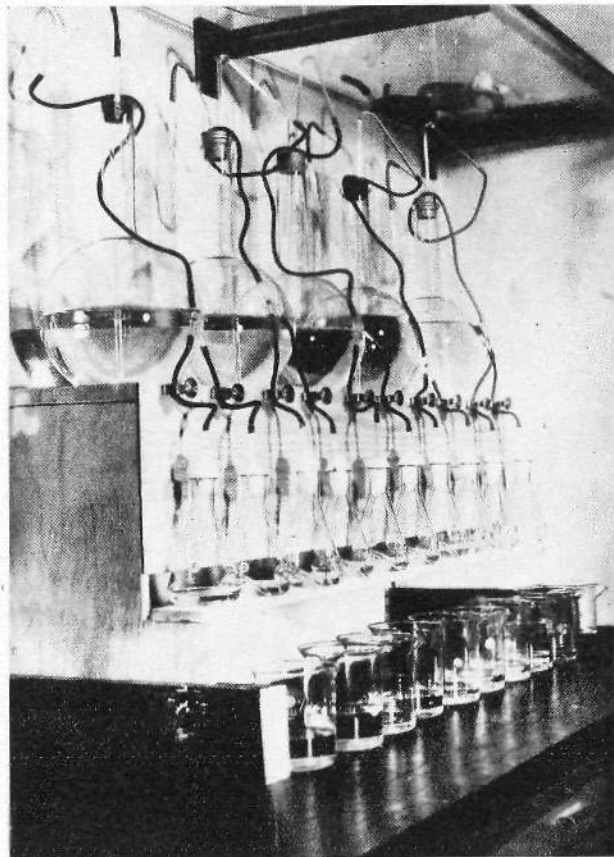


Fig. 2. Trans-flowing flasks coupled to their storage flasks and arranged for an experiment.

solution and the streaming started. Two culture flasks were coupled to each storage flask (Fig. 2).

The same strains of *Coprinus ephemerus* and of *Coprinus fimetarius* have been used in this study as in Fries (1955), where also the methods for cultivation on standing media are described.

Medium A 2+B (Fries 1955) which is used in all experiments has the following composition: *Sol. A 2*: glucose 10 g, asparagine 1 g, $(\text{NH}_4)_2$ -tartrate 0.5 g, $\text{Na}_2\text{HPO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ 2.25 g, KH_2PO_4 1 g, Na_2SO_4 0.28 g, thiamine 100 μg and dist. water 1000 ml. *Sol. B*: CaCl_2 0.1 g, $\text{MgCl}_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$ 0.41 g, ferricitrate 5.31 mg, citric acid 5.31 mg, $\text{MnSO}_4 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$ 4.43 mg, $\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ 4.05 mg and dist. water 40 ml. Solution A 2 and B were mixed after separate sterilization.

The growth in the trans-flowing flasks was at first compared with that on the standing liquid with *C. fimetarius II* as a test object.

Expt. 1. Growth of *Coprinus fimetarius II* on running and standing nutrient solution (Fig. 3.)

Medium A 2+B was used with only 5 g glucose per litre. 200 ml Pyrex flasks, each sterilized with 50 ml nutrient solution, were used for the standing liquid. 12 trans-flowing flasks (T-flasks) were autoclaved and filled with 50 ml solution from the storage flasks before inoculation.

The inocula had to grow for 2 days before the streaming was started. After measuring the effluent per unit of time, the affluent was regulated as uniformly as possible. Through the two flasks that had been sacrificed last about 1.25 litre had passed in 5 days. 4 flasks with standing solution (S-flasks) and 2 T-flasks were taken after 4, 5, 5½, 6, 6½ and 7 days respectively. Incubation temperature 30° C.

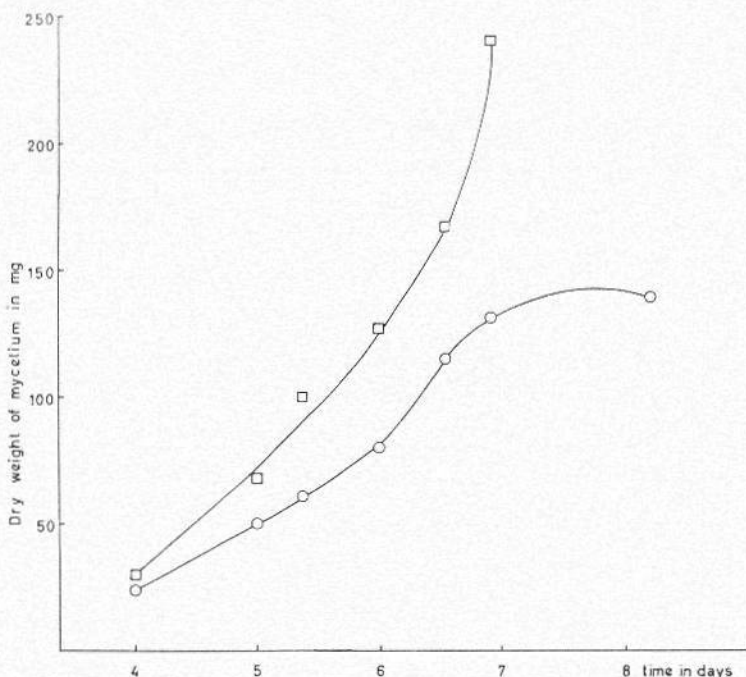


Fig. 3. Growth of *Coprinus fimetarius II* on running (□) and on standing nutrient solution (○). (Expt. 1.)

The result of the experiment shows that the running solution was preferred by *C. fimetarius II*. The divergence of the growth curves appeared soon after the start of the experiment and not only when the growth in the flasks with the standing solution had stopped, probably

because all the glucose had been consumed. In the running solution no limiting factor appeared during the incubation time.

In earlier experiments (Fries 1956) concerning the influence of different H^+ -concentrations on the mycelial growth the medium used had been strongly buffered with phosphates (0.04 M) in order to keep the H^+ -concentration as unchanged as possible during the experiment. Was this concentration the ideal one for mycelial growth, if a constant pH was maintained by other means? It should be possible to solve this problem with the aid of the trans-flowing flasks.

**Expt. 2. Growth of *Coprinus ephemerus* and *Coprinus fimetarius II*
at different concentrations of phosphates in trans-flowing flasks**

(Table I.)

Medium A 2+B was used with KH_2PO_4 and Na_2HPO_4 omitted. The components of one litre of Sol. A 2 were dissolved in 400 ml dist. water. After sterilization 600 ml sterile phosphate solution was added. The following concentrations of phosphates in the complete nutrient solution were tested: 0.08 (=4 g KH_2PO_4 + 9 g $Na_2HPO_4 \cdot 2H_2O$), 0.02, 0.005, 0.00125, and 0.0003125 M. 2 flasks in each series. For *C. ephemerus* the incubation time was 8 days and the temperature 25° C, for *C. fimetarius II* 6 days and 30° C. The affluent from the different storage flasks was regulated so that the pH value was kept constant in the T-flasks.

**Table I. Growth of *Coprinus ephemerus* and *Coprinus fimetarius II*
on the running nutrient solution with different concentrations of phosphates.**

(Expt. 2.)

Concentration of phosphates in mol per litre	Dry weight of mycelium in mg	
	<i>C. ephemerus</i>	<i>C. fimetarius II</i>
0.08	55.2	66.8
	61.7	52.1
0.02	82.5	167.3
	89.6	140.5
0.005	58.6	277.6
	43.8	183.5
0.00125	34.4	241.1
	37.3	261.0
0.00031	40.7	75.0
	38.5	81.0

The experiment with *C. ephemerus* showed that a medium 0.02 M as regards the phosphates was the most suitable but a concentration as high as 0.08 M could also be tolerated. At the end of the experiment

C. fimetarius II showed the best growth in a 0.005 or 0.00125 M solution, while 4 days after the start 0.02 or 0.005 M solution seemed to be the most suitable. When *C. fimetarius* is growing the mycelia form jelly on the undersides, especially in solution with a low phosphate concentration, which delays the transport between the hyphae and the nutrient solution. If the mycelial pads growing in 0.00125 M solution were squeezed in the 50 ml liquid of their flasks, the pH changed from 6.8 to 6.0. This more acid environment inside the jelly may have had a favourable effect on the mycelial growth in the case of *C. fimetarius II*.

Treschow (1944) stated that concentrations of phosphates higher than 0.0066 M inhibited the growth of *Psalliota bispora*, which would agree with the result obtained with *C. fimetarius II*. The greater demand for phosphates by *C. ephemerus* is in better agreement with the amount of 0.2 % (=0.01 M) K_2HPO_4 stated necessary for some moulds by Mann (1944).

The effect of different concentrations of glucose was also investigated. With running solution it should be possible to keep a constant concentration, while in standing solution there must always be a gradual fall.

Expt. 3. Effect of different glucose concentrations on the growth of *Coprinus ephemerus* and *Coprinus fimetarius II* in trans-flowing flasks (Figs. 4, 5.)

Medium A2+B was used with glucose omitted. Glucose solutions were sterilized separately and added to concentrated sterile A2 solution. Otherwise the experiment was arranged as Expt. 1 and included the following series: 30, 10, 3, 1, 0.3 and 0.1 g glucose per litre.

C. ephemerus was inoculated only on the five last series. 4 S-flasks of each series with this fungus were taken after 3, 4, 5, and 5 1/2 days and the mycelia weighed. After 5 1/2 days the two T-flasks of each series were treated in the same way. Incubation temperature 25° C.

3 S-flasks with *C. fimetarius* were removed after 3, 5 and 6 days, the T-flasks being taken and the mycelia weighed after 6 days. The storage flask with 3 g glucose per litre was infected after 4 days, and therefore the mycelia in the T-flasks had to be removed immediately. Incubation temperature 30° C.

C. ephemerus and *C. fimetarius* react differently in the streaming solution. In standing medium the first mentioned showed the best growth with the highest concentrations of glucose, viz. 10 g and 3 g per litre. The growth on running liquid was inferior on the solution with 10 and 3 g glucose per litre, while lower concentrations gave about the same

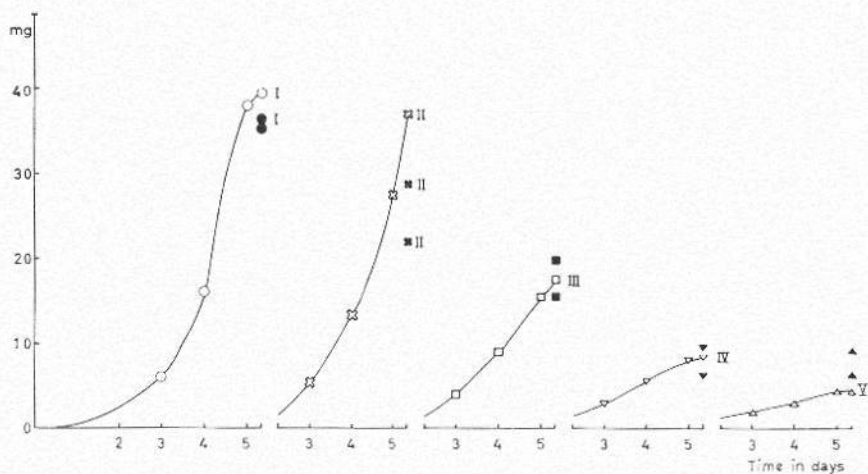


Fig. 4. Growth of *Coprinus ephemerus* on running or standing nutrient solution with different contents of glucose. The following amounts of glucose were added per litre: I) 10 g, II) 3 g, III) 1 g, IV) 0.3 g, V) 0.1 g. Filled signs indicate the weight of mycelia obtained on running medium, unfilled the mean weight of mycelia on standing medium. (Expt. 2.)

yield on running and standing medium. *C. fimetarius*, on the other hand, grew more rapidly on the running than on the standing liquids at all concentrations and only such high contents as 30 g per litre had an inhibiting effect. The most favourable concentration seemed to be 10 g per litre, which agrees well with Treschow's result obtained with *Psalliota bispora* (Treschow 1944).

After some time the nutrient solution in the storage flasks turned opalescent and later on there appeared a thin precipitation, probably of Fe and Ca compounds. Therefore the flasks had to be shaken carefully. In standing liquid *C. ephemerus* produces organic acids, which form soluble complexes with metals and make them available for use (Fries 1956). In the running solution these acids were transported away, this perhaps being the reason why the standing liquid turned out to be more favourable. The pads of *C. fimetarius* had a thin jelly on the underside, where they to a certain degree could form their own environment. It is also possible that the better airing due to the streaming through the flasks specially favours the mycelial growth of *C. fimetarius*.

In these experiments the nitrogen source had been kept constant, viz. 1 g asparagine + 0.5 g $(\text{NH}_4)_2$ -tartrate per litre, and consequently

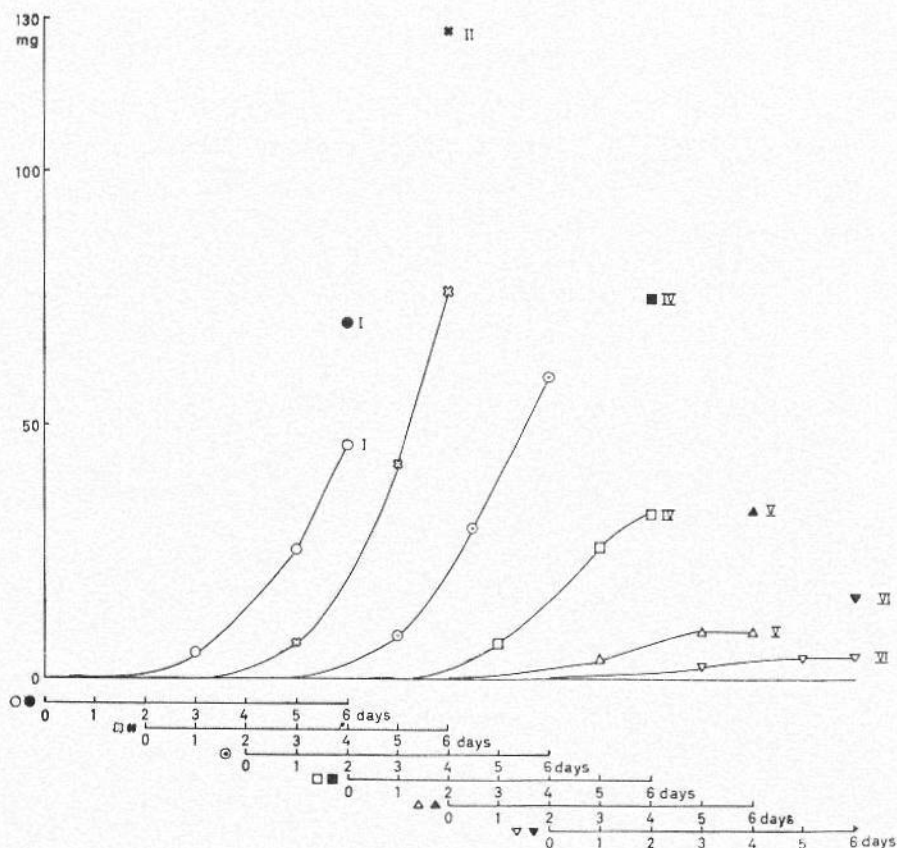


Fig. 5. Growth of *Coprinus fimetarius* II on running and standing nutrient solution with different contents of glucose. The following amounts of glucose were added per litre: I) 30 g, II) 10 g, III) 3 g, IV) 1 g, V) 0.3 g, VI) 0.1 g. Filled signs indicate yields on running solution and unfilled signs yields on standing solution. (Expt. 3.)

the C/N ratio had varied between the series. A new experiment was arranged with the same proportions between glucose and asparagine + $(\text{NH}_4)_2\text{HPO}_4$.

Expt. 4. Growth of *Coprinus fimetarius* II on running and standing solution with different amounts of glucose and nitrogen source, but always with the same C/N ratio. (Fig. 6.)

Medium A 2+B was used with glucose and nitrogen sources omitted. $(\text{NH}_4)_2$ -tartrate was replaced by Na_2 -tartrate and $(\text{NH}_4)_2\text{HPO}_4$, the former being included in Sol. A 2. Solutions of glucose and of asparagine + $(\text{NH}_4)_2\text{HPO}_4$

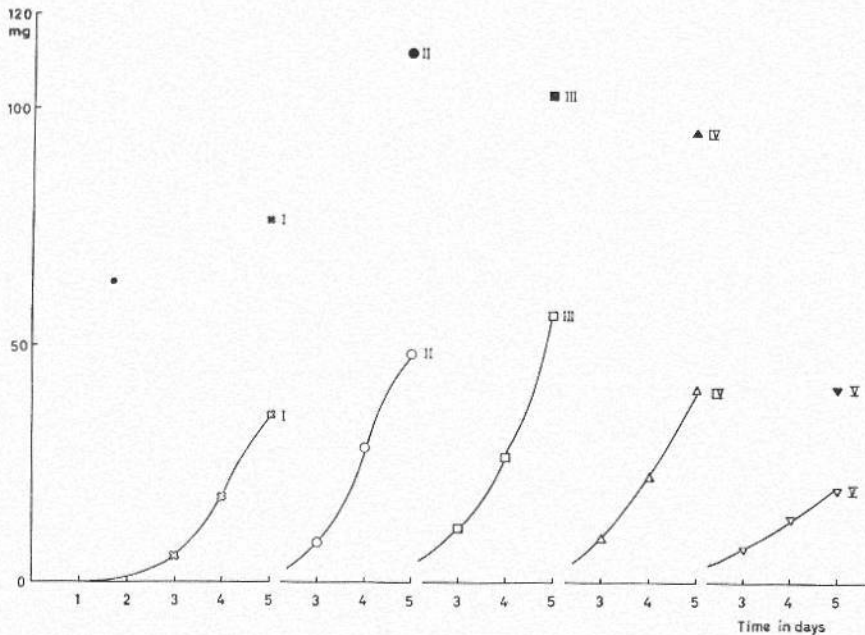


Fig. 6. Growth of *Coprinus fimetarius* II on running and standing nutrient solution with different amounts of glucose and nitrogen, but always with the same C/N ratio.

The following amounts were tested:

I)	glucose	30	g	+ asparagine	3	g	+ (NH ₄) ₂ HPO ₄	1.05	g	per litre
II)	glucose	10	g	+ asparagine	1	g	+ (NH ₄) ₂ HPO ₄	0.35	g
III)	glucose	3	g	+ asparagine	0.3	g	+ (NH ₄) ₂ HPO ₄	0.105	g
IV)	glucose	1	g	+ asparagine	0.1	g	+ (NH ₄) ₂ HPO ₄	0.035	g
V)	glucose	0.3	g	+ asparagine	0.03	g	+ (NH ₄) ₂ HPO ₄	0.01	g

were sterilized separately and added to the concentrated basic solution in the storage flasks and the 200 ml flasks. The experiment was in all other respects arranged in the same way as Expt. 3, and included the following series:

1)	glucose	30	g	asparagine	3	g	(NH ₄) ₂ HPO ₄	1.05	g	per litre
2)	..	10	1	0.35
3)	..	3	0.3	0.105
4)	..	1	0.1	0.035
5)	..	0.3	0.03	0.0105

Of the S-flasks 4 parallels were taken after 3, 4 and 5 days and on the last day also the two parallels of the T-flasks from each series. Incubation temperature 30° C. About 1.25 litre of solution passed through each T-flask.

The result of this experiment shows that the C/N ratio is very important especially in standing liquid, where a high nitrogen content

apparently inhibits the rapidity of growth. With a lower N-content the solution with only 3 g glucose per litre appeared the most favourable, while in running liquid 10 g per litre still gave the highest yield.

Summary

Cultivation of fungi on running media has been investigated in specially constructed trans-flowing flasks. Running medium seems more favourable to *C. fimetarius II* during the entire period of incubation than the standing medium. The trans-flowing flasks are also used for determining the most suitable phosphate concentration of the medium, since it is here possible to keep a constant pH value without a great buffering capacity of the medium. A nutrient solution, 0.02 M as regards the phosphates, is the most suitable for *C. ephemerus*, but as high a concentration as 0.08 M can also be tolerated. *C. fimetarius II* seemed to prefer 0.02 or 0.005 M solution during the first 4 days, but later a lower concentration proved to be more favourable.

In experiments with varied additions of glucose the same amount, 10 g per litre, turned out to be the most favourable in running as well as standing liquid, though *C. fimetarius II* showed considerably better growth in the trans-flowing flasks. With *C. ephemerus*, on the other hand, the bigger yields were obtained on standing medium. The glucose and nitrogen contents were also varied, but in such a way that a constant C/N ratio always was maintained. A high nitrogen content apparently inhibits the growth rate in standing liquid and therefore the C/N ratio is especially important when arranging such experiments.

Institute of Physiological Botany University of Uppsala, January, 1956.

Literature cited

- FRIES, L. 1955: Studies in the physiology of *Coprinus*. I. Growth substance, nitrogen and carbon requirements. — Svensk Bot. Tidskr., 49: 475.
— 1956: Studies in the physiology of *Coprinus*. II. Influence of pH, metal factors and temperature. — Svensk Bot. Tidskr. 50: 47.
V. HOFSTEN, B., V. HOFSTEN, A. & FRIES, N. 1953: Continuous liquid culture of the fungus *Ophiostoma multiannulatum*. — Exp. Cell Research. 5: 530.
LINDBERG, G. 1944: Über die Physiologie ligninabbauender Bodenhymenmyceter. — Symb. Bot. Ups. VIII: 2, p. 1.
MANN, T. 1944: Studies in the metabolism of mould fungi. I. Phosphorus metabolism in moulds. — Biochem. J., 38: 339.
MONOD, J. 1950: La technique de culture continue. Théorie et application. — Ann. Inst. Pasteur, 79: 390.
NOVICK, A. & SZILARD, L. 1950: Description of the chemostat. — Science, 112: 715.

The Embryology of Some African *Alchemilla* Species

By H. HJELMQVIST

During an explorative expedition in the East African mountain district fil. lic. O. Hedberg, Uppsala, made the observation that several of the shrubby *Alchemilla* species occurring there had a good pollen development. This implies a striking contrast to the conditions in the North European species of the subgenus *Eualchemilla*, to which the African species also belong, and it was very conceivable that these species were not apomictic, but normally sexual. Since this question is of importance also for the systematical treatment of the genus, lic. Hedberg made collections and fixations of embryological material, which last year were given to the present writer for investigation, perhaps also because in Lund the material is still preserved that was used by Murbeck in his classical investigations of the embryology of the genus.

The species investigated and their find places are as follows:

Alchemilla argyrophylla Oliv., Kenya: Mt. Kenya, Teleki Valley, 4200 m (Hedberg No. 1700, 26/7 1948).

A. elgonensis Mildbr., Kenya: Elgon, E. slope, 3350 m (Hedberg No. 224, 2/3 1948).

A. johnstonii Oliv., Kenya: Mt. Kenya, Teleki Valley, 4150 m (Hedberg No. 1778, 2/8 1948) and Kenya: Elgon, E. slope, 3450 m (Hedberg No. 272, 3/3 1948).

The two first-mentioned species belong to the section *Subcuneatifoliae* (De Wild.) Rothm., the last one to § *Geraniifoliae* (Haum. & Balle) Rothm.

As fixative the solution of Navashin-Karpechenko was used, in Müntzing's modification. The staining of the slides was made partly in iron-hematoxylin according to Heidenhain, partly in crystal violet and light-green.

Since *Alchemilla johnstonii* was represented by the most complete material, the development of this species is at first described, and the two other species will then be compared with it.

The development of the ovule in *Alchemilla johnstonii* takes place in a similar way as in other *Alchemilla* species. In an early stage (Fig. 1 *a*) it is nearly hemispherical and directed perpendicularly to the longitudinal axis of the ovary. At this stage a group of comparatively large cells with large nuclei may be observed beneath the epidermis: in Fig. 1 *a* three such cells are visible side by side. This cell group forms the archesporium, which, as usual in the genus, is pluricellular. By divisions of the archesporial cells cell rows are formed, which are parallel or slightly diverging upwards. One of these, generally situated in the centre, forms one or a few parietal cells and beneath this one large megaspore mother cell only, the others form two or more cells except the parietal ones. As in some cases reported by Murbeck (1901) two megaspore mother cells may sometimes arise beside each other (Fig. 1 *e*) and occasionally a MMC may develop from a parietal cell.

When the ovule extends in length and becomes directed obliquely upwards, the integument appearing at the base, the nucleus of the MMC shows prophase of meiosis. The MMC now increases considerably, its plasma consequently becomes thin and light, and the nucleus attains a very great volume (Fig. 1 *b*). In agreement with the majority of species investigated earlier (Murbeck, 1901, Böös, 1917) the nucleus always remains very long in this early prophase stage, and a division was never observed. In a later stage of development of the ovule, when the integument grows up around the apex of the nucellus, the nuclei still remain in the same stage and show signs of degeneration. In the ovule reproduced in Fig. 1 *c* the MMC is thus obviously pushed aside and its nucleus is compressed from the sides and has assumed an irregular, uneven shape; in Fig. 1 *d*, which shows an ovule where the integument is entirely enclosing the nucellus, it is also compressed and the nucleus appears degenerating with an apparently disintegrating chromatin ball on one side, around the nucleolus.

At the same time as this degeneration takes place, other cells in the nucellus, which no doubt derive their origin from the primary archesporium, begin to develop vigorously: they are rich in plasma, have large, vigorous nuclei, and increase especially in length, showing signs of incipient mitosis. In *A. johnstonii* this development is apparent in the ovules reproduced in Figs. 1 *c* and 1 *d*. In one of these (Fig. 1 *c*) there is visible in the nucellus, obliquely above the superseded MMC,

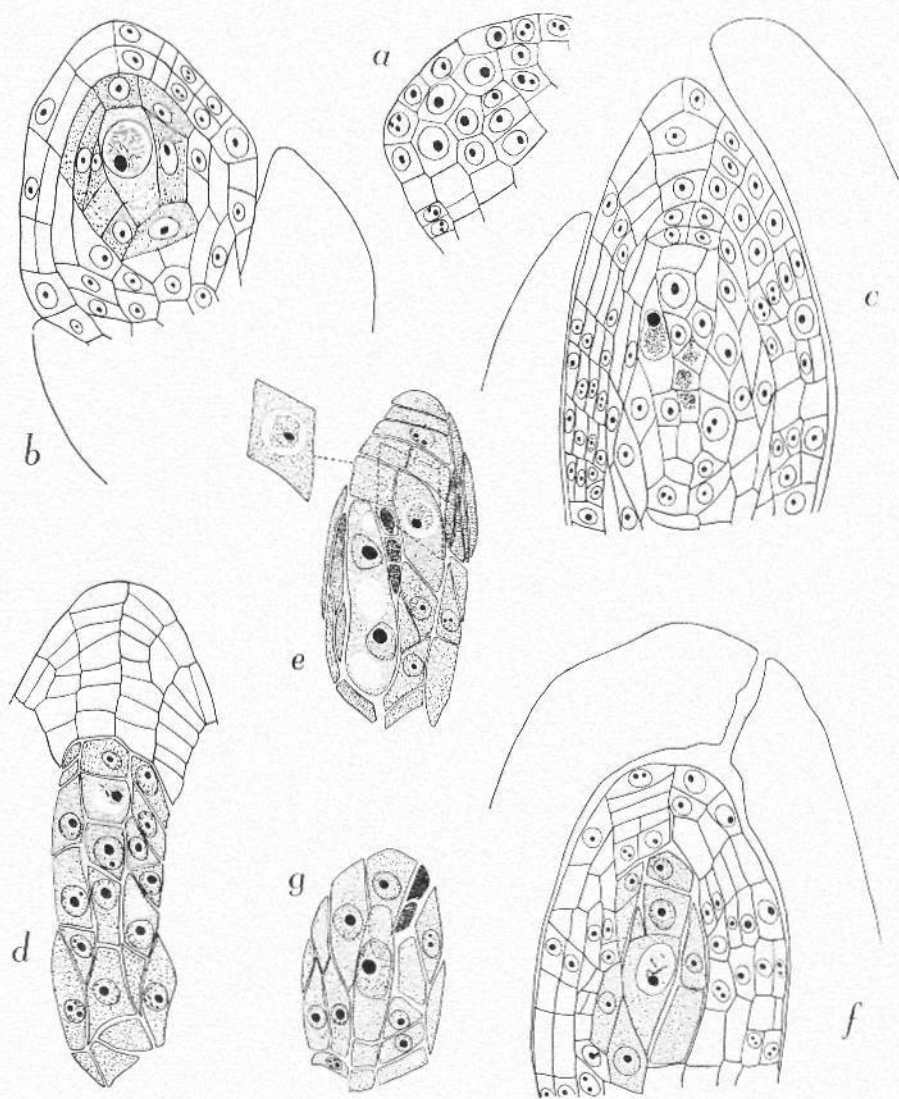


Fig. 1. Young ovules of *Alchemilla johnstonii* (a—e) and *A. argyrophylla* (f—g), longitudinal sections. *a* Very early stage, three archesporial cells with large nuclei visible in the subepidermal layer. *b* Young ovule with central MMC. *c* Later stage, the MMC superseded, its nucleus disintegrating, a cell obliquely above it (and two others, not visible) probably developing into secondary embryo sacs. *d* Degenerating central MMC, a cell beneath it and at least two others probably forming secondary embryo sacs. *e* Central part of nucellus with two degenerating MMCs in different planes (one of them reproduced separately) and a secondary binucleate embryo sac. *f—g* Two sections through the same nucellus, in *f* a disintegrating MMC, in *g* a secondary embryo sac in development. — Enlargement c. $\times 550$.

a cell with large nucleus, which begins to show signs of division; in other planes there are two other cells that are of similar appearance. Fig. 1 *d* shows an ovule that is a little older, the integument now completely enclosing the nucellus, only having an oblique micropyle at the apex, and the epidermis having formed a massive calotte of up to 8 cell layers. Here at least three cells with large nuclei appear in the neighbourhood of the superseded MMC — which in this case probably has arisen from a parietal cell — one of them just beneath it, the other two in adjacent cell rows. In Fig. 1 *e* a nucellus of *A. johnstonii* is seen, where a binucleate secondary embryo sac has been formed, while the primary MMCs, here two beside each other, are degenerating. It is thus obvious that the primary MMC does not undergo any division, but in an early stage is ousted and replaced by neighbouring cells, which by way of mitotic divisions develop into unreduced embryo sacs. Fig. 2 *a* shows a later stage of this development, where two embryo sacs have reached about the same development, both having arrived at the 4-nucleate stage. As a rule only one embryo sac, however, attains a more advanced stage of development, and more than one fully developed embryo sac was never observed in the same nucellus. The mature embryo sac of *Alchemilla johnstonii* is, as shown by Fig. 2 *b*, of a quite normal structure: there are two synergids, comparatively large, with the nucleus in the upper part and a vacuole beneath it; one egg cell with a larger nucleus than the synergids and a vacuole above it; two big polar nuclei, which here are just in fusion; and three antipodals, the nuclei of which are smaller than the polar nuclei. Later on a secondary nucleus is formed and the embryo sac increases both in length and width, while the surrounding nucellar tissue is ever more disintegrated.

In the further development an embryo is formed from the egg-cell (Fig. 2 *c*) and a nuclear endosperm from the secondary nucleus. Neither in earlier nor in later stages was any trace of a pollen tube seen in the embryo sac, the development is thus obviously quite apomictic; no pseudogamy occurs either, as in *Alchemilla arvensis*. Fig. 2 *c* shows that the endosperm development is considerably more advanced than the embryo formation: while the embryo is bicellular, the endosperm is 16-nucleate. In the North European *Eualchemilla* species it was observed by Murbeck (1901, p. 34) that in the same way the endosperm sometimes was earlier developed than the embryo, but in other cases the embryo was more advanced. In *A. johnstonii* (and likewise in the other African species investigated) the former alternative only was observed, but the relation between embryo and endosperm development

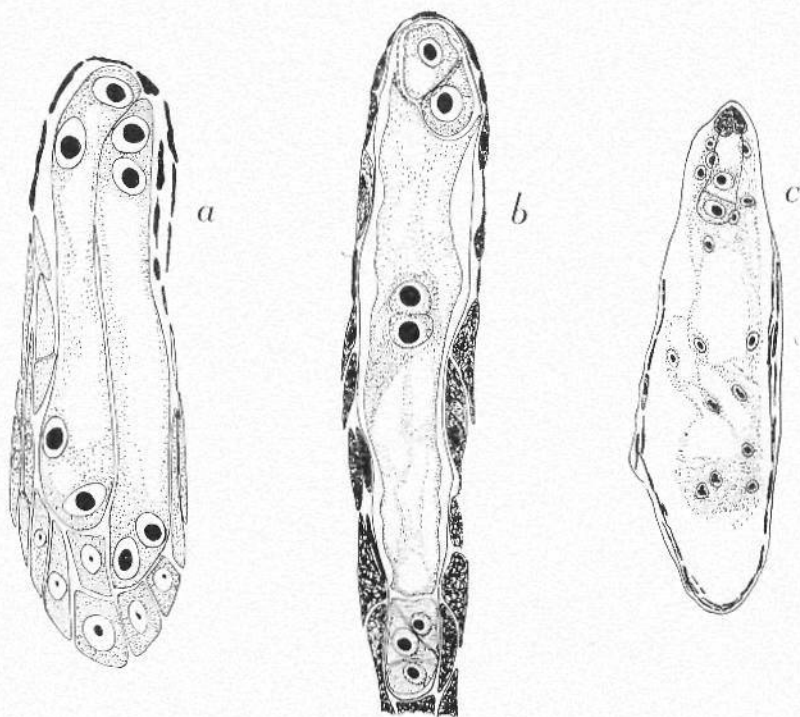


Fig. 2. Later stages in embryo sac development of *Alchemilla johnstonii*. *a* Two 4-nucleate embryo sacs beside each other in the same nucellus. *b* Mature embryo sac, one of the synergids hidden by the other. *c* Formation of endosperm and embryo, the former 16-nucleate, the latter 2-cellular. — *a*—*b* enlargement *c*. $\times 550$. *c* $\times 225$.

could be stated in few cases only (for all three species they were six in all).

A minor difference exists between *A. johnstonii* and the North European *Alchemilla* species in the development of the micropyle. It was stated by Murbeck (l.c. p. 26) that in the latter species the integument in an early stage grew together completely above the nucellus, the micropyle having already disappeared when the embryo sac was binucleate (Murbeck's Fig. 29); he is of the opinion that a true micropyle is never formed, since the integument, as soon as it extends over the top of the nucellus, closes up there. In *A. johnstonii* however a true micropyle exists as a narrow, somewhat oblique canal and it was observed in an ovule with a binucleate embryo sac as well as in another with a 4-nucleate one. In the latter case the canal, however, appeared

closed at the very base; obviously the micropyle at this time begins to grow together and is thus, when the embryo sac is mature, completely closed. For instance, above the embryo sac reproduced in Fig. 2 *b* no micropyle could be observed.

The available material of *Alchemilla argyrophylla* (No. 1700) is not so comprehensive as that of *A. johnstonii*, but the stages observed clearly show that the development here is also apomictic. This is illustrated by the two figures 1 *f* and 1 *g* which show two longitudinal sections through the same nucellus. The ovule is now in such an advanced stage that the integument completely encloses the nucellus; here as in *A. johnstonii* a true micropyle is formed. In one of the sections (*f*) a primary MMC is seen, where the nucleus has begun to disintegrate; it appears largely empty and the chromatic substance begins to decompose. In the subsequent section (*g*) there is in the centre a cell that develops into a secondary embryo sac, it has increased considerably in length and the nucleus is much greater than those of the surrounding cells; obviously it will just begin mitosis. Also some other cells may, owing to their richness in plasma and the large nuclei, be potential secondary embryo sacs.

The further development stages observed in *A. argyrophylla* agree with *A. johnstonii*. A binucleate embryo sac was observed that was in a somewhat later stage than that reproduced in Fig. 1 *e*, since it had been very much lengthened and was partly surrounded by superseded and disintegrating cells. Several mature embryo sacs were also observed, some with free polar nuclei lying together, others with secondary nucleus. In no case could any pollen tube be observed in the embryo sac, and the micropyle was not either visible in these ovules; obviously it had grown together. In one case two quite developed embryo sacs occurred beside each other in the same nucellus, both with free polar nuclei, lying close to each other; the only difference in development was that some nuclei in one of them were larger than in the other, especially the polar nuclei had considerably bigger nucleoli. The fact that two embryo sacs reach full maturity is obviously rare, though it sometimes occurs in the genus (according to Murbeck, l.c., p. 25—26 not very rarely in his material), as a rule one of them wins in the competition. Also in the related case one of the two embryo sacs would perhaps be superseded, since it apparently was less vigorously developed than the other. An older embryo sac showed the same fact that previously was reported for *A. johnstonii*, that the endosperm was earlier

developed than the embryo. The latter was about 8-cellular, but the number of endosperm nuclei was about 56.

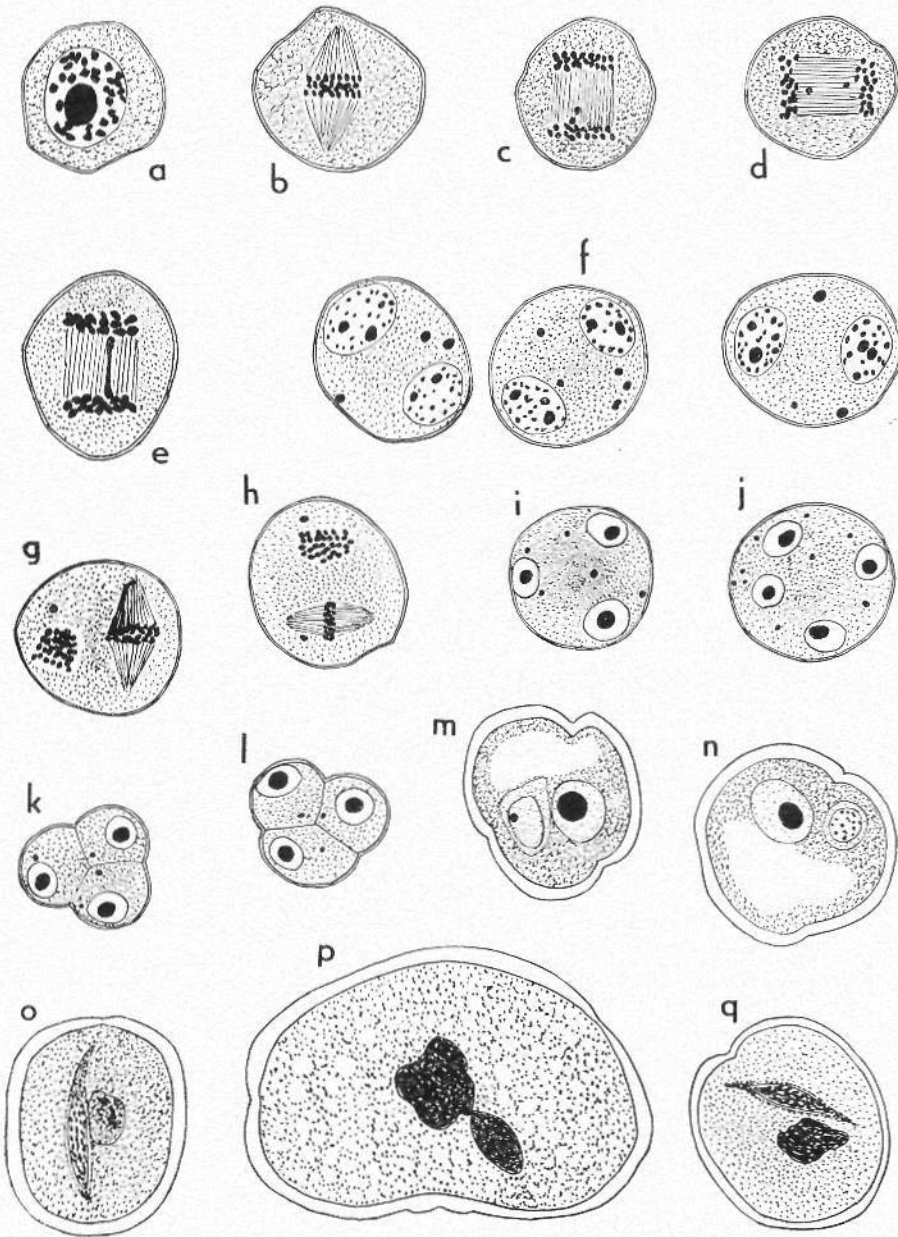
The third species that was investigated, *Alchemilla elgonensis* (No. 224), shows the deviation in the general structure of the flower, that there often are two ovaries in the same flower, each with its separate style. Early stages were comparatively rare in the material of this species and it is on this account more difficult to decide whether it is apomictic or not. In one case, however, a young nucellus was observed, which had far down a cell that had increased in length and had a big nucleus. At least two other cells had also enlarged nuclei. No disintegrated primary MMC could be observed, but as the stage was not so very young — the integument covered the nucellus completely —, the big-nucleate cells in question must be regarded as secondary embryo sacs in development. Similar stages were found in two ovules of another flower, also there without primary MMC. The integument in both had also grown together completely above the nucellus, only having a narrow micropyle. In one of them three cells with large nuclei were seen in the nucellus, in the other the corresponding cells, at least three in number, had increased in length and could be regarded as young embryo sacs. Even though the disintegration of the primary MMC could not directly be observed in these cases, the nature of the conditions is so similar to those found in the two other species that it must be assumed that a development of unreduced embryo sacs takes place. A somewhat later stage that was observed in another nucellus points in the same direction. Here three 2-nucleate embryo sacs were observed, and in addition there had probably been a fourth one, bigger than these, though it had been damaged in sectioning. Such a great number of embryo sacs can scarcely arise otherwise than by secondary development.

Several mature embryo sacs were observed in *Alchemilla elgonensis*. In three of them there were polar nuclei, in three other the secondary nucleus was formed or in formation. No pollen tube in either case was visible in the embryo sac. The micropyle was apparently quite grown together, and in one case it was also observed that the uttermost cell layer of the integument at the top of the nucellus had assumed a deviating appearance, the cells having formed rib-like secondary thickenings. Obviously the testa was in development and the ovule here firmly delimited, though the egg cell and the secondary nucleus were both undivided and the synergids still existed. In many embryo sacs endosperm and embryo had developed. In one case, for instance, the secondary nucleus had divided and about 16 endosperm nuclei had

been formed, while the embryo consisted of 2 or 3 cells. No trace of the pollen tube was visible. There had thus, apparently, in this as in other cases, not been any fecundation, but in spite of this the development had begun; as in several other cases the endosperm was earlier developed than the embryo. Several facts thus speak in favour of the view that the development in this species also is apomictic.

While, thus, in the development of the embryo sac in all three species investigated features occur that agree with the North European *Eualchemilla* species and show that the development at least in some cases is apomictic, the pollen formation is, as mentioned, apparently normal. Pollen is formed in abundance and it shows a good development (though sometimes a certain variation in size occurs); it plays even a great role in the pollen deposits of the district (Hedberg, 1954). In order to decide whether the pollen formation is quite normal also in the details, the pollen development of the species mentioned was investigated. The best material also in this case was provided by *Alchemilla johnstonii*. In this species both divisions in the meiosis of the pollen mother cells were observed. The first division (Fig. 3 *a—e*) appeared rather normal, except the fact that some slightly lagging chromosomes were often observed; in a few cases bridge formation was also found, though it was rare. At the interkinesis it was, however, noticed (Fig. 3 *f*) that several elements were regularly excluded from the daughter nuclei; some of these could not be distinguished from the chromosomes in size, whereas others were considerably smaller, apparently consisted of fragments. These elements were often about 3—5 in number, but their number could also be greater, in a few cases 7, in one 9 was counted. At the second division — only the metaphase of this was observed — they were sometimes observable lying at the side of the division figure (Fig. 3 *g—h*). Since the number generally appeared somewhat greater after the second division, some further elements had probably been

Fig. 3. Pollen formation in *Alchemilla johnstonii* (*a—l*) and further development in *A. argyrophylla* (*m—p*) and *A. elgonensis* (*q*). *a* Pollen mother cell with nucleus in prophase. *b—e* First division, in *c* and *d* lagging chromosomes, in *e* a bridge. *f* Three cases of interkinesis after first division with excluded elements outside the dyad nuclei. *g—h* Second division. *i—j* Meiosis completed, several excluded elements. *k—l* Tetrads. *m—n* Binucleate pollen grains, early stage with normal appearance of nuclei. *o* and *q* Binuclear pollen grains with vegetative nucleus disintegrating and generative nucleus with dark, granular contents. *p* Giant pollen grain, perhaps with unreduced chromosome number. — Enlargement *c*. $\times 1350$.



excluded in this division. In one case it was observed that these elements were included in a micronucleus, but as a rule they remained isolated in the plasma of the pollen mother cell, later of the tetrad cells; apparently they gradually degenerate. The conditions appear somewhat similar to those described by Åkerman and Hagberg (1954) for intra-specific crossings in *Avena* with reduced fertility.

The number of chromosomes in several cases could be rather exactly estimated at the metaphase and anaphase of the first division in the pollen mother cells of *Alchemilla johnstonii*, the anaphase giving the most distinct pictures. It was ± 32 . The chromosome number is thus lower than in most *Eualchemilla* species previously investigated in this respect, where it often is about 100 in the somatic cells (Gustafsson, 1947, p. 317), in one species only (*A. glomerulans*) being about 64; in this lastmentioned species it is thus possibly the same as in *A. johnstonii*. In the subgenus *Aphanes* the number is for *A. arvensis* about 48, for *A. microcarpa* 16 (Guðjónsson, 1941). As the latter species is to be regarded as diploid, *A. johnstonii* consequently has the octoploid number.

The further development of the pollen could be observed in all three species. After the tetrad formation the pollen grains increase considerably in size and the nucleus divides, a vegetative and a generative cell thus being formed, with nuclei of normal appearance (Fig. 3 *m-n*). In this earlier stage the pollen grain has a large vacuole. Soon, however, the aspect is changed: the pollen grain is completely filled up with a granular plasma, of dark colour after staining with hematoxylin, the vegetative nucleus becomes indistinct in shape and its inner differentiation disappears as a sign of degeneration. Also the generative nucleus is now different: it increases greatly in length, the contents become finely granular and highly stainable. In strong light it appears as if the contents were divided up into chromosome-like fragments (Fig. 3 *o, q*). No division is, however, fulfilled: the nuclei remain in this stage and two separate nuclei do not occur. Probably the pollen through this development becomes non-functional; in any case no germinating pollen tube was ever observed at the stigma of the pistil. In one case a giant pollen grain was found (Fig. 3 *p*), lying among normal ones. Here the chromosome number perhaps was unreduced, or even secondarily augmented.

The observations related in the foregoing show that an apomictic development occurs in the three African *Alchemilla* species which were investigated. The question then arises whether this apomixis is obligate or facultative, a question that scarcely can be answered with full cer-

tainty on the basis of a limited material. With regard to the known facts it is, however, highly improbable that the apomixis should be facultative in this case. If in some cases a complete development were fulfilled from MMC to mature embryo sac, this would imply such a great deviation from the usual conditions, where the MMC degenerates in early prophase, that such a variation would be very improbable. Further there is probably no functional pollen developed, and consequently a fecundation with pollen from the own species would probably be impossible. Judging from the known facts it is thus most likely that the apomixis here as in the North European *Eualchemilla* species is obligate.

The African species investigated, however, certainly stand in their apomixis at a more original stage than the North European ones. It must be assumed that the apomixis has arisen within the genus, a development thus having taken place from normally sexual to apomictic species (cf. Gustafsson, 1947, p. 254—57). In such a case the African species in some respects are closer to the original conditions. For one thing they have a complete pollen development, including not only meiosis, but also development into binucleate pollen grains, whereas in the North European species in several cases not even meiosis is fulfilled and a division in vegetative and generative cell is rare (Murbeck, 1901, p. 6—7). Further in all three species investigated there was a true micropyle developed, which at least in some cases could even be observed when the embryo sac was at the 4-nucleate stage, whereas the North European species as a matter of fact do not possess any true micropyle, since the integument immediately grows together, when it has extended over the top of the nucellus. In a third respect there is, perhaps, also a more primitive development in the African species, namely as regards the relation between endosperm and embryo formation. In the North European species this relation is very labile, probably as a consequence of the autonomous development, sometimes the endosperm is earlier developed, sometimes the embryo. In the African species in question the endosperm seems always earlier in development — though not very many cases could be investigated —, and the conditions thus appear more stable, as they generally are in non-apomictic plants.

Several facts thus speak in favour of the view that the development towards apomixis in the African species of the investigated type has not advanced as far as in the North European *Eualchemilla* species. The embryological conditions are, however, unknown for great parts of the

genus *Alchemilla*, and an idea can scarcely be obtained about the origin of the apomixis in the genus and of the ways it has followed in its further progress to greater perfection.

Literature quoted

- BÖÖS, G., Über Parthenogenesis in der Gruppe *Aphanes* der Gattung *Alchemilla*. — Lunds Univ. Årsskr. N.F., Avd. 2, Vol. 13: 4. 1917.
- GUDJÓNSSON, G., Om *Aphanes arvensis* L. og *A. microcarpa* (Boiss. et Reut.) Rothm. og deres Udbredelse i Danmark. — Bot. Tidsskr. 45, 352—370. 1941.
- GUSTAFSSON, Å., Apomixis in higher plants. III. — Lunds Univ. Årsskr. N.F., Avd. 2, Vol. 43: 12. 1947.
- HEDBERG, O., A pollen-analytical reconnaissance in Tropical East Africa. — *Oikos* 5, 137—166. 1954.
- MURBECK, S., Parthenogenetische Embryobildung in der Gattung *Alchemilla*. — Lunds Univ. Årsskr. Afd. 2, Vol. 36: 7. 1901.
- ÅKERMAN, Å., and HAGBERG, A., Intraspecific sterility in oats. — *Hereditas* 40, 438—452. 1954.

Hybrider inom släktet *Ribes*, undersläktet *Coreosma*

AV FREDRIK NILSSON

Medan vi i Skandinavien blott har fyra väl åtskilda arter av släktet *Ribes*, nämligen de av Linné uppställda *grossularia*, *nigrum*, *rubrum* och *alpinum*, finnes i andra länder, framförallt i Nordamerika, ett mycket stort antal arter, som i regel indelas i fyra undersläkten, vart och ett omfattande en av de ovannämnda nordiska arterna. De flesta *Ribes*-arterna äro spridda blott över norra hemisfären, men några arter tillhörande en särskild grupp, *Parilla*-gruppen, förekomma i Sydamerikas bergstrakter.

Janczewski (1907) har indelat *Ribes*-arterna i sex olika undersläkten med följande antal arter

1) Hermafrodita blommor	2) Dioica blommor
<i>Ribesia</i> 15	<i>Berisia</i> 17
<i>Coreosma</i> 33	<i>Parilla</i> 41
<i>Grossularioides</i> 2	
<i>Grossularia</i> 25	

Den sistnämnda artgruppen, *Parilla*, har inget större intresse i nordliga länder, där dithörande arter icke äro vinterhårdiga.

Berger (1924) har gjort utförlig beskrivning av samtliga arter utom dem som tillhöra *Parilla*-gruppen. Han hänför alla *Ribes*-arter till en särskild familj *Grossulariaceae*, som han indelar i två släkten, nämligen *Ribes* och *Grossularia*. Dessa släkten indelas i följande undersläkten:

A. *Ribes*

1. *Ribesia*
2. *Eucoreosma*
3. *Symphocalyx*
4. *Calobotrya*
5. *Heritiera*
6. *Grossularioides*
7. *Berisia*
8. *Parilla*

B. *Grossularia*

1. *Robsonia*
2. *Hesperia*
3. *Lobbia*
4. *Eugrossularia*

Rehder (1937) hänför samtliga arter till ett släkte *Ribes*, som han indelar i undersläkten och sektioner enligt följande.

- | | | |
|----------------------|-----------------------|---------------------------|
| 1. <i>Berisia</i> | 2. <i>Ribesia</i> | 3. <i>Grossularioides</i> |
| a. <i>Euberisia</i> | a. <i>Microsperma</i> | a. <i>Eugrossularia</i> |
| b. <i>Diacantha</i> | b. <i>Symphocalyx</i> | b. <i>Robsonia</i> |
| c. <i>Davidia</i> | c. <i>Calobotrya</i> | |
| d. <i>Hemibotrya</i> | d. <i>Cerophyllum</i> | |
| e. <i>Parilla</i> | e. <i>Eucoreosma</i> | |
| | f. <i>Heritiera</i> | |
| | g. <i>Ribesia</i> | |

Samtliga *Ribes*-arter synas ha det diploida kromosomtalet 16. I en större undersökning av 60 olika arter har Zielinski (1952) icke funnit någon avvikelse från detta tal.

Tidigare beskrivna hybrider

Åtskilliga hybrider mellan olika arter äro sedan länge kända. Janczewski (1907) skriver, att hybrider äro ganska vanliga och mycket fertila, när föräldrarna tillhöra närbesläktade arter inom samma sektion. I andra fall bliva hybriderna sterila eller nästan sterila. Inom *Coreosma*-gruppen har Janczewski (l.c.) beskrivit fyra arthybrider, nämligen *R. Saundersii* Jancz. (*hudsonianum* × *nigrum*), *R. Carrierii* Schneid. (*glutinosum* v. *albidum* × *nigrum*), *R. Bethmontii* Jancz. (*malbaceum* × *sanguineum*) och *R. Gordonianum* Lem. (*sanguineum* × *aureum*). Sedermera har Janczewski (1909) beskrivit ytterligare en hybrid inom denna grupp, nämligen *R. fuscescens* Jancz. (*bracteosum* × *nigrum*).

Ribes Saundersii Jancz. uppdrogs av Janczewski år 1904 från frön av *R. hudsonianum*, som översänts från Ottawa i Kanada. Enligt beskrivningen är den i flera avseenden intermediär mellan föräldrarna, med hänsyn till frukterna dock mest påminnande om *nigrum*. Pollenfertiliteten uppgives vara blott 40 %. Bladen äro på undersidan försedda med glandler. Blommorna äro till en början svagt rosafärgade men övergå sedan i vitt.

Ribes Carrierii Schneid. uppstod som tillfällig fröplanta efter *R. glutinosum* var. *albidum* hos Billiard i Frankrike och fick av Carrière (1867) beteckningen *R. intermedium*, som emellertid sedermera av Schneider (1906) ändrades till *R. Carrierii* för att undvika förväxling med *R. intermedium* Tausch, som är en varietet av *R. floridum* L'Hér. Enligt Carrière (l.c.) skilde den sig redan som liten fröplanta från syskonplan-

torna. Hybriden är intermediär mellan föräldrarna, av vilka *glutinosum* är närstående *sanguineum* och betecknas ibland såsom en varietet av denna art. Busken är kraftigväxande med 3-flikiga blad utan den för *nigrum* karakteristiska doften, blomklasar med 10—15 blommor, som äro svagt rosafärgade. Pollenutvecklingen är svag med endast 10—15 % normala pollenkorn. Fruktarna äro runda, till storlek som hos *nigrum*, svarta med en smak som påminner om *nigrum* utan det vita vaxöverdrag, som kännetecknar *sanguineum*.

Ribes Bethmontii Jancz. har uppstått i den franska plantskolan A. le Roy, där den odlats under namnet *R. malvaceum*. Ehuru den är närstående *malvaceum* betraktas den av Janczewski (1907) som en hybrid, särskilt på grund av sin låga fertilitet. Busken är kraftig, upprättväxande med långa blomklasar. Blommorna äro rosafärgade med sterila ståndare. Frukten är rund, svart och vaxig. Enligt Janczewski lyckas pollineringen lättare med *malvaceum* än med *sanguineum*.

Ribes Gordonianum Lem. framställdes av Donald Beaton 1837 i Shrubland Park, Ipswich, England, enligt uppgift från korsning mellan *sanguineum* och *aureum*. Den beskrives av Ch. Lemaire såsom mellanform mellan föräldrarna med stora blommor, som äro rödaktiga med orangefärgade insidor på kronbladen. Blomklasarna äro långa med upptill 20 blommor. Ståndarna äro tomma eller innehålla tomma degenererade pollenkorn. Plantan uppgives vara helt steril. Den har även kallats *R. Beatonii* Hort. Nonn.

Ribes fuscescens Jancz. har uppstått hos C. G. Burnett, Old Aberdeen i Skottland. Den betraktades till en början av Janczewski såsom en varietet av *bracteosum* men beskrevs sedan som en intermediär hybrid. Den är upprättväxande med ganska stora blad, som äro femflikiga, hjärtformade och tandade. Blomklasarna äro stora med ända till 20 blommor, som äro skålformade, brunaktigt röda. Pollenutvecklingen är svag med endast c:a 25 % fyllda pollenkorn, frukter ganska sällsynta, runda, svarta med vaxöverdrag.

Nya undersökningar

I anslutning till en större undersökning av släktet *Ribes* har även arterna inom *Coreosma*-gruppen av författaren studerats beträffande bl.a. deras möjligheter för hybridisering. Under en följd av år har ett stort antal korsningar utförts. Inom *Coreosma*-gruppen har särskilt hybrider mellan *nigrum* och *sanguineum*, *aureum* och *sanguineum* samt *nigrum* och

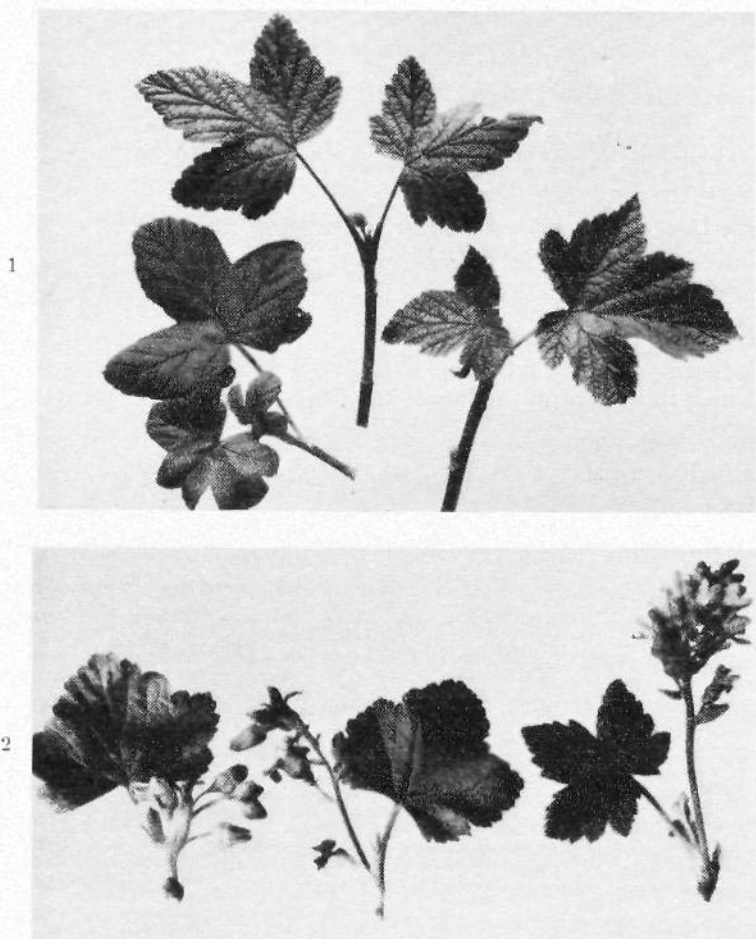


Fig. 1. Från v.: *R. sanguineum*, F_1 *R. nigrum* \times *sanguineum* och *R. nigrum*.

Fig. 2. Blomklasar av från v. *R. nigrum*, F_1 *R. nigrum* \times *sanguineum* och *R. sanguineum*.

aureum studerats. Dessa hybrider ha uppdragits för flera år sedan och finnas utplanterade vid Alnarp, där de redan blommat under åtskilliga år.

R. nigrum \times *sanguineum*. — Denna hybrid, som först beskrivits av Carrière (1867), har icke påträffats spontant i Sverige. Den har emellertid utan större svårighet kunnat framställas efter emaskulering och pollinering. År 1941 utfördes korsningen mellan sorten Boskoop jätte

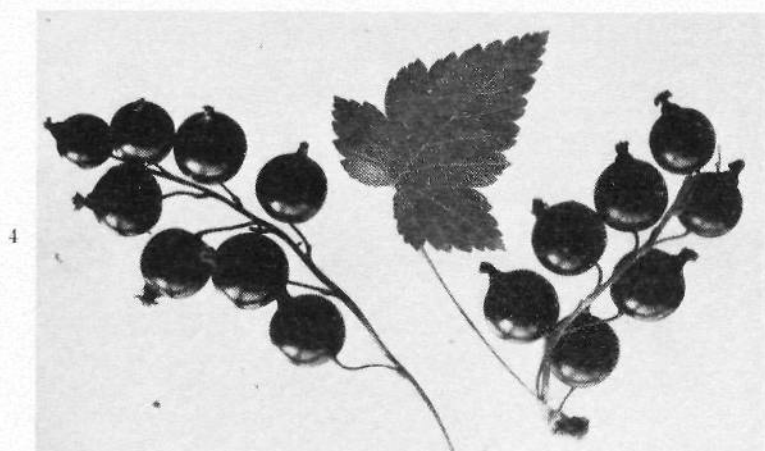
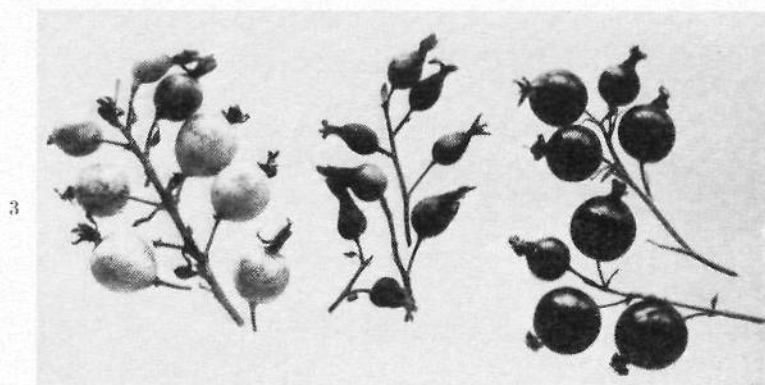


Fig. 3. Mogna frukter av från v. *R. sanguineum*, F_1 *R. nigrum \times *sanguineum* och *R. nigrum*.*

Fig. 4. Frukter av *R. nigrum* \times *sanguineum*. Tredje generationen.

av *R. nigrum* som moder och en planta av *R. sanguineum* som fader. Ett flertal frön kunde skördas och av dessa uppdrogos följande år 5 fröplantor, som alla visade sig vara fullt livskraftiga. Buskarna visade samma utseende och kunde endast med svårighet skiljas från varandra. De visade också en god överensstämmelse med Janczewskis (1907) beskrivning av *R. Carrierii*, varför det otvivelaktigt torde röra sig om hybrider av liknande slag.

F_1 -hybriden *R. nigrum* \times *sanguineum* är robust och uppnår en höjd av c:a 1,5—2,0 m. Den är i flera avseenden intermediär mellan föräldraarterna men saknar helt den för *nigrum* karakteristiska doften.

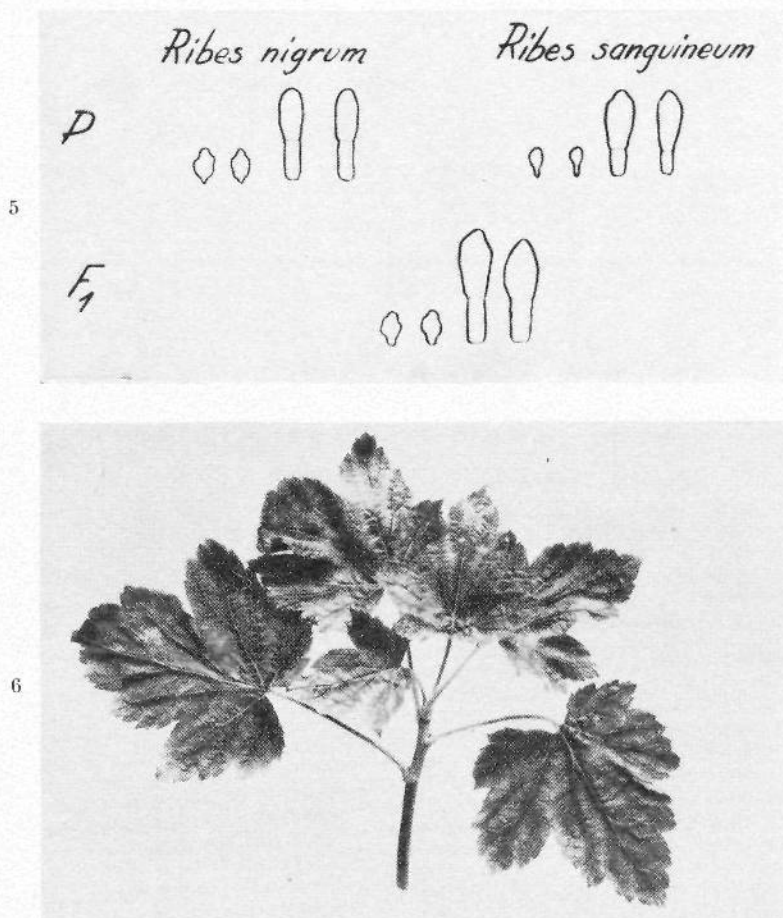


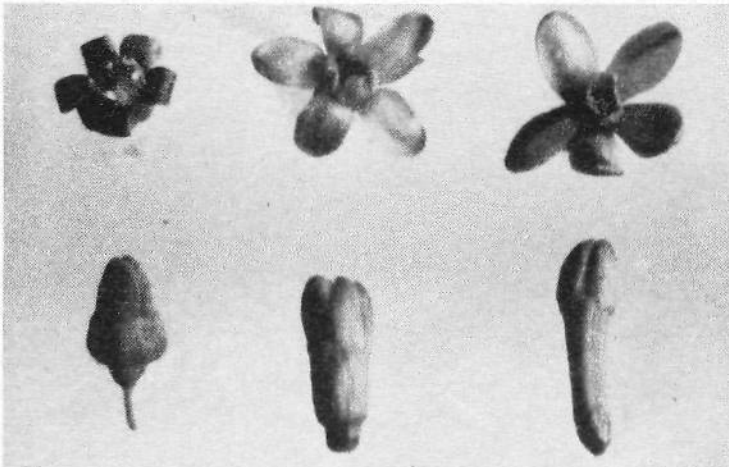
Fig. 5. Foderblad och kronblad av *R. nigrum*, *R. sanguineum* och F_1 *R. nigrum* \times *sanguineum*.

Fig. 6. Skott av F_1 -hybriden *R. nigrum* \times *aureum*.

I en tabellarisk uppställning å sid. 48 jämföres hybriden med föräldraarterna (sid. 47) i några morfologiskt viktiga egenskaper. I fråga om fertilitet vill jag framhålla, att pollenutvecklingen är relativt svag. Sålunda ha blott c:a 40 % normalt utvecklade pollenkorn kunnat konstateras under en följd av år. Även den honliga fertiliteten är nedsatt, vilket framgår därav, att frukterna sitta gles i klasarna. Blott ungefär $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{2}$ av antalet blommor utveckla frukt. F_1 -plantorna kunna sålunda betraktas sasom semifertila. Frukterna äro klotrunda och helt glatta, mindre än



7



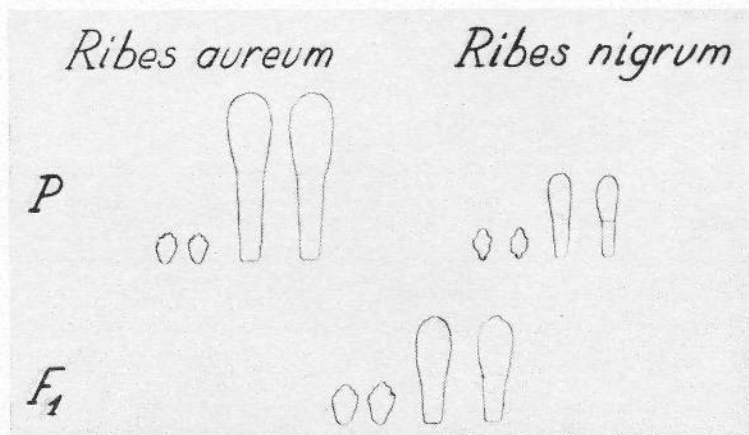
8

Fig. 7. Från v.: *R. aureum*, F_1 *R. nigrum* \times *aureum* och *R. nigrum*.

Fig. 8. Blomknoppar och utslagna blommor av från v.: *R. nigrum*, F_1 *R. nigrum* \times *aureum* och *R. aureum*.

hos *nigrum*, i smakhänseende söta. Antalet frön per frukt är ringa. Exakta uppgifter om blommornas storlek och deras fertilitet ha sammanställts i tabell 1.

Återkorsning med *R. nigrum* lyckas utan större svårighet. Vid fri avblomning sker denna återkorsning också i stor skala, vilket framgår av nästa generation, som vid upprepade tillfällen visat sig vara mera närstående *R. nigrum*. Efter fri avblomning ha inga sådana fröplantor påträffats, som kunna antagas vara resultat av återkorsning med *san-*



10

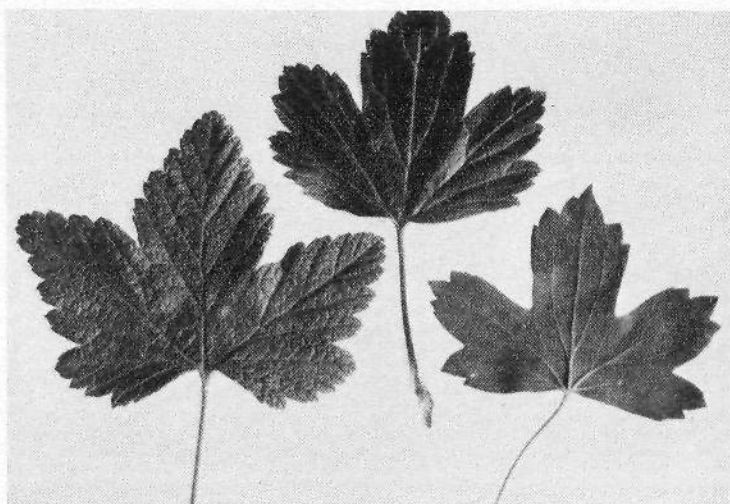


Fig. 9. Foderblad och kronblad av *R. aureum*, *R. nigrum* och F_1 *R. nigrum* \times *aureum*.

Fig. 10. Från v.: *R. sanguineum*, F_1 *R. aureum* \times *sanguineum* och *R. aureum*.

guineum. Efter urval och fri avblomning av plantor i andra generationen har även en tredje generation av plantor uppdragits. Både i andra och tredje generationen uppträder stor variation med starkväxande och svagväxande plantor, olika bladtyper samt större eller mindre grad av fertilitet. I tredje generationen ha några plantor erhållits, som förefalla vara fullt fertila och giva mycket söta bär. Genom upprepade återkors-

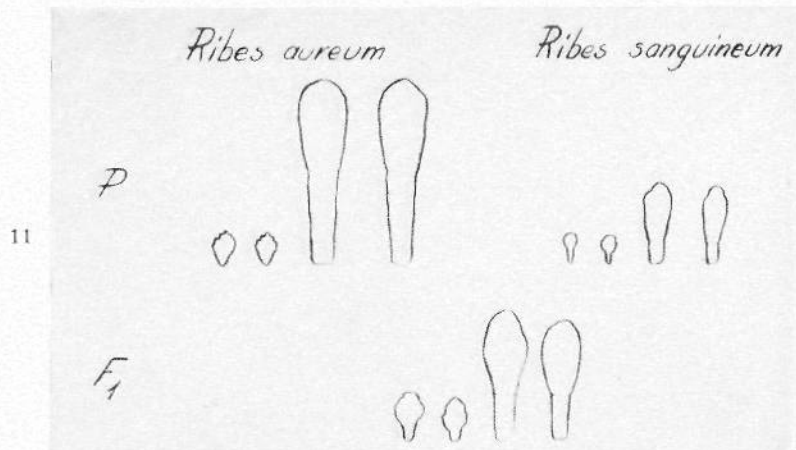


Fig. 11. Foderblad och kronblad av *R. aureum*, *R. sanguineum* och F_1 *R. aureum* \times *sanguineum*.

Fig. 12. Från v.: *R. aureum*, F_1 *R. aureum* \times *sanguineum* och *R. sanguineum*.

ningar med *R. nigrum* synes det sålunda vara möjligt att återställa fertiliteten.

R. nigrum \times *aureum*. — Säker hybrid av detta slag har icke fullständigt beskrivits i litteraturen, utan blott i korthet omnämmts (Nilsson 1951). Lorentz (1929) omnämner, att han utfört korsning mellan *nigrum* och *aureum*, varvid han erhållit frön och en svag groddplanta, som dog efter mycket kort tid. Viksne (1931) uppgiver, att han utfört liknande

Tabell 1. *Ribes nigrum* L., *R. sanguineum* Pursh och *R. nigrum* × *R. sanguineum*

	<i>R. nigrum</i>	<i>R. sanguineum</i>	<i>R. nigrum</i> × <i>sanguineum</i>
Antal blommor per klase	9,5	18,5	6,8
Blomskäftets längd mm	4,0—15,0	2,0—3,0	2,0—6,0
Foderbladens längd mm	8,3	7,0	9,7
» bredd mm	2,0	2,3	3,0
Kronbladens längd mm	3,0	2,5	3,0
» bredd mm	1,5	1,4	1,5
Pollenfertilitet %	96	96	37
Antal frön per frukt	5,2	15,4	3,3

korsning 1930 och därvid skördat 6 frukter med frön, från vilka han 1931 hade lyckats erhålla flera fröplantor med *aureum*-liknande utseende. De kunna därför antagas ha varit äkta hybrider, men närmare uppgifter om dem ha sedermera icke publicerats.

Focke (1881) har med frågetecken och som sannolik hybrid medtagit *R. aureum* Pursh × *floridum* L'Hér., motsvarande *R. Billiardii* Carrière, som enligt en kort notis av Carrière i *Revue Horticole* (1867 p. 140) skulle ha funnits under observation i flera år hos M. Billiard i Fontenay-aux-Roses i Frankrike. Den uppgavs vara intermediär mellan *R. aureum* och *floridum* men mycket tidig i utveckling och med mycket små blomklasar.

Korsningen *R. nigrum* × *aureum* utfördes vid Alnarp i rätt stor skala våren 1947. Fruktsättningen blev normal och sammanlagt skördades 552 frön. Före sådden behandlades dessa frön med colchicininlösning, vilket torde ha påverkat grobarheten rätt väsentligt, men likväl erhöles många fröplantor, av vilka på grund av platsbrist blott 20 utplanterades. Dessa kunde redan såsom små plantor under första året antagas vara äkta hybrider, då de i flera avseenden påminde om *aureum*, särskilt i fråga om bladens form. Detta bekräftades sedermera och samtliga undersökta fröplantor ha med säkerhet kunnat konstateras vara hybrider. De visa inbördes stor variation såväl i växtsätt som i rent morfologiska karaktärer. Även blomningstiden är starkt varierande.

Hybriden *R. nigrum* × *aureum* är en vacker prydnadsbuske, i habitus påminnande om *R. aureum*. Den är relativt starkväxande och uppnår en höjd av c:a 2 m. Plantorna äro helt fria från angrepp av krusbärsmjöldagg. Grenarna äro runda, bladen glatta, ljust gröna med något avsmalnande bas. Bladflikarna äro spetsiga som hos *aureum*. Blommorna sitta i klasar med få blommor i jämförelse med föräldraarterna. De äro vackra med orangefärgade foderblad, som invändigt äro gula. Kronbladen äro också gula, ganska stora. Bladen äro luktlösa, men blommorna äro väldoftande. Pollenutvecklingen är abnorm och endast

Tabell 2. *Ribes nigrum* L., *R. aureum* Pursh och *R. nigrum* × *aureum*

	<i>R. nigrum</i>	<i>R. aureum</i>	<i>R. nigrum</i> × <i>aureum</i>
Antal blommor per klase	9,5	11,5	4,0
Blomskäftets längd mm	4,0—15,0	3,0—6,0	2,0—3,0
Foderbladens längd mm	8,3	16,5	11,0
» bredd mm	2,0	4,3	3,5
Kronbladens längd mm	3,0	3,1	4,1
» bredd mm	1,5	1,9	2,5
Pollenfertilitet %	96	96	Enstaka pollen
Antal frön per frukt	5,2	1,3	—

i undantagsfall ha normala pollenkorn kunnat iakttagas, vilket antyder, att meiosen icke kan försiggå på normalt sätt. De sällsynta, välfyllda pollenkornen kunna antagas ha uppkommit utan reduktionsdelning. Efter blomningen falla fruktämnen av och hittills har ingen frukt kunnat iakttagas. Återkorsningar med föräldraarterna ha hittills misslyckats. Försök med fördubbling av kromosomtalet pågå. Exakta uppgifter om vissa morfologiska karaktärer återfinnas i tabell 2. Beträffande beskrivningen hänvisas till den tabellariska uppställningen över de i denna uppsats omnämnda hybriderna.

R. aureum × *sanguineum*. — Den av Janczewski beskrivna hybriden *R. Gordonianum* Lem. skulle enligt lämnade uppgifter ha uppstått som hybrid med *sanguineum* som moder och *aureum* som fader. Den första beskrivningen återfinnes i Flore des serres et des jardins de l'Europe II. 1845—1880. Tischler (1927) uppgiver, att *R. Gordonianum* blott en enda gång uppstått genom befruktning av *sanguineum* med pollen av *aureum*. Det har sedermera visat sig omöjligt att framställa denna hybrid på sätt som uppgivits. Lorentz (1929) uppgiver sig ha utfört korsningen i mycket stor skala, dock utan framgång. Författaren har under flera år försökt framställa hybriden *sanguineum* × *aureum* men varje år utan resultat. Som redan tidigare i korthet omnämnts (Nilsson 1951) har författaren lyckas framställa hybrider i omvänd riktning. År 1948 utfördes pollinerings med *aureum* som moder och *sanguineum* som fader. Sammanlagt emaskulerades och pollinerades 69 blommor, varav hösten 1948 icke mindre än 21 mogna frukter skördades. Dessa voro välutvecklade och hade sammanlagt 168 frön, vilket motsvarar 8 frön per frukt. Då sålunda fröutvecklingen var riklig och man kunde vänta sig ett stort antal hybridplantor, behandlades fröna före sådden med colchicinlösning i syfte att få till stånd kromosomfördubbling. På de fröplantor, som utvecklades, konstaterades dock ingen effekt av colchicinbehandlingen. Då de därför kunde antagas vara

Tabell 3. *Ribes aureum* Pursh, *R. sanguineum* Pursh och *R. aureum* × *R. sanguineum*

	<i>R. aureum</i>	<i>R. sanguineum</i>	<i>R. aureum</i> × <i>sanguineum</i>
Antal blommor per klase	11,5	18,5	8,0
Blomskafvets längd mm	3,0—6,0	2,0—3,0	6,0—8,0
Foderbladens längd mm	16,5	7,0	11,0
» bredd mm	4,3	2,3	3,9
Kronbladens längd mm	3,1	2,5	3,9
» bredd mm	1,9	1,3	2,3
Pollenfertilitet %	96	96	Enstaka pollen
Antal frön per frukt	1,3	15,4	—

diploider, utplanterades endast 9 plantor för fortsatta studier. Dessa utvecklades normalt men visade mycket stor variation, som sedermera blivit bestående. En planta blev mycket kraftig med växtsätt som hos *R. aureum*, medan de övriga blev mer eller mindre svagväxande. Två av dem stannade på c:a 60 cm höjd såsom dvärgplantor med mycket svag blomning. Den förstnämnda plantan är däremot mycket rikblommande och överensstämmer i alla väsentliga egenskaper med beskrivningen på *R. Gordonianum*. Plantan uppnådde efter fyra år en höjd av 2 m, har sedan fått något utbrett växtsätt med hängande grenar och riklig blomning. Blommorna äro helt sterila. Vid upprepade undersökningar av pollenkornen ha enstaka stora, fyllda korn påträffats, men det är osäkert om de äro funktionsdugliga. Fruktar ha ännu icke utvecklats på någon av de tillgängliga plantorna, vare sig efter återkorsning av föräldrarterna eller efter fri avblomning. Några morfologiska karaktärer återgivas i tabell 3, varav bl.a. framgår, att antalet blommor per klase är mindre än hos föräldrarna. För övrigt hänvisas till den gjorda beskrivningen i tabellarisk uppställning.

Flera försök ha utförts för att på vegetativ väg få till stånd kromosomfördubbling för återställande av fertiliteten. Stark effekt av behandlingen har flera gånger noterats, men ännu så länge finnes ingen tetraploid planta.

Diskussion

Hybriderna inom *Coreosma*-gruppen antyder, att de olika arterna äro mer eller mindre närbesläktade. *R. Saundersii* (= *hudsonianum* × *nigrum*) förefaller av beskrivningen att döma vara fertil. Berger (1924) skriver ingenting om sterilitet men omnämner bären såsom små, svarta med smak och lukt som hos svarta vinbär, *R. nigrum*. Föräldrarterna torde vara mycket närstående, ehuru de äro geografiskt väl åtskilda.

Medan sålunda *R. nigrum* är allmän i Europa och Asien och sporadiskt förekommande i Nordamerika, är *R. hudsonianum* endemisk i Kanada och vissa delar av Minnesota. En närmare undersökning av hybriderna och dess avkomma får läggas till grund för en mera bestämd slutsats om dessa arter verkligen kunna och böra betraktas såsom skilda arter eller tillhöra samma art. Även *R. fuscescens* (= *bracteosum* × *nigrum*) kan betraktas såsom en hybrid mellan två närstående arter, av vilka *bracteosum* är endemisk i västra Nordamerika, geografiskt väl skild från *R. nigrum* i Europa och Asien. Enligt Janczewski (1909) skulle nedsatt fertilitet förekomma hos hybriderna, men fruktsättning förekommer. Berger (l.c.) omnämner *R. fuscescens* som en starkväxande, ganska dekorativ buske med svarta frukter. Beskrivningen i övrigt kan mycket väl gälla korsningsprodukter inom en art. Även i detta fall erfordras en fullständigare undersökning av fertiliteten hos avkomman för bedömning av arternas släktskap.

Båda de nämnda arthybriderna, *R. Saundersii* och *R. fuscescens* äro fertila, vilket överensstämmer väl med att *nigrum*, *hudsonianum* och *bracteosum* enligt Berger tillhöra undersläktet *Eucoreosma*. *R. aureum* hänföres liksom *odoratum* till undersläktet *Symphocalyx*. Hybridisering mellan *nigrum* och *aureum* har visat sig möjlig, men hybriderna äro helt sterila, vilket visar, att dessa arter ha mindre släktskap med varandra än de förut nämnda. *R. sanguineum* hänföres av Berger till undersläktet *Calobotrya*, dit bl.a. också *glutinosum* och *malvaceum* föras. *R. Bethmontii*, som uppkommit genom en korsning mellan *malvaceum* och *sanguineum*, kunde därför väntas vara fertil. Enligt Berger äro bären runda, svarta och småludna, vilket visar att fruktsättning förekommer. Enligt Janczewski är fertiliteten nedsatt.

Hybriderna mellan *aureum* och *sanguineum*, som tillhöra skilda undersläkten enligt Berger, torde vara densamma som tidigare beskrivits som *R. Gordonianum* Lem. Såväl enligt tidigare undersökningar som enligt de nu publicerade är denna hybrid helt steril. Märkligare är, att arterna *nigrum* och *sanguineum*, som tillhöra skilda undersläkten enligt Berger, utan svårighet låta korsa sig med varandra och giva upphov till en hybrid, som är semifertil och kan återkorsas med åtminstone en av föräldrarna. Detta synes antyda, att *sanguineum* i något avseende står närmare *nigrum* än *aureum*, som giver steril hybrid både vid korsning med *nigrum* och vid korsning med *sanguineum*.

Ehuru ytterligare undersökningar äro nödvändiga för närmare fastställande av släktskapen hos *Ribes*-arterna inom *Coreosma*-gruppen,

kan redan nu den slutsatsen med bestämdhet dragas, att vissa arter äro mycket närstående och kunna mähända sammanföras till en enhet, medan däremot andra äro så väl skilda, att de endast med svårighet låta korsa sig med varandra och när så kan ske bli hybriderna sterila. Det är också av värde konstatera, att åtminstone i ett fall hybridisering endast synes vara möjlig i ena riktningen, nämligen *R. aureum* × *sanguineum*.

I vissa fall bliva hybriderna någorlunda enhetliga, medan i andra fall stor variation förekommer i F_1 , beroende antingen på stark heterozygoti hos föräldrarna eller på störningar i andra avseenden.

Summary

The title of the paper is "Species hybrids in the genus *Ribes*, subgenus *Coreosma*". The author has studied some species hybrids of which *R. nigrum* × *sanguineum* and *R. aureum* × *sanguineum* were described before, while *R. nigrum* × *aureum* is new. Although the diploid chromosome number is 16 in all the *Ribes* species, sterility occurs when the species are intercrossed.

R. nigrum × *sanguineum* is easily made. It is intermediate between the parents, without the odour of *nigrum*. The leaves and petioles are pubescent, the flowers are pink coloured and the fruits round, glabrous and sweet. The fertility is reduced, but back crosses to *R. nigrum* easily take place. After two back crosses some plants were raised with good fertility.

R. nigrum × *aureum* was made in 1947. There is a great variability in vigour as well as in the time of flowering. The plants are pretty and similar to *R. aureum*. The leaves are glabrous, light green with acute lobes. The flowers are pretty with orange coloured sepals but completely sterile. So far back crosses have not been successful and no fruit has developed after open pollination.

R. aureum × *sanguineum* was described long ago under the name of *R. Gordonianum* and said to be a hybrid between *sanguineum* and *aureum*. After many experiments without any success the cross was made with *aureum* as the mother parent, and then fruits with seeds developed in 1948. Several F_1 -plants were raised, which vary a great deal both in vigour and in other characters. Some plants are dwarfish. One plant coincides very much with the description of *R. Gordonianum*. The flowers are completely sterile and so far no fruit has developed.

The species of the *Coreosma* section are in some cases more closely related than in others. Such species as *nigrum* L., *hudsonianum* Rich. and *bracteosum* Dougl. very likely belong to the same unit but are geographically differentiated. They intercross easily, while the species *aureum* Pursh. and *sanguineum* Pursh. seem to be more differentiated from each other than the *nigrum* group. *R. sanguineum* shows a greater affinity to *nigrum* than to *aureum*. As *R. aureum* gives completely sterile hybrids both with *nigrum* and *sanguineum* it is considered as belonging to quite a different group.

Beskrivning av *R. nigrum* L., *R. aureum* Pursh och *R. sanguineum* Pursh

	<i>R. nigrum</i>	<i>R. aureum</i>	<i>R. sanguineum</i>
Buske	Starkväxande 1,5—2,0 m	Mycket starkväxande 2,0 m	Mycket starkväxande 2,0 m
Skott	Runda, tagglösa, mörkt gråbruna	Unga skott rödaktigt grå, släta	Unga skott röda, finludna, äldre skott bruna med lossnande bark
Bladskaff	Bredare vid basen och med en del grova hår, i övrigt ludet	C:a 5 cm, småludet, rännformat, vid basen utvidgat	Kortare än bladet, ludet, glandler, grova hår vid basen
Bladskiva	Hjärtformad, 5 nervig, 3—5-flikig med spetsiga flikar, glandler på undersidan, hårig, karakteristisk lukt	Avsmalnande, spetsig bas, 3-flikig med rund-ovala flikar, glatt, luktlös	Svagt hjärtformad, 3-flikig, något rundade flikar, oregelbundet sågtandad kant, småluden på ovarsidan, vit- och gråluden på undersidan, svag lukt
Blomställning	Klase med 6—10 blommor	Klase med 9—14 blommor	Klase med 10—20 blommor
Blomskaff	11—15 mm, småludet	3—6 mm, glatt	3—5 mm, ludet
Blomma	7—8 mm lång; foderblad håriga, 8 mm långa, 2 mm breda, röda; kronblad 3 mm långa, 1,5 mm breda, gulvita; ståndarsträngar gula, 3 mm långa, knappar runda; pistill 5 mm lång, ej klaven	18—20 mm lång, gul, väldoftande, blombotten smalt bägarformad, glatt; foderblad utbredda med släta kanter, 16 mm långa, 4 mm breda; kronblad gula, 3 mm långa, 2 mm breda, småflikiga; ståndarsträngar 2 mm; ståndarknappar avlånga; pistill 13 mm, glatt, ej klaven.	12—13 mm lång, röd eller rosa, luden med glandler; foderblad ovala, småludna, 7 mm långa, 2 mm breda; kronblad röda, 2,5 mm långa, 1 mm breda; ståndarsträngar 5 mm långa; knappar vita, ovala; pistill 7 mm lång, glatt, ej klaven
Frukt	11×12 mm, svart.	Rund, svart, liten.	Rund, svart, vitt vaxöverdrag.

Beskrivning av *R. nigrum* × *sanguineum*, *R. nigrum* × *aureum* och *R. aureum* × *sanguineum*

	<i>R. nigrum</i> × <i>sanguineum</i>	<i>R. nigrum</i> × <i>aureum</i>	<i>R. aureum</i> × <i>sanguineum</i>
Buske	Starkväxande 1,5—2,0 m	Starkväxande 2,0 m	Växande, 0,5—2,0 m
Skott	Unga skott rödbruna, finludna; äldre skott grå, nästan glatta	Unga skott ljusst grå, släta	Unga skott rödbruna, glatta
Bladskaff	Kortare än bladet, ludet, glandler, grova hår vid basen	5—6 cm, småludet, rännformat, vid basen utvidgat	Kort, nästan glatt, grova hår vid basen
Bladskiva	Hjärtformad, 3 flikig, svagt rundade flikar, luden på undersidans nerv, i övrigt småluden, enslaka glandler, utan stark lukt	Något avsmalnande bas, 3-flikig med delvis sågkantade avrundade flikar, nästan glatt, luktlös	Hjärtformad, ganska djupt 3-flikig, flikar med få, stora tänder, nästan glatt, luktlös
Blomställning	Klase med 8—12 blommor	Klase med 2—6 blommor	Utåthängande klase med 6—10 blommor, stjälk glatt med ovala fjäll av långd som hos blomskaffet
Blomskaff	2—3 mm ludet	2—3 mm nästan glatt	c:a 7 mm nästan glatt
Blomma	10—12 mm lång, rosafärgad, luden; foderblad ovala, gråludna, 8 mm långa, 3 mm breda; kronblad svagt rödfärgade, 3 mm långa, 1,5 mm breda; ståndarsträngar korta, 1,5 mm, gula; knappar vita, ovala; pistill 4 mm lång, nedtill luden, ej klaven	C:a 12 mm lång, rödgul, väldoftande, blombladen bägarformad, nästan glatt; foderblad häriga, svagt röda i kanterna, något flikiga, 11 mm långa, 3,5 mm breda. Kronblad glatta, svagt röda; ståndare 2 mm, mm, ner till gul, upptill grön, glatt, ej klaven	Stor, 13 mm, rödaktig, gul på insidan, glatt; foderblad nästan glatta, 11 mm långa, 4 mm breda, röda; kronblad 4 mm långa, 2 mm breda, vita med svag rodnad. Ståndarsträngar 2 mm, ståndarknappar ovala; pistill 9 mm, klaven
Frukt	Rund, svart, glatt	Utvecklas ej.	Utvecklas ej.

Litteraturförteckning

- BERGER, A. A taxonomic review of currants and gooseberries. — New York State Agricultural Experiment Station — Techn. Bull. no 109 1924.
- CARRIÈRE, E. A. Cronique horticole. — Revue horticole Vol. 39, 1867 p. 125.
— Plantes nouvelles, rares ou peu connues. — Revue horticole Vol. 39, 1867 p. 140.
- FOCKE, W. O. Die Pflanzen-Mischlinge. — Berlin 1881.
- JANCZEWSKI, DE E. Monographie des grosseilliers Ribes L. — Mémoires Société de physique et d'histoire naturelle de Geneve. Vol. 35. 1907.
— Suppléments à la Monographie des Grosseilliers. 1. Espèces et hybrides nouveaux. — Bulletin International de l'académie des sciences de Cracovie 1909.
- LORENZ, P. Kreuzungsmöglichkeiten in der Gattung Ribes. — Der Züchter, 1. Jahrgang, 2 Heft. 1929.
- NILSSON, F. Arthybrider och tetraploider inom släktet Ribes. — Nordisk Jordbruksforskning nr 2—3 1951.
- REHDER, A. Manual of cultivated trees and shrubs. New York 1937.
- SCHNEIDER, C. K. Illustriertes Handbuch der Laubholzkunde. I. — Jena 1906.
- VIKSNE, A., Vorläufige Mitteilung über Kreuzungsversuche mit Ribes 1924—1931. — Acta Horti Bot. Univ. Latviensis 1931.
- ZIELINSKI, Q. Chromosome numbers and meiotic studies in Ribes. — The Botanical Gazette 114, Chicago 1952—53.

The Ecology and Distribution of *Carex flava* and its Allies in the British Isles

By ELIZABETH W. DAVIES

University College of Leicester

(This paper is part of a thesis approved for the degree of Ph. D. by the University of London.)

I. Introduction	50
II. <i>Carex flava</i> L.	52
III. <i>C. lepidocarpa</i> Tausch	53
A. ssp. <i>lepidocarpa</i>	56
B. ssp. <i>scotica</i> E. W. Davies	56
IV. <i>C. demissa</i> Hornem.	60
V. <i>C. serotina</i> Mérat	66
VI. <i>C. scandinavica</i> E. W. Davies	71
VII. Discussion	71
VIII. Acknowledgements	73

I. Introduction

The five British members of this critical group of species are *Carex flava* L., *C. lepidocarpa* Tausch, *C. demissa* Hornem., *C. serotina* Mérat, and *C. scandinavica* E. W. Davies, and these like the majority of Carices are usually found in wet habitats. However, the individual species have very different ecological requirements, and occur on a wide range of soils, in a variety of plant communities, and therefore seldom grow together. For this reason it has been necessary to describe the ecology and distribution of the species separately.

Several typical localities for each species have been studied, and the species lists and pH readings from the different habitats (determined by means of Muirheads Electrochemical pH meter) are recorded in Tables I a—f and II respectively. The species are listed in alphabetical

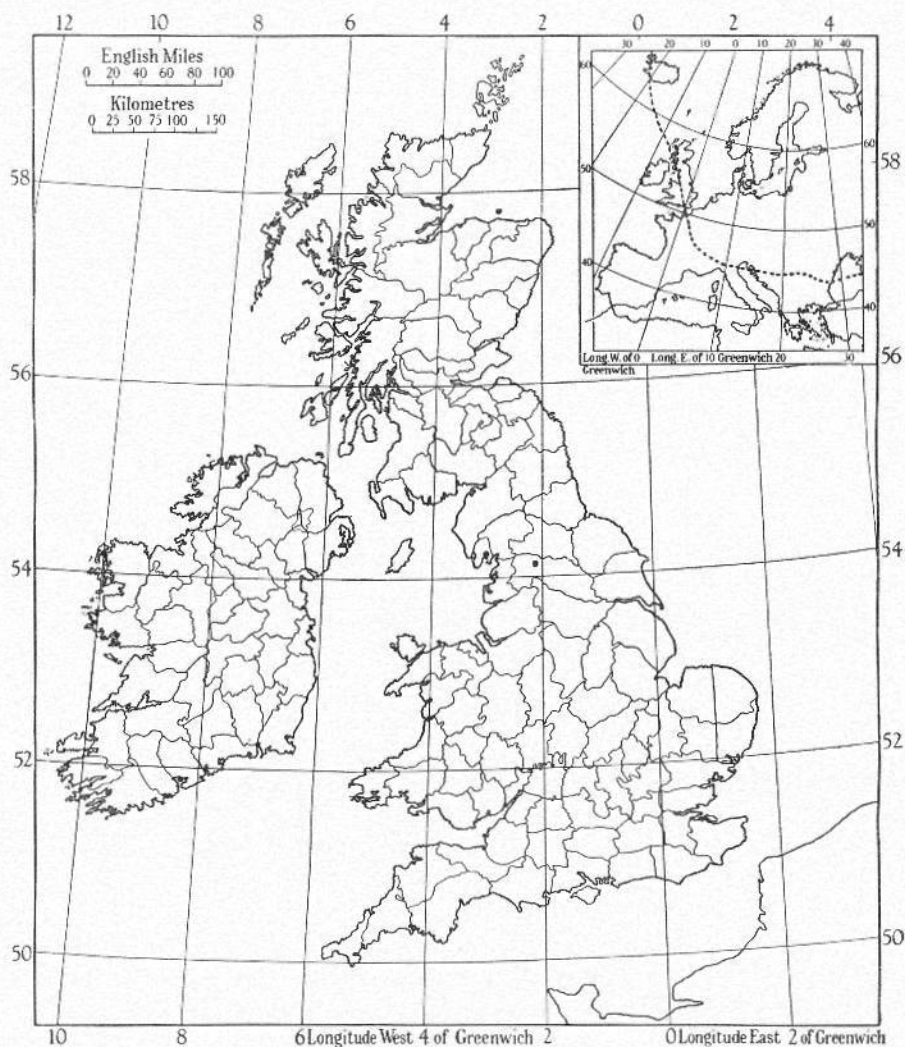


Fig. 1. Distribution of *Carex flava*.

order and the nomenclature followed is that used in the 'Flora of the British Isles', by Clapham, Tutin and Warburg. Detailed distribution maps have been drawn for the five species in the British Isles (Distribution Maps 1—4) and each dot represents a record since 1900. The information about their European distribution is not so accurate and a line shows probable areas covered by these species.

II. *C. flava* (Distribution Map fig. 1)

C. flava is a rare plant in the British Isles, and has only been recorded from two localities, Roudsea Wood, Haverthwaite in Lancashire and Malham Moss in Yorkshire. The rarity of this species is probably correlated with its specialised ecological requirements; for although these two localities are some 50 miles apart, they are about the same latitude, and have almost identical, yet unusual pedological conditions. In both, there is deep fen peat (about 30') overlying carboniferous limestone, and during the wet season the drainage water is basic.

The pH of the two habitats (Table II) was very similar, i.e. about 6.5. This seemed in the first instance rather low, but the samples were collected during July and it is probable that a higher pH would be recorded in the winter, when there is more water movement from the surrounding limestone outcrops.

Both habitats are interesting ecologically and floristically, and include a number of uncommon species; the rather different species lists (Table I a) recorded from them can probably be correlated with different stages of succession. Roudsea Wood is an area where the limestone outcrop meets the coast line; and on account of the combination of high rainfall of northwest England, and the base-rich soil, fen peat has accumulated at sea level, and the vegetation reached its natural climax, a fen woodland. As might be expected the most abundant species are shrubs and herbs typical of fenwoods. These include *Prunus padus*, *Carex sylvatica*, *C. remota*, *C. digitata*, *Circaea lutetiana*, *Convallaria majalis*, and the ferns *Dryopteris dilatata*, and *D. borrieri*.

In contrast Malham Moss is an open habitat, at about 300 m. above sea level. Here *C. flava* grows in the deep fen peat of the lag surrounding a small raised bog, where the base rich drainage water flows from the nearby limestone hills to the tarn. The associates of the lag community are mainly plants typical of the limestone meadows found in this part of the Pennine range. These include *Primula farinosa*, *Parnassia palustris*, *Eriophorum latifolium*, *Trichophorum caespitosum* ssp. *germanicum*, and *Pinguicula vulgaris*.

The specialised ecological conditions required by this sedge in the British Isles are interesting, as the only other locality for this species studied in any detail, is a very similar type of habitat by Lake Carezza in the Western Dolomites. Here too, *C. flava* was growing in deep fen peat, which had a pH of 6.8, and the drainage water from the sur-

Table I a. *C. flava*

1. Roudsea Wood, Lancashire. Deep fen peat, overlying Carboniferous limestone
pH=6.35.
2. Mallam Moss, Yorkshire. Deep fen peat, overlying Carboniferous limestone
pH=6.4.

	1	2		1	2
<i>Acer pseudoplatanus</i>	+	—	<i>Holcus lanatus</i>	+	+
<i>Agrostis stolonifera</i>	—	+	<i>Hypnum cuspidatum</i>	—	+
<i>A. tenuis</i>	+	—	<i>Iris pseudacorus</i>	+	—
<i>Alnus glutinosa</i>	+	—	<i>Juncus articulatus</i>	+	+
<i>Arctium minus</i>	+	—	<i>J. conglomeratus</i>	+	+
<i>Athyrium filix-femina</i>	+	—	<i>J. effusus</i>	+	—
<i>Bellis perennis</i>	+	—	<i>Luzula multiflora</i>	+	+
<i>Betula verrucosa</i>	+	—	<i>Lychnis flos-cuculi</i>	—	+
<i>Brachypodium sylvaticum</i>	+	—	<i>Lycopus europaeus</i>	+	—
<i>Calamagrostis neglecta</i>	—	+	<i>Lysimachia vulgaris</i>	+	—
<i>Carex demissa</i>	+	—	<i>Molinia caerulea</i>	—	+
<i>C. distans</i>	+	—	<i>Mentha aquatica</i>	—	+
<i>C. laevigata</i>	+	—	<i>Orchis praetermissa</i>	—	+
<i>C. pallescens</i>	+	—	<i>Parnassia palustris</i>	—	+
<i>C. panicea</i>	—	+	<i>Potentilla erecta</i>	—	+
<i>C. paradoxa</i>	—	+	<i>P. palustris</i>	—	+
<i>C. pulicaris</i>	—	+	<i>Primula farinosa</i>	—	+
<i>C. remota</i>	+	—	<i>Prunella vulgaris</i>	+	—
<i>C. sylvatica</i>	+	—	<i>Prunus padus</i>	+	—
<i>Centaurea nigra</i>	+	—	<i>P. spinosa</i>	+	—
<i>Cerastium arvense</i>	—	+	<i>Pteridium aquilinum</i>	+	—
<i>Circaea lutetiana</i>	+	—	<i>Ranunculus acris</i>	+	—
<i>Cirsium palustre</i>	+	—	<i>Rhamnus cathartica</i>	+	—
<i>Climacium dendroides</i>	—	+	<i>Rhinanthus stenophyllus</i>	—	+
<i>Convallaria majalis</i>	+	—	<i>Rubus idaeus</i>	+	—
<i>Crepis paludosa</i>	—	+	<i>Rumex crispus</i>	+	+
<i>Dactylis glomerata</i>	+	—	<i>Salix caprea</i>	+	—
<i>Deschampsia caespitosa</i>	—	+	<i>Sanguisorba officinalis</i>	—	+
<i>Dryopteris dilatata</i>	+	—	<i>Scrophularia aquatica</i>	+	—
<i>Erica tetralix</i>	—	+	<i>Scutellaria galericulata</i>	+	—
<i>Eriophorum latifolium</i>	—	+	<i>Solanum nigrum</i>	+	—
<i>Filipendula ulmaria</i>	+	+	<i>Succisa pratensis</i>	—	+
<i>Fragaria vesca</i>	+	—	<i>Teucrium scorodonia</i>	+	—
<i>Fraxinus excelsior</i>	+	—	<i>Trichophorum caespitosum</i> ssp.		
<i>Galium palustre</i>	+	+	<i>germanicum</i>	—	+

rounding limestone mountains was clearly basic. Thus it seems that lack of suitable habitats may account for the rarity of this species in Europe.

III. *C. lepidocarpa* (Distribution Map fig. 2)

The status of this species has already been discussed in some detail (E. W. Davies 1953 b). *C. lepidocarpa* clearly appears to form a topocline in this country, and the ssp. *lepidocarpa* and *scotica* represent the extreme forms. However, intermediate links of this cline, which are difficult to classify into either sub-species are found in scattered

Table 1b. *C. lepidocarpa* ssp. *lepidocarpa*

1. Wicken Fen, Cambs. Gault.	7. S. Cerney Gravel Pit, Glos. Oolitic limestone
2. Chippenham Fen, Cambs. Chalk	8. Moughton Scar, Yorks. Carboniferous limestone
3. Fulbourn Pond, Cambs. Chalk	9. Malham mire, Yorks. Carboniferous limestone
4. Derby Fen, Norfolk. Chalky boulder clay	
5. Cow Common, Tottenhoe, Beds. Chalk	
6. Wittering Marsh, Northants. Oolitic limestone	

	1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Agrostis stolonifera</i>	+	—	—	+	—	—	+	+	+
<i>Angelica sylvestris</i>	—	+	—	—	—	+	—	—	—
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	—	—	—	+	—	—	+	—	+
<i>Arrhenatherum elatius</i>	—	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Bellis perennis</i>	—	—	+	—	+	—	—	—	—
<i>Bartsia alpina</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	+
<i>Briza media</i>	+	+	—	+	+	—	+	+	+
<i>Blysmus compressus</i>	—	—	—	—	+	—	—	—	—
<i>Calamagrostis canescens</i>	+	—	—	—	—	—	—	—	+
<i>Caltha palustris</i>	—	—	—	—	—	+	+	—	—
<i>Calystegia sepium</i>	+	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Carex capillaris</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	+
<i>C. demissa</i>	—	—	—	+	—	—	+	+	—
<i>C. dioica</i>	—	—	—	—	—	—	—	+	+
<i>C. disticha</i>	—	—	—	—	+	+	—	—	—
<i>C. distans</i>	+	+	—	—	+	—	—	—	—
<i>C. flacca</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>C. hostiana</i>	+	+	—	+	+	+	+	—	+
<i>C. hirta</i>	—	—	+	—	+	—	—	—	—
<i>C. panicea</i>	+	+	—	+	—	+	+	+	+
<i>C. pulicaris</i>	—	+	—	+	—	—	—	+	+
<i>C. serotina</i>	+	—	+	+	—	—	+	—	—
<i>C. vesicaria</i>	—	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>Centaurea nigra</i>	+	—	—	—	+	—	+	—	—
<i>Cirsium arvense</i>	+	—	—	—	+	—	—	—	—
<i>C. dissectum</i>	+	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>C. palustre</i>	+	—	+	—	+	+	+	—	—
<i>Cladium mariscus</i>	+	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Cynosurus cristatus</i>	+	+	—	+	+	—	—	—	—
<i>Dactylis glomerata</i>	+	+	+	—	+	—	+	—	—
<i>Deschampsia caespitosa</i>	—	+	—	—	+	+	+	+	—
<i>Eleocharis palustris</i>	—	—	+	+	+	—	—	—	—
<i>E. paniciflora</i>	+	—	—	—	—	—	+	+	+
<i>E. uniglumis</i>	+	—	—	+	—	—	—	—	—
<i>Epipactis palustris</i>	—	+	—	—	—	+	—	—	—
<i>Equisetum arvense</i>	—	+	+	—	—	—	—	—	—
<i>E. limosum</i>	—	—	—	+	—	+	—	—	—
<i>E. palustre</i>	—	—	—	+	+	+	+	—	—
<i>Euphrasia micrantha</i>	—	—	—	—	—	—	—	+	—
<i>Festuca ovina</i>	—	—	—	+	+	—	—	+	+
<i>F. pratensis</i>	—	—	+	—	+	—	—	—	—
<i>Filipendula ulmaria</i>	+	—	—	—	—	+	+	—	—
<i>Galium aparine</i>	—	—	—	—	—	+	—	—	—
<i>G. palustre</i>	+	+	—	+	+	+	+	—	—
<i>G. uliginosum</i>	+	+	—	—	—	—	+	—	—
<i>Glyceria fluitans</i>	—	—	+	—	+	—	—	—	—
<i>Holcus lanatus</i>	—	—	+	—	+	—	—	—	—
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>	+	—	—	+	—	+	—	—	—

Table 1b (continued)

	1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Hypnum commutatum</i>	—	—	—	—	—	—	—	+	—
<i>H. cuspidatum</i>	+	—	+	—	—	—	—	—	+
<i>H. molluscum</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	+
<i>Juncus articulatus</i>	—	—	+	+	+	+	+	—	+
<i>J. bulbosus</i>	—	—	—	+	—	—	+	—	+
<i>J. effusus</i>	—	—	—	+	—	—	+	—	—
<i>J. inflexus</i>	—	—	+	—	—	+	—	—	—
<i>J. subnodulosus</i>	+	+	+	—	—	—	+	—	+
<i>Lathyrus palustris</i>	+	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Leontodon hispidus</i>	—	—	—	—	+	—	+	—	—
<i>Linum catharticum</i>	—	+	—	—	+	—	+	+	—
<i>Lychnis flos-cuculi</i>	+	—	—	+	—	—	—	—	+
<i>Lycopus europaeus</i>	—	—	—	—	—	+	—	—	—
<i>Lythrum salicaria</i>	+	—	—	+	—	—	—	—	—
<i>Mentha aquatica</i>	+	—	—	+	+	+	+	—	—
<i>Molinia caerulea</i>	+	—	—	+	—	—	—	—	+
<i>Oenanthe fistulosa</i>	—	—	—	+	—	—	+	—	—
<i>O. lachenalii</i>	—	—	—	—	+	—	+	—	—
<i>Peucedanum palustre</i>	+	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>Phalaris arundinacea</i>	+	—	+	—	—	—	—	—	—
<i>Phragmites communis</i>	+	+	+	—	—	—	—	—	—
<i>Pitularia globulifera</i>	—	—	—	+	—	—	—	—	—
<i>Pinguicula vulgaris</i>	—	+	—	—	—	—	—	+	—
<i>Poa pratensis</i>	—	—	+	—	+	—	—	—	—
<i>Potentilla anserina</i>	+	—	+	—	+	—	+	—	—
<i>P. erecta</i>	—	+	—	+	—	—	—	+	—
<i>Polygala vulgaris</i>	—	+	—	—	—	—	—	+	—
<i>Primula farinosa</i>	—	—	—	—	—	—	—	+	+
<i>Prunella vulgaris</i>	+	+	—	+	+	—	+	+	+
<i>Ranunculus acris</i>	—	—	+	—	+	+	—	—	—
<i>R. flammula</i>	+	—	—	+	+	+	+	—	+
<i>Rhinanthus stenophyllus</i>	+	—	—	—	—	—	—	—	+
<i>Salix atrocinerea</i>	—	—	—	—	—	+	+	—	—
<i>S. cinerea</i>	+	—	—	+	—	—	—	—	—
<i>S. fragilis</i>	—	—	+	—	—	—	—	—	—
<i>Samolus valerandi</i>	+	—	+	+	—	—	+	—	—
<i>Selaginella selaginoides</i>	—	—	—	—	—	—	—	+	+
<i>Schoenus nigricans</i>	—	+	—	+	—	+	—	+	—
<i>Selinum carvifolia</i>	—	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Sesleria varia</i>	—	—	—	—	—	—	—	+	+
<i>Succisa pratensis</i>	+	—	—	+	+	—	—	+	+
<i>Symphytum officinale</i>	+	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Thalictrum flavum</i>	+	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Triglochin palustris</i>	+	—	—	+	+	—	+	—	+
<i>Valeriana dioica</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Viola palustris</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	+

communities in the midlands and northern England. For this reason only sub-specific rank has been given to these distinct lowland and mountain forms. The ecology and distribution of these sub-species are both specialised and rather different, and are therefore discussed separately.

A. Ssp. lepidocarpa. — This sub-species, like *C. flava*, has highly specialised ecological requirements, and seems to be confined to calcareous districts in the British Isles including base-rich marshes in the lowlands of Scotland.

As shown in Table II, the pH of the habitats studied lies between 7.6 and 8.25. Thus it seems that an alkaline soil is an essential requirement of this sub-species.

The communities examined are recorded in Table I b, and these are all on calcareous soils, or at least under the influence of basic drainage water. Thus the three fens, Wicken and Chippenham in Cambridgeshire, and Derby Fen in Norfolk, obtain their water supply from the chalky boulder clay. While Cow Common, Totternhoe, Bedfordshire, is on the chalk, and Wittering Marsh, Northamptonshire, and South Cerney disused gravel pit near Cirencester, are both situated on the oolite Jurassic limestones of Northamptonshire and the Cotswolds respectively. Lastly the localities from the North of England, Great Close mire, Malham and a calcareous flush below Moughton Scar, are both on the Carboniferous limestone of the Pennine range in Yorkshire. However, the forms of *C. lepidocarpa* found in these two latter localities and in Teesdale, Durham (Table I c), seem to represent the intermediate forms of the topocline mentioned earlier, as they are difficult to classify into either sub-species, and show certain characteristics of both.

This species has always been found as an associate of an open, fairly low vegetation, and in the fen communities where there were shrub areas present, it was usually confined to the droves. The associated species in the different localities were remarkably constant, and many calcicoles such as *Cladium mariscus*, *Schoenus nigricans*, *Eleocharis pauciflorus*, *Samolus valerandi*, *Epipactis palustris*, *Primula farinosa*, typical of base-rich marshes were present in several communities.

However, in spite of this sedge being fairly widespread on calcareous soils, it is typically a plant of the lowlands, and has not yet been found above 330 m. Consequently it never occurs with or near the mountain sub-species *scotica*, which seems to replace it at higher altitudes and latitudes.

B. Ssp. scotica. — In contrast this plant is usually confined to the higher regions of base-rich mountains in Scotland, Wales and Northern England. As a mountain is ascended, there is normally abundant *C. demissa* on the lower slopes of the moorland and in the peat bog areas, between 160 and 300 m. Then on base-rich mountains such as are found

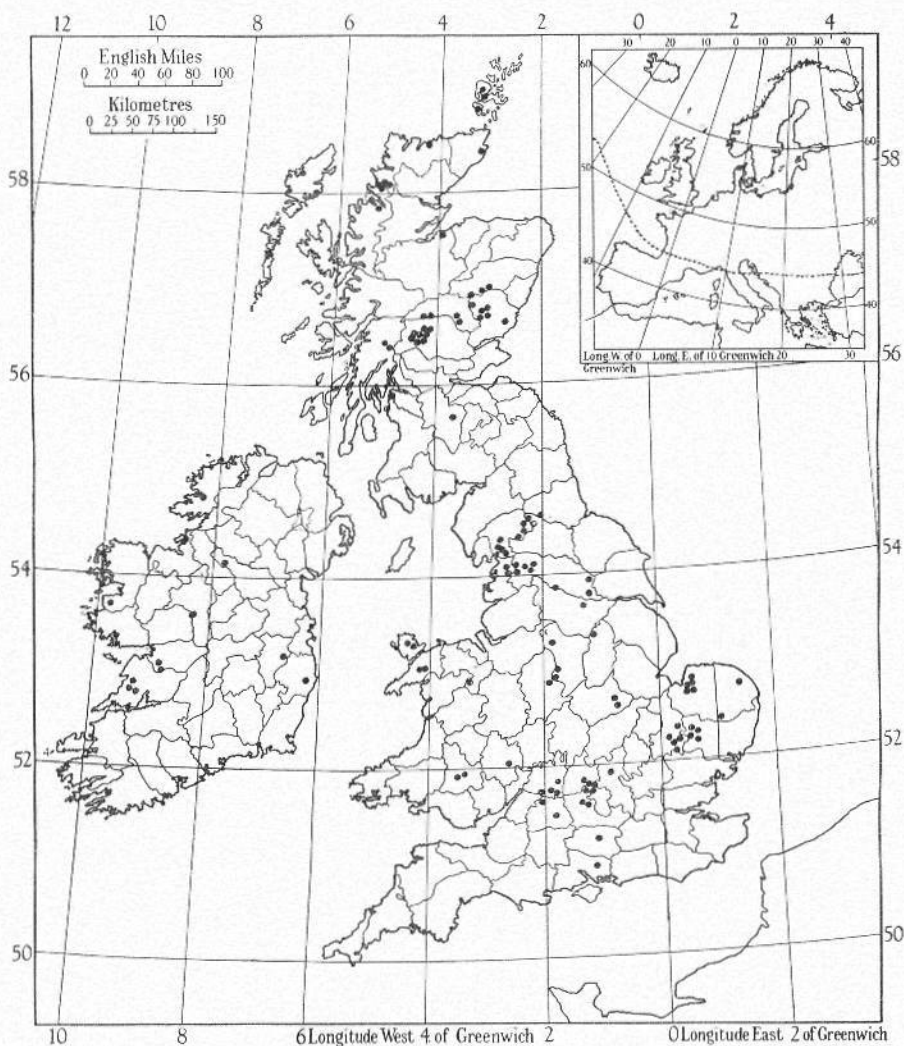


Fig. 2. Distribution of *Carex lepidocarpa*.

in Perthshire, there is normally a zone of rather less than 100 m., where the only *flava*-group sedge seems to be of hybrid origin, and clearly is a hybrid swarm between *C. demissa*, and *C. lepidocarpa* ssp. *scotica*. However, at about 660 m. all sign of *C. demissa* and the hybrid disappears, and up to about 1000 m. pure ssp. *scotica* is found in abundance in any flush areas, and on the rocky ledges where the soil is base-rich.

A number of these mountain communities have been examined in

Tabel I c. *C. lepidocarpa* ssp. *scotica*

1. S.W. Coire, Ben Lawers, Perth	7. Ben Dorain, Argyll
2. Creag-na-Caillich, Perth	8. Glen Doll, Clova, Forfar
3. Coire Heasgarnich, Glen Lyon, Perth	9. Teesdale, Durham
4. Creag-an-Lochan, Meall Garb, Perth	10. Inchnadamph, Sutherland
5. Lochan-nan-Cat, Meall Garb, Perth	11. Waulkmill Bay, Mainland, Orkney
6. Ben-Y-Vrackie, Perth	12. Loch Tingwell, Scalloway, Shetland

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Agrostis canina</i>	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—
<i>A. stolonifera</i>	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—
<i>A. tenuis</i>	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—
<i>Alchemilla alpina</i>	+	+	+	+	—	+	+	—	—	—	—	—
<i>A. glabra</i>	+	+	+	—	—	—	+	—	—	—	—	—
<i>Angelica sylvestris</i>	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	+	+	+	—	—	+	—	—	—	—	+	+
<i>Asplenium viride</i>	—	+	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—
<i>Bellis perennis</i>	—	—	—	+	—	+	—	—	—	+	—	+
<i>Briza media</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Caltha palustris</i>	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	+	+
<i>Calluna vulgaris</i>	—	+	—	—	—	+	—	—	—	—	+	—
<i>Campanula rotundifolia</i>	—	—	—	+	—	+	—	—	—	—	—	—
<i>Carex atrata</i>	—	+	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—
<i>C. atrofusca</i>	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>C. bigelowii</i>	+	+	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—
<i>C. capillaris</i>	+	+	+	—	—	—	—	+	+	+	—	—
<i>C. demissa</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—
<i>C. dioica</i>	+	+	—	—	—	—	—	+	—	+	+	—
<i>C. echinata</i>	+	+	—	—	—	+	+	+	—	—	—	—
<i>C. flacca</i>	—	+	+	+	—	+	+	—	—	+	+	—
<i>C. grahami</i>	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—
<i>C. hostiana</i>	+	+	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—
<i>C. nigra</i>	—	+	—	—	—	+	—	—	—	—	—	+
<i>C. norvegica</i>	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—
<i>C. panicea</i>	+	+	—	+	—	—	—	—	—	+	+	—
<i>C. pulicaris</i>	+	+	—	—	—	+	—	—	—	+	+	—
<i>C. saxatilis</i>	+	—	+	—	—	—	+	—	—	—	—	—
<i>Cerastium arvense</i>	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
<i>Cystopteris fragilis</i>	—	—	—	+	—	+	—	—	—	—	—	—
<i>C. montana</i>	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Deschampsia caespitosa</i>	—	+	+	—	—	—	+	—	—	—	—	—
<i>D. flexuosa</i>	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—
<i>Draba rupestris</i>	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Equisetum variegatum</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—
<i>Erigeron borealis</i>	+	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Eriophorum angustifolium</i>	+	+	—	—	—	—	+	—	—	—	+	—
<i>Euphrasia micrantha</i>	+	+	—	+	—	+	—	—	—	—	—	—
<i>E. scotica</i>	—	—	—	+	—	—	+	+	—	—	—	—
<i>Festuca pratensis</i>	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>F. vivipara</i>	+	+	—	+	—	+	+	—	—	—	+	—
<i>Galium pumilum</i>	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Geum rivale</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>Hieracium prenanthoides</i>	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>H. vulgatum</i>	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Hypochaeris radicata</i>	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Juncus articulatus</i>	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>J. biglumis</i>	+	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>J. bulbosus</i>	—	+	—	—	—	+	+	—	—	—	+	—
<i>J. castaneus</i>	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—

Table I c (continued)

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>J. conglomeratus</i>	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—
<i>J. triglumis</i>	+	—	+	+	—	—	+	+	—	—	—	—
<i>Kobresia simpliciuscula</i>	—	—	—	+	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>Leontodon autumnalis</i>	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—
<i>Linum catharticum</i>	—	+	—	+	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>Luzula multiflora</i>	+	+	—	—	+	+	—	—	—	—	+	—
<i>L. sylvatica</i>	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Molinia caerulea</i>	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+
<i>Myosotis alpestris</i>	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Nardus stricta</i>	—	+	—	—	—	—	+	—	—	—	+	—
<i>Poa alpina</i>	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>P. flexuosa</i>	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Pinguicula vulgaris</i>	+	+	—	+	—	—	—	—	+	+	+	+
<i>Plantago lanceolata</i>	—	+	—	—	—	+	—	+	—	+	—	—
<i>Polystichum lonchitis</i>	—	+	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—
<i>Polygala serpyllifolia</i>	+	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>Potentilla crantzii</i>	—	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>P. erecta</i>	—	+	—	—	—	+	—	—	—	—	—	+
<i>Primula farinosa</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>Prunella vulgaris</i>	—	—	—	+	—	+	—	—	—	—	—	+
<i>Ranunculus acris</i>	—	+	+	—	—	—	+	—	—	+	—	—
<i>R. flammula</i>	+	—	—	—	—	+	—	—	—	—	+	+
<i>Rhinanthus borealis</i>	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	+
<i>Roegneria doniana</i>	—	—	—	+	+	—	—	—	+	—	—	—
<i>Salix arbuscula</i>	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>S. herbacea</i>	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>S. reticulata</i>	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Saxifraga aizoides</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—	—
<i>S. hypnoides</i>	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>S. nivalis</i>	+	—	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>S. oppositifolia</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	—	—	—	—
<i>S. stellaris</i>	+	+	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Schoenus nigricans</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—
<i>Selaginella selaginoides</i>	+	+	+	—	+	—	+	—	—	+	—	—
<i>Sesleria varia</i>	—	+	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>Sibbaldia procumbens</i>	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Sieglingia decumbens</i>	—	—	—	+	—	—	+	—	—	—	—	—
<i>Thalictrum alpinum</i>	+	—	+	—	—	—	+	+	—	+	+	+
<i>Triglochin palustris</i>	—	+	—	—	—	—	—	—	—	+	—	+
<i>Thymus drucei</i>	—	—	+	+	—	+	+	—	—	—	—	—
<i>Veronica alpina</i>	+	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>V. serpyllifolia</i>	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Viola palustris</i>	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>V. tricolor</i>	+	—	—	—	—	+	—	—	+	—	—	—
<i>Woodsia alpina</i>	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—

detail, and lists of the associated species are recorded in Table I c. In every case soil samples collected from the areas, showed a pH much lower than any recorded from the habitats of the lowland sub-species which are always above pH 7.5. In fact, as can be seen from Table II, the pH was normally between 6.1 and 7.1, and in one locality on Ben Lawers it was as low as 5.8.

The mountain communities studied were from Teesdale and three different Scottish counties. These included the S.W. Coire on Ben Lawers, Lochan-nan-Cat on Meall Garb, Creag-an-Lochan on Meall Ptarmigan, Creag-na-Caillich, Coire Heasgarnich at the head of Glen Lyon, and Ben-Y-Vrackie in Perthshire, Ben Dorain in Argyllshire, and Glen Doll in the Clova range in Angus.

The associated plants in all the localities were remarkably similar, and typical of mountain flushes where the conditions are base-rich. They included such upland calcicole species as *Carex capillaris*, *C. saxatilis*, *Juncus biglumis*, *J. triglumis*, *Thalictrum alpinum*, *Saxifraga aizoides*, *S. oppositifolia* and *Selaginella selaginoides*. This type of habitat provides suitable conditions for several of the Scottish rarities, and many communities containing ssp. *scotica* at this altitude, also included such rare plants as *Gentiana nivalis*, *Erigeron borealis*, *Juncus castaneus*, *Saxifraga nivalis* and *Cystopteris montana* from the Lawers range, and *Carex norvegica* from the Clova mountains.

In conclusion a brief mention of the behaviour of this sub-species in the extreme north of the British Isles must be made. As can be seen from Table I c, ssp. *scotica* also occurs at lower altitudes in north-western Scotland and in the Orkneys and Shetlands. Thus it was found to be abundant growing with many other high mountain plants in the limestone screes by Loch Assynt at Inchnadamph in west Sutherland, only a few metres above sea level. Likewise it flourished in the calcareous flashes near Waulkmill Bay on the Mainland of Orkney, and by Loch Tingwell in the Shetlands. It thus appears that this sub-species not only replaces ssp. *lepidocarpa* at the higher altitudes, but also in the extreme north of the British Isles.

IV. *C. demissa* Hornem. (Distribution Map fig. 3)

C. demissa is rather a common sedge and the most widespread member of the group, with the least exacting ecological requirements. It occurs throughout the British Isles on a wide range of soils and in many different plant communities. It also flourishes at sea level and at higher altitudes, up to 660 m. in mountainous districts.

As can be seen from Table I d, suitable localities include not only moors, heaths, and bogs on acid soils, but also occasionally more base-rich habitats such as the fens, calcareous marshes, and paths or other open spaces in deciduous woodlands.

This sedge has a great range of size and form, which varies with

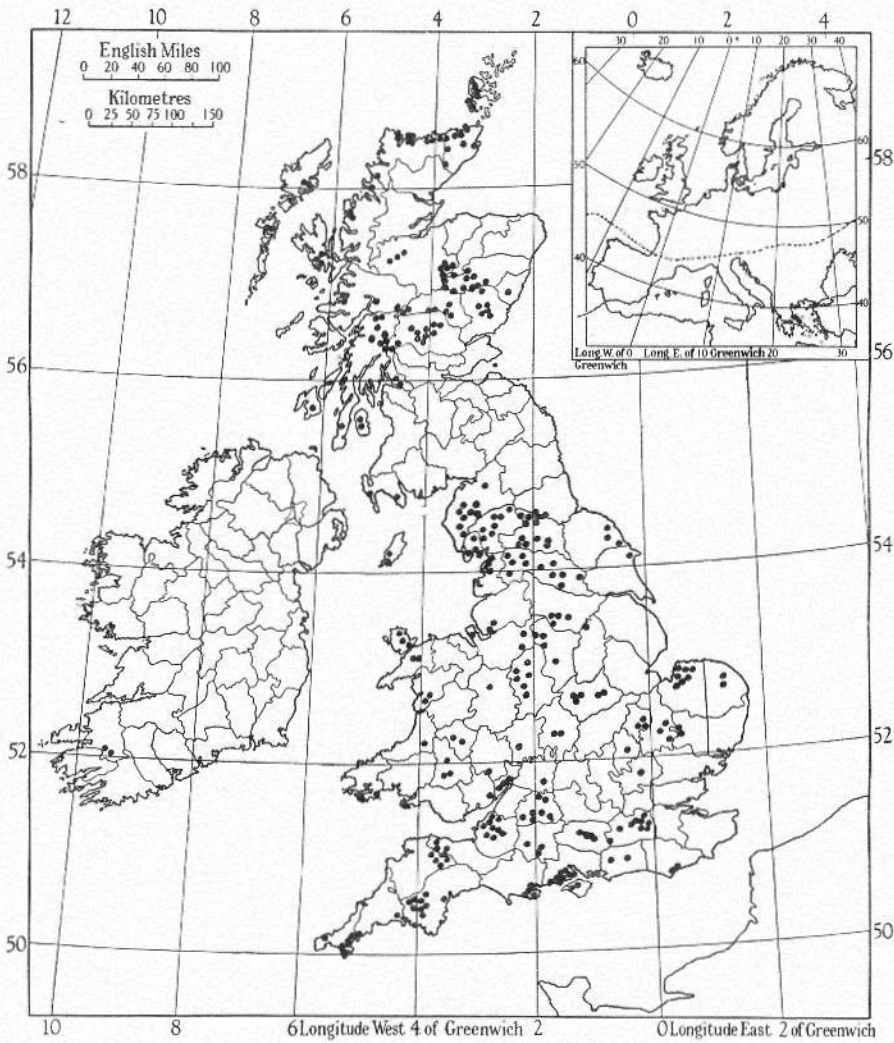


Fig. 3. Distribution of *Carex demissa*.

its environment. Thus *C. demissa* when growing in bogs or other areas with a high water table such as Shapwick peat moor in Somerset or Holmsey bog Hants. in the New Forest is considerably larger and shows a more luxuriant growth than the stunted dwarf forms that are commonly seen in grazed or dry habitats. This latter form is frequently found on the moorlands covering the lower slopes of most Scottish mountains, and on the downs near the Lizard in Cornwall.

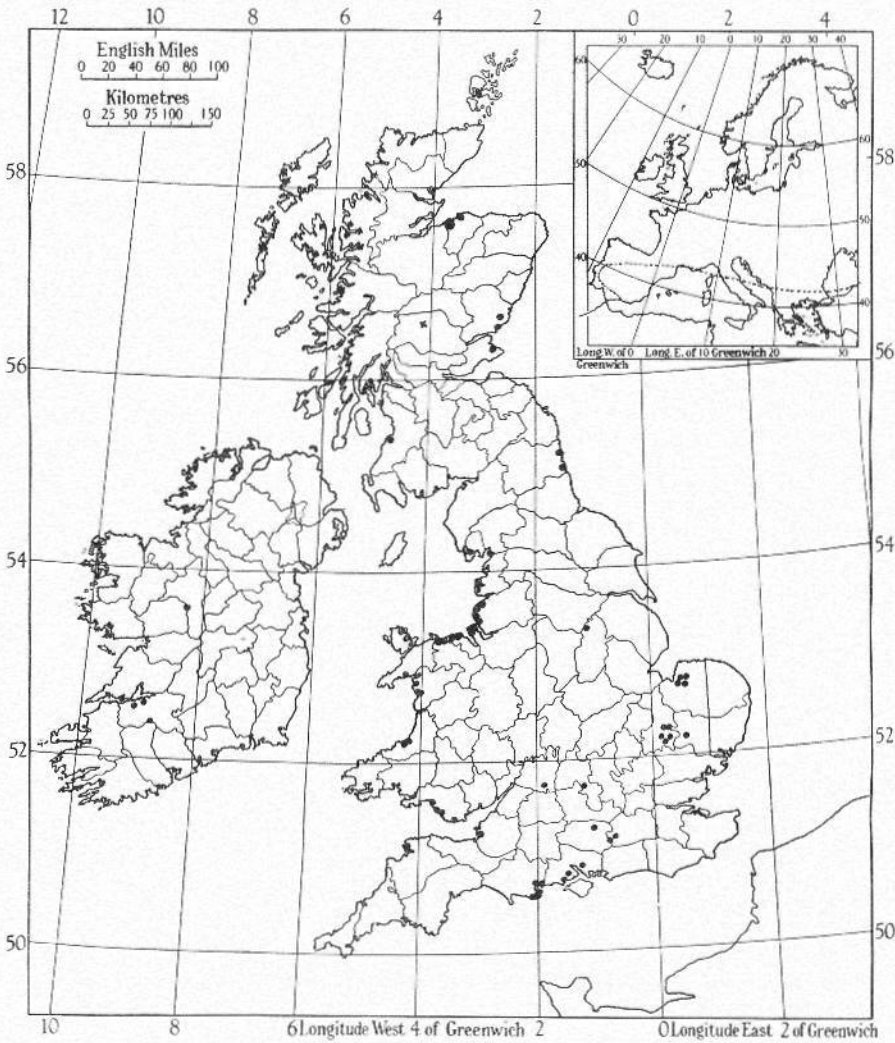


Fig. 4. Distribution of *Carex serotina* and *C. scandinavica*. — ● = *C. serotina*. — × = *C. scandinavica*.

uncommon in the British Isles, although they are somewhat scattered and rather local. The communities studied (Table I e, Nos. 8–12), were three pond margins in the south of England, namely Frensham Pond in Surrey, Fleet Pond, Hants, on the Bagshot Sands, and Hatchet Pond near Beaulieu in the New Forest, a lake margin in Blekinge, South Sweden, and Shapwick peat moor in Somerset. All those habitats had a low pH ranging from 5.2 to 5.9 and the associated species included

As might be expected with a plant which occurs in such varied ecological habitats, it is tolerant of a wide range of soil conditions and shows little preference for any particular pH. However, although this plant is occasionally found in fen communities and on base-rich soils where the pH may reach 7.5, it is more typically an associate of rather poor oligotrophic moorland vegetation where the pH varies between 4.5 and 6.0 (Table II). Thus the most frequently associated species include, *Carex echinata*, *C. nigra*, *C. panicea*, *Tricophorum caespitosum*, *Eleocharis multicaulis*, *Nardus stricta*, *Juncus squarrosus*, *Potentilla erecta*, *Calluna vulgaris*, *Erica tetralix*, *Molinia caerulea*, *Ranunculus flammula*, *Sphagnum sp.* and *Aulacomnium palustre*.

V. *C. serotina* Mérat (Distribution Map fig. 4)

C. serotina is a rather local plant in this country with specialised ecological requirements. However, it is scattered throughout the British Isles, wherever suitable habitats occur, and the vegetation is sparse and low growing. Typical localities for this sedge are fundamentally of three types; calcareous marshes and fens; upper parts of brackish marshes where the pH is about neutral; and oligotrophic pond margins and bogs, where the pH is low.

As can be seen in Tables I e and II, the plant communities studied in detail fall into these three categories. The first five localities listed are all habitats typical of ssp. *lepidocarpa*, and hence are calcareous. They include Wicken Fen and Fulbourn Pond in Cambridgeshire, Poor's Fen, Lakenheath in Suffolk, the disused gravel pit at S. Cerney on the Cotswolds, and Hale Moss in Lancashire, a dried up lake deposit, which receives drainage water from the nearby Carboniferous limestone. In every case the soil samples were basic, and the pH ranged from 7.5 to 8.5, while the associated species included low-growing calcicoles such as *Samolus valerandi*, and *Eleocharis pauciflora*.

The second type of plant community in which *C. serotina* is frequently found is the upper levels of salt marsh. The two localities examined (Nos. 6 and 7, Table I e), were Little Sea on the south coast, in Dorset, and Hökatorp, a very similar habitat on the south east coast of Sweden. The soil samples of both these areas gave a pH of between 6.5 and 7.0. The associated plants included typical low-growing littoral species like *Blysmus rufus*, *Glaux maritima*, and *Juncus gerardii*.

Finally the third and perhaps most widely known habitat for *C. serotina* is the open community on a poor acid soil. Such areas are not

Table 1 e (continued)

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Erica tetralix</i>	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	+
<i>Frangula alnus</i>	+	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Fraxinus excelsior</i>	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Fragaria vesca</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
<i>Filipendula ulmaria</i>	+	—	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Galium debile</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>G. palustre</i>	—	—	+	+	—	—	—	—	+	—	—	+
<i>G. uliginosum</i>	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Glaux maritima</i>	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—
<i>Glyceria fluitans</i>	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Holcus lanatus</i>	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>	—	—	+	—	—	—	—	—	—	+	+	+
<i>Hypericum elodes</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>Iris pseudacorus</i>	—	—	—	—	+	—	—	—	+	—	—	—
<i>Isoetes lacustris</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>Juncus articulatus</i>	+	+	+	+	—	—	—	+	+	+	—	+
<i>J. bufonius</i>	—	—	+	—	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>J. bulbosus</i>	—	—	—	+	—	+	—	+	+	+	+	+
<i>J. effusus</i>	—	—	—	+	—	+	—	+	+	—	—	—
<i>J. gerardi</i>	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—
<i>J. subnodulosus</i>	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	+
<i>Ligustrum vulgare</i>	—	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Littorella uniflora</i>	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	+	—
<i>Lobelia dortmanna</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—
<i>Lotus uliginosus</i>	—	—	+	—	—	—	—	+	+	+	—	—
<i>Luzula multiflora</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
<i>Lysimachia vulgaris</i>	+	—	—	+	—	—	—	—	+	—	—	—
<i>Lycopus europaeus</i>	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	—	—
<i>Lycopodium inundatum</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—
<i>Mentha aquatica</i>	+	—	+	+	—	—	—	+	+	+	—	+
<i>Molinia caerulea</i>	—	—	+	—	+	+	+	—	+	—	+	+
<i>Myrica gale</i>	—	—	—	+	—	—	—	—	—	+	+	+
<i>Naumburgia thyrsiflora</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—
<i>Oenanthe fistulosa</i>	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>O. lachenalii</i>	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Osmunda regalis</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
<i>Peucedanum palustre</i>	+	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	+
<i>Phragmites communis</i>	+	+	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Pilularia globulifera</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>Potamogeton coloratus</i>	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
<i>P. polygonifolius</i>	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	—	+
<i>Potentilla anserina</i>	—	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>P. palustris</i>	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Primula farinosa</i>	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ranunculus acris</i>	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>R. flammula</i>	—	—	+	+	—	+	—	+	—	+	—	+
<i>R. lingua</i>	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>R. reptans</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—
<i>Rhynchospora fusca</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+
<i>Salix atrocinnerea</i>	—	—	—	—	+	—	—	+	+	—	—	—
<i>S. fragilis</i>	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>S. repens</i>	—	—	+	—	—	+	—	—	—	+	—	+
<i>Samolus valerandi</i>	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Schoenus nigricans</i>	—	—	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Scirpus tabernaemontani</i>	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—
<i>Sphagnum sp.</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+

Table 1 e (continued)

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Succisa pratensis</i>	—	—	+	—	+	—	—	+	+	+	—	—
<i>Trifolium repens</i>	—	+	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>Triglochin maritima</i>	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—
<i>T. palustris</i>	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Vicia cracca</i>	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Wahlenbergia hederacea</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+

dwarf calcifuge plants such as *Pilularia globulifera*, *Anagallis tenella*, *Isoetes lacustris*, *Eleocharis multicaulis*, *Drosera intermedia*, *D. rotundifolia*, *Rhynchospora fusca*, and *Sphagnum sp.*

C. serotina var. *cyperoides*, the only form of this species which so far seems worthy of varietal rank, is found on Shapwick peat moor in Somerset. As yet this is the only known locality for this plant in the British Isles.

Plants from all these localities have been grown in cultivation under similar environmental conditions. In the first instance it was thought that the forms from these very different ecological habitats might have been different ecotypes of *C. serotina*. However, all attempts to divide this species ecotypically have failed, as the different forms do not seem to be related to any one of the three ecological habitats described for the species. After three years in cultivation these forms with the exception of *C. serotina* var. *cyperoides* and some plants from Ireland and the Baltic Islands of Öland and Gotland appear to be within the range of variation of a single species.

Thus it seems that the pH of the soil is unimportant to this species, which grows equally well in calcareous and salt marshes, as in oligotrophic habitats, where the soil is usually acid. However, the main factor that seems to determine the presence or absence of this small and local plant is the height of the other species. Thus *C. serotina* is only to be found where the vegetation is sparse and low-growing, and the competition negligible. Evidence supporting this theory is to be found at Wicken fen in Cambridgeshire. In the autumn of 1950, the turf was cut on a small area in the fen, and bare peat exposed. The following summer this area was recolonized, and one of the first species to be found was *C. serotina*, a plant that had not been recorded from Wicken fen for at least 20 years. Thus it seems that the seeds must have remained dormant in the peat for this period, and were only able to germinate and establish young plants after the peat cutting had produced an open habitat, free from competition.

Table 1f. *C. scandinavica*

- | | |
|----------------------------------------------|---------------------------------------------------------|
| 1. Arisaig, Inverness. Salt marsh. | 5. Fearnan Pier, Loch Tay, Perth. Shore of inland loch. |
| 2. Loch Carron, W. Ross. Salt marsh. | 6. Loch Harry, Mainland, Orkney. |
| 3. Loch Torridon, W. Ross. Salt marsh. | 7. Waulkmill Bay, Mainland, Orkney. |
| 4. Kylesku Ferry, W. Sutherland. Salt marsh. | 8. Loch Tingwell, Scalloway, Shetland. |

	1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Agropyron caninum</i>	—	—	—	—	+	—	—	—
<i>Agrostis stolonifera</i>	+	+	—	—	+	—	+	—
<i>A. tenuis</i>	—	+	+	+	—	—	—	—
<i>Alnus glutinosa</i>	—	—	—	—	+	—	—	—
<i>Armeria maritima</i>	+	+	+	+	—	—	+	—
<i>Blysmus rufus</i>	+	+	—	—	—	—	+	—
<i>Campanula rotundifolia</i>	—	—	—	—	+	—	—	—
<i>Cardamine flexuosa</i>	—	—	—	—	+	—	—	—
<i>C. pratensis</i>	—	—	—	—	+	—	—	+
<i>Carex extensa</i>	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>C. flacca</i>	+	—	—	—	+	+	+	+
<i>C. nigra</i>	—	+	—	+	+	+	+	+
<i>C. remota</i>	—	—	—	—	+	—	—	—
<i>Centaurea nigra</i>	—	—	—	—	+	—	—	—
<i>Crepis paludosa</i>	—	—	—	—	+	—	—	—
<i>Deschampsia caespitosa</i>	—	—	—	—	+	—	—	—
<i>Eleocharis pauciflora</i>	+	+	+	+	—	—	+	—
<i>E. uniglumis</i>	—	+	—	—	—	—	—	—
<i>Fegatella conica</i>	—	—	—	—	+	—	—	—
<i>Filipendula ulmaria</i>	—	—	—	—	+	+	—	+
<i>Fucus vesiculosus</i>	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Galium boreale</i>	—	—	—	—	+	—	—	—
<i>Geranium pratense</i>	—	—	—	—	+	—	—	—
<i>Honckenia peploides</i>	+	—	+	—	—	—	—	—
<i>Hypnum cuspidatum</i>	—	—	—	—	+	—	+	—
<i>Isoetes lacustris</i>	—	—	—	—	—	+	—	+
<i>Juncus articulatus</i>	+	+	—	+	+	+	—	—
<i>J. acutiflorus</i>	—	—	—	—	+	—	—	—
<i>J. bulbosus</i>	—	—	—	+	—	—	+	—
<i>J. gerardi</i>	+	+	—	—	—	—	—	—
<i>Littorella uniflora</i>	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>Lotus uliginosus</i>	—	—	—	—	+	—	—	—
<i>Molinia caerulea</i>	—	—	—	—	+	+	—	+
<i>Plantago maritima</i>	+	+	+	+	—	+	+	+
<i>Potentilla anserina</i>	—	—	—	—	+	—	—	—
<i>Prunella vulgaris</i>	—	—	—	—	+	—	—	+
<i>Puccinellia maritima</i>	—	+	—	—	—	—	—	—
<i>Ranunculus acris</i>	—	—	—	—	+	—	—	—
<i>R. flammula</i>	—	+	—	—	—	+	+	+
<i>Sagina apetala</i>	—	—	—	—	+	—	—	—
<i>S. maritima</i>	+	+	+	+	—	—	+	+
<i>Scilla verna</i>	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Sedum anglicum</i>	—	—	—	+	—	—	—	—
<i>Silene maritima</i>	—	+	—	—	—	—	—	—
<i>Solidago virgaurea</i>	—	—	—	—	+	—	—	—
<i>Succisa pratensis</i>	—	—	—	—	+	+	—	+
<i>Trifolium repens</i>	—	—	—	+	—	—	+	+
<i>Triglochin maritima</i>	+	+	—	—	—	—	—	—
<i>Trollius europaeus</i>	—	—	—	—	+	—	—	—

VI. *C. scandinavica* (Distribution Map IV)

This species, hitherto known only from Scandinavia, Finland, and Russia, was first recognised in Scotland during the summer of 1952 (E.W.D. 1953 a). Consequently details of distribution in the British Isles are limited and rather fragmentary. However, it seems likely from examination of herbarium material, that it is locally abundant in brackish marshes and a few inland lochs in northwestern Scotland, including the Hebrides, Orkneys and Shetlands.

C. scandinavica was collected from five localities in July 1952 and three more in June 1953, and species lists of these areas are given in Table I f. They include six littoral habitats, namely Arisaig in Inverness, Loch Carron and Loch Torridon in West Ross, Kylesku Ferry in West Sutherland, and Waulkmill bay, Orkneys; and three inland lochs, Fearnam Pier on the shores of Loch Tay in Perthshire, Loch Harry, on the Mainland, Orkney, and Loch Tingwell, Scalloway, Shetland. The soil samples taken from these localities show that the pH of the eight habitats was similar and ranged from 5.75 to 6.85 (Table II).

Like *C. serotina*, *C. scandinavica* seems to require a sparse lowgrowing vegetation free from competition. Thus the most characteristic associated species in the salt marsh communities included dwarf littoral plants, such as *Armeria maritima*, *Agrostis tenuis* (smutted), *Blysmus rufus*, *Eleocharis pauciflora*, *Honckenya peploides*, *Juncus gerardi*, *Plantago maritima*, *Sagina maritima*, and *Triglochin maritima*. While at Fearnam and the two other inland localities in the Northern Isles, *C. scandinavica* and *Ranunculus flammula* were growing on the shores of the lochs, where they were the primary colonizers of the shingle and completely free from competition.

VII. Discussion

It seems that *C. flava* with its very specialised ecological requirements and scattered distribution is a primitive and relict species that shows little variation over its range. While *C. lepidocarpa* with its two distinct sub-species which form a topocline in the British Isles is a much more abundant and vigorous plant. Both species require calcareous habitats and base-rich soil.

In contrast *C. demissa* and *C. serotina* seem to be able to flourish under various ecological conditions. However while the former is a widespread and rather variable species, with a capacity to tolerate a

Table II. pH of soils from habitats investigated

I. <i>Carex flava</i>		pH			pH
(1)	Roudsea Wood, Haverthwaite, Lancs.	6.35	(3)	Creag Chalmain, Inverness. (mountain heath)	5.0
(2)	Malham Moss, Yorks.	6.4	(4)	Ryvoan Bog, Inverness.	6.75
(3)	Lake Carezza, W. Dolomites, N. Italy	6.5	(5)	Loch Tay, Killin, Perth.	6.0
II a. <i>Carex lepidocarpa</i> ssp. <i>lepidocarpa</i>			(6)	Creag-na-Caillich, Perth. (moorland)	5.5
(1)	Wicken Fen, Cambs.	8.25			6.4
(2)	Chippenham Fen, Cambs.	7.8	(7)	Creag-an-Lochan, Perth.	5.4
(3)	Fulbourn Pond, Cambs. (chalk)	7.9	(8)	Coire Heasgarnich, Perth. (acid bog)	4.8
(4)	Cow Common, Tottenhoe, Beds. (chalk)	7.9	(9)	Ben Lawers, Perth. (heathland)	5.7
(5)	Wittering Marsh, Northants. (oolite)	7.7	(10)	Ben Dorain, Argyll. (heathland)	5.5
(6)	S. Cerney gravel pit, Glos. (oolite)	8.1	(11)	Ben-y-Vrackie, Perth. (heathland)	6.5
(7)	Malham, (Great Closemire) (carb. limestone) Yorks.	8.3			6.6
(8)	Malham (outflow of Tarn) (carb. limestone) Yorks.	7.6	(12)	Glen Doll, Clova, Forfar. (moorland)	5.1
(9)	Moughton Scar, Yorks. (carb. limestone)	7.55	(13)	Moughton Scar, Yorks. (moorland)	5.45
II b. <i>Carex lepidocarpa</i> ssp. <i>scotica</i>			(14)	Roudsea, Lancashire. (fen-wood)	6.35
(1)	Ben Lawers, Perth.	6.35			6.4
		5.82	(15)	S. Cerney gravel pit, Glos. (oolite)	7.4
(2)	Creag-na-Caillich, Perth.	6.2	(16)	Derby Fen, Norfolk	6.7
		6.6	(17)	Walton Moor, Somerset	6.4
		7.2	(18)	Holmsley Bog, Hants.	6.4
(3)	Coire Heasgarnich, Perth.	6.6	(19)	Shapwick Peat Moor, Somerset	5.7
		6.8	(20)	Littlesea, Dorset. (heathland)	6.7
(4)	Creag-an-Lochain, Perth.	6.8			6.6
		7.1	(21)	Arisaig, Inverness. (heathland by sea)	5.0
(5)	Lochan-nan-Cat, Perth.	6.7	(22)	Inchnadamph, Sutherland (moorland)	5.0
		6.9	IV. <i>Carex serotina</i>		
(6)	Ben-y-Vrackie, Perth.	6.7	(1)	Wicken Fen, Cambs.	8.5
		6.8	(2)	Fulbourn Pond, Cambs. (chalk)	8.5
(7)	Ben Dorain, Argyll.	6.57	(3)	Poor's Fen, Lakenheath, Suffolk	7.9
(8)	Glen Doll, Clova, Forfar.	6.1			7.95
		6.3	(4)	S. Cerney gravel pit, Glos. (oolite)	7.8
(9)	Inchnadamph, W. Sutherland..	7.0			8.1
		6.8			7.4
(10)	Widdybank Fell, Teesdale, Durham	7.35			7.95
(11)	Waulkmill Bay, Mainland, Orkney	6.5	(5)	Hale Moss, Lancs.	7.1
(12)	Loch Tingwell, Scalloway, Shetland	6.7	(6)	Littlesea, Dorset. (chalk cliffs by sea)	6.7
III. <i>Carex demissa</i>					6.6
(1)	Inverdrue, Inverness. (moorland by roadside)	6.25	(7)	Hökatorp, Skåne, Sweden ...	6.55
(2)	Loch Morlich, Inverness.	5.95	(8)	Frensham Pond, Surrey	5.8
		4.5	(9)	Fleet Pond, Hants.	5.7

Tabell II (continued)

	pH		pH
(10) Hatchet Pond, Beaulieu, Hants.	5.2	(3) Loch Torridon, W. Ross.	5.95
(11) Nyteboda, Blekinge, Sweden . .	5.4	(4) Kylesku Ferry, W. Sutherland	5.75
(12) Shapwick peat moor, Somerset	5.95	(5) Fearnam Pier, Loch Tay,	
	5.75	Perth.	6.6
			6.75
V. <i>Carex scandinavica</i>		(6) Loch Harry, Mainland, Orkney	6.3
(1) Arisaig, Inverness.	6.55	(7) Waulkmill Bay, Mainland,	
	6.85	Orkney	6.2
(2) Loch Carron, W. Ross.	6.3	(8) Loch Tingwell, Scalloway, Shet-	
	6.2	land	6.7

range of soils and many plant communities, the latter appears to require the sparse vegetation of an open and low habitat, free from competition.

Thus it seems that *C. serotina*, due to its specialised ecological requirements, has been confined to scattered and local areas throughout the British Isles, and the presence of different forms which are not true ecotypes (as these differences do not seem related to ecology) may be correlated with this fact. These isolated populations show minor differences, which are retained in cultivation, and the most striking of these are some of the forms which are found in Ireland and in the Baltic Islands, for these plants are almost worthy of recognition as distinct entities. Thus this continual isolation is probably the reason for the existence of a form on Shapwick peat moor in Somerset, sufficiently different to be considered a variety (*C. serotina* var. *cyperoides*), and further results of this geographic separation are possibly seen in the origin of *C. scandinavica*. For this species has very similar ecological requirements to *C. serotina*, but seems to replace it in north-west Scotland and the Northern Isles, where *C. serotina* appears to be absent.

VIII. Acknowledgements

It is with pleasure that I record my thanks to Professor Tutin for his advice and encouragement throughout this study; and the Research Board, University College, Leicester, for their financial help towards my field work.

References

- DAVIES, E. W. 1953 a. Notes on *Carex flava* and its allies: I. A sedge new to the British Isles. — *Watsonia*, 3, 66—68.
- 1953 b. Notes on *Carex flava* and its allies: II. *Carex lepidocarpa* in the British Isles. — *Watsonia*, 3, 69—72.

- 1953 d. Notes on *Carex flava* and its allies: IV. Geographic distribution. — *Watsonia*, 3, 80—84.
- NELMES, E. 1947. Two critical groups of British Sedges. — *Rep. Bot. Soc. & E.C.*, 13, 95—99.
- 1949. *Carex flava* L. and its allies. — In Wilmott, A. J., *British flowering plants and modern systematic methods*, 85, London.
- RAMOND, M. 1951. Sedges as material for phytographical Studies. — *Mem. Jard. Bot. Montreal*, 20, 10.
- SENAY, P. 1950. Le group des *Carex flava* et *C. oederi*. — *Bull. du Museum*, 2^{me} serie t. XXII, no. 5, 618.
- 1950. Le group des *Carex flava* et *C. oederi* (suite). — *Bull. du Museum*, 2^{me} serie, t. XXII No. 6, 790.
- 1951. Le group des *Carex flava* et *C. oederi* (suite et fin). — *Bull. du Museum*, 2^{me} serie, t. XXIII, No. I, 146.
- TUTIN, T. G. 1952. in Clapham, A. R., Tutin, T. G. and Warburg, E. F., *Flora of the British Isles*, Cambridge.
- VALENTINE, D. H. 1949. The units of experimental taxonomy. — *Acta Biotheoretica*, 9, 75.

Structure and Dehiscence of the Anther in *Najas*

By C. S. VENKATESH

Department of Botany, University of Delhi, Delhi, India

Introduction

As constituted by Engler and Prantl (1898), the genus *Najas* (spelt also as *Naias*) is the sole representative of the family Najadaceae. In many ways it represents the simplest of the *Helobiae*, an order of apparently primitive Monocotyledons of aquatic and subaquatic habit. This group of families is very interesting, both from the morphological and phyletic viewpoints. Some of them show bizarre flowers and others are characterized by such extraordinary simplicity of structure that "it is not easy to decide what is to be regarded as the flower" (Willis 1948). It appears that modification and reduction have gone so far in this assemblage that the establishment of homologies and phyletic connections is a difficult task.

Previous Work and Scope of the Present Investigation

Magnus (1870) described the gross morphology and some facts relating to fertilization in the genus *Najas*. Campbell (1897) investigated *N. flexilis* in detail and gave a good account of the origin and development of the male and female flowers and the embryology. Rendle (1899) published a systematic revision of the genus.

The present investigation concerns the structure and development of the anther and its mode of dehiscence in *N. palustris* Blanes and *N. graminea* Del. In both these species the anther is quadrilocular and not unilocular as in *N. flexilis*, investigated by Campbell.

Material and Methods

The material of *N. palustris* Blanes was collected from Takhatsagar and that of *N. graminea* Del. from Mandore both in the neighbourhood of Jodhpur city. The materials were fixed in formalin-acetic-alcohol. The gross features were studied in whole mounts cleared in lactophenol. The histology and development were studied from microtome sections of material imbedded in paraffin. The sections were cut in thicknesses ranging from 6 μ to 12 μ and stained with a combination of Heidenhain's haematoxylin and eosin.

Morphology of the Male Flower

The flowers are minute, unisexual and pollinated under water. The male flower consists of a solitary stamen enveloped in a close-fitting sac-like perianth which is bilipped above (Fig. 1). The entire structure is enclosed in a flask-shaped bract (the so-called spathe of some authors). In *N. graminea*, however, the bract is absent (Fig. 2). At the time of dehiscence, the filament elongates and pushes the anther out of the bract. The perianth lips part and the pollen escapes apically.

Campbell has traced the organogeny of the vegetative and reproductive parts. The male flower develops from one of the two rudiments formed by the vertical splitting of a lateral primordium of the growing point. The other rudiment grows into a branch at the base of which the flower eventually stands.

Figures 3—6 show four stages in the development of the male flower of *N. palustris*. The bract outgrows and envelops the flower primordium even before the perianth and the stamen have become fully differentiated. The perianth arises as an annular outgrowth at the base of the stamen primordium and soon completely envelopes it.

In a vertical section of a mature male flower (Fig. 7) the closely investing perianth, with its two lobes, bears a remarkable resemblance to the integument of an ovule and the narrow apical passage enclosed by the perianth lobes simulates a micropyle. The perianth is delicate and is mostly two-layered, but the lips are thicker and the cells are broader in this region. In *N. graminea* the lips are particularly large.

Figs. 1—16. — 1, 2: fully grown male flowers of *Najas palustris* and *N. graminea* respectively (*an* anther, *b* bract, *l* lips of perianth, *pe* perianth, *sp* spines at the tip of the bract). $\times 50$. — 3—6: stages in the development of the male flower of *N. palustris* (*pe* perianth, *pr* anther primordium, *b* bract). $\times 110$. — 7: v.s. upper part of the male flower of *N. graminea* (*ant* tip of anther, *l* lip of perianth, *p* passage enclosed by the lips). $\times 190$. — 8: diagram of v.s. male flower of *N. palustris*. — 9—16: t.s. of the same at the levels indicated; the anther excluding the pollen sacs shaded. $\times 110$.

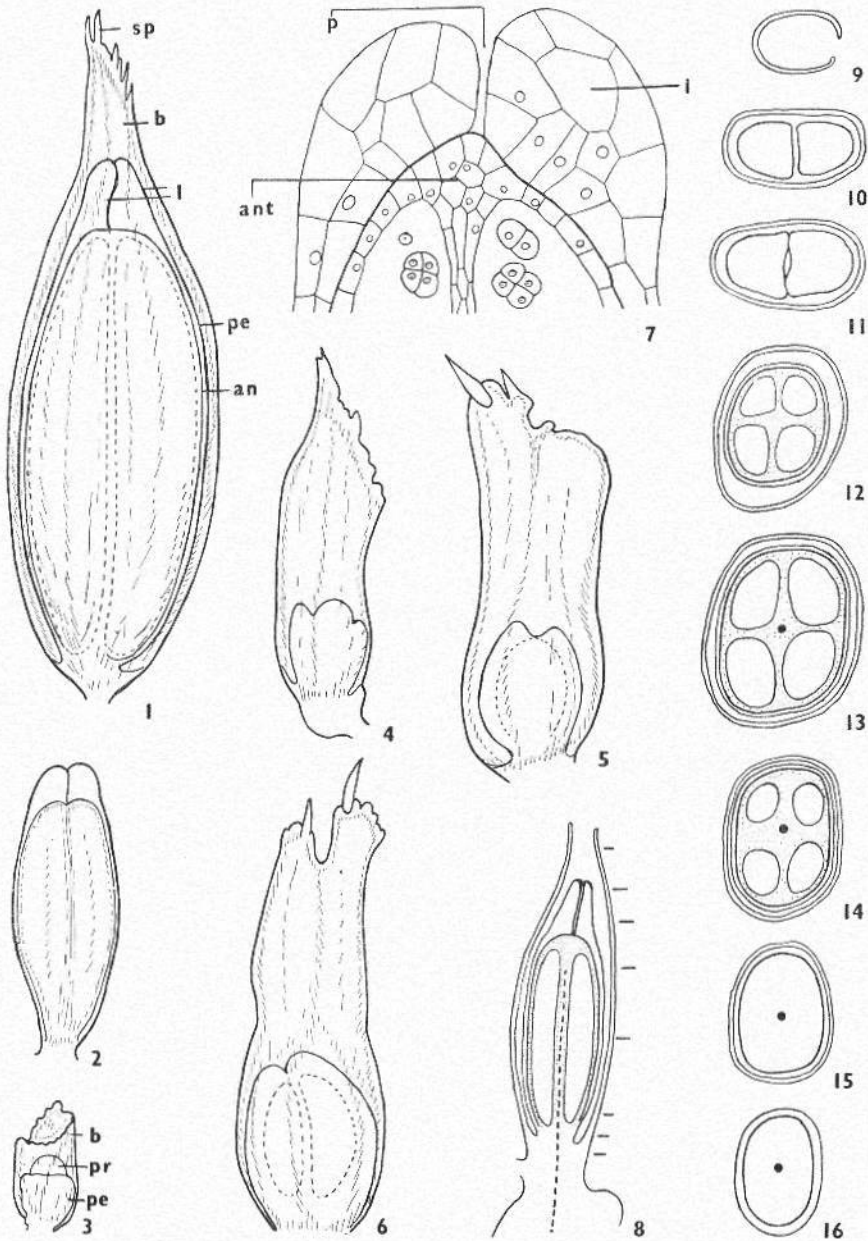


Fig. 1—16.

Structure of the Anther

The young stamen is subsessile. The axial vascular bundle continues in the connective and ascends to about three fourths the length of the anther. The perianth is devoid of vascular tissue (Figs. 8—16).

Figure 17 is part of a transverse section through a young male flower in which the two layers of the perianth sheath, the epidermis, sporogenous tissue and septal regions are already evident.

As the pollen mother cells round off and prepare to divide, the tapetal cells lose contact with each other and become amoeboid. Eventually, their walls break up and a periplasmodium is formed which intrudes between the pollen tetrads and the tapetal nuclei are scattered in it (Fig. 18).

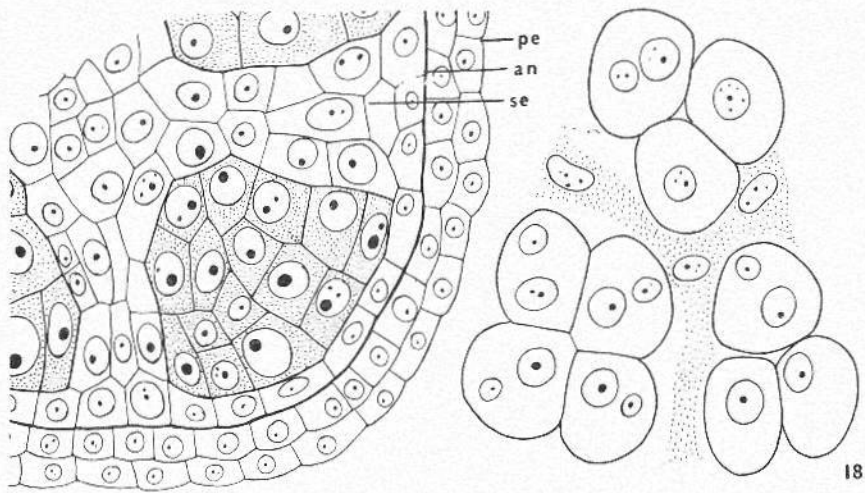
Different kinds of pollen tetrads occur in *N. graminea* (Figs. 19—23). Of all these, the isobilateral and the tetrahedral types are the commonest. The nucleus in the microspores divides even before the latter have separated from the tetrads (Figs. 18, 24), but the division of the generative cell occurs after the microspores have rounded off (Figs. 25, 26).

The pollen grains become densely filled with starch grains. Their walls remain thin und undifferentiated into the exine and intine. No germ pores are evident. The mature pollen grain of *N. palustris* is oval in outline (Fig. 27). The vegetative nucleus sometimes loses shape and shows signs of degeneration. In *N. graminea*, the pollen grains are oblong and usually depressed on one side (Fig. 28).

The old anther wall consists of only the epidermis and the two investing layers of the perianth outside it (Fig. 29). There are no fibrous thickenings or thickenings of any other kind in the anther wall and no stomia or lines of dehiscence are organized.

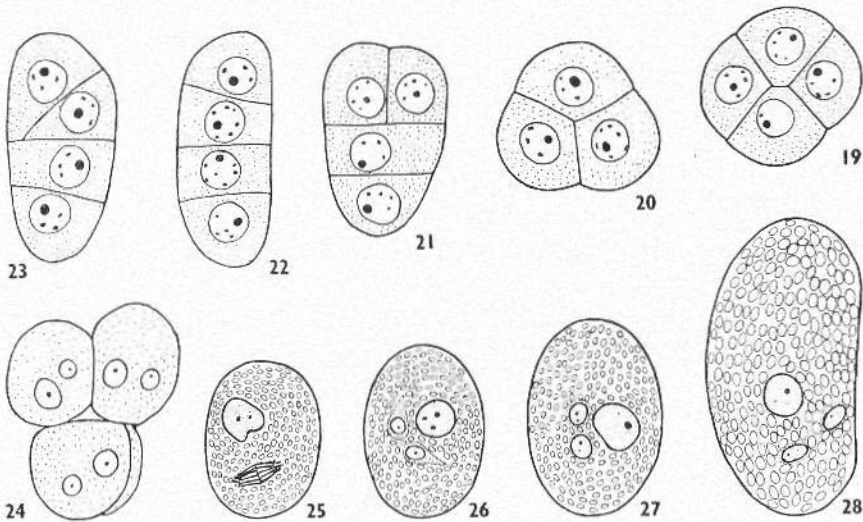
Dehiscence of the Anther

As the anther grows the septa within it become stretched and thinned out. Eventually they rupture and break away from the anther wall so that the central axis of the anther with its four septa now appears as a stellate structure (Figs. 30, 31). At the base of the anther the septa remain intact though they are highly stretched and thinned out (Fig. 32).



17

18



23

22

21

20

19

24

25

26

27

28

Figs. 17—28. — 17: part of u.s. young male flower of *N. palustris* (an anther, pe perianth, se septum). — 18: pollen tetrads of *N. palustris* surrounded by tapetal plasmodium. — 19—23: different kinds of pollen tetrads of *N. graminea*. — 24: pollen tetrad of *N. palustris*. — 25—27: pollen grains of *N. palustris* in successive stages of development. — 28: mature pollen grain of *N. graminea*. — All figs. $\times 760$.

Much of the epidermis disintegrates in late stages of the anther (Fig. 33) so that the mature pollen is actually contained within the sac-like perianth.

Just prior to dehiscence, the short stalk of the anther elongates rapidly and pushes the anther out of the enclosing bract (Fig. 34). The mass of pollen which lies loose within the perianth, escapes through an apical opening formed as a result of the separation of the lips (Fig. 35). Figure 36 shows a male flower which has shed all its pollen as well as the perianth. The bent stalk and the central axis with the broken septa are all that remains of it.

Discussion

It is generally believed that establishment of the aquatic habit by several angiosperms has entailed a greater or lesser degree of reduction and modification of their organs. For instance, it is known that the anthers of many aquatics which have their flowers submersed in water fail to develop thickenings in their wall. However, in some exceptional cases like *Wolffia*, though the vegetative organs have suffered great reduction, the anthers do show typical fibrous thickenings in the hypodermis (Maheshwari, 1954). Even in cases where the thickenings are absent or rudimentary, stomia or definite lines of dehiscence are usually distinguishable and dehiscence is confined to these regions. In *Najas* not only is the anther wall delicate and unthickened but it also fails to develop stomia. Consequently dehiscence is irregular and the anther does not open along predetermined lines.

Summary

1. The stamen of *Najas* is an axial structure tightly invested by a sac-like perianth.
2. Anthers of the species investigated here are quadrilocular and contain four pollen sacs unlike *N. flexilis* (Campbell, 1897), which has only a single pollen sac in its anther. It could not be decisively determined, however, whether the four pollen sacs originate from as many distinct groups of archesporial

Figs. 29—36. — *N. palustris*. — 29: part of t.s. old male flower showing two-layered perianth sheath, epidermis, a septum (*se*) and pollen tetrads. $\times 400$. — 30—32: t.s. of still older male flower at the tip, middle and base respectively (*b* bract, *pe* perianth). $\times 45$. — 33: part of t.s. mature male flower just prior to dehiscence (*bse* broken septum, *pe* perianth). $\times 400$. — 34: male flower emerging from the bract by rapid elongation of its stalk (*b* bract, *l* lips of perianth, *st* stalk of male flower). $\times 25$. — 35: pollen escaping from mature male flower (*l* lips of perianth have parted). $\times 25$. — 36: an old male flower with the bract (*b*) bent stalk (*st*) and persisting axis (*ax*) of anther. $\times 25$.

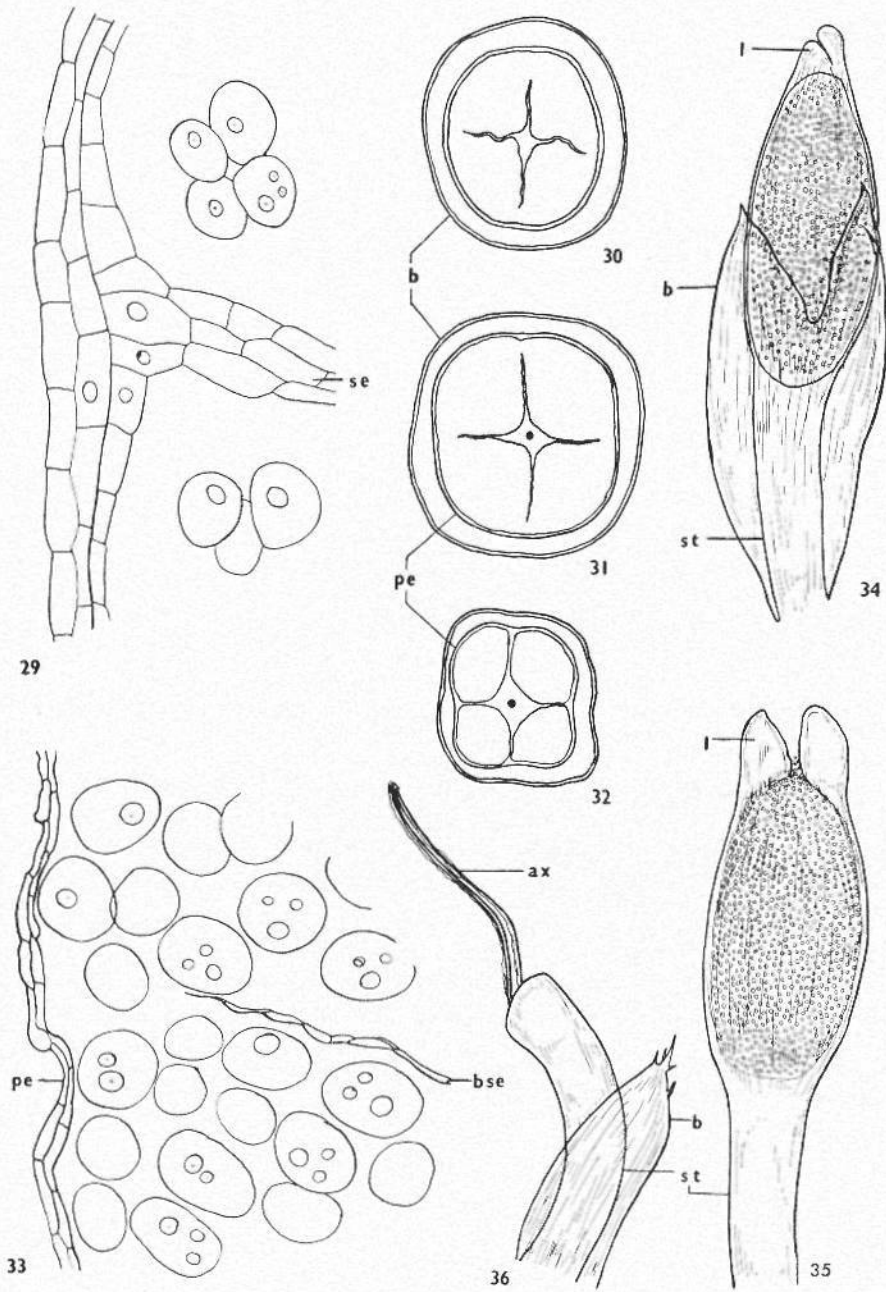


Fig. 29—36.

cells or by the partial sterilization and septation of a single archesporial mass as in *Lemna minor* (Caldwell, 1899) and *Wolffia* (Maheshwari, 1954).

3. The tapetum forms a periplasmodium which intrudes between the microspores.

4. Different kinds of tetrads occur. The tube and the generative cells are formed even before the microspores have separated from the tetrads. The generative cell divides later into the male cells.

5. The wall of the pollen grains is not differentiated into distinct exine and intine, and germ pores are not evident either. The pollen grains are densely filled with starch and are three-celled at the time of shedding.

6. Prior to dehiscence all the pollen sacs fuse into one along their greater length by the stretching and eventual breakdown of the septa partitioning them.

7. The anther wall remains unthickened and when old it consists of only the epidermis. No stomia are organized so that the wall breaks irregularly and not along definite predetermined lines as is usually the case in most angiospermic anthers.

8. The ripe anther is pushed out of the bract by the rapid lengthening of its short stalk. The pollen, which lies loose within the sac-like perianth as a result of the disintegration of the enveloping epidermis, escapes apically by the separation of the two perianth lips at the top.

Acknowledgement

I am thankful to Professor P. Maheshwari for his suggestions and criticism.

Literature cited

- CALDWELL, O. W., 1899: On the life history of *Lemna minor*. — *Bot. Gaz.* 27: 37—66.
- CAMPBELL, D. H., 1897: A morphological study of *Najas* and *Zannichellia*. — *Proc. Calif. Acad. Sci.* III. Bot. 1: 1—71.
- ENGLER, A., and PRANTL, K., 1898: *Die natürlichen Pflanzenfamilien*. — Leipzig.
- *MAGNUS, P., 1870: *Beiträge zur Kenntnis der Gattung Najas*. — Berlin.
- MAHESHWARI, SATISH C., 1954: The Embryology of *Wolffia*. — *Phytomorphology*, 4: 355—365.
- RENDLE, A. B., 1899: A systematic revision of the genus *Najas*. — *Trans. Linn. Soc. London, Srs. 2 (Bot)* 5: 379—436.
- WILLIS, J. C., 1948: 'A dictionary of the flowering plants and ferns'. Cambridge.

* Not seen in original.

Nya fynd av *Sphagnum Lindbergii* i södra Sverige

AV NILS MALMER och ERIC OLAUSSON

Botaniska Museet, Lund

Kvartärgeologiska Institutionen, Lund

Förekomsten av *Sphagnum Lindbergii* Schimp. i södra Sverige har tidigare behandlats av bl.a. Waldheim (1939), Sjörs (1949, utbredningskarta p. 574) och Malmer (1951). Vid fältarbeten 1953—1955 på myrar i södra Sverige har arten påträffats på ytterligare tre lokaler, nämligen av Olausson på Roshultsmyren i Tönnersjö socken, Hallands län och av Malmer på Grims myr i Visseltofta socken, Kristianstads län samt på Kopparäsmynen i Aneboda socken, Kronobergs län. Nedan ges av resp. förff. en beskrivning av de nytillkomna lokalerna samt en gemensam växtgeografisk och ekologisk sammanfattning. Beträffande den använda myrterminologin hänvisas till Du Rietz (1949, 1954) samt Sjörs (1948). Samtliga pH-bestämningar har utförts elektrometriskt med glaselektrod.

Roshultsmyren ligger i södra Sveriges såväl regnrrike som myrrrike område på en plåtå 150—200 m ö.h. Myrens höjd ö.h. varierar mellan 164 och 171 m och arealen, om en något artificiell avgränsning göres, är ca 120 ha. Den genomsnittliga nederbörden uppgår till ca 1000 mm.

Roshultsmyren är ett myrkomplex med tre excentriskt välvda och ett centriskt välvt mosselement. Myren avvattnas centralt genom kärrdråg.

Kärrrens vegetation består av mjukmattor med *Carex rostrata*, *Eriophorum angustifolium* samt en del *Sphagnum*-arter, såsom *S. apiculatum*, *S. cuspidatum*, *S. magellanicum*, *S. papillosum* och *S. pulchrum*. Kärrrens fastmattor bildas företrädesvis av *Nartheicum ossifragum* med rikligt inslag av *Molinia coerulea* i de fastmarksnära kärrdrågen. *Myrica gale*, *Carex pauciflora*, *Eriophorum vaginatum* och *Trichophorum caes-*

pitosum ssp. *austriacum* ingår också liksom *Sphagnum magellanicum*, *S. papillosum*, *S. rubellum* och *S. tenellum*.

I mossarnas vegetation ingår lösbottnar med *Drosera anglica*, *Eriophorum vaginatum*, *Rhynchospora alba* och *Sphagnum cuspidatum*. Troligen hör *Eriophorum angustifolium* också hit; problemet med denna arts uppträdande i området kommer att ventileras i sammanhang med en utförligare beskrivning av myren (Olausson manuskrt.). — Mjukmattorna domineras av *Sphagnum magellanicum* och *S. papillosum* med inslag av *Rhynchospora alba* och *Eriophorum vaginatum*. — Bland arterna i fastmattornas fältskikt märks *Myrica gale*, *Andromeda polifolia*, *Vaccinium oxycoccos*, samt vidare *Eriophorum vaginatum* och *Trichophorum caespitosum* ssp. *austriacum*. Fastmattornas bottenskikt bildas av *Sphagnum magellanicum*, *S. papillosum*, *S. rubellum*, *S. tenellum* och *S. compactum* (sällsynt). — Ristuvorna bildas av ris tillhörande *Ericales*, främst *Calluna vulgaris* och *Erica tetralix*. Av mossor märks *Sphagnum*-arterna *fuscum* och *imbricatum*, vidare *Pleurozium Schreberi*, *Racomitrium lanuginosum* (mindre vanlig) och *Leucobryum glaucum*. Dessutom förekommer några *Cladonia*-arter, framför allt *C. rangiferina* och *C. silvatica* coll.

I en drågpåverkad hölja i myrens centrala del påträffades i aug. 1954 ett fåtal individ av *Sphagnum Lindbergii*. Från mjukmattan ifråga antecknades följande växter:

Eriophorum angustifolium, *Rhynchospora alba*, *Sphagnum apiculatum*, *S. cuspidatum*, *S. Lindbergii*, *S. pulchrum*.

Sphagnum Lindbergii har inte trots efterspaning observerats på någon annan plats på myren. Detta får tolkas så, att arten ifråga endast har högst sporadisk förekomst inom området. Fyndet är det första i Halland.

Bestämningen av *Sphagnum Lindbergii* har kontrollerats av laborator Hugo Sjörs.

Den skånska lokalen på *G r i m s m y r* ligger alldeles invid gränsen till Småland, närmast Hallaryds socken i Kronobergs län. Grims myr är relativt liten och omfattar en excentriskt uppbyggd mosse omgiven av randkärr. Den ligger c:a 132 m ö.h. inom ett område med drygt 700 mm årsmedelnederbörd. Dikning av myren har skett i jämförelsevis ringa utsträckning och berör ej *Sphagnum Lindbergii*-lokalen. I mossens vegetation, som är av västlig typ, ingår bl.a. *Erica tetralix*, *Sphagnum imbricatum* och *S. papillosum*. Randkärrets vegetation

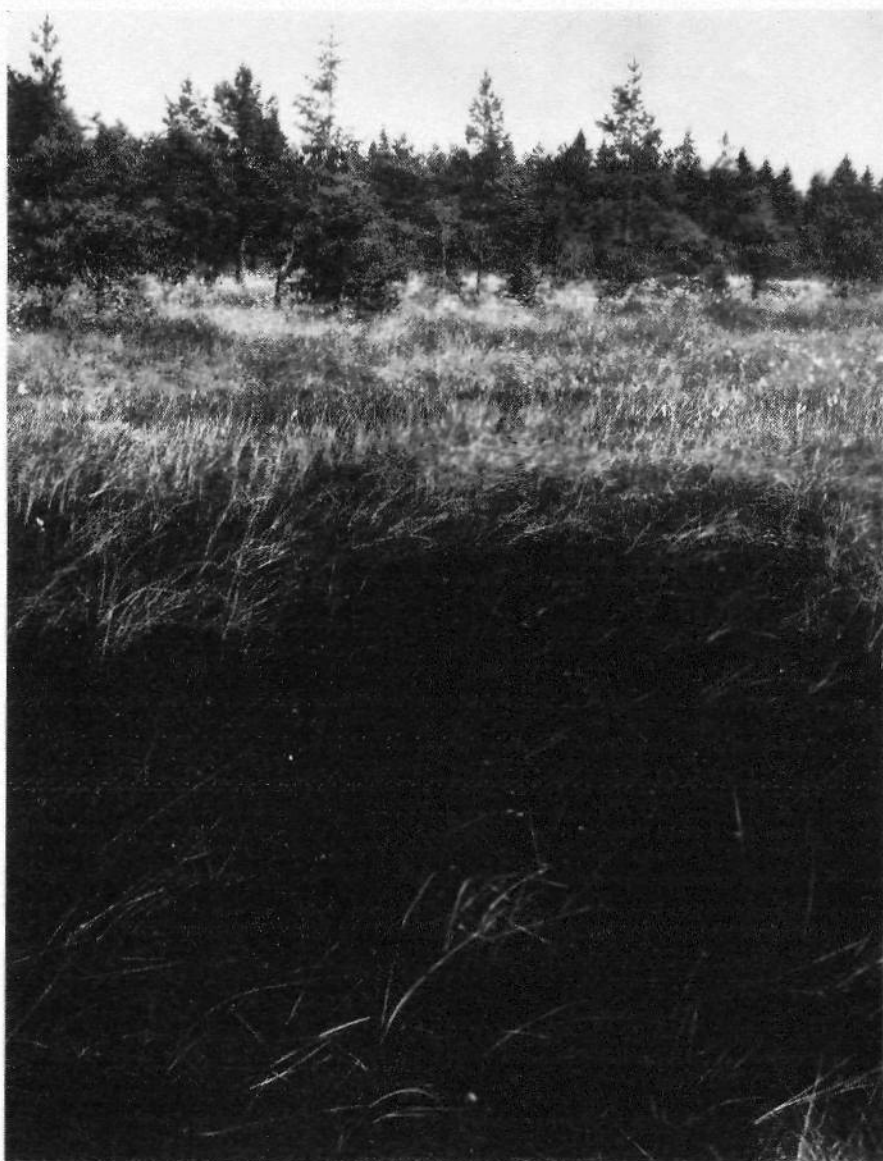


Fig. 1. *Sphagnum Lindbergii*-lokalen på Grims myr. Foto N. Malmer 27.6.1955.

domineras av olika typer av *Narthecium ossifragum*-samhällen, i vilka bl.a. *Sphagnum molle* förekommer.

Sphagnum Lindbergii påträffades i en serie utbredda mjukmattsamhällen utmed en bäck, som passerar över myrens sydvästra hörn. Den växte där, rikligt fertil, i en tät matta täckande c:a 100 m². Följande arter påträffades i dessa samhällen:

Menyanthes trifoliata, *Carex limosa*, *Eriophorum angustifolium*, *Rhynchospora alba*, *Scheuchzeria palustris*, *Sphagnum apiculatum*, *S. cuspidatum*, *S. Dusenii*, *S. Lindbergii*, *S. pulchrum*.

Utricularia minor förekommer i de mellanliggande öppna vattenytorna. I den omgivande, torrare växande vegetationen märks följande arter: *Pinus silvestris*, *Andromeda polifolia*, *Calluna vulgaris*, *Empetrum nigrum*, *Erica tetralix*, *Vaccinium oxycoccus*, *Drosera rotundifolia*, *Narthecium ossifragum*, *Carex pauciflora*, *Eriophorum angustifolium*, *E. vaginatum*, *Trichophorum caespitosum* ssp. *austriacum*, *Pleurozium Schreberi*, *Sphagnum fuscum*, *S. magellanicum*, *S. papillosum*, *S. rubellum*, *Cladonia rangiferina*, *C. silvatica* coll.

I ett vattenprov taget i själva *Sphagnum Lindbergii*-mattan den 27.6. 1955 var pH 4,1 och $(\alpha - \alpha_{\text{H}^+})_{20^\circ} 57 \cdot 10^{-6}$. Motsvarande värden i en större fri vattenyta ett stycke därifrån var vid samma tillfälle 4,3 resp. $43 \cdot 10^{-6}$. Ca-halten i detta vattenprov var 0,034 mM/l.

Lokalen på Grims myr ligger endast omkring 3 mil från de av Waldheim (1939) angivna fynden. Eftersom dessa är gjorda i torvgravar, är det troligt att det rör sig om nykolonisation. Den nu anträffade förekomsten i naturlig vegetation visar, att man inte nödvändigtvis behöver tänka sig spridning över längre avstånd för att förklara ifrågavarande nykolonisation, vilket Sjörs gjort (1949, p. 576).

Kopparåsmyren ligger c:a 5 km från den av mig tidigare beskrivna *Sphagnum Lindbergii*-lokalen på Åkhultmyren (Malmer 1951). Liksom sistnämnda myr är den belägen på sydligaste delen av Sydsvenska höglandet, c:a 220 m ö.h. Kopparåsmyren omfattar flera mindre mossepartier, isolerade från varandra av till ett komplicerat hydrologiskt system sammanlänkade kärrpartier. I mossevegetationen ingår bl.a. *Ledum palustre*. Vidare förekommer enstaka tuvor av *Sphagnum imbricatum*, medan *Erica tetralix* endast förekommer i fastmarksvattenpåverkad vegetation. Kärrvegetationen är av fattigkärrtyp. På flera ställen förekommer rikligt med *Narthecium ossifragum*. Den nordliga *Cladonia cyanipes* har tidigare rapporterats från denna myr (Hasselrot 1942).

Sphagnum Lindbergii påträffades rikligt inblandad och punktvis dominerande i ett *Eriophorum vaginatum*-*Sphagnum magellanicum*-fastmattsamhälle. Samhällets artsammansättning framgår av vegetationsanalystabellen, kolumn 8. Vatten från detta samhälle hade den 23.7.1955 pH 4,2 och $(\alpha - \alpha_{H^+})_{20^\circ} 31 \cdot 10^{-6}$. I den omgivande vegetationen ingick ytterligare bl.a. följande arter: *Calluna vulgaris*, *Rubus chamaemorus*, *Carex pauciflora*, *Dicranum Bergeri*, *Sphagnum fuscum*, *S. rubellum*, *Cladonia* spp., *Cornicularia aculeata*. Denna förekomst är begränsad, men hela myren har inte genom sökts, varför ytterligare växtplatser kan tänkas på denna.

Med hänsyn till tidigare fynd i södra Sverige av *Sphagnum Lindbergii* (Waldheim 1939, Malmer 1951) är dessa nya lokaler ej oväntade. I Skåne är möjligheterna att påträffa ytterligare förekomster reducerade på grund av de omfattande utdikningarna av för arten lämpliga växtplatser. Delvis gäller detta också Halland, medan däremot utsikterna att öka antalet förekomster i Småland är betydligt större. Av oss har endast ett fåtal myrar inom våra resp. arbetsområden genom sökts. Sydsverige är till väsentliga delar inte uttömmande undersökt i sphagnologiskt avseende. Med denna bakgrund förefaller det inte uteslutet att Sydsvenska höglandet och angränsande områden i varje fall snarare bör betraktas som ströfyndsområde än som utpostområde för arten i den betydelse som Sjörs (1949, p. 573 och p. 576) lägger i dessa beteckningar.

Utbredningen av *Sphagnum Lindbergii* i Sydsverige visar genom tillkomsten av de nya lokalerna en svagt västlig tendens. Det är emellertid ej osannolikt att detta beror på ojämn undersökningsfrekvens. Utmed »limes norrlandicus» visar ju arten — i motsats till *Betula nana*, vars utbredning i övrigt företer stora likheter — ingen västlig tendens (Sjörs op.c., p. 574 ff.). Sjörs (l.c.) påvisar också utbredningslikheter i Sydsverige med andra nordliga myrväxter. Med hänsyn tagen till de senast påträffade lokalerna bör kanske som exempel främst nämnas *Carex chordorrhiza* (Hultén 1950), *C. livida* (Hultén op.c.), *Juncus stygius* (Hultén op.c., Weimarck 1951), *Calliergon sarmentosum* (Albertsson 1949) och *Cladonia Delessertii* (Hasselrot 1953). Sistnämnda art förekommer på Åkhultmyrens mosseplan och har där en av sina sydligaste lokaler i Sverige. *Selaginella selaginoides* är också av intresse i detta sammanhang. Liksom *Sphagnum Lindbergii* är den funnen på Jylland. *Selaginella* har ej påträffats recent av oss inom området, men väl fossil (sportetrad) på Roshultmyren i torv bildad ca 7000 f. Kr. (zon VII^s).

Vegetationsanalyser i *Sphagnum Lindbergii*-sambhällen (1 m²)

	1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Andromeda polifolia</i>	—	—	—	—	—	—	1	1
<i>Erica tetralix</i>	—	—	—	—	—	—	1	1
<i>Vaccinium oxycoccos</i>	—	1	1	—	—	—	1	1
<i>Drosera anglica</i>	—	—	1	—	—	1	—	—
— <i>intermedia</i>	—	—	—	—	—	—	—	1
— <i>rotundifolia</i>	—	—	—	—	—	—	—	1
<i>Menyanthes trifoliata</i>	—	2	—	—	2	2	—	—
<i>Narthecium ossifragum</i>	—	—	—	—	—	—	3	—
<i>Carex limosa</i>	1	1	—	1	1	1	—	—
— <i>rostrata</i>	—	1	—	—	—	—	—	—
<i>Eriophorum angustifolium</i>	1	—	—	1	1	1	—	—
— <i>vaginatum</i>	—	—	1	—	—	—	1	1
<i>Equisetum fluviatile</i>	—	1	—	—	—	—	—	—
<i>Rhynchospora alba</i>	—	1	1	2	—	1	1	1
<i>Scheuchzeria palustris</i>	1	2	—	1	1	1	—	—
<i>Trichophorum caespitosum</i> ssp. <i>austriacum</i>	—	—	—	—	—	—	1	1
<i>Sphagnum apiculatum</i>	—	1	—	—	—	—	—	—
— <i>balticum</i>	—	—	—	—	—	—	—	1
— <i>cuspidatum</i>	—	—	—	—	—	—	—	2
— <i>Dusenii</i>	—	—	—	1	—	—	—	2
— <i>Lindbergii</i>	5	5	5	5	5	5	5	4
— <i>magellanicum</i>	—	—	—	—	—	—	—	3
— <i>papillosum</i>	—	—	1	1	—	—	1	—
— <i>pulchrum</i>	—	—	—	—	—	2	—	—
— <i>tenellum</i>	—	—	—	—	—	—	1	1
<i>Gymnocolea inflata</i>	—	—	—	—	—	—	—	1
pH	4,1	4,5	4,1	4,2	4,5	4,5	4,4	4,2

1. Grims myr. Malmer 27.6.1955.
2. Åkhultmyren, drågårr. Malmer 21.7.1955.
- 3—7. D:o, randkärr. Malmer augusti 1954.
8. Kopparåsmyren. Malmer 23.7.1955.

I tabellen ovan har sammanställts en serie vegetationsanalyser av sambhällen med *Sphagnum Lindbergii* dominerande i bottenskiktet. 1—6 är typiska mjukmattsambhällen, medan 7 och 8 bör betraktas som fastmattsambhällen, ehuru de samtidigt ger intryck av att vara av någon sorts övergångs- eller blandtyp. I stort sett överensstämmer artsammansättningen i dessa sambhällen liksom i övriga ej analyserade med den i de *Sphagnum Lindbergii*-sambhällen, som enligt Sjörs (op.c., p. 571) är vanligast kring och norr om »limes norrlandicus».

I norra Sverige förekommer *Sphagnum Lindbergii* i ombrotrof miljö, vilket inte synes vara fallet i Sydsverige, medan däremot den jylländska lokalen lär vara belägen i mossevegetation. På Åkhultmyren har arten vid karteringsarbeten ej påträffats på mossen men väl på ett femtontal punkter belägna i extremfattigkärrvegetation. Även övriga

sydsvenska fynd i naturliga växtsamhällen har gjorts i dylik vegetation. Sjörs (op.c., p. 570) anger pH-värden från 3,6 till c:a 6,4 i vattenprov tagna direkt i *Sphagnum Lindbergii*-mattorna. Våra hitintills tillgängliga likvärdiga pH-bestämningar (se vegetationsanalystabellen) antyder att arten också i detta avseende sannolikt har en ej oväsentligt mindre amplitud i södra än i norra Sverige.

Av det föreliggande materialet att döma förefaller det uppenbart, att *Sphagnum Lindbergii* på sina sydsvenska lokaler visar ett betydligt snävare ståndortsval än inom de norrländska delarna av utbredningsområdet. Detta är i överensstämmelse med vad som anges av Waldheim (1944) och Sjörs (op.c.). Sannolikt beror detta, som Sjörs påpekar (op.c. p. 576), på att arten söder ut på grund av klimatiska förhållanden har svårt att hävda sig i konkurrensen med andra *Sphagna* annat än under speciellt gynnsamma edafiska förhållanden. Dessutom torde arten på grund av relativt ringa individrikedom och långa avstånd inbördes mellan lokalerna och till huvudutbredningsområdet ha begränsade spridningsmöjligheter och därför svårt att kolonisera alla i och för sig länkbara växtplatser.

Summary

Three new localities for *Sphagnum Lindbergii* are reported from South Sweden (in the provinces of Skåne, Halland and Småland). Together with earlier finds they show in our opinion that the South Swedish upland and adjacent areas may be regarded as a district of scattered occurrence for this species. In South Sweden all habitats in natural vegetation are situated in poor fens. *Sphagnum Lindbergii* seems also to prefer carpet communities in these localities but is also found in some lawn communities. (Terms of mire vegetation according to Du Rietz 1949, 1954 and Sjörs 1948.)

Litteraturförteckning

- ALBERTSSON, N., 1942. Selaginella selaginoides (L.) Link i södra och mellersta Sverige. — Sv. bot. tidskr. 36. Uppsala.
- 1949. Calliargon sarmentosum och Meesia triquetra i södra Sverige. Några ord om Mellomsjömyren på östra Falbygden. — Ibid. 43. Uppsala.
- DU RIETZ, G. E. 1949. Huvudenheter och huvudgränser i svensk myrvegetation. — Sv. bot. tidskr. 43. Uppsala.
- 1954. Die Mineralbodenwasserzeigergrenze als Grundlage einer natürlichen Zweigliederung der Nord- und Mitteleuropäischen Moore. — Vegetatio 5—6. Den Haag.
- HASSELROT, T., 1942. Nytt material till Smålands busk- och bladlavflora. — Göteb. K. Vet.- o. Vitterh.-Samb. Handl., 6. Följd., Ser. B, 1: 12. Göteborg.
- 1953. Nordliga lavar i Syd- och Mellansverige. — Acta phytogeogr. succ. 33. Uppsala.

- HULTÉN, E., 1950. Atlas över växternas utbredning i Norden. Fanerogamer och ormbunksväxter. — Stockholm.
- MALMER, N. 1951. En småländsk förekomst av *Sphagnum Lindbergii*. — Bot. not. 1951. Lund.
- OLAUSSON, E., (manusk.). Røshultsmyren, en botanisk, geologisk och hydrologisk studie i en sydvästsvensk myr med excentriskt välvda mosseelement.
- SJÖRS, S. 1948. Myrvegetation i Bergslagen. — Acta phytogeogr. suec. 21. Uppsala.
- 1949. Om *Sphagnum Lindbergii* i södra delen av Sverige. — Sv. bot. tidskr. 43. Uppsala.
- WALDHEIM, STIG, 1939. Bidrag till Skånes flora. 4. *Sphagnum*floran i nordöstra Skåne. — Bot. not. 1939. Lund.
- 1944. Die Torfmoosvegetation der Provinz Närke. — Lunds Univ. årsskr. N. F. Avd. 2. 40: 6. Kungl. Fysiograf. Sällsk. handl. N. F. 55: 6. Lund.
- WEIMARCK, H., 1951. *Juncus stygius* funnen i Skåne. — Bot. not. 1951. Lund.

Zur Phylogenie des Raphe-Organs der Diatomeen: *Eunotia (Amphicampa) eruca* Ehr.

Von R. W. KOLBE

Unsere Kenntnis der Phylogenie der Diatomeen-Raphe ist noch sehr begrenzt. Eins dürfte als gesichert zu betrachten sein: die geologisch ältesten Kieselalgen waren sämtlich raphelos, und erst in späteren Erdperioden tritt die Raphe bei einigen Gattungen in mehr oder weniger vollkommener Ausbildung in Erscheinung, um bei einem Teil der jüngeren Gruppen ihre höchste Entwicklung zu erreichen.

Für das Studium der Phylogenie der Diatomeen-Raphe ergeben sich im Wesentlichen die folgenden Probleme:

1. auf welche Weise nahm die Bildung der Raphe ihren Anfang und aus welchen Strukturelementen der Schale entstanden die ersten Stadien einer Raphe;
2. während welcher geologischen Perioden erfolgten solche Neubildungen. Es ist wohl a priori anzunehmen, dass die Bildung der Raphe nicht nur auf eine einzige Formengruppe beschränkt war, dass vielmehr die Neubildung bei einigen taxonomischen Gruppen — vielleicht auf verschiedene Weise — und wahrscheinlich auch zu verschiedenen Zeiten einsetzte;
3. wie erfolgte die Weiterentwicklung der Raphe.

Hustedt stellte bereits 1926 phylogenetische Betrachtungen über die mögliche Entwicklung der Raphe an, ausgehend von der verhältnismässig primitiven Raphe von rezenten *Eunotien*. Seine Erwägungen betrafen jedoch nur die Weiterentwicklung der Raphe (Problempunkt 3, s. oben) und seinen Studien, die sich speziell auf die *Eunotia*-Raphe erstreckten, lag kein Material aus älteren Perioden zugrunde.

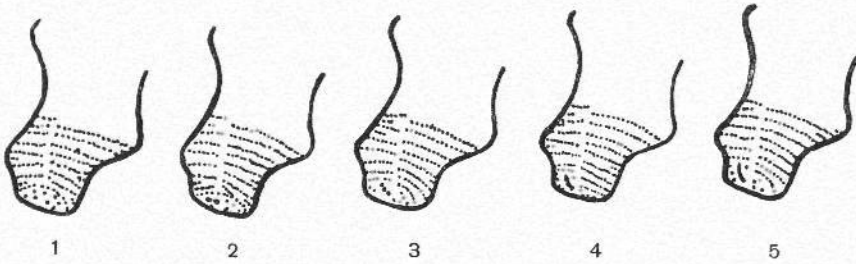
Einen Aufschluss über die Genesis der Raphe (Problempunkt 1 und 2) kann man naturgemäss nur von einem fossilen Material erwarten, das die Anfänge der Raphebildung zeigt. Die uns zur Verfügung stehenden fossilen Materialien sind relativ beschränkt und in bezug auf diese Frage noch wenig studiert worden. Dies ist verständlich, wenn man die Schwierigkeit der Untersuchung derartiger feinsten Strukturen bedenkt; deren Lage — oft im Randschatten der stark gewölbten Schalenenden — ist zudem in optischer Hinsicht denkbar ungünstig.

Berg (1948) untersuchte die Raphe der Eunotiaceen und verwandter Gattungen und fand bei präquartären Formen dieser Gruppe ein merkwürdiges „Schwanken“ in der Anatomie von deren Raphe. Jedoch sind die von ihm untersuchten Formen bereits im Besitz eines relativ komplizierten Rapheapparats und können nicht zu den primären, am Anfang der Entwicklung stehenden Typen gerechnet werden. Eine wichtige Ausnahme macht aber *Licmophora baltica* Å. Bg. (l.c., pag. 3, fig. 3): bei dieser Form glaubt Berg den Anfang der Entwicklung einer Raphe aus einem Porus beobachtet zu haben.

Eunotia (Amphicampa) eruca Ehr. (Fig. 6.) ist eine eigenartige Form aus dem mexikanischen Tertiär; eine ältere Angabe von Brightwell (fide De Toni 1891, pag. 812), nach welcher die Form lebend bei Melbourne vorkommen soll, dürfte wohl sicher auf eine Verwechslung (mit *Eunotia serpentina*?) zurückzuführen sein. Die Form wurde von Ehrenberg (1844) ursprünglich als *Eunotia eruca* beschrieben und später von ihm (1854) zur Gattung *Amphicampa* gezogen. Auch Hustedt (1913, in A. S. Atl., Tafelerklärung zu Taf. 293, fig. 14—19) stellt die Form zu *Amphicampa*, da „Endknoten und Raphe fehlen vollständig“. Als *Amphicampa eruca* wird die Form meines Wissens allgemein in der modernen Literatur geführt, während Berg (in einer demnächst erscheinenden Monographie der Gattung *Eunotia*) sie auf Grund bestimmter Homologien zur Gattung *Eunotia* zieht.

Der allgemeine, auf die Gattung *Eunotia* deutende Charakter (Umrissform, Striae, Pseudoraphe) der Form (Taf. 1, Fig. 1) einerseits, das angebliche Fehlen der Raphe andererseits und schliesslich das relativ hohe geologische Alter des Materials regten zu einer Nachuntersuchung an. Die Verschaffung von Material stiess auf Schwierigkeiten: in den Sammlungen, an die ich mich wandte, war das Material ausgegangen oder „verschwunden“. Schliesslich gelang es, ein in Styrax eingebettetes Präparat eines Materials von Regla, Hidalgo, Mexico, zu verschaffen.

¹ Die Form wird in der zitierten Arbeit als *Trachysphenia baltica* Å. Bg. bezeichnet, wurde jedoch von Berg (1952) zur Gattung *Licmophora* gezogen.

Fig. 1—5. *Eunotia eruca* Ehr. Schalenenden.

Dies war nur ein Notbehelf, denn für das Studium von feinsten Strukturen, die hart an der Peripherie stark gewölbter Schalen liegen, wäre die Einbettung in schwächer brechende Medien wahrscheinlich günstiger gewesen.

Zur Untersuchung wurden moderne Objektive (Apochromate 90 \times , n. Ap. 1.40 und Periplan-Okulare 12 \times von Leitz) verwandt. Als Lichtquellen dienten: eine „Monla“-Lampe (mit Niederspannungs-Glühlampe 6 V., 5 Amp) und eine „Lucifer“-Lampe (mit Glühlampe 70 W/220 V), beide von Leitz.

Eunotia (Amphicampa) eruca Ehr. war in meinem Material ziemlich reichlich vertreten. Die durchschnittlichen und (äussersten) Dimensionen schwankten in folgenden Grenzen:

Länge der Schalen	50—55 μ (24—58 μ)
Breite der Schalen in der Mitte	11—15 μ
Streifen (sehr fein punktiert)	9 in 10 μ (8—11)
Pseudoraphe	stets deutlich erkennbar.

(Die Pseudoraphe beginnt stets in der Höhe des „oberen“ Endes des Raphespalts, d.h. des der Rückenseite der Schale zugekehrten Endes)

Bei den meisten Individuen konnte man einen \pm deutlichen kurzen strichförmigen, gewöhnlich schwach gebogenen Raphespalt an einem oder an den beiden Schalenenden beobachten (vergl. Fig. 7—11). Sehr bezeichnend ist eine gewisse „Unsicherheit“ im Auftreten des Raphespalts: während einige Exemplare deutliche Raphespalte an beiden Schalenenden zeigten, besaßen viele Schalen Raphen nur an einem der beiden Schalenenden, und bei einigen wenigen Schalen war überhaupt kein Raphespalt vorhanden. In diesen Fällen konnte man an den äussersten Enden der Schalen nur eine Anzahl unregelmässig zerstreuter feinsten Punkte bemerken. Man könnte von einem „terminalen Poroid-

feld“ sprechen, wenngleich man über die wahre Natur der Punkte ohne Hilfe des Elektronenmikroskops nichts Bestimmtes aussagen kann — die Gebilde sind viel zu klein und optisch ungünstig gelegen. Die Punkte sind von der gleichen Grössenordnung, wie die, aus denen die Striae zusammengesetzt sind (Fig. 1.).

Bei einigen Schalenenden sieht man, dass einzelne Punkte sich von den übrigen durch Grösse und Deutlichkeit auszeichnen und den Eindruck von Poren machen; gewöhnlich sind es 2—3, die stets benachbart sind (Fig. 2). Sie sind oft so gerichtet, dass man die Lage des zukünftigen Raphespalts zu erkennen glaubt (Fig. 3).

Die Raphespalte erscheinen in ihrer typischen Form als kurze, etwa 1,5 bis 2 μ lange Gebilde mit glatten Rändern (Fig. 5). Zuweilen sind jedoch die Ränder nicht glatt (Fig. 4) und machen den Eindruck, dass der Raphespalt aus zusammengeflossenen Poren entstanden ist.

Bei den Raphespalten handelt es sich wohl ohne Zweifel um echte Spalte: bei der Bewegung der Mikrometerschraube kann man deutlich die Tiefenausdehnung des Spalts verfolgen. Wenn man auf die Oberfläche der Schale bzw. auf die Striae scharf einstellt und die Mikrometerschraube nach abwärts bewegt, erscheinen die Spalte auch dann noch deutlich, nachdem die Striae völlig unscharf geworden waren. Soweit es bei diesem ungünstigen Objekt möglich war, wurde versucht, diese Verhältnisse mikrophotographisch darzustellen: Fig. 7 und 8 stellen dasselbe Schalenende des gleichen Exemplars bei verschiedenen Einstellungen dar.

Es drängt sich der Gedanke auf, dass die geschilderten Befunde in einem kausalen Zusammenhang stehen und dass wir bei *Eunotia eruca* den Beginn einer Raphebildung, sozusagen in statu nascendi, vor uns haben. In einem „terminalen Poroidfeld“ sondert sich eine Gruppe von Poroiden — vielleicht funktionell bedingt — aus, die Poroide entwickeln sich zu echten, die Schale durchdringenden Poren, welche schliesslich zusammenfliessen und kurze Rapheäste bilden. Die Tatsache, dass alle Stadien dieser Neubildung im gleichen Material vorhanden sind, kann darauf deuten, dass der Neubildungsprozess bei *Eunotia eruca* in diesem Material im Gange und noch nicht vollständig stabilisiert war.

Die Neubildung der Raphe bei *Eunotia eruca* erfolgte im Tertiär; das Alter der Schichten in Mexico, zu denen auch das benutzte Material gehört, wird zwischen Ober- und Mittelmiozän angegeben (vergl. von neueren Autoren: Ross 1951).

Wenn oben das Vorhandensein von kurzen Raphespalten bei der

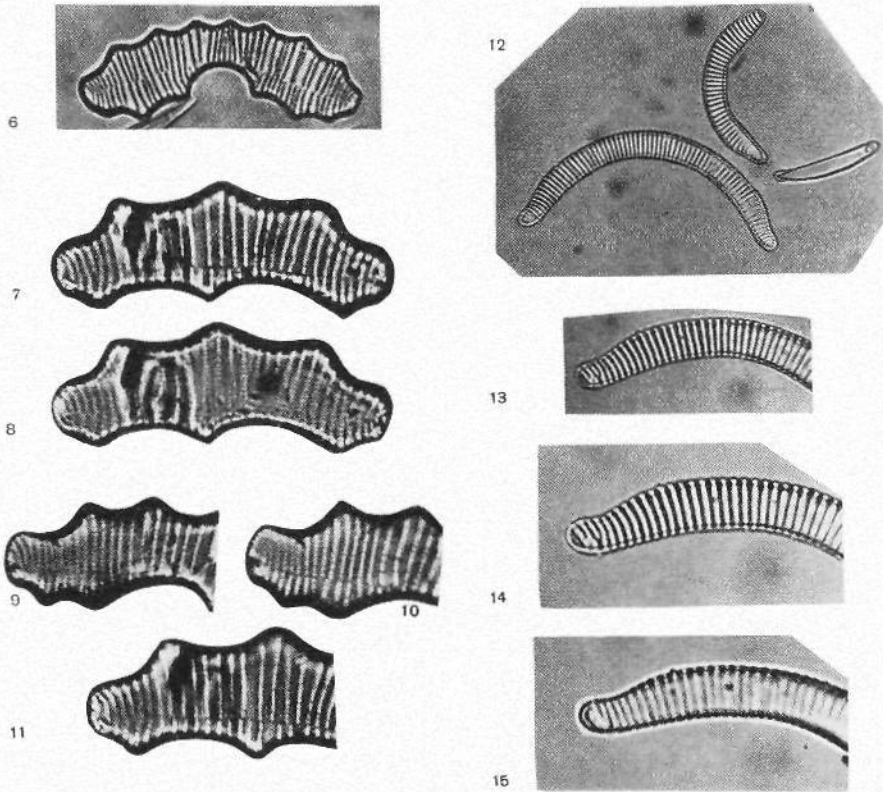


Fig. 6—11. *Eunotia eruca* Ehr. — 6: Ansicht der Schale, Vergr. 666 : 1. — 7: Schalenende, hohe Einstellung, Vergr. ca. 1340 : 1. — 8: Gleiches Exemplar, wie Fig. 7, tiefe Einstellung, Vergr. ca. 1340 : 1. — 9, 10, 11: Schalenenden bei verschiedenen Exemplaren, Vergr. ca. 1340 : 1.

Fig. 12—15. *Eunotia hemicyclus* (Ehr.) Ralfs. — 12: Ansicht der Schale, Vergr. 666 : 1. — 13: Schalenende, Vergr. 1000 : 1. — 14: Gleiches Schalenende, stärker vergrößert, hohe Einstellung, Vergr. ca. 1340 : 1. — 15: Gleiches Schalenende, tiefe Einstellung, Vergr. ca. 1340 : 1.

untersuchten Form nachgewiesen und deren Entstehung aus terminalen Poroidfeldern wahrscheinlich gemacht wurde, so konnten in keinem Falle Endknoten oder knotenartige Gebilde beobachtet werden. In seiner Arbeit über die *Eunotia*-Raphe schreibt Hustedt (1926, pag. 149), dass er den „Raphespalt als den primären, die Knoten dagegen als sekundäre Teile der Raphe“ betrachtet. Nach den obigen Ausführungen können die Verhältnisse bei *Eunotia eruca* als Stütze seiner Auffassung betrachtet werden.

Durch den Nachweis von Raphen bei *Eunotia eruca* ist wohl ihre Stellung im System festgelegt: *Eunotia eruca* ist eine echte *Eunotia* und muss aus der zweifelhaften Gattung *Amphicampa* entfernt werden, wie dies bereits mit den meisten Arten dieser Gattung geschehen ist.

Soweit ich aus der Literatur ersehen kann, wird ausser der behandelten Form nur noch *Amphicampa hemicyclus* (Ehr.) Karst. zur Gattung *Amphicampa* gerechnet. Auch für diese Art ist inzwischen von Proschkina-Lawrenko (1953) das Vorhandensein von Raphen nachgewiesen worden. Ich habe *Eunotia (Amphicampa) hemicyclus* (Fig. 12), von der mir ein sehr reines Material vorliegt, einer Nachprüfung unterzogen und kann den Befund der russischen Autorin bestätigen. Alle Exemplare, die ich untersuchte, zeigten äusserst feine gebogene, terminal gelegene Rapheäste, die sehr schwer sichtbar sind. In Hyrax eingebettete Präparate sind ungünstig, da der starke, durch den hohen Brechungsindex bedingte Randschatten die Beobachtung stört. Bessere Resultate erzielte ich mit „Clearax“ ($n_D=1,66$) und einem neuen Medium „Alcarin“ ($n_D=1,677$), dessen Kenntnis ich Herrn Präparator A. Elger, Eutin, verdanke.

Die Raphe ist eine „Valvar-Raphe“ (Berg 1948), d.h. sie verläuft grösstenteils auf der Schalenoberfläche; der Verlauf auf der Valvar-kante, bzw. der Bauchseite entzieht sich allerdings der Beobachtung. Einen Endknoten konnte ich nicht sehen, dagegen konnte bei den meisten Exemplaren der deutliche Ansatz einer Pseudoraphe festgestellt werden.

Die mikrophotographische Darstellung ist — wie übrigens auch bei der vorherigen Form — infolge der geringen Grösse der Strukturen sowie der Wölbung der Schalen sehr schwierig. Die Abbildungen (Fig. 14 und 15) stellen das gleiche Exemplar bei verschiedener Einstellung dar. Fig. 14 ist auf die Streifen eingestellt und zeigt den Ansatz der Pseudoraphe und (undeutlich) einen Teil der Raphe, Fig. 15 ist bei tieferer Fokusslage auf die Raphe eingestellt, die hier deutlich erscheint, während die Striae verschwimmen.

Im Gegensatz zu *Eunotia eruca* ist bei *Eunotia hemicyclus* die Raphe stets voll ausgebildet und stabilisiert: man sieht nie Exemplare mit Raphen in verschiedenen Stadien der Ausbildung.

Nachdem für diese Form sowohl Raphen, als auch die Ansätze zu Pseudoraphen nachgewiesen sind, liegt kein Grund vor, sie bei der Gattung *Amphicampa* zu belassen. Sie ist daher — dem Vorschlag von Proschkina-Lawrenko (l.c.) gemäss — in die Gattung *Eunotia* zurück-

zuführen, zu welcher sie bereits Ralfs 1861 (S. 763) gestellt hatte. Die richtige Autorenbezeichnung ist demzufolge: *Eunotia hemicyclus* (Ehr.) Ralfs.

Die vorliegende Arbeit ist mit Hilfe eines Teils eines Stipendiums der Helge Ax:son Johnsons Stiftelse durchgeführt worden. Es ist mir eine angenehme Pflicht, der Stiftung an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank auszudrücken. Ich danke ferner bestens den Herren Prof. O. Selling und Prof. G. Erdtman für die Benutzung der modernen optischen Hilfsmittel ihrer Institute sowie Herrn civ. ing. A. W. Silfversparre für seine wertvolle Hilfe bei der Herstellung der Mikrophotographien.

Riksmuseets Paleobotaniska avdelning, Stockholm, im August 1955.

Zitierte Literatur

- A. S. Atl.=A. Schmidts Atlas der Diatomaceenkunde. — Leipzig 1874—1944.
- BERG, Å. 1948. Observations on the development of the Eunotia-raphe. — Ark. f. Bot. 33 A (15). Stockholm.
- 1952. Eine Diatomeengesellschaft an der schwed. Ostküste. — Ibid. (2) 2 (1).
- DE-TONI, J. 1891. Sylloge Bacillaricarum omnium hucusque cognitarum. — Padova.
- HUSTEDT, F. 1926. Untersuchungen über den Bau der Diatomeen. I. Raphe und Gallertporen der Eunotioideae. — Ber. Deutsch. Bot. Ges., 44 (2). Berlin.
- PROSCHKINA-LAWRENKO, A. I. 1953. Diatomeae novae et minus cognitae in U.R.S.S. I. — Notulae syst. Acad. Sci. U.R.S.S. IX.
- RALFS, J. 1861. Diatomaceae in: Pritchard's History of Infusoria etc. London.
- ROSS, R. 1951. A discussion of time-rates in evolution. — Proc. Linn. Soc., London, Sess. 162.

Smärre uppsatser och meddelanden

Cuscuta australis i Kungälv

I en uppsats i Botaniska Notiser 1955 (sid. 135—136) redogjorde jag för ett fynd av *Cuscuta australis* R. Br. i Kungälv hösten 1954. Den observerades då i augusti och blommade rikligt under hela september. Den första nattfrosten i början av oktober förstörde dock alla exemplar, innan frukterna hunnit mogna.

Den 11 juni i år fann trädgårdsmästare Tor Ohlén *Cuscuta* på en annan plats i sin handelsträdgård, även denna gång på *Callistephus chinensis*, som uppdragits av samma fröparti som förra året. *Cuscuta* blommade rikligt, och blomningen fortsatte till långt fram hösten. Fruktsättningen var riklig, och frukterna hunno mogna. I mitten av oktober dogo de sista revorna.

Cuscuta växte först huvudsakligen på *Callistephus chinensis* men övergick så småningom till *Sonchus asper*, och i augusti och september växte den så gott som uteslutande på denna. Senare, när *Sonchus asper* dött, gick den åter över på *Callistephus*.

Förutom på *Callistephus chinensis* och *Sonchus asper* parasiterade *Cuscuta australis* denna sommar även på *Artemisia vulgaris*, *Atriplex patulum*, *Capsella bursa pastoris* och *Chenopodium album*. Av dessa förekom ej den sistnämnda som värdväxt förra sommaren. Dessutom överfördes den till *Tropaeolum majus*.

Kungälv den 10 november 1955.

FOLKE LUNDBERG

Ett par lokaler i Göteborgstrakten för *Lycopodium complanatum* ssp. *chamaecyparissus*

I Nils Hylanders Nordisk Kärlväxtflora (1953) uppges denna art såsom flerstädes förekommande inom norra Skåne — Bohuslän och södra Småland. I Ahlfvengrens Hallands växter (1924) finnes ett flertal lokaler i södra och mellersta Halland. Emellertid synes arten nu vara utgången från alla sina skånelokaler, och även i södra och mellersta Halland torde den numera vara ytterst sällsynt. Det har gått med *Lycopodium* **chamaecyparissus* som med *Genista*-arterna; med skogsplanteringen av hedarna har den försvunnit.

Så mycket mer glädjande är det att det alltjämt finnes en rik lokal i norra Halland. I slutet av 1930-talet upptäckte tullkontrollör Folke Lundberg arten i Ölmevalla socken söder om Ölmevallasjön. År 1952 lyckades jag återfinna lokalen, men det fanns då av den förra rika lokalen kvar endast en obetydlig

rest; på platsen hade planterats skog, och det var endast i utkanten av denna, som några exemplar stod kvar. Då jag emellertid vid ett senare tillfälle (sept. 1953) kom dit, meddelade mig en lantbrukare i trakten, som blivit intresserad av mitt letande, att den »märkvärdiga lummen» fanns också längre bort. Lokalen var belägen vid Iglesjön. I slutningen mot sjön fann jag den rikligt på ett område av c:a 25 kvm.

I Harald Fries' Göteborgs och Bohus läns Fanerogamer och Ormbunkar (1945) upptages några lokaler för *L. chamaecyparissus*, men fynd eller återfynd har ej rapporterats på de sista 20 åren. Uppgifterna från Landvetter och Råda socknar äro så gamla som från 1888 resp. 1894, och då det dessutom ej finns någon närmare lokaluppgift, torde utsikterna att återfinna arten här vara mycket ringa. I Partille socken är arten funnen på 1920-talet (av tullkontrollör Folke Lundberg), men på den ena lokalen har det gått skogseld, och på den andra har det vuxit upp skog, så att här är den med all sannolikhet utgången. I Romelanda socken är också arten funnen 1934 och i Skee socken 1927, men ej heller härifrån har meddelats något återfynd.

Emellertid finnes *Lycopodium chamaecyparissus* alltjämt kvar på en gammal lokal i Göteborgstrakten, nämligen i Stora Lundby socken. Belägg härifrån finnes i Botaniska Trädgårdens i Göteborg herbarium redan från 1800-talet. Arten anträffades år 1936 av bankkamrer Åke Rosengren n.v. Stora Lövsjön, och det är med all sannolikhet den gamla lokalen. Jag besökte platsen i maj i år och kunde då konstatera en mycket riklig förekomst. Vid ett besök nu i oktober såg det dock tyvärr ut, som om arten lidit mycket svårt av torkan i sommar; jag kunde återfinna endast ett fåtal exemplar. Arten fanns dock även på ett annat ställe i närheten, nämligen närmare Gräskärrs gård.

Utom lokalerna i västra Sverige uppger Hylander *L. chamaecyparissus* också från några spridda lokaler i Dalsland, Värmland och Östergötland. På Sandön utanför Åmål är den funnen år 1931. Det vore utomordentligt intressant att få reda på om den på senare år återfunnits där eller annorstädes.

Göteborg i november 1955.

A. WENNERBERG

Notes on *Inflatolejeunea Mandoni* (St.) H. Persson (*Lejeunea Macvicari* Pears.)

In Bot. Not. 1953 p. 173 I described the genus *Inflatolejeunea* with as I thought then the new species *I. capensis* S. Arn. from South Africa. This species was very near *Lejeunea Macvicari* Pears., but I thought there were some differences. The Cape plant was larger and there were certain cell structures that I could not detect in the European plant. Later on, however, I found that these characters were not constant and could not be used as distinguishing characters. The Cape plant must be considered identical with the European plant and also with the Madeira plant. I have later been told, in a letter from Dr. Persson, that *Lejeunea Macvicari* from Madeira is identical with *Microlejeunea Mandoni* (G.) St. from the same island. The right name, therefore, is *Inflatolejeunea Mandoni* (G. in sched.) H. Persson nov. comb. with the synonyms: *Lejeunea Mandoni* G. in sched., *Microlejeunea Mandoni* St. 1896, *Leje-*

unea Macvicari Pears. 1900. *Inflatolejeunea capensis* S. Arn. 1953. It has an Atlantic distribution: Scotland, W. Spain (prov. Pontevedra), Madeira, Cape Peninsula and SW Cape Province. To these areas I can now add Cameroons, having found a specimen in the collection of Riksmuseum, Stockholm, collected in 1890 by P. Dusén in Bibundi, Cameroons.

SIGFRID ARNELL

Några observationer av *Pontania*-galler på vitpil 1955

Eftersommaren 1955 förekommo cecidier av *Pontania capreae* L. i ovanligt stor mängd på de många stubbpilar av *Salix alba*, som äro planterade vid vägarna kring Fosie kyrka (inom Malmö stads område). Jag hade särskilt goda tillfällen att observera detta på tio träd öster om vägen mellan Fosiemy och Ohlsgård (föret Slätthög), en vägbit mellan min bostad och mitt arbetsrum, som jag dagligen passerade i regel fyra gånger.

Det var naturligtvis — trots att jag ej är vare sig cecidio- eller salicolog — under sådana förhållanden svårt att låta bli att skärskåda fenomenet i fråga lite närmare. Då jag, som nämnt, ej har några specialkunskaper i cecidiologi, har jag emellertid avstått från att granska och citera den rikhaltiga litteraturen på detta område utan nöjer mig med att framlägga direkt iakttagna fakta, tröstande mig med att sådana alltid kunna ha ett visst egenvärde, om de senare komma i händerna på rätt person. Den litteratur jag använt har nästan uteslutande handboks-karaktär.

Det cecidium som förorsakas av *Pontania capreae* L. (*P. proxima* Lepel.) är ett av de mest bekanta. Såsom redan nämnts uppträdde det mycket talrikt på det material av *Salix alba* L. som jag hade tillfälle att observera men märkligt nog ej på sju exemplar av *S. alba* L. var. *tristis* Gaud. (vanligen såld och odlad under namnet *S. alba vitellina pendula*), som växte strax norr och söder om detta, och som alldeles saknade galler. (På ett exemplar av *S. fragilis* L. på Nobeltorget i Malmö, således c:a 3 km från Fosiemy, kunde jag ej heller se några cecidier.)

Då det måste anses egendomligt, att en varietet av *Salix alba*, som växer i närheten av den mycket starkt angripna huvudformen, ej bär några cecidier, tog jag mig för att göra en blygsam statistisk undersökning av cecidiefrekvensen hos vägpilarna.

På vart och ett av de tio träden, som helt stubbats våren 1955, togs fem årsskott, alltid på samma sida av trädet, för undersökning. Då det visade sig att huvudskottets blad mycket sällan angripits utom i toppen, tog jag 20 blad på sekundärskotten på måfå (så gott detta låter sig göra), d.v.s. 100 blad per träd eller sammanlagt 1000 blad på hela materialet. Antalet cecidier på varje blad räknades och bokfördes. Detta statistiska material bedömdes sedan med hjälp av χ^2 -analys (enligt Bonnier och Tedin).

Fig. 1 visar schematiskt cecidiefrekvensen på alla bladen av en av de använda grenarna, och man ser här, hur endast senare utvecklade blad bära galler. — En iakttagelse i förbigående var, att gallbildningarna mycket ofta buro sporsamlingar av *Melampsora salicina* Lév. Vilken av denna kollektivarts specialiserade former det är fråga om kan ej utan vidare undersökning avgöras.

I intet fall var variationen inom den samling av fem grenar, som från vart träd undersöktes, sådan att några signifikativa skillnader dem emellan kunde konstateras. Detta tyder på en någorlunda slumpmässig provtagning, som ju också eftersträfvats. Nödigt antal siffror sammanställas här nedan; skillnaden i antalet frihetsgrader beror på att det för uträknandet av ett vederhäftigt χ^2 var nödvändigt att ibland sammanslä två eller flera frekvensklasser, då den väntade frekvensen eljest skulle bli under 5 (Bonnier och Tedin).

Träd	χ^2	f	P
I	13,182	8	0,20—0,10
II	0,595	4	0,98—0,95
III	2,084	4	0,80—0,70
IV	8,253	4	0,10—0,05
V	2,192	4	0,80—0,70
VI	3,784	4	0,50—0,30
VII	4,926	8	0,80—0,70
VIII	6,192	8	0,70—0,50
IX	3,650	4	0,50—0,30
X	6,731	4	0,20—0,10

Vid en jämförelse mellan de olika trädens cecidiefrekvens kommer man till ett intressant resultat. Ett χ^2 -prov av heterogeniteten de tio pilarna emellan ger ett P-värde väsentligt under 0,001 och således en mycket stor, till säkerhet gränsande sannolikhet för att träden ej bilda en homogen population. Detta upptäckte jag f.ö. redan när jag skar kvistarna för undersökning; av träden som numrerats från norr till söder hade nämligen II och III påfallande få cecidier, vilket också framgår av siffermaterialet i tabell 1, där träden ordnats efter cecidiernas antal.

De tio träden ordna sig som synes mycket tydligt i två, inom sig homogena men mellan sig starkt heterogena grupper. Jämför man de två gruppernas summor finner man

$$\chi^2 = 175,847; f = 5; P = 0,001^{***}$$

således — såsom väntat var — även på så sätt beräknat en mycket signifikativ skillnad. Kurvorna i fig. 2 ge en åskådligare illustration av de två gruppernas olikhet.

Att pilarna II och III ha en väsentligt mindre cecidiefrekvens än de övriga är alldeles klart, om sen detta beror på att de äro mindre begärliga för *Pontania* eller att de ha svårare att bilda galler trots äggläggning. Skillnaden är utan tveivel genotypiskt betingad; trädens läge kan omöjligen ha haft något inflytande på densamma och ej heller några andra tänkbara miljöförhållanden.

När detta blivit fullt klart, var det helt naturligt att söka efter andra taxonomiska skillnader. Ifråga om bladens hårlighet och tandning kunde jag ej finna några hållbara differenser, vilket ej hindrar existensen av sådana; under-

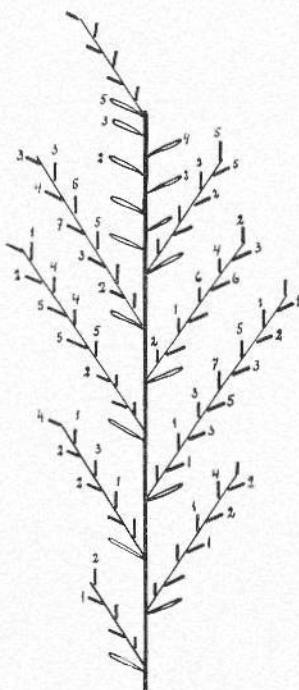


Fig. 1. Antal galler på de olika bladen hos en provgren. Blad utan siffror: intet cecidium.

Tabell 1. Frekvens av cecidier hos de tio studerade pilarna

Träd	Antal blad med								Cec. per blad i medeltal
	7	6	5	4	3	2	1	0	
	cecidier								
V	0	4	4	11	14	23	26	18	2,02
IX	3	2	3	8	22	17	22	23	2,02
VII	1	1	4	8	15	29	16	26	1,84
VI	1	3	1	10	15	16	30	24	1,77
X	1	1	5	7	12	22	30	22	1,76
IV	0	2	4	10	11	21	23	29	1,70
VIII	1	1	6	5	13	20	27	27	1,69
I	1	1	2	10	12	20	28	26	1,67
Summa	8	15	29	69	114	168	202	195	1,81
II	0	1	0	1	4	11	11	72	0,55
III	0	0	1	4	5	4	10	76	0,54
Summa	0	1	1	5	9	15	21	148	0,55
S:ma summarum	8	16	30	74	123	183	223	343	1,56

De 8 överst sammanförda: $P > 0,9$.

De 2 nederst sammanförda: $P = 0,30 - 0,20$.

sökningen skedde ju så sent som i oktober. Däremot tyckte jag mig kunna se skillnader i bladform. För fixering av dessa mättes på varje träd största längd och bredd hos 20 blad från årets sekundärgrenar och 10 blad från primärskotten (det var svårare att finna fullt oskadade blad på dessa) på träden III och IV, således ett från varje grupp. På så litet material kunde ej χ^2 -analys användas, varför jag istället värderade siffermaterialet med hjälp av variansanalys. Det kan tyckas, att materialet är allt för magert att offra så mycken möda på, men just på grund av denna fattigdom på fakta är den statistiska analysen mer nödvändig än någonsin eljest för att hindra, att man drager slutsatser, som de torftiga data ej kunna berättiga till. Denna försiktighet bör givetvis även gälla bedömandet av uteblivna statistiska skillnader:

Tabell 2. Bladmått hos träden III och IV

	Medeltal		Varianskvot	P
	III	IV		
<i>Primärskott:</i>				
Längd mm	106,3	110,8	1,122	$> 0,2$
Bredd mm	22,3	23,0	0,053	$> 0,2$
$100 \cdot \frac{\text{bredd}}{\text{längd}}$	21,0	20,8	0,020	$> 0,2$
<i>Sekundärskott:</i>				
Längd mm	48,0	66,7	1,876	0,2—0,05
Bredd mm	9,7	15,0	60,137	$< 0,001$ ***
$100 \cdot \frac{\text{bredd}}{\text{längd}}$	20,7	22,4	7,160	0,05*—0,01**

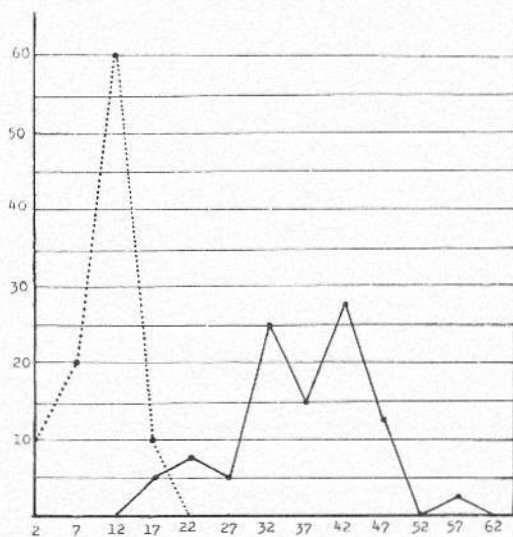


Fig. 2. Cecidiefrekvens i procent. — Prickad kurva: träden II och III; heldragen kurva: de övriga. Ordinate: $\frac{0}{100}$ blad; abseissan: antal cecidier per blad (2 betyder 0—4 cec.; 7 betyder 5—9 cec. o.s.v.).

i så fall kan det mycket väl tänkas att ett mer representativt material gett påvisbara differenser. — Resultatet av bladmätningarna framlägges i tabell 2.

Det enda man kan säkerhet kan konstatera på detta lilla material är, att sekundärbladen äro signifikativt smalare hos den avvikande typen än hos huvudtypen, och att denna skillnad är så stor att den även gör sig gällande hos det använda indexmättet. Detta räcker emellertid som grund för den slutsatsen att de två grupperna äro olika även ifråga om bladtyp.

Även de under året uppväxta skotten på träden II och III avveko avsevärt från skotten på de övriga åtta. Skottsamlingen hade på huvudparten en »dystrare» färgton än på II och III, vilket ej endast berodde på att de voro starkare antocyanfärgade utan även på skillnader i såväl den röda som den gröna färgens nyans. Då vår numera mest använda färgatlas, Horticultural Colour Chart, här som så ofta eljest, när det gäller något annat än blommfärger, lämnade mig i sticket, får jag nöja mig med att beskriva skillnaden så, att de aberranta pilarnas skott ha mera klart gult både i det röda och det gröna än de åtta övriga träden.

Därtill kommer att årsskotten hos II och III dels äro någon decimeter kortare än de övrigas och dels även klenare. — Tjockleken på fem skott av vardera typen (III och IV) mättes vid basen, och på vart och ett av dessa fem årsskott mättes diametern hos två av de bäst utvecklade sidoskotten, också vid basen, varvid jag undvek sådana skott, som nära toppen någon gång konkurrerade med huvudskottet i tjocklek. Resultatet av dessa mätningar finnes i tabell 3, som visar, att de två typerna även i detta avseende äro signifikativt olika.

Det är sålunda tydligt, att de tio pilar, som här observerats, fördela sig på två taxonomiskt skilda grupper, olika ifråga om cecidiefrekvens, bladtyp, färg och grenbyggnad, och troligen flera egenskaper som så sent på hösten ej kunde observeras. Att skillnaderna bero på olika genotypisk konstitution är

Tabell 3. Årsskottens tjocklek hos träden III och IV

	Medeltal mm		Varianskvot	P
	III	IV		
Primärskott	11,8	15,4	45,495	< 0,001***
Sekundärskott	3,6	4,5	9,717	0,01***—0,001***

otvivelaktigt. Det kunde vara intressant att inventera ett större material av fraktens vägpilar med hänsyn till detta, men tills vidare får jag nöja mig med det material, som här föreligger.

Man kunde fråga sig vilken av de två typerna, som utgöra genuin *Salix alba* L., och det är inte lätt att bestämt svara härpå. Det är emellertid känt, att vitpilen är den, som brukar bära mest gallar av *Pontania capreae*. Ross (1927) säger att churu flera arter angräpas, detta gäller »besonders *S. alba, triandra*», och Gertz (1918) att *Pontania* på *Salix alba* är »synnerligen allmän på skånska slätten». Han nämner visserligen som värdväxter också flera andra arter, men detta säger ingenting om frekvensen, då ett enda cecidium kvalificerar till en arts eller en hybrids upptagande som värdväxt. Med hänsyn till detta har man skäl för att anse huvudgruppen på åtta av de här undersökta pilträden representera *Salix alba* L. sensu stricto.

Är detta rätt, gäller det att placera den andra cecidiefattiga typen. Den kan inte, såsom eljest skulle ligga nära till hands att göra, gärna hänföras till hybrididen *S. alba* × *fragilis*, vare sig man dömer efter det intryck man själv får av densamma eller efter diagnoserna hos Rehder och Floderus.

Naturligtvis böra de observationer, som här i vegetationsperiodens sista stunder gjorts, kompletteras med sådana under den övriga delen av densamma, men för att våga göra ett antagande även med en otillräcklig grund skulle det vara lättast att hänföra minoritetstypen till en hybrid mellan huvudformen av *Salix alba* och *S. alba* var. *vitellina*. Skälen för en sådan gissning äro den låga cecidiefrekvensen, de smalare bladen, de klenare skotten och det vackert gula färginslaget som späder ut både den röda och den gröna färgen hos de avvikande exemplaren.

Om en sådan fysiologisk egenskap som resistens mot gallbildning kan anses ha ett taxonomiskt värde jämförbart med rena formkaraktärer, skulle frånvaron av cecidier hos hängformen av var. *vitellina* (om den häri överensstämmer med huvudformen) under ett år och i ett distrikt med synnerligen stora utsikter till att sådana — om möjligt — skulle ha uppträtt kunna stödja Linnés uppfattning av *Salix vitellina* som artskild från *S. alba*, en fråga som en icke specialkunnig, som jag, dock visligen skall avhålla sig från att närmare diskutera.

ERNST NILSSON

Citerad litteratur

- BONNIER, G. och TEDIN, O., 1940: Biologisk variationsanalys. — Stockholm.
 FLODERUS, BJÖRN, 1931: *Salix*. (I OTTO R. HOLMBERG: Skandinavien flora. — Ib, h. 1.) — Stockholm.
 GERTZ, OTTO, 1918: Skånes zooecidier. — Lunds Univ. Årsskr., N.F. Bd 14, Nr 26.
 REHDER, A., 1949: Manual of cultivated trees and shrubs. 2. edit. — New York.
 ROSS, H. 1927: Die Pflanzengallen (Cecidien) Mittel- und Nordeuropas. 2. Aufl. — Jena.

Från Lunds Botaniska Förenings förhandlingar 1955

Den 25 februari. Docent Hemming Virgin höll föredrag om arbetet vid Carnegieinstitutionens botaniska avdelning. Carnegie Institution of Washington är en sammanslutning av ett antal fristående vetenskapliga institutioner, som underhållas med medel från stålkungen Andrew Carnegies jättedonation i början av 1900-talet. Föredragshållaren hade under två år arbetat vid den institution, som sysslar med botanik, nämligen Department of Plant Biology vid Stanforduniversitetet sex mil söder om San Francisko.

På institutionen arbetar f.n. tvenne forskarlag. Det ena sysslar med problem, som rör pigmentens roll vid fotosyntesen. Klorofyllet i den gröna växten bildas via protoklorofyll, som endast förekommer i mycket små mängder och snabbt överföres till klorofyll a vid belysning. Föredragshållaren arbetade med sammanhanget mellan protoklorofyllets bildning i mörker och klorofyllbildningen, som endast sker i ljus. Klorofyllbildningen går vid belysning under de första timmarna med samma hastighet som protoklorofyllbildningen i mörker. Därefter sker en accelerering av klorofyllbildningen, men om denna motsvaras av en liknande accelerering av bildningen av protoklorofyll är ej känt. De senaste årens arbeten på institutionen har givit vid handen, att inte endast klorofyll utan även andra pigment tar upp energi och att denna sedan genom intermolekylär resonans överföres till klorofyll a, som i sin tur förmedlar den till det kemiska systemet. Dessa studier har kunnat genomföras tack vare mätning av pigmentens fluorescens. På institutionen har för detta ändamål konstruerats en utomordentligt förnämlig fluorescensspektrograf.

Institutionens läge i Californien med korta avstånd till områden med vitt skilda klimattyper underlättar arbetet för den andra forskargruppen, som studerar ekotypbildning och olika klimattypers inflytande på växtens utformning och allmänna livsrytm. Genom att arbeta parallellt med tre stationer vid resp. havsyttnivå, 1000 m ö.h. och 3300 m ö.h. har man kunnat insamla synnerligen intressanta data.

Den 5 april. Sammanträde tillsammans med sektionen Skånes Flora.

Docent Ove Alborn föredrog revisionsberättelser över kassörens, redaktörens och styrelsens förvaltning under 1954. Full ansvarsfrihet beviljades.

Till revisorer för växtbytet omvaldes fil. lic. Artur Almestrand och fil. lic. Henry Rufelt.

Till arbetsutskott för sektionen Skånes Flora omvaldes överste Georg Björnström och professor Henning Weimarck samt nyvaldes direktör Karl Evert Flink.

Professor Weimarck talade över ämnet »Skånes flora och naturskyddet». Det Skåne, som vi möter i dag, är ett helt annat landskap än det, som fanns för ett par hundra år sedan och som vi kan få en uppfattning om genom äldre reseskildringar och landskapsbeskrivningar, sade talaren bl.a. Sjöar och vattendrag har träffats av sänkningar och regleringar varigenom grundvattensståndet sänkts. Myrar liksom ängar försvinner genom lokal dränering eller som följd av den allmänna grundvattensänkningen. Uppodlingen av mark, som lämpar sig till åker, och den rationella skogsodlingen på övrig mark har medfört starka förändringar av landskapsbilden. Föredragshållaren gav många exempel på hur arter ur den naturliga floran försvunnit ur landskapet eller minskat i utbredning och hotar att dö ut. Sådana är *Trapa natans*, *Potamogeton coloratus*, *Ceratophyllum submersum*, *Saxifraga hirculus*, *Astragalus danicus* och *Filago apiculata*. Det vore viktigt att få olika typer av myrar och vatten bevarade som en sorts vetenskapliga dokument. Här har naturskyddet en angelägen uppgift.

Professor Nils Sylvén demonstrerade två nya *Carex*-hybrider. Den ena, *C. paniculata* × *C. Otrubae*, hade professor Sylvén funnit vid Rya tegelbruk 1932, den andra, *C. Lachenalii* × *C. macloviana*, i Torne Lappmark 1913.

Den 20 april. Professorskan Anna Murbeck valdes till hedersledamot i föreningen.

Fil. lic. Olof Rune, Uppsala, höll föredrag om »Serpentinfloran och dess växtgeografiska betydelse i Skandinavien». Serpentin, som huvudsakligen består av magnesium- och järnsilikater, förekommer i bergstrakter på åtskilliga håll i Europa och Nordamerika. Den särpräglade, förkrympta vegetationen på dylik berggrund, vilken vanligen kontrasterar starkt mot omgivande vegetation, erbjuder intressanta problem för ekologisk och växtgeografisk forskning. Vanligen är endast de exemplar, som växer inom serpentinområdet, anpassade för förhållandena på dylik grund, medan plantor av samma art, som hämtats utanför serpentinområdet, oftast inte klarar sig inom detta. Däremot växer i allmänhet serpentinväxterna bra på andra jordar, om de skyddas mot konkurrens. Serpentinfloran kännetecknas särskilt av disjunkta element. Man finner t.ex. ofta arktiska arter på serpentingrund även i trakter med gynnsamt klimat. Att dessa kan hålla sig kvar här beror på att de lyckats anpassa sig till de edafiska förhållandena på serpentin, där inte konkurrensen från andra växter tränger ut dem. De faktorer, som begränsar växtligheten på serpentin, är tydligen inte mineralets höga halt av magnesium och järn utan förekomsten av nickel och krom. Att kalciumhalten är extremt låg torde bidra till den giftverkan dessa metaller utövar, eftersom serpentineffekten på floran minskas av kalktillförsel. Ett utmärkande drag för serpentinendemerna är, att de kan klara sig med mycket små mängder kalk.

Greve Hans Wachtmeister, Wambåsa, kåserade därefter till en serie vackra färgbilder, som han tagit under exkursioner i Frankrike i samband med 1954 års botanistkongress i Paris.

Den 2 maj. Professor Folke Fagerlind, Stockholm, höll föredrag om »Galapagosöarnas vegetation». Föredragshållaren redogjorde med hjälp av eleganta färgbilder för floristiska iakttagelser, som han gjort särskilt på ön Santa Cruz.

Galapagosöarna är huvudsakligen av vulkanisk karaktär med mestadels branta kuster bildande s.k. »baranchos». På sina ställen är emellertid stranden flack, och där växer ofta en mangrovevegetation, som bildar verkliga tunnel-landskap. En annan strandtyp är korallgrusstranden, där man finner cyperacéer och portulacacéer samt *Ipomaea*-arter. Ovanför baranchosstupen utbreder sig ofta stäppartade vegetationstyper påminnande om Ölands alvar med endemiska compositer, ibland avlösta av en *Aizoacé-Portulacacé*-vegetation. Det finns även rent ökenartade landskap med ännu ej nedvittrad lava, sterila block-landskap och i centralkratrarna också sandöknar. Inåt Santa Cruz finner man först mistelbevuxna ärtträd, som längre in ersättes av en slags monsunskog, vilken av vissa auktorer beskrivits som regnskog, av andra som xerofytskog beroende på vilken årstid de besökt den. Denna avlöses i sin tur av *Scalesia*-skogar, vilka mot bergstopparna krymper samman till buskage.

Professor Fagerlind poängterade särskilt polymorfin, som är så markant hos arter av släktena *Croton*, *Scalesia*, *Opuntia* m.fl. Den stora uppsplittringen av landskapet torde vara orsaken till denna. Ofta är typerna så karakteristiska, att man direkt kan säga var en växt är tagen endast med ledning av formen. Detta demonstrerades särskilt för *Opuntia*.

Den 5 juni. Exkursion till Hammenhög och Stenshuvud.

Först besöktes Olsons & Sons fröodlingsanläggningar i Hammenhög. Under förädlingsledare Gösta Carlssons ledning besågs trädgårdsanläggningen och de omfattande förädlingsodlingarna med dess otaliga varianter av framför allt tulpan. Färden gick sedan till Stenshuvud, där direktör Karl Evert Flinck tog ledningen under en vandring uppför berget. Bland de arter, som demonstrerades, kan nämnas *Stellaria apetala*, *Potentilla sterilis*, *Veronica montana* och *Asplenium adiantum-nigrum*. Särskild uppmärksamhet tilldrog sig den enligt tidigare uppgifter här utdöda *Poa bulbosa*, vilken hittades inte bara uppe på de båda östra topparna utan även längs stigen mellan dessa. På ängsmarken söder om berget hittades bl.a. *Filago minima*, *Montia verna* och några *Orchis*-arter.

Den 11—19 augusti. Exkursion till Västnorge.

Exkursionen anordnades i samarbete med Institutionen för systematisk botanik vid Lunds universitet. För ledningen och arrangemangen under uppehållet i Norge svarade professor Knut Faegri vid Bergens botaniska museum, vilken som medhjälpare hade konservator Anders Danielsen, amanuens Per Wendelbo, stud. real. Stein Saebö och fru Eva Hafsten från samma institution. Under uppehållet i Finse medverkade dessutom konservator Johannes Lid från Oslo vid demonstrationerna.

Det första avsnittet av exkursionen ägnades fjällfloran. På eftermiddagen den 11 augusti ankom deltagarna till Finse i Hardangerfjällen. Denna ort är belägen ovanför trädgränsen 1222 m ö.h. vid den högst belägna delen av järnvägen Oslo—Bergen. Redan första dagen fick deltagarna tillfälle att bekanta sig med fjällvegetationen under kortare exkursioner i turiststationens när-

maste omgivningar. Den 12 och 13 augusti ägnades åt fotvandringar i trakten med deltagarna fördelade på tre grupper, varvid bl.a. de närbelägna topparna Stora och Lilla Finsenut samt Jomfrunut bestogs. Bland de talrika fjällväxter, som studerades, kan nämnas *Agropyron latiglume*, *Gentianella tenella*, *Draba fladnizensis*, *Kobresia simpliciuscula*, *Koenigia islandica*, *Phippisia algida*, *Primula scandinavica* och *Veronica fruticans*. Dessutom demonstrerades ekologiska fenomen, såsom inverkan på vegetationen av vintersnötäckets tjocklek.

Den 14 augusti företogs på förmiddagen en vandring till randen av Hardangerjökeln, där ändmoränen studerades. Vid tolytiden skedde avfärden från Finse. Den första etappen gick med tåg till Grytå, där ett besök gjordes vid en lokal för *Gentiana purpurea*. Härifrån blev det fotvandring bortåt en mil ned till landsvägen vid Haugastøl. Under vandringen studerades bl.a. *Betula nana* och *B. tortuosa* samt korsningar mellan dessa; intressant var även att iakttaga hur efterhand allt flera subalpina arter uppträdde. Från Haugastøl gick färden med bussar över Hardangervidda ned till Hardangerfjorden och vidare längs denna till Kinsarvik. Efter överskeppning till Kvanndal på andra sidan fjorden fortsattes färden till Norheimsund, där övernattning skedde.

Nästa dag ägnades åt floran i den inre skärgården. Med buss gick färden till Mundheim, där deltagarna fördelades på två båtar. Den större av dessa, »Fridtjof Nansen», tillhörande Marinbiologiska stationen i Espeland, förde sin grupp till Varaldsøy, där en längre fotvandring gjordes under ledning av professor Faegri. Bland arterna här kan nämnas *Ilex*, *Polystichum Braunii*, *Saxifraga cotyledon*, *Dryopteris paleacea* och *Blechnum* i stora mängder. Senare delen av vandringen gick uppför en bäckravín och i denna hittades dessutom *Linnaea borealis* vid sidan av *Hypericum pulchrum* och *Primula acaulis*. Målet för vandringen var några jätteexemplar av *Taxus baccata*, vilka växte ett stycke upp på de branta sluttningarna. Gruppen på den andra båten, Bergens museums motorbåt »Tass», studerade huvudsakligen vegetationen på strandklipporna på olika öar. En lokal för *Phyllitis scolopendrium* tilldrog sig särskilt intresse.

Den 16 augusti ägnades åt öar längre ut i skärgården. Först besöktes Mosterhamn på Mosterö. De mera anmärkningsvärda botaniska fynden blev här *Sorbus Meinichii*, *Conopodium majus*, *Vicia orobus* och *Centaurea nigra*. Härifrån gick färden med buss till södra delen av ön Bömlo, varvid några uppehåll gjordes, bl.a. vid ett kärr med *Carex paniculata*, en i Norge mycket sällsynt växt, och lokaler för *Erica cinerea* och *Polygala depressa*. Under färden passerades gränsen till den extremt oceaniska, trädlösa vegetationstypen, och vid framkomsten mötte en flora med bl.a. *Hymenophyllum peltatum*, *Sanguisorba officinalis*, *Sagina maritima* och *Luzula silvatica*. En vandring gjordes genom den klippiga terrängen till en lokal för den sällsynta *Asplenium maritimum*. Här fanns även *Asplenium adiantum nigrum* i riklig mängd.

Den sista exkursionsdagen ägnades åt ön Stord. Under en vandring söder om Lervik hittades *Chrysosplenium oppositifolium*, *Sagina subulata*, *Sagina nodosa* och *Luzula congesta* samt *Rumex sanguineus*, som här har en av sina ytterst få växtplatser i Norge i schaktet till en nedlagd koppargruva. En märklig lokal för *Cladium* besöktes även. Under en busstur norr om Lervik på eftermiddagen besöktes lokaler för *Scirpus setaceus*, *Echinodorus ranunculoides* och *Saxifraga oppositifolia*. Den sistnämnda är en fjällväxt, som märk-

ligt nog även kan förekomma nere i kustbandet. På kvällen anträdde huvudparten av deltagarna hemfärden via Bergen, medan en mindre grupp studerande stannade kvar för ytterligare några dagars studium av kustvegetationen. Under ett uppehåll i Bergen besöktes bl.a. Botaniska museet, Botaniska trädgården och Växtfysiologiska institutionen.

Den 28 september. Exkursion till Findus, Bjuv.

Deltagarna togs emot av direktör Flinck, som gav en kort orientering om det snabbt expanderande företaget. Så besågs under en rundvandring i smågrupper industrianläggningarna. Därefter demonstrerade docent Hylmö företagets försöksodlingar, speciellt då de för Sverige nya grönsaksväxterna sockermajs, blomsterböna och broccoli. De floristiskt intresserade deltagarna fick tillfälle att se direktör Flincks odling av *Viola*- och *Rubus*-hybrider.

Sammanträde i Lund.

Ordföranden höll en högtidlig parentation över föreningens bortgångne hedersledamot professor Heribert Nilsson.

Till ny vice ordförande efter docent Hugo Sjörs, som av sagt sig uppdraget på grund av avflyttning från Lund, valdes docent Hemming Virgin.

Professor Hans Burström höll föredrag över ämnet »Nyare rön om sträckningstillväxt och vattenupptagning». Föredraget behandlade i första hand resultat, som framlagts av den amerikanske växtfysiologen James Bonner vid den internationella konferens om tillväxsubstanser, som hölls vid Wye i England sommaren 1955.

Bonner och några andra tongivande amerikanska växtfysiologer har tidigare antagit, att den auxininducerade tillväxten är förknippad med en speciell form av vattenupptagning, vilken med energi från andningen som drivkraft kan ske även mot den osmotiska gradienten, s.k. aktiv vattenupptagning. Därvid har man stött sig på försök, vid vilka man vid närvaro av auxin fått tillväxt hos vävnadsstycken nedsänkta i hypertonisk lösning. Begreppet aktiv vattenupptagning har kommit att spela en framträdande roll i diskussionerna om sträckningstillväxtens och auxinverkans mekanism, ehuru det skarpt kritiserats i synnerhet av europeiska forskare. Bonner framlade nu resultaten av en serie mycket grundliga undersökningar över de osmotiska förhållandena i *Avena*-koleoptilsektioner, som fått växa i manitollosningar med olika koncentrationer. Dessa visade, att det sker en anpassning av cellernas inre osmotiska värde till ytterlösningens osmotiska värde, d.v.s. en osmoregulation. Dessa resultat avlivar definitivt teorierna om en av de osmotiska krafterna oberoende »aktiv» vattenupptagning och visar, att auxinets tillväxtreglerande verkan inte beror på en direkt inverkan på vattenupptagningen. Bonner anslöt sig därför nu till åsikten, att auxinet utövar sin tillväxtfrämjande verkan genom att åstadkomma den för sträckningstillväxten nödvändiga ökningen av cellväggens plasticitet.

Den 12 oktober. Professor Otto Stocker, Darmstadt, höll föredrag över ämnet »Das Bild der Wüsten». Föredragshållaren redogjorde med hjälp av utmärkta färgbilder för ökenvegetationen i olika delar av världen. Särskilt uppehöll han sig vid det nordafrikanska ökenområdet, där han lett undersökningar över ökenväxternas vattenhushållning och ekologi. Professor Stocker

redogjorde utförligt för de olika ökentyper, som finns här, och gav exempel på den vegetation, som är typisk för dem. Även om Amerikas öknar har föredragshållaren skaffat sig grundlig kännedom under resor och vetenskapliga expeditioner, och som jämförelse till Sahara-öknen berättade han om Arizona-öknen med sina talrika suckulenter och om halvöknarna på Andernas östsluttningar i västra Argentina.

Den 27 oktober. Professor H. D. Gordon, Wellington, Nya Zeeland, höll föredrag om »Recent experimental taxonomy in New Zealand». Föredraget behandlade undersökningar över hybridiseringen mellan närstående arter främst inom släktena *Acaena* och *Coprosma*, som utförts vid professor Gordons institution vid Victoria University College i Wellington.

Den viktigaste av de metoder, som kommit till användning vid detta arbete, grundar sig på en undersökning av populationer i vilka båda de hybridiserande arterna ingår, beträffande egenskaper, där de båda föräldraarterna visar betydande skillnader, medan hybriderna förhåller sig intermediärt. Främst har sådana egenskaper som bladens storlek och form använts. Genom indelning av det undersökta materialet i ett större antal klasser och presentering av resultatet i diagramform kan man få en god bild av hybridiseringens omfattning och natur inom en population. Denna metod har visat sig värdefull vid undersökningar över hur hybridiseringen påverkas av olika faktorer.

Den 22 november. Sammanträde tillsammans med sektionen Skånes Flora.

Val av styrelse för år 1956 förrättades enligt följande: Ordf. docent Hemming Virgin, nyval; v. ordf. docent Ove Almborn, nyval; sekr. amanuens Lars-Gösta Dahl, nyval; v. sekr. amanuens Rolf Dahlgren, omval; ledamöter utan särskild funktion, proff. Hans Burström och Henning Weimarck, dir. K. E. Flinck, docent Robert Lamm samt amanuens Nils Malmer. Till revisorer utsågs lektor Oscar Palmgren och fil. lic. Henry Rufelt med docent Bertil Hylmö och fil. lic. Bo Peterson som suppleanter.

Professor Nils Sylvén demonstrerade ett betydande antal skånska växtfynd och berättade om deras förekomst. Bl.a. hade professor Sylvén funnit en ny lokal för *Salix hastata* vid Bräckeåker på Kullaberg. I dessa trakter har han även hittat en hybrid mellan *Carex pseudocyperus* och *C. rostrata*, vilken är ny för Skåne-floran.

Professor Henning Weimarck talade om »Svårlösta artproblem i Skånes flora». Som exempel på ett släkte med arter, som skiljer sig från varandra både beträffande morfologi, kromosomtalen och geografisk utbredning tog talareren *Rumex*, där arterna *angiocarpus*, *tenuifolius*, *acetosella* och *graminifolius* har kromosomtalen 14, 28, 42 och 56. Inom andra släkten såsom *Scirpus*, *Juncus* och *Polygala* är inte relationerna mellan olikheter i kromosomtalen och morfologi lika klara, och de kromosomtalsbestämningar, som föreligger, är alltför fåtaliga för att det skall gå att bedöma, om olikheterna i kromosomtalen följer de morfologiska artgränserna. Värdet av många hittills gjorda kromosomtalsbestämningar är dessutom ur systematikens synpunkt tämligen begränsat, då det i de flesta fall inte finns någon beskrivning av de morfologiska egenskaperna hos de undersökta exemplaren. Föredragshållaren betonade vik-

ten av att bestämningar av kromosomtalen i framtiden kombineras med dylika beskrivningar och av att man skaffar beläggsexemplar av de växter man undersöker kromosomtalen på.

Den 14 december. Ett styrelseförslag om stadgändringar föranledda av det planerade överförandet av växtbytesverksamheten till Botaniska museet tillstyrktes.

Fil. lic. Henry Rufelt uppläste revisionsberättelse för växtbytet. Full ansvarsfrihet beviljades bytesföreståndaren för det år revisionen omfattar.

Professor Fredrik Nilsson, Alnarp, höll föredrag över ämnet »Arthybrider inom släktet *Ribes*». Enligt den nuvarande artuppdelningen finns det ca 150 *Ribes*-arter, varav de flesta förekommer på norra halvklotet. Alla undersökta arter inom släktet har kromosomtalet 16, men huruvida detta är det ursprungliga diploida talet är mycket osäkert. Många av arterna är varandra mycket närstående och kan utan svårighet korsas med varandra. Ofta tycks det endast vara skillnaden i geografisk utbredning, som lett till artuppdelningen, t.ex. inom *Rubrum*-gruppen och *Grossularia*-gruppen. Ett sammanförande av närstående arter till en art torde därför bli aktuell.

Förädlingsarbetet inom släktet har sedan gammalt gått ut på att sammanföra önskvärda egenskaper hos olika arter genom korsning och urval bland avkomman. På senare tid har man emellertid även börjat korsa arter, som inte är varandra särskilt närstående och därför lämnar en mer eller mindre steril avkomma. Genom kromosomfördubbling hos dylika hybrider har man så lyckats framställa allotetraploida arter, som är fertila och vars egenskaper ofta är överlägsna föräldraarternas. Professor Nilsson redogjorde med hjälp av färgbilder för det arbete, som utförs vid Alnarps trädgårdsinstitut för att framställa dylika allotetraploider. Särskilt lovande har de tetraploida hybriderna *R. nigrum* × *R. grossularia* och *R. sativum* × *R. nigrum* kallade *nigrularia* resp. *satigrum* visat sig vara. Kromosomfördubbling inom rena arter ger däremot i regel sämre resultat. Av *R. nigrum* har man emellertid lyckats framställa en fertil autotetraploid.

LENNART ELIASSON

Litteratur

Natur på Öland. — Under redaktion av Rikard Sterner och Kai Curry-Lindahl. Svensk Natur, Uppsala 1955, 355 s. — Kr. 54.

Den senast utgivna landskapsboken är mycket vacker och intressant. Ehuru Öland är vårt minsta landskap är det ett av våra mest fascinerande naturhistoriskt sett. Boken är också lika stor som Natur i Skåne men är dubbelt så dyr, tyvärr. I mindre grad beror det väl på bättre utstyrsel: fotografierna i svart-vitt äro bättre reproducerade och det finnes ett antal färgfotos på plansch, men priset illustrerar nog bra penningvärdets förändring sedan 1947.

Liksom de tidigare utgivna böckerna i denna serie består Natur på Öland av ett antal fristående kapitel av olika författare. På grund av att landskapet är en ö, och av alvarets i viss mån dominerande plats i skildringen får dock boken en mera enhetlig karaktär än de andra landskapsböckerna. Som vanligt träffar man i första hälften av boken artiklar av mera allmänt innehåll, nämligen översikter av landskapets geologi, fossila djur, klimat, vegetation, djurgeografi, odlingshistoria. Det sistnämnda kapitlet, Helge Nelsons »Natur och odling på Öland», är mera utförligt och mångfasetterat än i föregående delar, vilket är bra.

Ölandsfloran har fått en förnämlig behandling i kapitel av Rikard Sterner och Nils Albertson. Den förre har skrivit om »Vegetationen», »Öländska växter», »Österskog» och »Sydöländska lundar». Albertsons »Stora Alvaret i solvändetid» kompletteras av Gunnar Erdtmans »Ölands alvar från istid till nutid». I andra botaniska kapitel behandlar Henning Horn av Rantzien »Möckelmossen», Anders Martinsson »Stranden vid Böda», Sven Johansson »Skog, äng, myr och alvar i Böda» samt även »Borga hage och Solliden». Ölandsfloras rikedom framgår bäst av Sterners ord »Ett dussintal arter finns i vårt land endast på Öland, och samtliga dessa utom två är Öland ensamt om i hela det nordiska florumrådet. Härtill kan läggas ett 20-tal arter, som förutom på Öland endast finns på Gotland eller i ett par fall i Skåne. Betydligt större är emellertid antalet arter, som på fastlandet är av allmänheten okända rariteter, på Öland däremot välbekanta, inför allas ögon framträdande inslag i vegetationen.» Alvarfloran är mest intressant och där förekommer ju bland växtgeografiska sensationer den för Öland endemiska *Helianthemum oelandicum*, den sydösteuropeiska *Ranunculus illyricus* och *Plantago tenuiflora* från saltstäpperna i Ungern och Sydryssland. Sterner framhåller att alvarfloran påminner om sydösteuropeiska stäppområden men även om tundra och fjällhed. Bland faktorer som orsakat att den ännu bevarats, nämner han svag konkurrens på grund av att marktäcket ej är slutet, det är gott om plats.

Vegetationsbetingelserna medföra dock att alvarfloran är artfattig. En fara är skogens tillväxt, delvis en följd av minskad betesgång.

Bertil Kullenberg skildrar i »Grävsteklarna och flugblomstret — ett invecklat biologiskt problem» blombiologin hos *Ophrys insectifera*. Denna besökes av hanar av *Gorytes* vilka överföra pollen — honorna besöka andra växter. Hanarna utföra mycket livliga rörelser på blommans underläpp, de ha tytts som kopulationsrörelser men är snarare uttryck för en sexuell extas framkallad av blommans doft och underläppens form och hårbeklädnad.

ARTUR HÅKANSSON

Sinnott, Edmund W. och Wilson, Katherine S. Botany: Principles and Problems. 5th Edition. — McGraw-Hill Book Company, Inc. New York 1955. 6.75 dollar.

Amerikanska läroböcker för college-stadiet har de senaste åren fått intresse även hos oss, eftersom deras omfång och nivå ofta motsvarar, vad man kan tänka sig hinna med under en akademisk ettbetygskurs eller annan undervisning på motsvarande nivå. För botanikens del kan det därför vara värt att notera den nya upplagan av Sinnott och Wilson's lärobok, som i sin radikalt förändrade och påkostade utstyrelse är en utomordentligt angenäm bekantskap för ögat. I fråga om innehållet önskar sig en svensk systematiker förmodligen en betydligt utförligare behandling särskilt av angiospermerna, medan fysiologen finner att växternas rörelser är ytterligt knapphändigt behandlade — nastier nämns t.ex. inte — men dessa anmärkningar faller ytterst tillbaka på hela den amerikanska lärobokstraditionen, och samma tradition medför en förbluffande frisk och up-to-date framställning av andra områden. Att leta upp diverse gräsligheter låter sig alltid göras — t.ex. det reservationslösa påståendet att de flesta växter kan utnyttja kväve endast som nitrat och att denitrifikationen går ut över ammoniak (sid. 194) — men på det hela taget åstadkommer författarna goda översikter av många problem, och med ganska måttlig ans och komplettering förefaller boken fullt användbar för det angivna stadiet. En god idé är den tidskrifts- och institutionsrevy, som ingår i sista kapitlet.

I slutet av varje kapitel finns ett antal frågor avsedda för elevernas självverksamhet. Ändamålet är gott, men frågornas karaktär är ofta ägnad att framkalla direkt vilseledande teleologiska spekulationer.

ANDERS KYLIN

Moser, M., Die Röhrlinge, Bätter- und Bauchpilze (*Agaricales* und *Gastro-mycetales*). — Kleine Kryptogamenflora (ed. H. Gams), Bd 2: b. Stuttgart (Gustav Fischer) 1955. 327 sid. — Pris 16,50 DM.

I den av professor H. Gams i Innsbruck utgivna serien »Kleine Kryptogamenflora» har tidigare utkommit del II (svampar, av M. Moser) och IV (mossor och kärllkryptogamer, av H. Gams). Av sistnämnda del är redan en 4:e upplaga under förberedande. Del I, som beräknas omfatta två volymer, skall behandla algerna och del III lavarna. Till omfånget motsvarar detta

floraverk närmast Lindaus »Kryptogamenflora für Anfänger», varav åtskilliga volymer utkom på 1910- och 1920-talen. Medan Lindau ofta kunde beskyllas för väl lättvindig kompilation, borgar Gams' namn, jämte de specialister som anförts trots de lägre kryptogamgrupperna, för ett arbete, som trots det begränsade utrymmet uppfyller höga krav på vederhäftighet.

Av svampdelen har nu en andra upplaga blivit nödvändig. Den har delats på två volymer, varav den andra (*Agaricales* och *Gastromycetales*) nu föreligger. Vol. I skall omfatta övriga basidiomycetgrupper samt de högre askomyceterna. Den avsevärda omgestaltning, som svamparnas system undergått under senare år, har föranlett Moser till att låta den nya upplagan framträda i grundligt omarbetat skick. I stora drag följes det system, som Singer framlagt i sin *Agaricales*-monografi. Även de i början på 1950-talet utkomna stora svampflororna av Pilat och Kühner-Romagnesi har ofta medfört ganska genomgripande förändringar av såväl släkt- och artuppfattning som av de större systematiska enheterna. Det knappa utrymmet har nödvändiggjort ett synnerligen lapidariskt framställningssätt. Strängt taget består boken endast av en samling examinationsschemata, först till högre grupper, sedan till släkten och arter. Varje art behandlas i regel på 3—4 rader. I allmänhet bygger framställningen mest på yttre morfologiska data, men i vissa fall anges även mikroskopiska sporkaraktärer (ofta med bilder). Habitusbilderna är få och ganska schematiserade; dock hänvisas i regel till de bekanta kolorerade standardverken (Bresadola, Kallenbach, Lange, Ricken o.a.). I en kortfattad inledning förklaras och illustreras den vetenskapliga terminologien.

Boken behandlar närmast Mellaneuropas svampar, men den torde bli av intresse även för svenska mykologer, då många arter är gemensamma åtminstone med Sydsverige. Genom sin koncentrerade form innehåller den ett material, som väsentligt överstiger vad som brukar medtagas i elementära svampfloror. För den som med hjälp av t.ex. Ingelströms, Krok-Almquists eller Ursings floror fått en orientering i den svenska svampvärlden, bör Mosers arbete vara en lämplig första kontakt med mellaneuropeisk mykologi.

OVE ALMBORN

Notiser

Forskningsanslag. Styrelsen för Magnus Bergvalls Stiftelse har utdelat följande anslag för botaniska undersökningar: Till docent Nils Fries, Uppsala, 6.000 kr. för undersökning av olika metaboliters inverkan på högre växter i renkultur, till fil. lic. Bengt von Hofsten, Uppsala, 4.800 kr. för undersökning av proteinsyntesen hos *Ophiostoma multiannulatum*, till fil. mag. Paul Holmgren, laborator Axel Nygren, docent Bertil Rasmusson och docent Marianne Rasmusson, lantbruks-högskolan, Uppsala, 10.000 kr. för biokemiskt-genetiska undersökningar, till fil. lic. Gösta Olsson och fil. kand. Sven Ellerström, Svalöv, 4.950 kr. för insamling av vildformer av vissa kulturväxter i Medelhavsområdet och Turkiet.

Skogs- och Lantbruksakademien har ur A. W. Bergstens fond utdelat 2.000 kr. till agr. lic. Harald Esbo, Stockholm, för undersökningar angående livskraftens bibehållande hos timotejfrö vid långtidslagring, 1.800 kr. till assistent Ingevald Fernqvist, Åkarp, för blombiologiska undersökningar över befruktning-förhållandena hos svarta och röda vinbär samt krusbär, samt 1.000 kr. till agr. dr James Mac Key, Svalöv, för studier angående artdifferentieringen inom släktet *Triticum*. Ur Adolf Dahls fond har akademien utdelat 1.900 kr. till agr. lic. Sven Bingefors, Uppsala, för undersökning av ärflighetsförhållandena hos rödklöver beträffande resistens mot stjälnematod m.m., 2.500 kr. till professor Erik Åkerberg och agr. lic. Sven Bingefors, Uppsala, för morfologiska undersökningar rörande ett 50-tal lokala rödklöverstammar, samt 3.290 kr. till agronom Nils Jönsson, Uppsala, för undersökningar rörande konkurrensen mellan baljväxter och gräs i vallarna. Akademien har från Knut och Alice Wallenbergs stiftelse erhållit 55.000 kr. för under professor Åke Gustafssons ledning utförda mutationsforskningar samt 150.000 kr. för en av flera forskare gemensamt utförd undersökning av åkerbruksväxternas övervintring.

Statens Naturvetenskapliga Forskningsråd har i februari 1956 utdelat bl.a. ett anslag å 5.350 kr. till fil. lic. Karin Aschan-Åberg, Uppsala, för genetiska och fysiologiska studier av *Collybia velutipes*, bl.a. rörande cytoplasmatisk ärflighet, fruktkroppsbildning och vissa mutanters biokemi, samt ett anslag å 5.575 kr. till fil. mag. Tord Ingmar, Uppsala, för en botanisk och kvartärgeologisk undersökning av myrområdet Floran i norra Uppland.

Förteckning över Skandinaviens växter

En del beställare av »Förteckning över Skandinaviens växter» del 4 (lavar) erhöilo under hösten 1955 besked, att denna del var slutsäld. Den är nu åter tillgänglig, dock endast sammanhäftad med delarna 2 (mossor) och 3 (alger). Priset för hela denna volym är 4: 50 kr.

Botanikpremium

För att uppmuntra botanikintresset bland studerande utdelar Lunds Botaniska Förening årgång 1956 av sin tidskrift »Botaniska Notiser» som premium till fem botaniskt intresserade elever vid gymnasier och folkskoleseminarier. Biologilärare, som ha någon lämplig elev att föreslå, äro välkomna med förslag — med kort redogörelse för vederbörandes kvalifikationer — till Lunds Botaniska Förening, Box 41, Lund, före den 10 maj. Första häftet av tidskriften kan överlämnas i samband med terminsavslutningen, medan de övriga tre häften sändas direkt till eleven efter hand som de utkomma.