

Cytogenetic studies on dioecious *Melandrium*.

By DORIS LÖVE.

Institute of Genetics, University of Lund, Sweden.

I. Introduction.

The original task of taxonomy is first and foremost to separate and define species and other systematic units. In order to make the idea of the species name as uniform as possible when applied to different groups of organisms, almost all noteworthy taxonomists, both past and present, have accepted the view that types named as species must be biologically isolated from one another in nature by a barrier of sterility, i.e. the species name should be used only for the naturally isolated organisms differing in the same sense as, e.g., apple and pear, donkey and horse.

Although most of the taxonomists have to the best of their ability attempted to follow the principle of biological isolation in their works on species designation, they have mostly had to restrict their studies to morphological characteristics and geographical distribution. In a number of cases it is practically impossible to determine with any certainty merely on the basis of morphological and geographical differences whether two or more types are biologically isolated or not, wherefore the methods of the older taxonomists caused them to make a number of mistakes. Owing to these mistakes in particular, but also to the need for investigation into the biological nature of species differences in general, the taxonomy of the last decennia has summoned the aid of a number of other branches of biology. Thus, modern taxonomy is assisted by such branches of science as, e.g., ecology, palaeontology, physiology, selection theory, statistics, embryology and, last but not least, cytogenetics. The most important of these sciences coming to the aid of taxonomy is without doubt cytogenetics, which is the only discipline of science that can be used for analysing the biological sterility barriers between types of species value. Inversely, it is only by cytogenetical analyses that the absence of sterility between

types of lower range can likewise be stated with any certainty. Thus, cytogenetical investigations may be used for controlling whether two types mostly designed with the same species name really belong to one or more biological species, as well as for examining the biological value of two or more related types designed as species by most taxonomists. By a close collaboration of pure taxonomy and cytogenetics it may therefore be possibly fully to ensure that the species name given by the taxonomists is always equivalent to the types biologically isolated from one another in nature by barriers of sterility.

The present paper is intended to be a report on investigations made in order to control the species value of the two strains *Melandrium album* (MILL.) GARCKE and *Melandrium rubrum* (WEIG.) GARCKE, originally described by LINNAEUS (1753) under the collective name *Lychnis dioica* L. The Linnaean species was originally divided into two by MILLER (1768), but although its division is accepted by the great majority of European taxonomists (cf. ASCHERSON and GRAEBNER, 1929) it is still not generally accepted. According to a number of students (cf. e.g. BAUR in ASCHERSON and GRAEBNER, 1929) both forms are found to cross freely in nature and to form a swarm of hybrids, which, according to BLACKBURN (1924), are completely fertile and without meiotic irregularities. Genetically, they are not found to be specifically different by SHULL (1912 cf. also WARMKE and BLAKESLEE, 1940), DE VRIES (1903), WINGE (1938 a) and WARMKE and BLAKESLEE (1940), and their sex determination is based on the same cytological and genetic mechanism (cf. WARMKE and BLAKESLEE, l.c.). Although the above-mentioned authors are inclined to consider the two species merely as two systematically lower forms of the same species, none of them have made sufficiently comprehensive investigations into their cytogenetics in order definitely to demonstrate the biological value of both these types. The intention of this paper is to remedy this deficiency in our knowledge of these two strains.

The present investigation may be divided into four groups. *Firstly*, genetical analyses have been made on a fairly large scale in order to complete the results obtained by previous authors. As the present writer has not been able to cultivate and study a satisfactorily large number of individuals of the material every year, the number of observations is somewhat lower than might be desirable. As the results, however, coincide with those obtained by previous writers, our knowledge of the genetical differences between *M. album* and *M. rubrum* is no doubt sufficient to base fairly far-reaching discussions upon it. *Secondly*,

the most extensive studies have been devoted to the cytological behaviour of the species and their hybrids, in order to discover possible differences in the cytology of intra- and interspecific hybrids. In connection with this part of the work somewhat extensive comparable examinations have been made of the pollen sterility and its causes within the different individuals, partly in order to obtain certain results as to the possible differences in sterility between intra- and interspecific hybrids of *Melandrium*, partly to check our knowledge of the nature and causes of pollen sterility in these dioecious plants. *Thirdly*, a short explanation of the sex mechanism of both the species is given on the basis of studies made by previous authors as well as by the present writer. *Finally*, the author notes the taxonomical consequences of the results obtained and gives a survey of the systematic arrangement of the strains studied.

II. Material and methods.

1. The material.

The two dioecious strains *Melandrium album* and *M. rubrum* are represented by somewhat multiform types in Eurasia, North Africa and North America. Some of the characteristics regarded as typical of the one strain in some places may be absent in that type in other places or found in both the strains elsewhere. The main differences in the material from Scandinavia are listed in Table 1. The flowers of male and female individuals of *M. album* and *M. rubrum* are shown in Figs. 1—4.

It should be added to the scheme in Table 1, besides the characteristics listed, that there exist a number of smaller or almost indefinable differences between the Scandinavian populations of both the strains. They manifestly differ, e.g., in habit and stature, as well as in the branching of the inflorescences and the form of the nodiums etc. In material from localities in south and south-east Europe, however, these characteristics may be found in both the strains, so that they are certainly not peculiar to one of the types only. The same applies to leaf colour and hairiness, the form of the leaves and certain other characteristics.

The material for the present investigation was collected mainly in Sweden, in the provinces of Scania, Jämtland and Dalsland and in the surroundings of Stockholm. The material from Jämtland was sent to

Table 1. Morphological differences between *Melandrium album* and *M. rubrum*.

Characteristic.	<i>M. album.</i>	<i>M. rubrum.</i>
<i>Flower</i>	Colour pure white, buds faintly yellowish, night-flowerer, the flowers relatively large.	Colour purplish-red, buds faintly yellowish, day-flowerer, the flowers relatively small.
<i>Petalophore of males.</i>	high.	low.
<i>Calyx</i>	much inflated with marked veins, green, short-haired.	not inflated and especially in sunny localities vividly coloured with anthocyanin, long-haired.
<i>Capsule</i>	about twice as large as that of <i>M. rubrum</i> , ovoid, hard, with erect capsule teeth.	rounded-ovoid, thin, with recurved capsule teeth.
<i>Seeds</i>	yellowish-grey.	black-brown.
<i>Rosette-leaves</i>	relatively narrow, spatulate, dull dark green, with short hairs.	broader than in <i>M. album</i> , with more rounded apices, dark green and somewhat shiny, with longer hairs.
<i>Over-wintering system</i>	underground.	aboveground.
<i>Styles</i>	long and slender, with inconspicuous stigmatic papillae.	shorter and relatively heavy, with prominent stigmatic papillae.

me by Mr. SVEN KILANDER, phil. mag., and the material from Dalsland by Mr. C. MOSSBERG, phil. mag., to both of whom I am very much obliged. Seed material from other countries was obtained through the seed exchange of the Botanical Gardens at Lund.

All the original material, as well as the progenies, was given current numbers. The population plants of *M. rubrum* cultivated in the experimental fields at Svalöv originated from (the field numbers in brackets): Fågelsång in the neighbourhood of Lund (*M 01—M 06*), Lund (*M 07—M 044*), Svalöv (*M 062, M 098, M 0102—M 0275*), Konga in the neighbourhood of Röstånga (*M 045—M 061*), Källstorp (*M 063—M 083*), Östersund (*M 084—M 086*), Mellerud in Dalsland (*M 0100—M 0101*) and Basel in Switzerland (*M 0749—M 0753*). The population plants of *M. album* originated from: Östersund (*M 087*), Svalöv (*M 099*),



Figs. 1—4. Flowers of *Melandrium*. — Fig. 1, *album* ♀; Fig. 2, *album* ♂; Fig. 3, *rubrum* ♀; Fig. 4, *rubrum* ♂.

Stockholm (*M* 0276—*M* 0298, *M* 0535—*M* 0539, *M* 01420—*M* 01461), Modena in Italy (*M* 0525—*M* 0529), Basel (*M* 0530—*M* 0534, *M* 01521—*M* 01526) and Liège in Belgium (*M* 01404—*M* 01419). Plants *M* 088—*M* 097 are natural *M. album* × *rubrum* hybrids from Sem in the parish of Ås in Jämtland, and all other numbers not listed above belong to intra- or interspecific hybrid offspring in F_1 , F_2 and back-crosses.

All but five plants were found to be strictly dioecious. Three individuals from Konga (*M* 048, *M* 050 and *M* 052) were androhermaphrodites (cf. LÖVE, 1942 b), and one plant from Svalöv (*M* 062) and another from Källstorp (*M* 082) were gynohermaphrodites of the same type as those reported by ÅKERLUND (1927). The sex mechanism of these and other intersexual individuals and their progeny will be discussed in a later paper.

2. Methods.

a. **Crosses.** — For the crossing experiments buds of female flowers were selected and isolated in the usual way some days before opening. When pollinating, some anthers of male flowers were stroked against the stigmata and were finally left between them. Isolation was maintained until the seeds were fully ripe and the capsule open.

b. **Cytological methods.** The chromosome number of all the plants cultivated has been determined in the root-tip cells. The best fixative for this purpose was the 8 : 2 of LEWITSKY (8 parts 1 % chromic acid : 2 parts 10 % formalin, mixed immediately before use; LEWITSKY, 1931). The 13 micra thick sections of the root-tips were stained according to the iodine-kalium-gentian-violet method after a 12 to 24 hours' rest in a mordant solution of 1 % chromic acid.

The meiotic divisions were studied in material fixed in the modification of NAVASHIN's fluid used at Svalöv (cf. MÜNTZING, 1933), after a short pre-treatment in 96 % or absolute alcohol or CARNOY 3 : 1. Also permanent smear-preparations were made according to the method of ÖSTERGREN (1942), but it did not succeed as well for *Melandrium* as the ordinary paraffin methods.

All drawings were made with the aid of a camera lucida.

III. Genetical section.

1. Introduction.

Natural hybrids between different strains of *Melandrium* have been known by taxonomists since before LINNAEUS, and hybridization experiments between the white- and purple-flowered types have been carried out by numerous authors during the last two centuries. These experiments may, however, be classified under two groups, according to the time at which they were made. Experiments carried out before the beginning of scientific genetics may show the dominance etc. of different factors as well as the fertility of the hybrids, but only the later experiments are of any value for the genetical understanding of the differences met with between the strains. Some of the most remarkable experiments of the former category were made by GÄRTNER (1838, 1849), GODRON (1866), MENDEL (cf. CORRENS, 1905), FOCKE (1881) and GAGNEPAIN (1896, 1897), and the latter category is — with the exception of authors studying only the genetics of sex — represented

by DE VRIES (1900, 1903), CORRENS (1900, 1902, 1903, 1905, 1907 a, b, 1913), BATESON and SAUNDERS (1902), SHULL (1908, 1910 a, b, 1912, 1914 a, b), BAUR (1910, 1911, 1912, cf. also ASCHERSON and GRAEBNER, 1929), BLARINGHEM (1922), BÉGUINOT (1915), WINGE (1927, 1931, 1937), ÅKERLUND (1933), SANSOME in SANSOME and PHILP (1939, p. 142) and BAKER (1943). The most valuable results obtained by the earlier authors will be referred to in the following pages.

2. Results of earlier authors.

A. **Hairiness.** — The inheritance of hairiness has been studied in *M. album* and *M. rubrum* by GODRON (1866), DE VRIES (1900, 1903) and BATESON and SAUNDERS (1902). In the experiments made by GODRON (l.c.) normal plants of *M. album* were pollinated with pollen from a normal plant of *M. rubrum* and from a male of »*Lychnis Preslii*», which is a glabrous form of *M. rubrum*. All the F_1 plants from both crosses were hairy.

In the experiments performed by DE VRIES (l.c.) and BATESON and SAUNDERS (l.c.) a glabrous mutant of *M. album* and a glabrous offspring of this plant after a cross with *M. rubrum* (cf. DE VRIES 1897) were used. The hybrids in F_1 showed a marked dominance of the hairiness and in F_2 and back-crosses it was clearly demonstrated that the hairiness of the leaves of both *M. album* and *M. rubrum* is due to one dominant gene.

The difference in length of the hairs of *M. album* and *M. rubrum* has been studied only by GAGNEPAIN (1896, 1897), who found it to be intermediate in F_1 in both directions.

B. **The capsule.** — The inheritance of the form of the capsule and the direction of the capsule teeth was first mentioned by GAGNEPAIN (1896, 1897), who studied the F_1 hybrids in both directions. The size of the capsule of *M. album* × *rubrum* and *M. rubrum* × *album* was found to be intermediate, though somewhat closer to *M. album* than to *M. rubrum*. The capsule teeth were likewise intermediate, but the teeth of *M. rubrum* × *album* were somewhat more recurved than those of *M. album* × *rubrum*, i.e. some matroclinal effect was observed.

DE VRIES (1903) studied *inter alia* the capsule teeth in F_2 of *M. album glabra* × *rubrum*. In F_2 he obtained 142 plants with recurved teeth as in *M. rubrum*, and 53 plants with erect ones as in *M. album*. According to a χ^2 analysis made by the present writer, this may be a

3 : 1 segregation, as the results obtained give a $\chi^2 = 0.240$, i.e. $0.7 > P > 0.5$ (cf. BONNIER and TEDIN, 1940).

A 3 : 1 segregation of recurved capsule teeth was also observed by CORRENS (1905), who also noticed (1907 a, 1913) that the size of the capsule of the hybrid is intermediate between the parents. In F_1 some differences in the recurvature of the teeth is met with in different families. CORRENS (l.c.) gives only the percentages of plants with the different characters in F_2 , and not the empirical data nor the total number of plants studied.

According to BATESON and SAUNDERS (1902), however, their material did not show a 3 : 1 segregation for recurved capsule teeth. In their F_2 material the capsule teeth might be directed obliquely upwards as in *M. album*, or be turned downwards and slightly recurved, or be in any intermediate position, but the recurved form characteristic of *M. rubrum* was extremely rare. They make no assumption as to the inheritance of this character.

C. **Seed colour.** — The seed colour of *M. rubrum* is black-brown, but that of *M. album* is yellowish-grey. In F_1 in both directions studied by GAGNEPAIN (1896, 1897) the seed colour was intermediate. In F_2 studied by BATESON and SAUNDERS (1902) the seeds were found to be of all tints from yellowish-grey to black. No other reports on this character are known by the present writer.

D. **Petal colour.** — The petal colour of *M. album* and *M. rubrum* has without doubt caused the original division of the Linnaean species *Lychnis dioica* into two, as it is the most obvious difference between the two types. The inheritance of the petal colour has been studied by a number of investigators, but no fully acceptable explanation of its genical basis has as yet been given.

Most of the pre-Mendelian investigators give only a description of the F_1 plants or in a few cases also of the F_2 generation, but the numbers of the different categories are never given. The first artificial hybrids between white- and purple-flowered strains of »*Lychnis*» seem to have been made by BARTRAM (ca. 1740, cf. ZIRKLE, 1935, p. 145 and 147), who only mentions that the colour of the flowers was intermediate between that of the parents.

GÄRTNER. — The experiments made by GÄRTNER (1849) seem to have been fairly extensive, although it is not easy to ascertain from his rather confused book the actual results obtained from each cross. He

made the cross *M. album* × *rubrum* in both directions. The petal colour of the hybrids was a somewhat lighter purple than that of *M. rubrum*.

GODRON. — The material used by GODRON (1866) was partly the pure strains *M. album* and *M. rubrum* and partly the form »*L. Preslii*«. The hybrids were made only in one direction, with *M. album* as mother. The F_1 hybrids of *M. album* × *rubrum Preslii* were found to have a dark calyx and their petal colour was a somewhat lighter purple than that of the father plant. The same was the case when a normal *M. rubrum* was used as a male. From the latter cross, however, an F_2 generation was raised, consisting of only white and purple flowered individuals but no intermediates. The number of plants in the two categories is, unfortunately, not given.

MENDEL. — According to two of the letters of MENDEL to NÄGELI in the year 1870 (cf. CORRENS, 1905), he has made the cross *M. rubrum* × *album*. He intended mainly to control the genetics of sex, but in the first letter he reported that the F_1 generation was composed of about 200 uniform hybrid individuals.

FOCKE. — FOCKE (1881) studied the hybrid *M. album* × *rubrum*. Most of the individuals in his material were intermediate as to the petal colour, although a rather wide variation was met with in some cases. In later generations he observed both white- and purple-flowered individuals as well as a number of intermediate types.

GAGNEPAIN. — The extensive experiments by GAGNEPAIN (1896, 1897) comprise unfortunately only one generation, but the results obtained in this F_1 showed a very remarkable difference. The hybrids in both directions were intermediate in respect of petal colour, but when the mother used was *M. album* the colour was lighter than when the mother belonged to *M. rubrum*, i.e. a reciprocal matroclinal difference was observed.

DE VRIES. — The first author to study the segregation in F_2 of the petal colour was DE VRIES (1900). He reported a complete dominance of purple over white, and in F_2 he expected to find a 3 : 1 segregation. Later on (1903) DE VRIES confirmed these results but mentioned that »die Bastarde scheinen im Ganzen etwas blasser zu sein als die reine« *M. rubrum*. The observed segregations in purple : white were 138 : 57 (p. 191) and 116 : 42 (p. 153). According to a χ^2 analysis made by the present writer, the empirical data observed by DE VRIES (l.c.) give a $\chi^2=0.883$ and a value of P between 0.3 and 0.5 and resp. $\chi^2=0.102$ $0.80 > P > 0.70$ for a segregation in 3 : 1, which supports the above-mentioned assumption of DE VRIES. He concludes from his results that

M. album should be regarded as a recessive mutation of *M. rubrum* or of a putative purple-flowered common ancestor of both the strains.

CORRENS. — A note on the hybrids between *M. album* and *M. rubrum* is given by CORRENS (1900). He found that the purple flowers of the hybrids were lighter than those of *M. rubrum*. Thus, the colour of the petals was assumed to be not completely dominant. This assumption was confirmed in a later paper (CORRENS, 1903), where a variation in the flower colour of the F_1 individuals is also mentioned.

BATESON and SAUNDERS. — The results obtained by CORRENS (l.c.) in the F_1 generation were confirmed by BATESON and SAUNDERS (1902), but in F_2 the colour of »the corolla varied from the deep red of» *M. rubrum* »to the palest pink, but was rarely, if ever, pure white.»

SHULL. — SHULL (1908, 1910 a, b, 1912) has made very extensive experiments in order to determine the inheritance of petal colour in *Melandrium*. In the first paper (1908) he reports observations indicating an incomplete dominance of purple over white, giving a 1 : 2 : 1 segregation in purple: more or less pale purple: white. On the whole about 50 individuals from each of 83 crosses were examined.

In a second paper SHULL (1910 a) reports the results of detailed studies of the problem of colour inheritance in *Melandrium*. He observed that the purple flowers in his material could be divided into two classes, bluish-purple and reddish-purple. The former colour was able to change to red by treatment with alkalis, and the latter to blue by the addition of weak acids. From the results of the crosses SHULL (l.c.) concluded that the bluish colour is formed by »the combined action of two genes, *B* and *C*, the one probably representing the capacity to produce a chromogene of the flavone series, the other representing the production of an oxidase. The red color is in this case produced by an added factor, *R*, which modifies the bluish color produced by *B* and *C*. The *R* may be perhaps an acidifier, a reducing agent, or a partial inhibitor of the oxidizing action of *B*.»

In the third paper (1910 b) SHULL mainly reported the results of studying the inheritance of sex in his material, but he also gave a short report on the inheritance of flower colours. In a back-cross between a heterozygous purple and a homozygous white he obtained a wide variation in the petal colour of the offspring, but as 52.606 ± 0.551 % of the offspring was found to have coloured flowers, the results were in agreement with a simple dominance of coloured over white.

Later on, SHULL (1912) reports that in about 300 families resulting from matings between white-flowered individuals all the progenies

were white-flowered. In a similar number of crosses between white and coloured individuals the whites were invariably shown to be recessive to colour.

The results of three crosses between a progeny of *M. album* from Germany and a white-flowered strain from Cold Spring Harbor, USA., showed, however, rather interesting differences. Two of these matings of two different German white-flowered females with pollen from a single Cold Spring Harbor white-flowered male resulted in 182 individuals with completely white flowers. A third family was essentially reciprocal to the two above-mentioned, as it was produced by crossing a female sib of the male from Cold Spring Harbor previously used with pollen from a German white-flowered male. The offspring consisted of 77 individuals with reddish-purple flowers. SHULL (l.c.) supposes that these different results may indicate an unsuspected heterogeneity in the German strain, but no studies of the genetics of these individuals in later generations were made in order to ascertain whether some experimental error may have caused this unexpected result. A cross between two white-flowered plants from Germany resulted in 84 offspring, all white-flowered.

Both white-flowered and purple-flowered plants from Cold Spring Harbor were also crossed with German plants of *M. rubrum*. The two families 1092 and 1093 were produced by crossing a single white-flowered female of the Cold Spring Harbor strain with two males of *M. rubrum*, one derived from seeds collected at Furtwangen in the Schwarzwald, and the other from Oefingen in Baden. A female sib of the plant from Oefingen was crossed with pollen from a white-flowered sib of the mother of families 1092 and 1093. The offspring thus represented as nearly as is possible in dioecious material a reciprocal to 1093. Two other families (10206 and 10207) were produced by crossing two females grown from seeds from Oefingen with pollen from a pure-bred purple-flowered male from Cold Spring Harbor. The *M. rubrum* plants had reddish-purple flowers, and as this colour is epistatic to bluish-purple, which according to SHULL (l.c.) may be found latent in white-flowered plants, he only expected that the F_1 progeny of any of these five crosses would have practically the same flower-colour as *M. rubrum*. This expectation was realized, as the flowers of all the 262 individuals cultivated were found to be reddish-purple.

One cross, however, gave a totally different and completely unexpected result. A mating between a female of *M. album* and a male of *M. rubrum*, both originating from Germany, produced an F_1 con-

sisting of 23 white-flowered plants (with flowers nearly identical with those of the mother plant in form) and 4 purple-flowered individuals. Some of the white flowers became faintly and unevenly streaked and washed with purple just as they were fading, a feature never observed in other white-flowered plants in the cultures of SHULL. In some other characteristics these individuals showed an apparent hybrid nature.

This segregation of types in F_1 was assumed to afford further evidence of the heterogeneity of the material of *M. album*. SHULL (l.c.) concluded on the basis of these results: »If the white-flowered mother were heterozygous in a dominant white factor, the expected result of a cross with *M. rubrum* would be 3 white-flowered to 1 purple-flowered, or in this particular family 20 white-flowered to 7 purple-flowered, to which expectation the observed result is in sufficiently close agreement considering the small number of individuals. The same result would be attained if the *rubrum* parent were heterozygous in respect to both the primary factors for color, *C* and *R*, it being assumed that the *album* parent lacked both these factors.»

BLARINGHEM. — In the experiments by BLARINGHEM (1922) a variation from white to purple already seems to have been found in the F_1 generation of the cross *M. album* × *rubrum*, and in F_2 also he observed wide variation. He concluded: »Il apparaît d'autre part clairement, d'après la variété des tons roses et les pourcentages des blancs et des roses en F_1 et F_2 , que le caractère couleur de la corolle ne suit pas dans sa transmission une ségrégation mendélienne simple.»

BAUR. — A short note on the hybrids of *Melandrium* is given by BAUR in the Flora by ASCHERSON and GRAEBNER (1929). He has made a large number of crosses between *M. album* and *M. rubrum* in both directions. In his experiments the F_1 is always found to be almost completely intermediate and the colour of the petals was lighter than that of *M. rubrum*. In F_2 a large segregation is met with, but no detailed results are given by BAUR.

WINGE. — WINGE (1927, 1931), studying mainly the inheritance of sex-linked characters and the intersexuality of *Melandrium*, reports (1927) that in his material, comprising 462 plants, the F_1 generation was practically intermediate between the two strains. From an F_2 cross between two of the F_1 plants 456 individuals were obtained, and it was noted that »segregation took place in the ratio 3 more or less red-flowered to 1 pure white-flowered specimen.» In the later paper (1931) he mentions the possibilities of sex-linkage of colour-genes. He found differences between males and females in the intensity of petal

colour in F_2 , although no simple segregations were observed. Later on WINGE (1937) mentions that the segregation of these hybrids is so wide that a complete analysis of all the types is practically impossible.

ÅKERLUND. — The results of the very extensive hybridization experiments made by ÅKERLUND are not yet published, but in a preliminary paper (1933) he reports that in F_1 »eine intermediäre, hellrote Farbe» was found in his material, and in F_2 a segregation in all colours between the white of *M. album* and the purple of *M. rubrum* was observed. Through the kindness of Dr. ÅKERLUND, the present writer is able to mention here some of his very interesting results. As already mentioned in his work in 1933, he observed reciprocal differences in some of the crosses indicating plasmatic influences on the genetical results. Unfortunately, no direct evidence in support of this view can be given as yet, but an F_2 progeny giving the segregation of 55 more or less purple to 1 white may possibly be a result of plasmatic obstructive influence on the *M. rubrum* plasm in question, as observed by the present writer in one offspring of one *M. album* female individual (see p. 156). The entire F_2 progenies, including segregations of the type mentioned above, were found to segregate in 4926 more or less purple to 1029 white. This result hardly coincides with a 3 : 1 segregation, but as it also includes families with a possible plasmatic influence etc., a statistical analysis of the totals will be of no value for detecting the real segregations of the material in F_2 . In all the material of the back-crosses of F_1 with different plants of *M. album* the results obtained strongly indicate a monofactorial inheritance of purple flowers. The totals of back-crosses gave 1847 more or less purple and 1903 white individuals ($\chi^2=0.418$, $0.70>P>0.50$). The back-crosses of F_1 males to different *M. album* females gave the total of 421 more or less purple to 430 white individuals ($\chi^2=0.048$, $0.90>P>0.80$), and this total includes segregations as 213 more or less purple to 213 white, 12 more or less purple to 20 white ($\chi^2=1.016$, $0.50>P>0.30$), 90 more or less purple to 109 white ($\chi^2=0.909$, $0.50>P>0.30$), 48 more or less purple to 52 white ($\chi^2=0.080$, $0.80>P>0.70$) and 20 more or less purple to 17 white ($\chi^2=1.218$, $0.30>P>0.20$).

BAKER. — The latest report on experiments on the inheritance of flower colour in *Melandrium* is that published by BAKER (1943) in a preliminary note. He found the production of petal-anthocyanin to be dominant in crosses in both directions, and in a back-cross between the F_1 and *M. album* segregation took place in the ratio one plant with coloured petals to one with white petals, i.e. a monofactorial segregation.

He has made some chemical analyses of the flower colours, but as he proposes to deal with the matter in detail elsewhere, he gives only fragmentary information about the results. He found that anthoxanthin was present in both species, in *M. album* at a higher ratio than in *M. rubrum*. In *M. rubrum* and the hybrids it works as a co-pigment to the anthocyanin.

3. Own results.

A. **Introduction.** — The present writer regards it as having been clearly demonstrated by the results obtained by the previous writers mentioned above that the inheritance of the hairiness and possibly some other of the characters mentioned is due to one gene. But although some of the investigators suppose that the inheritance of, e.g., the direction of the capsule teeth and petal colour may each be only single gene characters, others do not regard them as being due to monofactorial inheritance. The present writer has therefore made some new hybridization experiments in order to obtain a thorough basis for a discussion of the genetical differences between *M. album* and *M. rubrum*. The offspring was also intended to form a basis for a close analysis of the cytological differences as well as the sterility phenomena of *M. album*, *M. rubrum* and their hybrids.

As the place in the experimental fields was rather limited, only a limited number of plants were grown after each cross. Consequently, the numbers in each of the segregation classes are sometimes rather low, but as most of the results obtained by some of the previous authors are found to point in the same direction as the present ones, they may be used to support the hypothetical explanation of the genetical basis of the segregations. As all the characteristics were not analysed in the same individuals owing to differences in sex or in flowering period etc., the numbers of individuals are not the same in the different analyses.

All but one of the hybridization experiments gave in F_1 results corresponding to those expected from the previous observations mentioned above. Therefore, all the progenies will be treated together, apart from the exceptional one, which is treated in a separate chapter (p. 155).

The F_1 hybrids genetically studied were the following: (the numbers in brackets are the numbers of individuals.):

M. rubrum × *M. album*:

- M* 076 (Källstorp) × *M* 087 (Sem) (17),
M 042 (Lund) × *M* 087 (Sem) (5),
M 036 (Lund) × *M* 0281 (Stockholm) (27),

M. album × *M. rubrum*:

- M* 0279 (Stockholm) × *M* 0763 (*I*₁ from *M* 050, Konga) (25),
M 0285 (Stockholm) × *M* 0648 (from *M* 04 [Lund] × *M* 086 [Östersund]) (237).
(*M* 099 [Svalöv] × *M* 0100 [Mellerud] is dealt with separately on pp. 155—159).

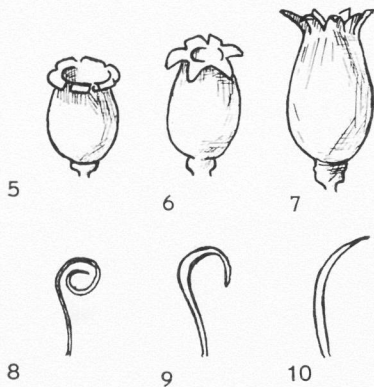
B. Capsule teeth. — According to the citations made above, the direction of the capsule teeth in *F*₁ should be intermediate between that of the parents. This is indeed the case in all the females of the *M. rubrum* × *album* crosses *M* 042 × *M* 087 and *M* 036 × *M* 0281, but in cross *M* 076 × *M* 087 the capsule teeth are practically as much recurved as those of pure *M. rubrum*. In both the *M. album* × *rubrum* crosses *M* 0279 × *M* 0763 and *M* 0285 × *M* 0648 the direction of the capsule teeth is intermediate. Although, then, most of the hybrids are intermediate in respect of the capsule teeth, a slight difference was noted in the maternal direction. When *M. album* is used as female parent the teeth are not so much recurved as when the mother belongs to *M. rubrum*.

In *F*₂ and back-crosses the results given in Table 2 were obtained.

Table 2. Segregation of capsule teeth in *F*₂ and back-crosses.

Cross pollination	Recurved	Intermediate	Erect.	n
<i>F</i> ₁ × <i>F</i> ₁	6	9	5	20
<i>F</i> ₁ × <i>album</i>	—	10	14	24
<i>F</i> ₁ × <i>rubrum</i>	6	4	—	10

As the *F*₁ generation showed an incomplete dominance of the recurved capsule teeth, three classes may be expected in *F*₂, i.e. recurved, intermediate and erect teeth. These three classes proved to be represented in the frequencies 6 : 9 : 5, which may quite well be a 1 : 2 : 1 segregation ($\chi^2 = 0.3$, $0.90 > P > 0.80$). In the back-cross with *M. album* the result was 10 intermediate to 14 erect (χ^2 for 1 : 1 = 0.34, $0.70 > P > 0.50$), and in the back-cross with *M. rubrum* the result was 6 recurved



Figs. 5—10. Capsules of *Melandrium*. — Fig. 5, capsule of *rubrum*; Fig. 6, capsule of *album* \times *rubrum*; Fig. 7, capsule of *album*; Figs. 8—10, sections through a capsule tooth of *rubrum* (Fig. 8), *album* \times *rubrum* (Fig. 9) and *album* (Fig. 10).

to 4 intermediate, or practically 1 : 1. These results indicate that the recurvature of capsule teeth in *Melandrium* is due to one incompletely dominant gene. This gene, however, only indirectly affects the recurvature, because it primarily affects the wall of the capsule. In *M. album* the wall of the capsule is very hard and thick, in *M. rubrum* it is rather limp and thin. In the F_1 hybrid the main part of the capsule is of the *M. rubrum* type, but its upper part is almost as hard as that of *M. album*. The recurvature of the teeth is directly dependent upon the hardness of the wall. This factor is denoted as *R* by the present writer. *RR* is found in *M. rubrum*, *rr* in *M. album*.

It is not quite certain whether the minor differences in the direction of capsule teeth observed in F_1 are due to influences of a genetical or plasmatic kind. They are, however, not observed in F_2 , where all the capsules in the intermediate class are found to be almost of the same type in respect of the recurvature of the teeth. Capsules of both the strains and their hybrids are shown in Figs. 5—10.

C. Capsule colour. — The colour of the capsule has not been mentioned in the previous publications on the genetics of *Melandrium*. It is, however, quite different in both the species, as the capsule colour of *M. album* is greyish-yellow, whereas that of *M. rubrum* is greyish-brown.

In all the F_1 plants obtained by the present writer the capsule was greyish-yellow. In F_2 and back-crosses the results given in Table 3 were obtained.

Table 3. Segregation of capsule colour in F_2 and back-crosses.

Cross pollination	Greyish-brown	Greyish-yellow	n
$F_1 \times F_1$	6	14	20
$F_1 \times album$	—	24	24
$F_1 \times rubrum$	3	7	10

The segregation 14 : 6 in F_2 is what one might expect for a 3 : 1 segregation ($\chi^2 = 0.125$, $0.80 > P > 0.70$), and the complete lack of the greyish-brown class in the back-cross with *album* and the segregation in two classes in the back-cross with *rubrum* indicate that the greyish-yellow colour of the capsule of *M. album* should be dominant over the greyish-brown one of *M. rubrum*. Such a conclusion is, however, somewhat too hasty, as is shown by the observation that *all* the individuals with greyish-brown capsule were completely purple-flowered like *M. rubrum*, but the plants with greyish-yellow capsule always had a white or intermediate petal colour. The present writer is inclined to believe that the capsule colour is inherited together with the anthocyanin of the petals, i.e. when the amount of anthocyanin is as much as in *M. rubrum* (*AA*) the colour of the capsule becomes greyish-brown, but when the individual is heterozygous (*Aa*) or recessive (*aa*) as to the factor for anthocyanin the capsule colour becomes greyish-yellow. Thus, the factor for capsule colour is assumed to be the same as that for anthocyanin in the petals (see below).

D. **Seed colour.** — The seed colour of the F_1 hybrids is, according to GAGNEPAIN (1896, 1897) and the results obtained by the present writer, intermediate between that of the parents. In F_2 , BATESON and SAUNDERS (1902) were not able to classify the seeds after their colour, nor was the present writer able to make any such classification either. Nevertheless, it seems as if only about one quarter of the seeds might be classified as having quite the same tint as occurs in *M. album*.

E. **Petal colour.** — Although the petal colour is the most studied character of *Melandrium*, its inheritance has until now been an open question. Some of the investigators of the problem (DE VRIES, 1900, 1903; SHULL, 1908, 1910 b, 1912; WINGE, 1927, 1931; BAKER, 1943) have mentioned that their results, which are mostly given only in percentages, coincide with a 3 : 1 segregation of coloured and white flowers in F_2 ; others have presumed the occurrence of two or more factors for colour (SHULL, 1910 a) or a sex-linkage of colour factors (WINGE, 1931) but

most of the investigators have been unable completely to classify the material in F_2 . Unfortunately, many authors have merely stated that in F_2 a segregation in all tints between white and purple has been observed in their material.

In the material studied in the present paper an incomplete dominance of the purple colour has been observed in F_1 of all the *M. rubrum* × *album* crosses as well as in all but one of the *M. album* × *rubrum* offspring. None of the various offspring is, however, completely uniform in petal colour. Some matroclinal differences are also observed in F_1 , as the *M. album* × *rubrum* plants are of a lighter purple (no. 591 and 597 in Code des Couleurs by KLINCKSIECK and VALETTE, 1908) than the reciprocal hybrids *M. rubrum* × *album* (about no. 566 in Code des Couleurs), according to the analyses made by the present writer in sunny weather. Small differences in the intensity of colour are observed between the males and females, the males being of a somewhat lighter purple than the females, though the differences are not statistically significant.

In F_2 and back-crosses it was easy to classify the individuals into a white and a coloured group, but the coloured flowers showed all tints between the purple of pure *M. rubrum* and palest pink. They could, however, be divided into classes according to the intensity of the colour, which was studied by the aid of Code des Couleurs. The flowers of *M. rubrum* were found to vary in the intensity of purple between the numbers (from dark to light): 577—581, 582, 566, 581, 581—587, 581—586 in Code des Couleurs; the class for pink flowers in Table 4 varies without distinct limits between light purple (no. 561, 587, 586, 587—592, 586—597, 592, 592—596), pink (no. 561—566, 566, 591, 591—597, 597, 591—578 D) and pale pink (no. 591—596, 572, 571, 596, 596—0596, 553 A, 3 A). (Two numbers indicate an intermediate tint between the two colours). The flowers classified as white are white or ivory.

The results obtained from the studies of flower-colour intensity in F_2 and back-crosses of the material of the present writer are given in Table 4. All the values of flower colour given in this paper refer to the pigmentation as seen in bright sunlight on the upper side of the petal, since differences in intensity always occur between the upper and lower surface of the coloured flowers of *Melandrium*. It is to be observed that the limits between the classes were set before any statistical treatment of a possible 3 : 1 or 1 : 2 : 1 segregation was contemplated.

Table 4. Segregation of petal colour in F_2 and back-crosses.

Cross pollination	White	Pale-purple to pink	Purple	n
$F_1 \times F_1$	8	16	7	31
$F_1 \times rubrum$	—	5	3	8
$F_1 \times album$	23	27	—	50
$album \times F_1$	7	6	—	13

Although the variation in the pink class is large, the segregation of the F_2 may represent a 1:2:1 segregation ($\chi^2=0.097$, $0.98>P>0.95$), and if all the pink and purple individuals are included in the same class a segregation into 8 white to 23 coloured is obtained, i.e. a 3:1 segregation giving a $\chi^2=0.005$, $0.95>P>0.90$. In the back-cross with *M. rubrum* 5 pink to 3 purple individuals are obtained, indicating 1:1 segregation. The back-cross with *M. album* resulted in 23 white to 27 pink or pale-purple plants (χ^2 for 1:1=0.160, $0.70>P>0.50$), and the cross *M. album* \times F_1 gave 7 white to 6 pink (χ^2 for 1:1=0.039, $0.90>P>0.80$). If the two last-mentioned classes are taken together, the result is 30 white to 33 pink, corresponding to a χ^2 for 1:1=0.071, i.e. $0.80>P>0.70$.

From these results as well as from the results from previous investigations cited on a preceding page it may be concluded that the colour of the flower of *M. rubrum* is due to only one factor for anthocyanin. As the flowers of the hybrids are intermediate, this factor is not completely dominant. The variation in the colour of the F_1 and F_2 pale purple and pink flowers, as well as the blueness of the flowers of *M. rubrum* and the hybrids indicate, however, the existence of some co-pigment or some other chemical or physiological variability, modifying the colour in the direction towards more or less blue.

A close chemical analysis of the material lies outside the scope of the present work, but in order to throw some light on the problem with a view to discussing the inheritance of flower colours in *Melandrium* in greater detail, some analyses of a preliminary nature were made on the basis of the methods given by LAWRENCE and SCOTT-MONCRIEFF (1935) and SCOTT-MONCRIEFF (1936, 1938). The writer is greatly indebted to Dr. H. KAJMER, of the Chemical Laboratory of the Swedish Seed Association at Svalöv, for his very valuable assistance in carrying out these analyses.

The first results of the chemical analyses showed clearly that the colour of the flowers of *M. rubrum* gave a strong reaction of anthocyanin, which is not found in the petals of *M. album*. This anthocyanin

seems to be rather heavy and quite possibly it belongs to the cyanidin group. No reaction indicating the occurrence of more than one pigment of the anthocyanin group was obtained. The factor for anthocyanin is termed *A*, its recessive *a*.

The very first analyses indicated the occurrence of a co-pigment. Closer analyses excluded the occurrence of tannins but showed that the co-pigment in *M. rubrum* is an anthoxanthin of the ivory flavone type (cf. also SHULL, 1910 a). The same pigment is found in the white petals of *M. album*, where it gives a more positive and stronger reaction than in *M. rubrum*. It is, therefore, suggested that the co-pigment is due to one factor, *I*, for ivory flavone. In *M. album* this factor is assumed to occur as a double-dominant (*II*), but in *M. rubrum* its double-recessive (*ii*) is met with, producing a lesser amount of the ivory flavone co-pigment.

The variation in the intensity of the purple colour of the petals of *M. rubrum* was found to be correlated with variations in p_H of the cell sap. This variation could also be obtained in an extraction of the colour if alkalis or acids were added to the solution in small quantities. The present writer studied the p_H differences in the petals of a number of individuals of *M. rubrum*, *M. album* and their offspring by direct measurements, using freshly ground petals, by means of a glass electrode p_H -meter (STRUERS) very kindly lent to me by the Chemical Laboratory of the Swedish Seed Association at Svalöv. Before testing, all petals were detached from the un-coloured petal basis. 1–2 g of fresh petals of fresh flowers were ground finely with 10 times their weight of aired distilled water and tested within a few minutes of the beginning of the experiment. The readings were taken every minute until constant, and most of the tests showed only a very slight rise of p_H after the first minute. All the tests were made on the same dry and sunny day in the beginning of June, 1943.

The p_H of different population plants was analysed with the results given in Table 5. The p_H of the petals of 9 individuals of *M. rubrum* was found to be $M \pm m = 5.34 \pm 0.06$, the values being found to vary between 5.1 and 5.6 in different individuals, as shown in Table 5. The same results for *M. album* were $M \pm m = 5.73 \pm 0.04$, the values varying between 5.5 and 6.0. The difference between the values obtained for *M. album* and *M. rubrum* is of quite considerable statistical significance, giving a $t = 5.409$, $P < 0.001$ ***.

In F_1 intermediate values of p_H were obtained, though somewhat higher (5.6–6.0) in *M. album* × *rubrum* than in *M. rubrum* × *album*

Table 5. The values of p_H in petals of *Melandrium*.

Strain	p_H values										n	M \pm m
	5.1	5.2	5.3	5.4	5.5	5.6	5.7	5.8	5.9	6.0		
<i>M. rubrum</i> ...	2	1	2	—	3	1	—	—	—	—	9	5.34 \pm 0.06
<i>M. album</i>	—	—	—	—	1	1	4	3	—	1	10	5.73 \pm 0.04

(5.2—5.6). These differences are, however, of no statistical significance as the number of observations in each case is far too low ($n=4$).

In F_2 and back-crosses a fairly wide variation in p_H was noted within the limits of the observations made of the parent species. In triploids and tetraploids with a very intense purple colour the value of $p_H=5.1$ and 5.0 respectively was obtained.

From these differences in p_H some conclusions may be drawn as to their inheritance. Differences in p_H of the same type as in *Melandrium* are met with in a number of other species, according to SCOTT-MONCRIEFF (1936, 1938), and except in *Nasturtium* the more alkaline p_H is found to be recessive. Thus, it might be suggested that the more acid p_H in *M. rubrum* is due to an incompletely dominant gene, P , a hypothesis supported by the intermediate type of the F_1 and by the low value of p_H in the triploids and tetraploids studied. The possibility is, however, not excluded that the p_H value is inherited by more than one factor, and the variations in intensity of colour between the two sexes may then possibly indicate a sex linkage of one or more such factors for p_H . Such factors may, however, be rather weak, as only slight differences in colour intensity and p_H were observed between the two sexes in the present material. For the present this last-mentioned possibility will not be taken into consideration and only the value of one, not sex-linked, factor for p_H will be discussed.

The results of the genetical and chemical analyses of the petal pigments are partly confirmed by the results briefly mentioned by BAKER (1943). He reports that in his material of *M. rubrum* and *M. album* and their hybrids anthocyanin is found to give a 3 : 1 segregation. In both the species he observed anthoxanthin, in *M. album* somewhat more than in *M. rubrum*, and he mentions that in the hybrids the segregations are complicated in F_2 by the variations in anthoxanthin. Apparently, however, he has not examined the variations in p_H in his material.

The results of the analyses of the flower colour of *Melandrium* obtained by the present writer clearly show the causes of the wide

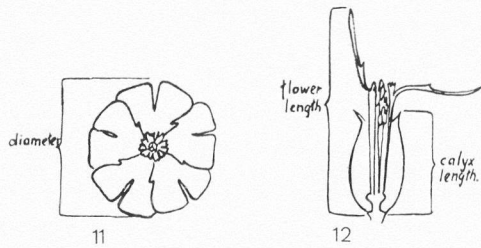
variations in flower colour found in F_2 by the present writer and by all previous authors, except GODRON (1866). The difference in anthocyanin in the petals, used by taxonomists as the most distinct characteristic distinguishing the two strains, is due to only one incompletely dominant gene. The variation in colours in F_2 cannot be classified in only three types: white, purple and intermediate like that in F_1 , owing to the co-pigmentation of ivory flavone (I or i) and the variation in p_H of the cell sap (P or p). The factors influencing the flower colours of *M. rubrum* (except possibly sex-linked genes) are: $AAiiPP$; those of *M. album* are: $aaIpp$, and the F_1 is denoted as $AaIiPp$. Only the presence of A in the F_2 results in coloured petals, but the intensity of this colour is affected by the I or i as well as by the P or p factors. As, however, the p_H of sap may also be affected by other agents of a genetical or phenotypical character, it is evident that to draw up classification of the different types of intermediate petal colours in F_2 and later generations will be a Herculean task.

F. Size of flowers. — Some observations were made on the size of petals and flowers in the pure strains and their hybrids, in spite of the fact that the inheritance of these characters could not be closely analysed owing to the restricted material in F_2 and back-crosses. The flowers of *M. album* are, on the whole, larger than those of *M. rubrum*, though a fairly wide variation is found to exist in both strains owing to the modifying influence of climatic and other external factors. Some of the factors influencing the size of flowers are very probably sex-linked, as the male flowers are the larger ones in *M. rubrum* and the smaller ones in *M. album*.

In order to obtain comparable figures relating to the size of the flowers, three different measurements were made of each flower. First, the length of the calyx was measured, thereafter the length of the flower as a whole (Fig. 12) and finally the diameter of the corolla (Fig. 11). The values obtained are compiled in Tables 6—8. Every value in the Tables is a mean value of measurements of ten different flowers from each plant. All the measurements were taken in the summer of 1943 and the *M. album* and *M. rubrum* individuals used were all the offspring of intraspecific crosses.

The length of the calyx (Table 6) is found to be different in *M. album* and *M. rubrum* in males as well as in females, and the calyx of the males is significantly larger than that of the females in *M. rubrum* ($t=5.326$, $P<0.001^{***}$) while it is smaller in the males than in the

females of *M. album* ($t=9.655$, $P<0.001^{***}$). The differences in the size of the calyx between the males of *M. rubrum* and *M. album* are statistically very significant ($t=12.661$, $P<0.001^{***}$) and so are the same differences between the females of *M. album* and *M. rubrum* ($t=36.571$, $P<0.001^{***}$). In the F_1 hybrids almost intermediate values are



Figs. 11—12. Measurements of flower size. — Fig. 11, diameter of corolla; Fig. 12, Length of calyx and flower.

obtained, but differences in direction towards the mother are observed between *M. album* × *rubrum* and *M. rubrum* × *album*. Hence, the calyx of the males of *M. album* × *rubrum* F_1 is significantly larger than that of *M. rubrum* × *album* F_1 ($t=5.538$, $P<0.001^{***}$), and significantly smaller than the calyx of the pure *M. album* males ($t=2.347$, $0.05^*>P>0.02$). The calyx of the males of *M. rubrum* × *album* is also significantly larger than that of pure *M. rubrum* males ($t=4.689$, $P<0.001^{***}$). The same differences in direction towards the mother are also found in the calyx size of the females (t for *M. album* × *rubrum* : *M. rubrum* × *album* = 3.817, $P<0.001^{***}$). The differences in the length of the calyx between the sexes of the F_1 are not as significant as those observed in the pure species (t for *M. rubrum* × *album* ♂ : ♀ = 2.667, $0.02>P>0.01^{**}$; t for *M. album* × *rubrum* ♂ : ♀ = 0.453, $0.70>P>0.60$).

Only a limited body of material of F_2 could be measured at the same time as the measurements given in Table 6 were made. The variation in the size of the calyx in F_2 was, however, practically as wide as between the shortest calyx of *M. rubrum* and the longest one of *M. album* (cf. Table 6) in males as well as in females. A statistical analysis of the material in F_2 is considered not to be reliable owing to the wide variation in the low number of observations.

The length of the flowers (Table 7) is found to show the same differences between the sexes as the length of the calyx, i.e. the flowers of the males are significantly longer than those of the females in *M. rubrum* ($t=9.589$, $P<0.001^{***}$) and in *M. album* are found the reciprocal differences (the male flowers shorter than the female, $t=7.511$, $P<0.001^{***}$). The flowers of *M. album* are significantly longer than the flowers of *M. rubrum* (t for the differences between the males = 18.102, $P<0.001^{***}$).

As in respect of the length of the calyx, the length of the flower is found to be intermediate but matroclinal in the F_1 hybrids *M. album*×*rubrum* and *M. rubrum*×*album*. The differences between the reciprocal hybrids are not, however, as wide as in regard to the length of the calyx. The difference between the males of *M. album*×*rubrum* and *M. rubrum*×*album* gives $t=5.450$, $P<0.001^{***}$, but the difference between the females gives only $t=1.936$, $0.10>P>0.05^*$.

In F_2 a wide variation is found both in males and females from the length of *M. rubrum* to the length of *M. album* flowers. Almost the same variation is met with in males and females.

The diameter of the corolla (Table 8) shows the same tendencies as both the above-mentioned characters, but the differences between the male and female flowers show only a low degree of significance in *M. album* ($t=1.162$, $0.30>P>0.20$) as well as in *M. rubrum* ($t=2.169$, $0.05^*>P>0.02$).

In F_1 reciprocal differences in the diameter of the corolla are met with between the males of *M. album*×*rubrum* and *M. rubrum*×*album* ($t=2.941$, $0.01^{**}>P>0.001^{***}$) but not between the females ($t=0.458$, $0.70>P>0.60$). The male flowers of F_1 in both directions are somewhat wider than the female ones (t for *M. album*×*rubrum* ♂ : ♀ = 2.545, $0.02>P>0.01^{**}$ and t for *M. rubrum*×*album* ♂ : ♀ = 3.571, $0.01^{**}>P>0.001^{***}$). In F_2 the same wide variation as in the length of the calyx and the length of the flowers is observed in the diameter of the corolla in both males and females.

Owing to the limited amount of material it is impossible to lay down any principle governing the inheritance of the size of the flowers or the numbers of factors influencing it. It is certain, however, that differences between the sexes are found in both the species and that these differences must be assumed to be due to sex-linked factors. According to observations, which cannot be shown in Tables 6—8, no correlation is met with between the length of the calyx on the one hand and the length of the flower and the diameter of the corolla on the other hand, as the F_2 plants are found to have, e.g., a short calyx and a long flower with a wide corolla, a long calyx with a short flower and a narrower corolla, and all other combinations of these characteristics. The length of the flower and the diameter of the corolla are, however, closely correlated to each other, as plants with long flowers (=long corolla) are always found to have a wide corolla.

Whether or not the reciprocal differences observed in F_1 are due to sex-linked factors or to plasmatic influences remains an open

Table 6. Length of calyx in Melandrium (in mm).

Strain	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	n	M ± m
<i>M. rubrum</i>	—	—	3	5	4	4	3	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	21	13.29 ± 0.37
<i>M. rubrum</i>	2	7	9	5	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	26	11.00 ± 0.22
<i>M. album</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7	2	2	2	2	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	17	20.76 ± 0.46
<i>M. album</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	5	3	2	3	1	1	—	—	—	—	3	1	22	26.36 ± 0.35
<i>album</i> × <i>rubrum</i>	—	—	—	—	—	—	1	1	1	1	1	4	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	12	19.00 ± 0.59
<i>album</i> × <i>rubrum</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	2	5	6	6	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	24	19.29 ± 0.26
<i>rubrum</i> × <i>album</i>	—	—	—	—	—	1	5	3	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	10	15.40 ± 0.27
<i>rubrum</i> × <i>album</i>	—	—	—	—	—	1	1	2	1	3	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	10	17.00 ± 0.54
$F_1 \times F_1$	1	—	—	1	—	—	1	—	—	—	2	1	1	—	2	1	1	—	—	1	1	2	1	1	—	—	1	1	19	23.84 ± 1.72
$F_1 \times F_1$	1	1	—	—	—	1	1	—	—	—	1	—	2	1	1	—	—	—	1	2	1	1	—	—	—	—	1	—	16	22.19 ± 1.85

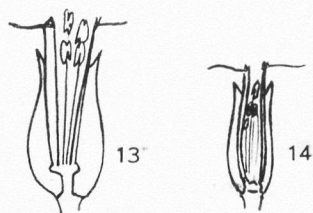
Table 7. Length of flowers in Melandrium (in mm).

Strain	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	n	M ± m
<i>M. rubrum</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	2	4	5	6	1	1	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	21	24.14 ± 0.27
<i>M. rubrum</i>	1	1	3	3	5	4	2	3	2	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	26	18.77 ± 0.49	
<i>M. album</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	2	4	2	1	3	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	17	34.82 ± 0.53	
<i>M. album</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	4	3	4	1	2	1	—	1	1	22	41.73 ± 0.75		
<i>album</i> × <i>rubrum</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	2	1	2	5	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	12	31.17 ± 0.45	
<i>album</i> × <i>rubrum</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	4	6	7	4	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	24	29.42 ± 0.27	
<i>rubrum</i> × <i>album</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	3	3	2	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	10	27.90 ± 0.39	
<i>rubrum</i> × <i>album</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	1	2	2	—	1	1	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	10	27.60 ± 0.90	
$F_1 \times F_1$	—	—	1	—	2	—	—	—	1	1	2	1	—	—	1	—	—	—	1	—	—	1	—	—	—	—	1	1	—	—	1	1	—	1	19	32.74 ± 2.37			
$F_1 \times F_1$	—	—	—	1	—	1	1	—	—	2	1	—	1	1	1	—	—	—	2	—	—	—	—	—	1	1	—	—	1	—	—	1	—	—	—	16	28.94 ± 2.18		

Table 8. Diameter of corolla in Melandrium (in mm).

Strain	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	n	M ± m
<i>M. rubrum</i>	—	—	1	1	—	2	1	3	4	4	2	1	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	21	21.95 ± 0.62
<i>M. rubrum</i>	1	—	1	2	4	2	2	2	5	4	1	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	26	20.15 ± 0.56
<i>M. album</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	1	2	3	3	1	—	1	—	2	—	3	1	—	—	—	—	17	26.82 ± 0.81
<i>M. album</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	1	1	2	4	2	1	1	1	4	1	—	—	1	—	22	28.18 ± 0.84
<i>album</i> × <i>rubrum</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	1	2	3	3	2	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	12	23.50 ± 0.42
<i>album</i> × <i>rubrum</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	1	5	5	8	4	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	24	22.38 ± 0.15
<i>rubrum</i> × <i>album</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	1	1	3	2	1	—	—	—	—	—	—	—	—	10	25.50 ± 0.54
<i>rubrum</i> × <i>album</i>	—	—	—	—	1	1	1	1	2	1	1	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	10	22.00 ± 0.82
$F_1 \times F_1$	—	—	1	—	2	—	2	—	1	1	1	1	1	—	—	1	—	—	1	1	2	1	1	1	19	26.95 ± 1.57
$F_1 \times F_1$	—	—	1	1	1	1	—	2	1	1	1	—	—	—	1	1	—	—	1	—	1	1	1	1	16	25.75 ± 1.81

question. The present writer suggests, however, that a great many of these differences may be caused by different genes in the *X* and *Y* chromosome. This suggestion is supported by the differences observed between both the sexes of the pure strains as well as by the fact that the differences between the sexes in F_1 are not as pronounced as those observed in the pure strains.



Figs. 13—14. Petalophore of *Melandrium*. — Fig. 13, *album*; Fig. 14, *rubrum*.

G. Petalophore. — In my material of *M. album* and *M. rubrum* a difference is noted in one of the interior characters of the male flowers, viz., a difference in the size of the socle attaching the stamens and petals to the bottom of the flower. In *M. album* the petalophore is relatively high but in *M. rubrum* it is low (Figs. 13—14). Although this character might be a secondary sex character, it is, however, not found to be sex-linked, as is shown by the data in Table 9, including the male individuals only.

Table 9. Segregation of petalophore in *Melandrium*.

Cross pollination	Low socle	High socle	n
$F_1 \times F_1$	5	12	17
$F_1 \times rubrum$	9	11	20
$F_1 \times album$	0	4	4

The socle form of *M. album* is met with in all the F_1 males, i.e. it is to be regarded as a completely dominant character. In F_2 and backcrosses a 3 : 1 and 1 : 1 segregation in favour of a complete dominance of the *M. album* socle is observed. In F_2 the observed values indicate a 3 : 1 segregation and in $F_1 \times rubrum$ χ^2 for 1 : 1 is 0.100, $0.80 > P > 0.70$. The size of the petalophore is inherited irrespective of all other characteristics analysed.

H. Other differences. — Differences other than those analysed above have not been genetically examined in any detail, though some observations were made on their behaviour in F_2 .

When sown in February to April, practically all individuals of *M. album* were found to flower in the late summer, but only about 10 % of the material of *M. rubrum* sown at the same time flowered the first summer. F_1 was found to be almost intermediate, as about 50 % of it flowered the first summer.

On sunny days the flowers of *M. album* open in the evening, the flowers of *M. rubrum* in the morning. The F_1 is almost of the same type as *M. rubrum*.

According to FÖCKE (1868, 1881), the pollen of *M. album* is somewhat larger than that of *M. rubrum*, and in F_1 the pollen is of two categories, corresponding to the size of the parents' pollen. In order to control the correctness of this observation the present writer made some measurements of pollen from the pure strains as well as from their offspring. The results are given in Table 10.

Table 10. Pollen diameter in *Melandrium*.

Strain	Pollen diameter. 1 unit = 2.5 μ										n	M \pm m	Number of individuals
	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20			
<i>M. album</i>	—	—	—	6	20	62	164	161	72	16	500	17.47 \pm 0.05	4
<i>M. rubrum</i>	—	20	75	212	147	41	5	—	—	—	500	14.26 \pm 0.04	4
<i>album</i> \times <i>rubrum</i>	5	24	37	45	126	145	102	15	1	—	500	15.37 \pm 0.07	10
<i>rubrum</i> \times <i>album</i>	12	23	60	96	109	120	65	13	2	—	500	14.93 \pm 0.07	5

The pollen diameter of *M. album* is evidently larger than that of *M. rubrum*, and a statistical comparison gives $t=50.156$, $P<0.001^{***}$. A statistical analysis of the differences between the F_1 hybrids and their parent species gave the following results:

M. album : F_1 (*rubrum* \times *album*), $t=29.535$, $P<0.001^{***}$

M. album : F_1 (*album* \times *rubrum*), $t=24.419$, $P<0.001^{***}$

M. rubrum : F_1 (*album* \times *rubrum*), $t=13.704$, $P<0.001^{***}$

M. rubrum : F_1 (*rubrum* \times *album*), $t=8.272$, $P<0.001^{***}$

Thus, the pollen of the F_1 hybrids is significantly larger than that of *M. rubrum* and significantly smaller than that of *M. album*. The values of t shows, too, that there is a tendency in the maternal direction, as the values of t are considerably higher when the F_1 is compared with its father strain than if it is compared with its mother strain. The difference in pollen size between *M. album* \times *rubrum* and the reciprocal *M. rubrum* \times *album* is also statistically significant ($t=4.444$, $P<0.001^{***}$). Whether these differences are caused by plasmatic influences or by sex-linked genes is an open question.

It is worth while here to emphasize that all the pollen curves of the present material of the pure strains as well as of their offspring are completely unimodal in all the plants studied, contrary to the report

by GREGUSS (1927), who found a bimodal variation of pollen size in *Melandrium*. The present results coincide with the measurements made by WESTERGAARD (1940) and LÖVE (1940).

The leaves of *M. rubrum* are mostly broader and shorter than those of *M. album* and their colour is a somewhat fresher green. The F_1 is intermediate in respect of these characteristics. The habitual differences between the strains may be characterized as being due to the almost complete lack of a rosette and the long outstanding branches of *M. album*, while *M. rubrum* is found to have a large rosette and relatively shorter branches. The F_1 is intermediate, and the same is observed in respect of the over-wintering system, which is based mainly on the presence of a rosette in *M. rubrum* and its absence in *M. album* (cf. ÅKERLUND, 1933). In F_2 and back-crosses a wide variation in these immeasurable characters is observed.

According to a number of floristic works (cf. ASCHERSON and GRAEBNER, 1929), differences in the occurrence of odour in the flowers and of glandular hair are found in *Melandrium*, the flowers of *M. rubrum* being without odour and the glandular hair being found only on *M. album* plants. In the present material, however, both *M. album* and *M. rubrum* flowers have a faint fragrance when just opened and glandular hairs are observed on some of the individuals of *M. rubrum* (cf. also SIMMONS, 1907); moreover, a lack of glandular hair is not uncommon in some proveniences of *M. album*. Again, the differences in leaf form, leaf colour and habit found in the Scandinavian material are not generally found in material from southern and eastern Europe nor in the American material (cf. SHULL, 1912).

I. Crosses with natural hybrids. — A number of natural hybrids from localities in Jämtland have been genetically studied to a certain extent. The petal colour of these individuals is the main characteristic used by taxonomists, but hybridity in other characters is also observed in material with purple, pink or white flowers from the same localities, indicating a free combination of the different characteristics of both the strains in F_2 and later generations in nature. For instance, not a single individual classified as a natural hybrid was found to be hybridogenous in all characters ($=F_1$) in a large population studied at Oden-sala by Östersund in the summer of 1942, and all the hybrid characters of natural hybrids studied experimentally were found to give a 1:1 segregation when crossed with its double-recessive. All the natural hybrids with more or less pink petals were found, e.g., to be hetero-

zygous in the factor for anthocyanin (Aa), and as some of the back-crosses were found to vary somewhat in the intensity of colour they very possibly should also be regarded as hybrids in one, or both, of the genes I and P . Hybridity in both the last-mentioned characters in pink plants is, however, not a rule, as some of the offspring after a back-cross were found to give uniform pink and white in the proportion 1 : 1.

4. Review of the genetical results.

According to the genetical analyses of the morphological differences between *M. album* and *M. rubrum* given above, these two strains are found to differ in a number of factors giving a single 3 : 1 segregation as well as in some characteristics giving more complicated segregations. Although the two strains differ in certain other characteristics, the morphologically most valuable characteristics are analysed in the present paper, viz. direction of capsule teeth, capsule colour, seed colour, petal colour, size of flowers, petalophore etc.

On the basis of the present as well as of previous investigations the inheritance of a number of the characteristics becomes fairly clear. The hairiness of the strains is due to one dominant gene, here named H . In the form *Preslii*, which is regarded as a species by some botanists in Central Europe (cf. ASCHERSON and GRAEBNER, 1929), this factor exists as a double-recessive, hh , and, according to the results of DE VRIES (1897), it may possibly be found as a heterozygote, Hh , in some other places. The form *alpestre* (cf. LINDMAN, 1926), occasionally observed in, e.g., the mountainous regions in the province of Jämtland, is quite possibly such a double-recessive, and in that case it is identical with the form *Preslii*.

The direction of the capsule teeth is determined by one incompletely dominant gene (R), which occurs as a double-recessive (rr) in *M. album*. This gene determines primarily the hardness of the capsule wall. The colour of the capsule, the seed and the petals is supposed to be due to the same pleiotropic gene for anthocyanin, although the material studied is far too small to confirm this assumption. The gene for anthocyanin (A) is found as a double-recessive (aa) in *M. album* and as a double-dominant (AA) in *M. rubrum*. In the F_1 hybrids the heterozygosity for anthocyanin results in an intermediate flower colour. The capsule colour of the F_1 hybrids and the F_2 plants with pink flowers (Aa) is, however, the same as in the double-recessive *M. album* (aa),

but the present writer assumes that although the heterozygotes have pink flowers the amount of anthocyanin is insufficient to give a dark colour to the capsule and seeds. Thus, the flower colour in F_2 is found to segregate in 1 white : 2 more or less pink : 1 purple, but the capsule colour segregates in 3 yellow : 1 dark. All the dark capsule individuals have purple petals and the yellow capsule individuals have white or pink petals, while all the F_2 individuals with dark capsule and purple petals have black-brown seeds.

The petal colour is, however, determined or modified by two other factors. The strain *M. album* is double-dominant in the factor *I* for ivory flavone, and the presence of its recessive causes the production of a smaller amount of this anthoxanthin. The strain *M. rubrum* is dominant in the factor *P* causing a higher acidity than in the recessive (*pp*) *M. album*. These two factors cause the wide variation in F_2 and later generations, complicating and confusing the genetical analyses of the flower colour of *Melandrium* made by some previous workers.

This explanation of the inheritance of flower colours in *Melandrium* is completely sufficient to explain the wide variation in F_2 observed by practically all previous writers. The factor *A* gives a good 3 : 1 segregation and a 1 : 1 segregation in back-crosses to *M. album* (*aa*), as the absence of *A* gives no anthocyanin. The factor *I* is only stronger than *i*, and the same applies to *P* and *p*, but as all the individuals with *aa* will be white, in spite of the variation in *I* and *P* (*II*, *Ii*, *ii*; *PP*, *Pp*, *pp*), only genetical and chemical experiments can, theoretically, reveal differences between the white-flowered individuals of the F_2 generation. Only 1 : 16 of the white-flowered F_2 individuals will be genetically *album*-coloured, but 4 : 16 will breed true as to all the colour factors. — The individuals with *AA* will be purple-flowered, but owing to the variation in *I* and *P* the intensity varies relatively a good deal. Similarly, only 1 : 16 of the purple-flowered individuals will be genetically identical to *M. rubrum* and 4 : 16 will breed true as to all the colour factors. Thus, in reality only one individual of 64 will be genetically identical to *M. rubrum* and one genetically identical to *M. album* in respect of flower colour. All the other individuals are new combinations of the factors for flower colours (cf. Diagram 1).

The individuals heterozygous for anthocyanin, *Aa*, will vary in the factors *I* and *P* and, thus, also in intensity of colour. As *II*, *Ii* and *ii* as well as *PP*, *Pp* and *pp* differ only in the quantity of ivory flavone and the degree of acidity respectively, 16 different pink colour types

	AIP	AiP	Alp	Aip	aIP	aiP	alp	aip
AIP	$\frac{AIP}{AIP}$	$\frac{AiP}{AIP}$	$\frac{Alp}{AIP}$	$\frac{Aip}{AIP}$	$\frac{aIP}{AIP}$	$\frac{aiP}{AIP}$	$\frac{alp}{AIP}$	$\frac{aip}{AIP}$
AiP	$\frac{AIP}{AiP}$	$\frac{AiP}{AiP}$	$\frac{Alp}{AiP}$	$\frac{Aip}{AiP}$	$\frac{aIP}{AiP}$	$\frac{aiP}{AiP}$	$\frac{alp}{AiP}$	$\frac{aip}{AiP}$
Alp	$\frac{AIP}{Alp}$	$\frac{AiP}{Alp}$	$\frac{Alp}{Alp}$	$\frac{Aip}{Alp}$	$\frac{aIP}{Alp}$	$\frac{aiP}{Alp}$	$\frac{alp}{Alp}$	$\frac{aip}{Alp}$
Aip	$\frac{AIP}{Aip}$	$\frac{AiP}{Aip}$	$\frac{Alp}{Aip}$	$\frac{Aip}{Aip}$	$\frac{aIP}{Aip}$	$\frac{aiP}{Aip}$	$\frac{alp}{Aip}$	$\frac{aip}{Aip}$
aIP	$\frac{AIP}{aIP}$	$\frac{AiP}{aIP}$	$\frac{Alp}{aIP}$	$\frac{Aip}{aIP}$	$\frac{aIP}{aIP}$	$\frac{aiP}{aIP}$	$\frac{alp}{aIP}$	$\frac{aip}{aIP}$
aiP	$\frac{AIP}{aiP}$	$\frac{AiP}{aiP}$	$\frac{Alp}{aiP}$	$\frac{Aip}{aiP}$	$\frac{aIP}{aiP}$	$\frac{aiP}{aiP}$	$\frac{alp}{aiP}$	$\frac{aip}{aiP}$
alp	$\frac{AIP}{alp}$	$\frac{AiP}{alp}$	$\frac{Alp}{alp}$	$\frac{Aip}{alp}$	$\frac{aIP}{alp}$	$\frac{aiP}{alp}$	$\frac{alp}{alp}$	$\frac{aip}{alp}$
aip	$\frac{AIP}{aip}$	$\frac{AiP}{aip}$	$\frac{Alp}{aip}$	$\frac{Aip}{aip}$	$\frac{aIP}{aip}$	$\frac{aiP}{aip}$	$\frac{alp}{aip}$	$\frac{aip}{aip}$

Diagram 1 (see the text).

will be expected in the *Aa* class, varying from the light pink to the pale purple colour of petals.

Differences in the bluish character of the flowers (cf. SHULL, 1910 a, 1912) in F_2 as well as in later generations may be explained as being due to the presence or absence of the dominant factor for acidity (*PP*, *Pp* or *pp*). As the genetical formulae of the parents in the crosses between red- and blue-purple flowered individuals examined by SHULL (1910 a) are not exactly known in each case, it is impossible to give a complete explanation of all his results of these hybridizations without a number of more or less uncertain suggestions. Almost all his results, however, are explainable on the basis of the present hypothesis. Only the cross *M. album* × *rubrum* resulting in 23 white- and 4 purple-flowered individuals (SHULL, 1912) is not easily explainable on the basis of the present interpretation. Maybe it has to be explained as a result of an inhibitor of anthocyanin.

The differences in the intensity of the purple colour in males and females in F_2 (WINGE, 1931) are not made clear on the basis of the

present explanation, but the present writer is not inclined to assume the occurrence of sex-linked colour-genes (WINGE, l.c.). It is, however, quite possible that, e.g., factors for p_H may be found in the sex-chromosomes, an assumption supported by the observations made by STANFIELD (1937), who found p_H to be higher in females than in males of *M. album*.

In nature, white-flowered individuals of *M. rubrum* have occasionally been observed by taxonomists. No individuals of this kind have been included in the present investigation, but a study of herbarium material in the Botanical Museum at Lund has shown that they display no hybrid characters (cf. also BAKER, 1943). It is assumed that these individuals are only double-recessive in the factor for anthocyanin (aa), which might have mutated in the recessive direction ($A \rightarrow a$).

The petalophore of *M. album* is dominant to that of *M. rubrum*.

The pollen size of *M. rubrum* is perhaps incompletely dominant to that of *M. album*, as the pollen size of the F_1 plants is intermediate between that of the parents and both the back-crosses come closer to *M. rubrum* than to *M. album*. It seems, however, to be influenced by more than one pair of factors, as shown by the results in F_2 .

Characters such as the size of the flowers, day- or night-flowering, rate of development (flowering the first or second summer), leaf-form and habit are doubtless caused by more than one factor, and it seems not unreasonable to assume a polymeric and pleiotropical inheritance of these characters. At present, however, no explanation based on experiments can be given.

IV. The occurrence of plasmatic influences.

1. Introduction.

As has been briefly mentioned above in the genetical part, some reciprocal differences were met with in the material in F_1 , a fact also observed by GAGNEPAIN (1896, 1897), WINGE (1931) and ÅKERLUND (1933). Some of these differences may doubtless be caused by sex-linked genes (WINGE, l.c.), but others are possibly the result of some differences of a plasmatic nature. Some of the results obtained by the present writer, however, strongly indicate plasmatic influences, although the present writer is aware of the difficulties in the way of giving an absolutely certain interpretation of such phenomena when the material has not been studied in a series of generations. With reservation for a

possible genetical interpretation of the present results when they have been more closely investigated, results that indicate plasmatic influences will be mentioned here, as they may be of some interest in connection with the question of plasmatic differences between and within species in particular and the problem of plasmatic influences in general.

2. The results.

The observations made by the present writer on these problems can be classified under two groups. In the first category comes the offspring from a single *M. album* × *rubrum* cross (one female plant from Svalöv crossed with a male from Mellerud), with a clear deviation from the normal characteristics of F_1 in favour of *M. album*. In the second category, which will be more closely studied in connection with the phenomena of intersexuality to be published in a later paper, progenies of *M. rubrum* × *rubrum* crosses with a certain type of gynohermaphroditism show a tendency to intersexuality transferred to all the F_1 individuals from the mother. In F_2 , however, this tendency is not carried further by the males, but the progenies of F_2 females have not yet been thoroughly studied. At present only this short intimation of the phenomenon will be given, as it indicates the existence of a plasmatic effect *within* the pure strains of *Melandrium*. It also seems to indicate that some plasmatic influences on the determination of sex, as observed by OEHLKERS (1938, 1940, 1942) in *Streptocarpus*, may occur even in crosses between strains of a normally dioecious species.

The offspring from the abnormal *M. album* × *rubrum* cross mentioned above included in F_1 ten individuals, five of which were males. When flowering in the experimental field, these plants showed a striking resemblance to the mother plants, as will be shown by the following statements.

A. **Observations in F_1 .** — a. **Petal colour.** — The petals of all ten individuals were pure white, as in pure *M. album* plants. When fading, however, they acquired a very faint pink tint, which never has been observed in my pure strains of *M. album*.

b. **Size of flowers.** — The flowers were of almost the same size as those of *M. album*. There seems to be one difference, however, as both male and female flowers are found to be intermediate in size compared with male and female flowers of the pure *M. album*, though the male flowers are somewhat smaller than those

of the females. The difference between the size of the male and female flowers is, however, not very great in this F_1 , but is considerable in the pure strain of *M. album*.

c. Other morphological characteristics. — The F_1 hybrids under consideration were of the *M. album* type in characteristics such as the almost total lack of anthocyanin on stems, leaves and calyces, the inflated calyces, as well as such characters as habit and the type of petalophore. The hairiness, however, was of almost the same type as in normal *M. album* × *rubrum* hybrids.

d. Pollen size. — The pollen of *M. album* is significantly larger than that of *M. rubrum*; moreover, the normal F_1 hybrids are found to differ from the parent species (cf. p. 150). The pollen of the exceptional male F_1 plants showing plasmatic influences was, however, found to be of practically the same size as in pure *M. album* ($t=0.298$, $0.80 > P > 0.70$).

e. Cytological characteristics. — The cytological studies of the five male individuals showed meiotic irregularities (bridges with fragments) in three plants, in 7, 9 and 13 % of the cells respectively. The chiasma frequency of the individuals varied between 13.2 and 15.2, the mean value being 14.45. This result is closer to *M. album* than to *M. rubrum*, as may be seen by comparing it with the results given on p. 168.

f. Fertility. — The seed setting of the females was very good, and the pollen fertility of the males varied between 45 and 90 % of good grains, the mean being 70 % of filled grains.

B. Observations in F_2 and back-crosses. — In order to ascertain whether these *album*-like individuals really were hybrids or not, some hybridization experiments were performed in the summer of 1942. The seeds were sown in the spring of 1943 and most of the offspring flowered in the autumn. Only the colour of the flowers could be analysed in most of the plants, owing to the late and very limited flowering. The results were as follows:

a. F_1 (*album* × *rubrum*) × F_1 (*album* × *rubrum*). — A white-flowered F_1 female was crossed with a white-flowered F_1 male. The cross resulted in 11 plants, all of almost the same type as the parents, except for one plant, which deviated in having very faint pink petals and an intermediary habit.

b. F_1 (*album* × *rubrum*) × F_1 (*rubrum* × *album*). — A white-flowered F_1 female was pollinated with pollen from a male of the reciprocal

cross with pink petals and other normal hybrid characteristics. It resulted in 9 plants, two of which were faintly pink-tinted on the petals.

c. F_1 (*album* × *rubrum*) × *M. album*. — The cross between white-flowered F_1 female and a pure *M. album* male resulted in 25 individuals, all resembling *M. album*. One individual was, however, found to have a few very faint pink-coloured flowers.

d. F_1 (*album* × *rubrum*) × *M. rubrum*. — The offspring of the cross white-flowered F_1 female with a *M. rubrum* male consisted of 7 individuals, all of the same type as the mother.

e. F_1 (*rubrum* × *album*) × F_1 (*album* × *rubrum*). — A normal pink-flowered female from the cross *M. rubrum* × *album* was pollinated with pollen from a white-flowered male of the cross *M. album* × *rubrum*. The F_2 offspring was made up of 19 individuals, 13 of which were more or less pink-flowered and 6 white-flowered. *This result may coincide with the 3 : 1 segregation that might be expected if both the parents were real hybrids (Aa).*

3. Conclusions.

The results of the genetical analyses of the *M. album*-like F_1 hybrids from the exceptional *M. album* × *rubrum* family clearly show that in all crosses with these F_1 hybrids as females the *M. album*-plasm seems to exert a fairly strong influence at least on the flower colour. In the single cross with a white-flowered male from this family and a pink-flowered female from the reciprocal cross, the segregation is found to be about the normal 3 : 1 one, as may be expected if both the parents are heterozygous in the factor for anthocyanin. The white-flowered individuals in the family treated of here are thus really hybrids in a genetical sense, although the plasm of the mother plant seems to give an unusually strong tendency in favour of *M. album*. Such a strong obstructive plasmatic influence has never been reported in material of *Melandrium* studied by other writers, but it may possibly be of almost the same type as the plasmatic influence observed in crosses of *Epilobium* (cf. e.g. MICHAELIS, 1938, 1939, 1940 a, b, c, 1942 a, b, c, 1943; MICHAELIS and v. DELLINGSHAUSEN, 1942; MICHAELIS and ROSS, 1943). In *Epilobium*, however, such a plasmatic influence seems to be the rule (MICHAELIS, 1942 c), but in *Melandrium* it is exceptional. Weaker reciprocal differences in hybrids due to plasmatic influences seem to be relatively frequent in some plants, although the phenomenon is not reported from a great number of plant genera (cf. CORRENS,

1928 a; CORRENS and v. WETTSTEIN, 1937; BRÜCHER, 1938, 1939; SIRKS, 1938; HERTWIG, 1942).

Plasmatic differences between two species should, according to a number of investigators (cf. v. WETTSTEIN, 1924, 1928 a, b, 1930, 1934, 1937; SCHWEMMLE, 1941; MELCHERS, 1935; CORRENS, 1928 a; DAHLGREN, 1925, 1943; OEHLKERS, 1942), afford evidence of biological differences of great value for the isolation of the species. This is perhaps a rule within some groups of plants where these differences occur between all the strains of the two species. When, however, such differences are only occasionally found between the two species, they are certainly of no value for their biological isolation, and the fact that such differences are observed between different races of the same species (*Epilobium hirsutum*, cf. MICHAELIS, l.c.) as well as between related species of the same genus, really indicates that plasmatic effect should be regarded more as a difference of race than as a difference of species (cf. OEHLKERS, 1942). In *Melandrium* the exceptional occurrence of a strong plasmatic effect certainly has no bearing on the biological isolation between the white- and purple-flowered strains, especially when it is considered that a plasmatic effect of some weaker kind seems to occur in crosses between races of the pure strains as well as between the strains themselves (unpubl. data).

V. Cytological section.

1. Introduction.

During the past three decades a large number of cytological examinations have been made of forms of *Melandrium*. Primarily, these cytological investigations were carried out in order to study the occurrence of sex chromosomes. The first investigation of this kind was made by SYKES (1909) of *Melandrium album* (?) and STRASBURGER (1910) of *M. rubrum*, though their results were completely negative as they were not able to observe any heterochromosomes at all in their material. The studies of *M. album* made by SCHÜRHOFF (1919) also gave only negative results. The sex chromosomes were, however, recognized in 1923 by two scientists independently of each other, viz. BLACKBURN (1923) and WINGE (1923), both studying material of *M. album*, and later on their results were confirmed in material of *M. rubrum* by BLACKBURN (1924, 1928, 1929), ÅKERLUND (1927) and LÖVE (1940, 1942 a, b) as well as by HEITZ (1925 b) who studied the

preparations previously examined with negative results by STRASBURGER (1910). Sex chromosomes were also studied later on in *M. album* by BLACKBURN (1924, 1928, 1929), MEURMAN (1925 a, b), HEITZ (1925 a, b), BĚLAŘ (1925), BRESLAWETZ (1929), LINDSAY (1929, 1930), GEITLER (1929), WESTERGAARD (1938, 1940), WARMKE and BLAKESLEE (1939 a, b, 1940) and ONO (1939, 1940). BLACKBURN (1928, 1929) also investigated material of *M. divaricatum* and *M. glutinosum*, finding sex chromosomes in both these forms, and already in 1924 she had been able to report the occurrence of sex chromosomes in the natural hybrid *M. album* × *rubrum*.

Subsequently, a number of investigations have been made mainly in order to count the number of chromosomes in the species in question. The first report made by SYKES (1909) giving $n=6$ ($2n=12$) is not correct, although it seems to have been confirmed by WANG (1934) studying plants infected by *Ustilago violacea*. The first correct chromosome count of *Melandrium* was made by STRASBURGER (1910) in material of *M. rubrum*, which was found to be diploid with $n=12$ ($2n=24$) chromosomes, and this number was also arrived at in material of *M. album* by SCHÜRHOFF (1919). These numbers have since been confirmed for both *M. album*, *M. rubrum* and their hybrids by the above-mentioned authors when studying the sex chromosomes in material of these plants. The same diploid number is also reported by BLACKBURN (1928, 1929) for *M. divaricatum* and *M. glutinosum*; moreover it is the same in *M. eriocalycinum*, according to unpublished results obtained by the present writer. The tetraploid number $2n=48$ has been observed in a *M. rubrum*-like strain by the present writer (LÖVE, 1942 a), although the occurrence of this strain in nature has not been thoroughly investigated as yet.

Finally, cytological investigations have been made in order to ascertain the meiotic behaviour of the strains. Although the great majority of the investigators listed above have studied the meiotic divisions, only a few have made observations on the meiotic behaviour as a whole. BLACKBURN (1924) studied the meiosis of *M. album*, *M. rubrum* and their natural hybrids, and observed only a completely regular division in all the individuals examined. HEITZ (1925 a, b) observed non-disjunction and tripolar spindle in some material of *M. album*. Inversion bridges and some other irregularities were observed in some population plants of *M. rubrum* by the present writer (LÖVE, 1940), and in triploid and tetraploid individuals raised from diploid hybrids between plants of *M. album* from very different localities

bridges and fragments, univalents etc. were observed by WESTERGAARD (1940). None of these investigators, however, report the frequency of the different irregularities met with in their material.

The present cytological investigation was made mainly in order to detect possible differences in the cytological behaviour of pure strains and hybrids between strains of different proveniences as well as between strains of *M. album* and *M. rubrum*. For this purpose a large number of individuals ought to be studied cytologically, but owing to the limited resources of the present writer only a relatively low number of plants could be analysed. As, however, all the results are found to coincide, the material is assumed to be a fair sample of these forms of *Melandrium*, sufficient to form a solid basis for a discussion of the biological differences between the different strains.

2. The mitotic chromosomes.

The mitotic chromosomes of almost all the plants cultivated were studied in root-tip cells. The chromosome number of all individuals of *M. album* and *M. rubrum* from natural localities was found to be $2n=24$, except for the tetraploid material observed by LÖVE (1942 a). Moreover, all the experimental and natural hybrids were found to have only the diploid chromosome number, and no deviation from the exact number was observed in the 1500 or so plants examined.

In order to detect eventual karyotypical differences between the sets of chromosomes in *M. album* and *M. rubrum* as well as between material of the same type from different localities, great care was taken in measuring the chromosomes in the most beautiful somatic plates. All the efforts were, however, unsuccessful, as all the autosomes possess a median or submedian centromere without any special characteristic secondary constriction and are almost indistinguishable from one another. In some individuals belonging to different proveniences of both the species a satellite was observed on one of the smallest chromosomes with a median or submedian centromere. It is, however, impossible to decide whether the satellite is found on the corresponding chromosome or not in all the cases studied.

Some differences in the reactivity to fixations of *M. album* and *M. rubrum* are observed, and they may possibly be due to some physiological differences between the strains. The somatic chromosome plates of *M. album* are clearer and the chromosomes are more distinct than those of *M. rubrum* after the same treatment, as has also been reported by BLACKBURN (1924).

3. The meiotic divisions.

A. **Normal type.** — The meiotic divisions were studied in 29 individuals of *M. album*, 111 individuals of *M. rubrum* (intersexual individuals, cf. p. 165, excluded), and 80 individuals of experimental hybrid offspring, total 220 individuals. In 127 of these plants completely regular meiosis was observed, as can be seen in Table 11 (for details, see Table 18, p. 180, etc.).

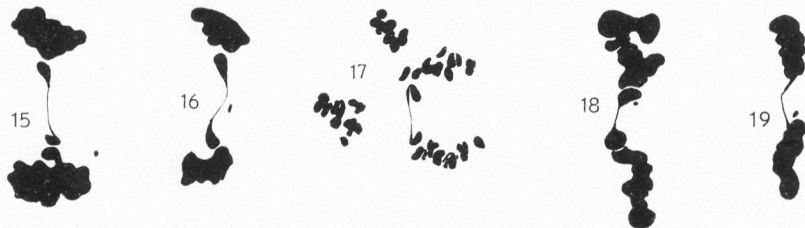
Table 11. Frequencies of meiotic irregularities in *Melandrium*.

Strain	Regular meiosis	Inversions	Translocations	Other irregularities	% plants with disturbed meiosis
<i>M. album</i>					
population.....	10	2	—	—	16.7
hybrids	7	10	—	—	58.8
Total	17	12	—	—	41.4
<i>M. rubrum</i>					
population.....	22	8	2	2	36.3
hybrids	45	24	—	8	41.6
Total	67	32	2	10	39.6
<i>M. album</i> × <i>rubrum</i>					
F_1	12	11	—	1	50.0
F_2	10	5	—	2	41.2
F_1 × <i>album</i>	12	7	—	1	40.0
F_1 × <i>rubrum</i>	9	7	—	3	52.6
Total	43	30	—	7	46.3
Aggregate	127	74	2	17	42.3

As the meiotic behaviour shows no essential differences in *M. album*, *M. rubrum* and their hybrids, the following chapters are to be regarded as a description of the meiosis in both the strains as well as in their hybrids. However, when any differences seem to occur, this is mentioned in every case.

Although the present writer has made great efforts to obtain some information about the prophase stages, these gave only minor results of no special interest here. The same negative results were obtained by WESTERGAARD (1940), but BLACKBURN (1924) seems to have been able to observe the prophase stages in some detail.

In all the plants the stages from diakinesis up to second telophase and tetrads were studied. As far as possible at least thirty cells were



Figs. 15—19. Inversion bridges from different individuals. — Figs. 15—16, bridges with fragments at anaphase I; Fig. 17, an inversion bridge at anaphase II; Figs. 18—19, bridges with fragments at metaphase II, persisting from anaphase I. — Fig. 17 from a NAVASHIN fixation, the other from ÖSTERGREN'S smear, all magnified \times ca. 1800.

analysed in respect of the chiasma frequency at metaphase I, and some hundred cells were analysed at other stages.

All the individuals with apparently regular meiosis (57.7 % of the material) are certainly to be regarded as being free from more important chromosomal aberrations, but they are certainly not absolutely free from heterozygosity for somewhat small inverted segments, duplications, etc. Nor in any case is the occurrence of relatively long inversions in chromosome parts with a low frequency of chiasmata influencing the pairing properties inconceivable in these individuals.

B. Inversions. — Real inversion bridges, i.e. dicentric chromatids and acentric fragments (cf. DARLINGTON, 1937), were observed at anaphase in a number of individuals of the pure strains as well as of the hybrids. The frequency of the inversion heterozygotes is seen in Table 11, and the frequencies of the bridges with fragments in each plant are given in Table 18 (p. 183—184). Some cells from different individuals that were heterozygous for inversions are illustrated in Figs. 15—19.

It is clear from the differences in size of the fragments as well as from the frequencies of the bridges within different individuals that the inversions lie on different parts of different chromosomes. In almost every case, however, the fragment is rather small, indicating a more or less terminal position of the inverted segment on the chromosomes. As the frequency of the bridges is rather low in most of the individuals, the inverted sections are assumed to be small or located within parts of the chromosomes with a low frequency of chiasmata.

In a number of individuals the frequency of real inversion bridges showed a rather interesting difference at anaphase I and anaphase II (cf. Table 18). In a number of plants the bridges were found to be

considerably more frequent at the second than at the first division. The bridges at anaphase II were in the great majority of cases of that type which is to be interpreted as the result of the forming of a »loop» chromatid at the first division by one chiasma within the inversion and one chiasma proximally between the inversion and the centromere (cf. DARLINGTON, 1937).

C. Segmental interchange. — In two population plants of *M. rubrum* from Svalöv evidence was obtained of the occurrence of segmental interchange between non-homologous chromosomes.

M 0122. — Some hundred cells at diakinesis and later stages were closely examined in this individual. All cells at diakinesis were quite regular, but at metaphase I three cells with a ring of four (Figs. 20—22) were observed. At anaphase I two cells showed »lagging» of the amphibivalent, but all the other cells were quite regular. The ring is composed of autosomes only, as the sex chromosomes are found as a bivalent in Figs. 20—22. The ring of four is certainly complete in Figs. 20—21 but in Fig. 22 it is not impossible that the configuration may consist of an open chain of four. The low frequency of the occurrence of an amphibivalent indicates that the interchanged segment must be very short. As the different cells observed were in different stamens, it is not very probable that the exchanges of segments have occurred in this very plant, as may possibly have been the case in the material of *Secale* with a low frequency of amphibivalents studied by DARLINGTON (1933) and MÜNTZING and PRAKKEN (1941).

M 0134. — In this plant some hundred cells at diakinesis up to anaphase II were closely examined. Univalents were met with in about 10 % of the cells at metaphase I, but in one cell not only univalents but also a chain of four chromosomes was observed (Figs. 23—24). *This chain is composed of two autosomes and the pair of sex chromosomes.* The exchanged segment must have been small as the frequency of the configuration is so low, but it may be composed of some part of the segment homologous in *X* and *Y*, as the *X* seems to be found at the one and the *Y* at the other end of the configuration shown in Figs. 23—24.

These are the first cases of segmental interchange between autosomes observed in *Melandrium* and the second case of segmental interchange between autosomes and sex chromosomes in dioecious plants. The first case is that of a large segmental interchange between the sex chromosomes and one pair of autosomes in *Humulus Lupulus* (SINOTO,



Figs. 20—24. Segmental interchange. — Figs. 20—22, three different cells from *M* 0122; Fig. 23, one cell from *M* 0134, drawn separately in Fig. 24. — Magnification \times ca. 1800.

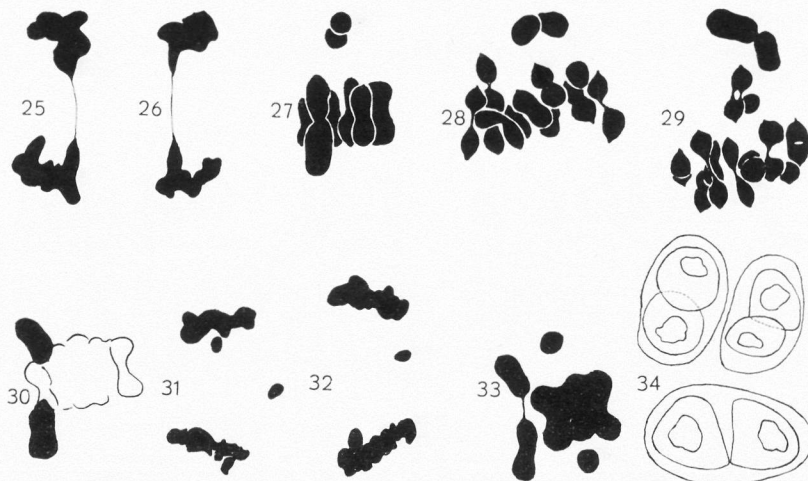
1929), causing a chain of four or five in all the cells. An interchange between the non-homologous parts of the sex chromosomes has been examined by the present writer in an intersexual line of *Melandrium rubrum* (LÖVE, 1942 b and unpubl.).

As the frequency of amphibivalents in the two individuals studied is very low, it is not improbable that such an amphibivalent might be observed in some more individuals of the present material, if a sufficiently high number of cells could be examined. This possibility is, however, of theoretical rather than of practical interest to the present investigation.

D. Bridges without fragments. — In inbred material of intersexes of *M. rubrum* originating from Konga in the province of Scania (cf. LÖVE, 1942 b), bridges without detectable fragments occurred in the low frequency of 1—2 % in three individuals in I_2 and I_3 (Figs. 25—26). It may be suggested that this phenomenon is due to some kind of chromatid reunion (McCLINTOC, 1941; DARLINGTON and UPCOTT, 1941; LEVAN, 1942). It will be more closely studied in a later paper on the cytological behaviour of this intersexual family.

E. Other irregularities. — In some plants non-conjunction of one pair of autosomes was met with in some different but very low frequencies.

In one progeny of *M. rubrum* (*M* 011 Lund \times *M* 0100 Mellerud) the XY pair was found as univalents at metaphase I in a large number of cells (1—76 %) in six out of eight brother individuals (Fig. 30). As, however, the sex chromosomes were found one on each side of the plate in all these cases, and in all cells studied at diakinesis they were found as a bivalent, this phenomenon is very possibly due not to non-



Figs. 25—34. Different irregularities at meiosis. — Figs. 25—26, bridges without fragments after inbreeding; Fig. 27, an accessory plate; Figs. 28—29, non-disjunction; Fig. 30, precocious separation of sex chromosomes; Figs. 31—32, lagging univalents at anaphase I; Fig. 33, univalents at metaphase I; Fig. 34, dyads in *M 0641*. — Magnification of Fig. 34 \times ca. 1000, the other \times ca. 1800.

conjunction but rather to an unusually high degree of precocious separation or desynapsis. Precocious separation of the sex chromosomes is met with in a much lower degree in other individuals, where the sex chromosomes are found to go to the poles somewhat earlier than the autosomes. The same phenomenon has been observed among higher plants in *Melandrium* by BLACKBURN (1924) and HEITZ (1925 a, b), and in *Rumex angiocarpus* by Á. LÖVE (1943). Precocity of the sex chromosomes seems to be rather frequent among lower plants (cf. BĚLAŘ, 1929; DARLINGTON, 1937; GEITLER, 1938).

Non-disjunction of autosomes and sex chromosomes was met with in the population plants of *M. album* examined by HEITZ (1925 a, b). In my material of *M. album*, *M. rubrum* and their hybrid offspring no absolutely certain case of non-disjunction of autosomes was observed, although some pair of autosomes was seen to form an accessory plate in a few cases (Fig. 27). In one of the otherwise regular population plants of *M. rubrum* from Svalöv (*M 0119*) such plates occurred in 6 out of the 200 cells analysed (3%), but in no cell out of the 1000 or so anaphase I cells examined was the distribution observed to be other than normal, viz. 12 : 12. In two cells of another plant of *M. rubrum*, *M 0699* (*M 01 Lund* \times *M 010 Lund*) the sex chromosomes were found in the neighbourhood of one of the poles, either as a result of non-

disjunction or as an accessory plate (Figs. 28—29). In some cells of plant *M 0699* tripolar spindles were observed. This has previously been noted by HEITZ (1925 a, b) in *M. album*.

Two univalents at metaphase I (Fig. 33), the lagging of univalents (Fig. 31—32) or difficulties in the separation of one or two bivalents at anaphase I were observed in some cells in a small number of plants. As no cell at late anaphase I nor at metaphase II in these plants was found to contain any other number of chromosomes than $n=12$, this phenomenon probably has very little bearing on the problem of sterility. These irregularities were relatively frequently observed in plants heterozygous for inversions, and when no bridges were observed it is very possible that these minor disturbances at meiosis may be due to heterozygosity for some minor chromosomal irregularities.

In one male plant, *M 0641*, produced as a hybrid between a female *M. rubrum* from Lund and a male *M. album* × *rubrum* hybrid after a cross Östersund × Östersund, dyads were formed immediately after the first division (Fig. 34). Except for the occurrence of a bridge with a small fragment in 2 % of the cells at anaphase I, the division was completely regular. The dyads were formed in 85 % of the cells examined. The second division was mostly regular, but in a few cells no wall was formed in one of the dyads, resulting in a triad instead of a tetrad in 0.5 % of the cells examined. This phenomenon is certainly not a fixation artefact, as it was found in all the preparations of the plant, both in smear and permanent fixations. As it was also observed with practically the same frequency in preparations from different times it might be suggested that this phenomenon is due to some genically controlled physiological abnormality.

Some kind of so-called »cytomixis» (cf. VAARAMA, 1941) was observed in a few cells in some plants of *M. album* and *M. rubrum* in 1942, though not in 1943. It is regarded therefore as a result of some external disturbances and not listed in Table 18. In one individual, however, a *M. rubrum* hybrid (*M 0698*) between the female *M 01* from Lund and the male *M 010* from the same population, cytomixis was observed with as high a frequency as 15 % of the cells examined at diakinesis and metaphase I in 1942 and on almost the same scale in 1943. As the same frequency of the phenomenon was observed in different fixations from different periods, the cytomixis in this individual is not to be regarded as a fixation artefact nor as a result of some external disturbances, but whether it is genically caused or not is of minor interest to the present investigation.

F. **Chiasma frequency.** — The chiasma frequency was analysed in almost all the plants studied at metaphase I, with the results given in Table 12. In order to control possible differences between population plants and hybrids as well as between plants with regular and disturbed meiosis, Table 12 has been divided into a number of groups. The chiasma frequency of each plant studied is given in Table 18 (p. 180, etc.) in connection with the studies of the pollen sterility of the material.

Table 12. Chiasma frequency in *Melandrium*.

Strain	Meiosis	Offspring	x-ta per cell	x-ta per chromosome	Number of individuals	
<i>M. album</i> ...	Regular	Population	14.74 ± 0.15	0.614 ± 0.006	10	
	» ...	Hybrids	14.51 ± 0.21	0.604 ± 0.009	7	
	Inversions	Pop. + hybr.	14.62 ± 0.06	0.609 ± 0.002	12	
	Total (Mean).....		14.62 ± 0.03	0.609 ± 0.001	29	
<i>M. rubrum</i> ...	Regular	Population	13.94 ± 0.05	0.581 ± 0.002	20	
	» ...	Hybrids	13.94 ± 0.03	0.581 ± 0.001	43	
	Inversions	Population	14.94 ± 0.06	0.617 ± 0.003	8	
	» ...	Hybrids	14.37 ± 0.05	0.599 ± 0.002	23	
	» ...	Other irreg.	Pop. + hybr.	13.94 ± 0.05	0.581 ± 0.002	9
	Total (Mean).....		14.30 ± 0.02	0.596 ± 0.001	103	
<i>F</i> ₁	Regular	Hybrids	13.83 ± 0.07	0.573 ± 0.003	12	
	»	Inversions	»	14.04 ± 0.06	0.585 ± 0.003	11
	»	Other irreg.	»	12.37 ± 0.09	0.515 ± 0.004	1
	Total (Mean).....		13.41 ± 0.04	0.559 ± 0.002	24	
<i>F</i> ₁ × <i>F</i> ₁	Regular	Hybrids	14.10 ± 0.06	0.586 ± 0.003	10	
	»	Irregular	»	14.11 ± 0.07	0.586 ± 0.003	7
	Total (Mean).....		14.11 ± 0.05	0.586 ± 0.002	17	
<i>F</i> ₁ × <i>album</i>	Regular	Hybrids	13.94 ± 0.05	0.581 ± 0.002	12	
	»	Irregular	»	14.07 ± 0.07	0.585 ± 0.003	8
	Total (Mean).....		14.00 ± 0.04	0.583 ± 0.002	20	
<i>F</i> ₁ × <i>rubrum</i>	Regular	Hybrids	13.71 ± 0.06	0.571 ± 0.003	9	
	»	Irregular	»	13.77 ± 0.06	0.573 ± 0.003	10
	Total (Mean).....		13.74 ± 0.04	0.572 ± 0.002	19	
Aggregate (Mean)			14.06 ± 0.01	0.586 ± 0.001	212	

The chiasma frequency of *M. album* is higher than that of *M. rubrum* in the present material. According to Table 18 (p. 180, etc.), however, the variation within both the strains is relatively large, and in some of the categories of *M. rubrum* (Table 12) the chiasma frequency

is even higher than in the corresponding categories of *M. album*. The frequency of chiasmata is somewhat lower in the intraspecific hybrids than in the population plants, and in the interspecific hybrids it is somewhat inferior to that of the intraspecific ones.

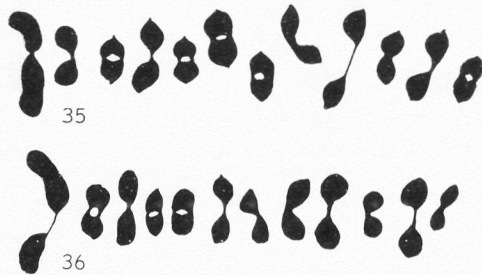
The results given in Table 12 seem to indicate that the inversion heterozy-

gotes of *M. rubrum* and the F_1 have somewhat higher frequency of chiasmata than that of the corresponding material without meiotic irregularities. Whether this phenomenon is due to a mere coincidence or is caused by some genetical agents is uncertain, although the differences seem to be of some statistical significance.

The chiasmata were always found to be completely terminalized at late diakinesis and metaphase I, as is also reported by BLACKBURN (1924) and WESTERGAARD (1940). (See Figs. 35—36.)

C. Summing up. — It is evident from the results of the studies of the cytology of *Melandrium album*, *M. rubrum* and their hybrid offspring that these strains show practically the same cytological behaviour. Their somatic chromosome number is the same and no differences in the morphological type of the somatic chromosomes could be observed.

At meiosis about 40 % of the individuals of the pure species and 46 % of the interspecific hybrids show meiotic irregularities. The differences between the pure strains and their hybrid offspring are, however, not of any statistical importance, as the intraspecific hybrids of *M. album* show a higher frequency of disturbances (58.8 %) than, e.g., *M. album* × *rubrum* F_1 (50.0 %). The most frequent irregularities are inversion bridges, but they are only observed with a low frequency in each individual. Inversion bridges are not any more frequent in the interspecific hybrid offspring than in the pure species. Segmental interchange of small segments is observed in two population plants of *M. rubrum* only, but no evidence of the occurrence of such interchanges in the hybrids is found in the present material. In inbred material of *M. rubrum* intersexes bridges without fragments, possibly the result of chromatid reunion, are observed. Other irregularities such as univalents,



Figs. 35—36. Metaphase I chromosomes drawn separately. — Fig. 35, *M. album*; Fig. 36, *M. rubrum*. — Magnification × ca. 1800.

laggings at anaphase I, non-disjunction, cytomixis etc. have been observed in *M. rubrum* and the interspecific hybrids with almost the same frequency.

The chiasma frequency of *M. album* is possibly somewhat higher than that of *M. rubrum*, and in both the intra- and interspecific hybrids it is inferior to that of the population plants.

None of the cytological differences between the present material of *M. album* and *M. rubrum* are greater than those observed by a number of previous workers studying the differences between two varieties of the same species (cf. SHARP, 1934, DARLINGTON, 1937). They do not indicate the occurrence of a cytological isolation barrier between the two strains.

VI. Pollen sterility.

1. Introduction.

In earlier botanical literature the sterility phenomena were often divided into two categories, intra- and interspecific sterility. Later researches made on the basis of modern scientific cytogenetics have shown, however, that both these groups of sterility are caused by practically the same agents, though with differences in quantity.

A sterility barrier between different species may be caused by, e.g. differences in chromosome number, but a sterility barrier is also found between a large number of species with the same chromosome number. As the species studied in the present paper are found to have the same diploid chromosome number only the latter category will be referred to here in detail.

The sterility barrier between two species with the same chromosome number may be complete, i.e. no hybrids between the species are obtained. In most cases, however, a few hybrid seeds are obtainable, but then the F_1 plants are found to be almost completely sterile and are incapable of giving rise to any progeny (HOLLINGSHEAD, 1930; DERMEN, 1931; McCRAY, 1933; SAX, 1931, etc., cf. SHARP, 1934; DARLINGTON, 1937; DOBZHANSKY, 1937); or else they are very sterile and give rise to a few F_2 individuals which are found to be considerably less viable than the parents, owing to the meiotic and genetic irregularities in the F_1 plants. No clear line of demarcation can be drawn between this state and the partial sterility met with in some species, but if a number of combinations are tried, sterility and subsequent

decreased viability of the hybrids will be found in *all* combinations between two species though only in some combinations between races of the same species. In the latter case, moreover, no decreased viability will be observed in at least the majority of the F_2 progenies. Further, the degree of sterility is for the most part considerably higher in inter- than in intraspecific combinations (cf. TURRILL, 1940; DARLINGTON, 1940; DOBZHANSKY, 1937). According to some taxonomists (cf. MURBECK, 1943) partial sterility should be considered as intraspecific, complete or almost complete sterility as interspecific.

As all kinds of sterility may be classed under two groups, according to whether it affects the haplophase or the diplophase, no essential differences are found between intra- and interspecific sterility. Haplontic sterility »is caused by the genotypical constitution of the haplont, which is a function of the reduction division» (MÜNTZING, 1930, p. 315). Diplontic sterility, on the other hand, is »caused by an absolute or partial lethality of the diplophase». (MÜNTZING, l.c.).

According to the causes of sterility these two head groups may be further divided into some subgroups. All sterility may be caused by internal (genetical or plasmatic), or external (physiological) disturbances. The latter category is met with only in the diplontic group and is caused by, e.g., differences in nourishment, supply of water, temperature etc. Concerning the former group it may conveniently be separated into three, chromosomal and genic sterility (DOBZHANSKY, 1937; Å. LÖVE, 1943) as well as plasmatic sterility, which latter is really only an internally caused type of physiological sterility. As all chromosomal disturbances may be regarded as genical and as a majority of so-called genical disturbances are really due to chromosomal disturbances, it is impossible to draw an exact line of demarcation between these two categories. In the present paper, however, a practical boundary-line will be drawn in that the term *chromosomal sterility* is used as an indication of *sterility caused by meiotic disturbances resulting in easily observable cytological phenomena*, such as bridges at anaphase, amphibivalents at metaphase, univalents, differences in the number of chromosomes in both plates etc. The term *genic sterility* includes *sterility caused by minor not easily observable chromosomal disturbances* (duplications, deletions, small inversions, small segmental interchanges, etc.) *as well as by genes*, although the present writer is not inclined to draw a distinct line between genes and chromosomal rearrangements. The present classification is first and foremost of a practical nature; consequently the category of chromosomal sterility

will include only sterility obviously caused by directly observable meiotic disturbances.

Haplontic chromosomal sterility, i.e. the occurrence of a clear correlation between meiotic irregularities and sterility of pollen grains, is observed within a number of Angiosperms. Hitherto diplontic chromosomal sterility has certainly been proved to occur only in *Notonia grandiflora* studied by GANESAN (1939) and in the species of *Rumex* subg. *Acetosella* examined by Á. LÖVE (1943). The latter category is assumed to be the most frequent one in animals.

In a review of the sterility phenomena MÜNTZING (1939) showed that partial pollen sterility is considerably more frequent in allogamous than in autogamous plants. This fact was suggested to be due mainly to heterozygosity for structural chromosomal differences which, theoretically, may be expected to be more frequent in the allogamous than in the autogamous species. One of the allogamous strains studied by MÜNTZING (l.c.) was the dioecious *Melandrium rubrum*, which was found to have more than 10 % sterile pollen in 66.7 % of the 57 plants studied. The mean fertility was 82.0 % filled grains. These results were confirmed by the preliminary results obtained by the present writer (LÖVE, 1940), who studied the pollen fertility of 77 male plants of *M. rubrum* and found more than 10 % sterility in 67.5 % of the plants and a mean fertility of 80.6 % of filled grains. Moreover the first results obtained by the present writer (LÖVE, l.c.) seemed to confirm the hypothesis set forth by MÜNTZING (l.c.) concerning the causes of the sterility, as inversion bridges and other meiotic irregularities were found to occur in the partially sterile plants. Although no detailed statistical analyses were made of the correlation between the occurrence of meiotic irregularities and pollen sterility, the writer suggested that the hypothesis of MÜNTZING (l.c.) was correct in respect of *Melandrium*. The high frequency of partially sterile plants was assumed to be caused by a high frequency of different kinds of meiotic irregularities. Or, using the terminology given above, the pollen sterility of *M. rubrum* would mainly come in the haplontic chromosomal category.

This preliminary interpretation was, however, not very well supported experimentally. In the same year WESTERGAARD (1940) showed that the pollen of autotriploid males of *M. album* was morphologically fairly good, indicating the occurrence of diplontic chromosomal sterility. This disproportion between the results of the present writer in *M. rubrum* and those of WESTERGAARD in *M. album* neces-

sitated a thorough investigation of the real nature of the intraspecific sterility of *Melandrium*.

As previous authors studying the fertility of interspecific *Melandrium* hybrids have stated that the morphological fertility of the pollen of the males as well as the seed-harvest of the females is surprisingly good in the F_1 offspring (GÄRTNER, 1849; GODRON, 1866; FOCKE, 1881; SHULL, 1912 and previously; BLACKBURN, 1924; CORRENS, 1927 and previously; DE VRIES, 1903; WINGE, 1927, 1931, 1937, 1938 a; ÅKERLUND, 1933; WARMKE and BLAKESLEE, 1940) the fertility of the present material has been scrutinized in different ways. Firstly, the morphological pollen fertility of population plants and intraspecific hybrids has been investigated and compared with that of the interspecific hybrids. Secondly, variations in the fertility of the same individuals have been studied. Thirdly, the significance of meiotic irregularities for pollen sterility has been examined in order to ascertain the occurrence of haplontic and diplontic sterility in the pure strains and their hybrid offspring. Finally, the germination of the pollen of some individuals of the pure strains as well as their hybrids has been studied in order to ascertain whether there are any differences in the germination percentage between intra- and interspecific hybrids of *Melandrium*. The results of these investigations are given in the following pages.

2. The morphological pollen fertility.

The morphological pollen fertility of a number of male individuals of population plants and hybrids of and between *M. album* and *M. rubrum* has been determined in acetocarmine-glycerine. At least 200 pollen grains were studied in each individual, but frequently about 1000 grains were examined. In Table 13 all data, except those obtained from the inbred intersexual strain from Konga, which will be discussed separately below, are included. The results given in Table 13 show that the pollen fertility of *M. album* and *M. rubrum* population plants cultivated by the present writer is inferior to that reported previously by MÜNTZING (1939), LÖVE (1940) and WESTERGAARD (1940). According to the above-mentioned papers of MÜNTZING and LÖVE, the fertility of *M. rubrum* was found to be 82.0 % and 80.6 % respectively and in 66.7 % and 67.5 % of the material less than 90 % morphologically good pollen were counted. In 5 diploid plants of *M. album* studied by WESTERGAARD (l.c.) he found 96.2 % morphologically good pollen, but no reports are given as to the variation between

Table 13. Pollen fertility in *Melandrium*.

	0 5 10 15 20 25 30 35 40 45 50 55 60 65 70 75 80 85 90 95 100														n	M ± m	No. of plants inferior to 90 %	% sterile plants						
<i>M. album</i>																								
population	—	—	1	—	1	1	—	—	—	4	3	2	6	1	5	9	15	9	6	3	66	74.2 ± 2.1	57	86.4
hybrids ...	—	—	—	—	—	—	—	1	2	2	2	2	3	4	3	7	10	6	1	—	43	72.0 ± 2.2	42	97.7
<i>M. rubrum</i>																								
population	—	1	—	—	2	—	—	1	2	3	14	17	16	11	28	31	51	53	35	10	275	78.0 ± 1.7	230	83.6
hybrids ...	1	—	—	1	2	4	4	1	3	5	6	5	2	5	10	14	33	18	5	—	119	70.2 ± 1.8	114	95.8
<i>M. a</i> × <i>r</i>																								
<i>F</i> ₁	—	—	—	—	—	—	—	—	3	4	5	4	2	6	4	6	16	20	6	—	76	74.7 ± 2.1	70	92.1
<i>F</i> ₂	—	—	—	—	—	—	1	1	—	7	7	9	13	5	9	29	19	14	5	—	119	72.2 ± 1.6	114	95.8

Table 14. Pollen fertility of the same *M. rubrum* males in different years.

Year	45	50	55	60	65	70	75	80	85	90	95	100	n	M ± m
1941.....	1	4	—	1	1	—	5	5	11	6	6	6	40	82.25 ± 2.24
1942.....	—	2	3	1	1	6	3	7	8	8	1	40	79.75 ± 1.95	
1943.....	—	3	—	2	—	2	4	7	15	6	1	40	84.50 ± 1.35	

the different plants. The 275 population plants of *M. rubrum* listed in Table 13 were found to have a mean morphological fertility of 78.0 % good grains, and as many as 83.6 % of the plants showed a lower fertility than 90 % of filled grains. In the 66 population plants of *M. album* the corresponding values were 74.2 % of filled grains and 86.4 % of plants with more than 10 % sterile pollen. The fertility of the *F*₁ hybrids of *M. album* and *M. rubrum* is somewhat reduced, as the mean value for the 43 *M. album* *F*₁ individuals investigated was 72.0 % of filled grains, and 97.7 % of the plants showed fertility lower than 90 % of filled grains, while the same values for the 119 *M. rubrum* *F*₁ plants were 70.2 % fertility and 95.8 % of the plants were partially sterile.

The 76 *F*₁ plants of the cross *M. album* × *rubrum* showed that their morphological pollen fertility was practically the same as that of the population plants, thus higher than the fertility of the *F*₁ offspring of the pure species themselves. The mean value calculated was 74.7 % filled grains, and 92.1 % of the individuals showed fertility lower than 90 % filled grains. In 119 *F*₂ plants of the interspecific cross the same values were 72.2 % and 95.8 % respectively, i.e. practically the same degree of partial sterility as in the other hybrids.

It is worth while calling attention here to the fact that, although the material included in Table 13 is fairly comprehensive, the numbers given are only the first count from every individual. Since not all the individuals were investigated at the same period, it might possibly have

been better to give a mean value of more than one examination of every individual, but as only a part of the material could be studied more than once the present writer considered it to be most convenient to use only the value obtained immediately after the first flowering in spring time of each individual for this calculation. One thing, however, is very clear from Table 13. *The morphological pollen fertility of the species hybrid is not inferior to that of the pure species or their intraspecific hybrids*, although a fairly high degree of partial pollen sterility is characteristic of all the material.

However, in the material studied it was observed more than once that the average values may vary a good deal under different periods and years. But no difference in fertility between flowers on different branches of the plant have ever been observed at the same time. Some individuals of the pure strains and hybrids have been tested for this purpose. Similar differences, which are quite possibly due to differences in the nourishment of the flowers, have been observed in some other material (LIDFORSS, 1905, in *Rubus*; WANSCHER, 1941, in *Prunus persica*; MÜNTZING and PRAKKEN, 1941, in *Secale*), but they are probably not detectable in normal plants under normal conditions (cf. MÜNTZING, 1930, in *Galeopsis*; Å. LÖVE, 1943, in *Rumex* subg. *Acetosella*; and others).

Some data from plants investigated for more than one year will be found given separately in Table 18 (p. 180, etc.) showing the values for each of the individuals cytologically examined, but the fertility values of 40 male individuals of *M. rubrum* examined every year from 1941 to 1943 are given in Table 14.

The mean values for 1941 and 1942 give $t=0.842$, $0.5 > P > 0.4$; 1942 : 1943 give $t=2.000$, $P=0.05^*$ and 1941 : 1943 give $t=0.860$, $0.4 > P > 0.3$. Thus, the morphological fertility of the pollen grains of these 40 individuals was fairly considerably reduced in 1942, compared with 1941 and 1943. This phenomenon cannot be due to the age of the plants, as observed by MÜNTZING (1930) in the annual strains of *Galeopsis*, but here the values of 1941 and 1943 were found during normal humid weather and the 1942 values were counted after an extremely dry and hot spring season. It is to be assumed therefore that the differences observed are due to differences in the supply of water or in the nourishment of the plants, i.e. this variation in pollen fertility observed at different periods in *Melandrium* is presumably to be classified as a diplontic physiological (extragenic) sterility.

In view of the somewhat high degree of modifiability of the pollen

fertility mentioned above it might be suggested that, although the hybrids show almost the same degree of fertility as the pure species, it could be due to a mere coincidence. It is not unreasonable to assume that considerably more morphologically good grains of the hybrids than of the pure species might be unable to germinate. It was, therefore, necessary to experiment on the germination of the pollen grains from different individuals.

3. Pollen germination experiments.

All the pollen germination experiments described below were carried out in the summer of 1943. In order to obtain a germination as uniform and rapid as possible, rather extensive preliminary experiments were made, and all the methods employed by Á. LÖVE (1943) on *Rumex* subg. *Acetosella* were tried with my material of *Melandrium*. The most useful method was a germination on a very thin substratum of 1.5 % agar and 1.5—1.6 *n* solution of saccharose on an object-glass in a moist chamber (cf. KUHN, 1937; Á. LÖVE, 1943). The pollen germinated mostly within 15 minutes at temperatures between 15 and 20° C and formed long and slender tubes, which never burst during the first hours of germination.

As it is somewhat difficult to ascertain exactly whether a pollen grain is filled or not when it is not fixed in acetocarmine, the author counted the germination frequency of all the grains, the morphologically bad ones included. Thus, the values obtained in the germination experiments should correspond completely to the values obtained in acetocarmine, provided the completely fertile grains are morphologically good.

The values of morphologically good pollen given in Tables 15—17 were obtained at the time of the germination experiments. The number of examined pollen grains (*n*) refers to the germination experiment but not to the examination of the percentage of morphologically filled grains.

The results of the germination experiments are given in Tables 15—17. In all the experiments it was observed that no morphologically bad grains germinated, but in a few individuals with morphologically inferior grains only a few of the good grains germinated. *Practically no differences between the pure strains and their intra- and interspecific hybrids were observed, indicating that the morphologically good grains are functionally as good in the hybrids as in the parents.* The germina-

Table 15. Pollen germination of *Melandrium rubrum*.

Plant no.	% morphol. good pollen	% germinating pollen	n	% filled pollen: % germinating pollen
Population plants:				
<i>M 010</i>	85—90	87	151	1.0
<i>M 046</i>	60—65	53	68	1.2
<i>M 054</i>	85—90	54	156	1.6
<i>M 066</i>	70—75	64	78	1.1
<i>M 0110</i>	75—80	68	197	1.1
<i>M 0119</i>	80—85	73	100	1.1
<i>M 0133</i>	85—90	88	200	1.0
<i>M 0152</i>	60—65	64	111	1.0
<i>M 0171</i>	85—90	90	142	1.0
<i>M 0198</i>	50—55	41	100	1.3
Hybrids:				
<i>M 0648</i>	90—95	94	100	1.0
<i>M 0660</i>	75—80	63	200	1.2
<i>M 0680</i>	45—50	34	115	1.4
<i>M 0695</i>	80—85	84	100	1.0
<i>M 0698</i>	80—85	73	100	1.1
<i>M 0699</i>	75—80	69	100	1.1
<i>M 0702</i>	45—50	39	200	1.2
<i>M 0710</i>	55—60	51	110	1.1
<i>M 0716</i>	80—85	83	200	1.0
<i>M 0720</i>	85—90	64	100	1.4
<i>M 0725</i>	75—80	59	97	1.3
<i>M 0730</i>	80—85	64	133	1.3
<i>M 0736</i>	0—5	5	250	1.0
Mean _{popul.}	76 %	68.2	1303	1.11
Mean _{hybrids}	69 %	60.2	1522	1.15

tion energy was practically the same in all the individuals, as long and well-formed pollen tubes were formed after almost the same lapse of time. In the individuals with a relatively high frequency of non-functional grains, however, only part of the grains were found to germinate as rapidly as in the relatively fertile individuals; moreover the tubes were shorter after the same interval of time.

As the triploid males of *M. album* studied by WESTERGAARD (1940) were found to have the unexpected high fertility of 88.4 % filled pollen grains and practically the same high degree of fertility was observed in the autotriploid material obtained from the colchicine-tetraploids of *M. rubrum* produced by the present writer, it was particularly interesting to control the germination of pollen of triploids and tetraploids. The pollen of the autotriploid plant *M 01034* was found to be 85—90 % fertile and the germination percentage was 75.6 % (123 pollen grains examined), while the autotetraploids (with *XXXY*, second generation)

Table 16. Pollen germination of *Melandrium album*.

Plant no.	% morphol. good pollen	% germinating pollen	n	% filled pollen : % germinating pollen
Population plants:				
<i>M 087</i>	85—90	90	146	1.0
<i>M 0281</i>	95—100	96	200	1.0
<i>M 0287</i>	50—55	43	100	1.2
<i>M 0525</i>	90—95	87	100	1.1
<i>M 0534</i>	70—75	63	200	1.2
<i>M 0536</i>	75—80	79	100	1.0
<i>M 01404</i>	80—85	77	100	1.1
<i>M 01424</i>	25—30	15	99	1.8
<i>M 01428</i>	50—55	39	105	1.3
<i>M 01453</i>	60—65	57	100	1.1
Hybrids:				
<i>M 0540</i>	80—85	76	200	1.1
<i>M 0541</i>	45—50	50	100	1.0
<i>M 0547</i>	80—85	79	100	1.0
<i>M 0548</i>	75—80	76	100	1.0
<i>M 0584</i>	65—70	53	200	1.3
<i>M 0589</i>	45—50	42	100	1.1
<i>M 0593</i>	85—90	88	200	1.0
Mean _{popul.}	65 %	64.6	1250	1.01
Mean _{hybrids}	70 %	66.3	1000	1.06

M 01035 with 75—80 % and *M 01037* with 80—85 % filled grains showed the germination percentages 65.4 % (113 grains studied) and 70.2 % (131 grains studied) respectively. Thus, the great majority of the filled grains of the triploids and tetraploids are functionally good, i.e., the chromosomal sterility of the triploid individuals is probably of the diplontic type, although it is not improbable that at least a part of the pollen sterility is due to chromosomal sterility of the haplontic type in the same individuals.

It may perhaps be objected in regard to the observations on the functional fertility of the pollen grains of the *M. album* × *rubrum* hybrids that it is not absolutely certain that all the germinating pollen grains really are functionally good and able to fertilize the ovules. Owing to technical difficulties it is not possible to control the correctness of such an objection, but as no unexpected displacements in the segregations in the material of the present and previous writers were observed, and in view of the fact that practically all the ovules are found to form seeds in the female F_1 individuals, it is to be assumed that practically all the germinating pollen grains will actually be able to fertilize the ovules.

Table 17. Pollen germination of *Melandrium album* × *rubrum*.

Plant no.	% morphol. good pollen	% germinating pollen	n	% filled pollen : % germinating pollen
<i>F</i> ₁ :				
<i>M</i> 0595	80—85	76	100	1.1
<i>M</i> 0599	85—90	88	100	1.0
<i>M</i> 0600	85—90	83	100	1.1
<i>M</i> 0601	55—60	49	100	1.2
<i>M</i> 0607	85—90	86	200	1.0
<i>M</i> 01368	60—65	54	100	1.2
<i>M</i> 01376	50—55	54	200	1.0
<i>M</i> 01378	80—85	83	100	1.0
<i>M</i> 01379	75—80	74	100	1.0
<i>M</i> 01382	40—45	32	100	1.3
<i>F</i> ₂ :				
<i>M</i> 01226	60—65	52	100	1.2
<i>M</i> 01231	80—85	83	100	1.0
<i>M</i> 01232	80—85	79	100	1.0
<i>M</i> 01234	75—80	68	100	1.1
<i>M</i> 01235	65—70	65	100	1.0
<i>M</i> 01236	60—65	55	100	1.1
<i>F</i> ₁ × <i>album</i> :				
<i>M</i> 01208	75—80	78	100	1.0
<i>M</i> 01215	50—55	47	100	1.1
<i>M</i> 01219	70—75	67	100	1.1
<i>M</i> 01220	75—80	73	100	1.1
<i>M</i> 01314	80—85	77	100	1.1
<i>M</i> 01326	60—65	63	100	1.0
<i>F</i> ₁ × <i>rubrum</i> :				
<i>M</i> 01246	80—85	82	100	1.0
<i>M</i> 01248	50—55	47	100	1.1
<i>M</i> 01254	70—75	71	100	1.0
Mean <i>F</i> ₁	72 %	67.9	1200	1.06
Mean <i>F</i> ₂	72 %	67.0	600	1.07
Mean <i>F</i> ₁ × <i>album</i>	70 %	67.5	600	1.04
Mean <i>F</i> ₁ × <i>rubrum</i>	69 %	66.7	300	1.03

4. Pollen sterility and meiotic irregularities.

According to the hypothesis set forth by MÜNTZING (1939) and LÖVE (1940) the high degree of partial pollen sterility in *Melandrium* is caused by a high frequency of meiotic irregularities, i.e. the pollen sterility is mainly of a haplontic chromosomal nature, as is very frequently observed in Angiosperms. The only method of ascertaining the correctness of this assumption is to compare the degree of pollen fertility and the frequency of meiotic irregularities in each individual.

Table 18. Meiotic behaviour and pollen fertility in *Melandrium*.

A. Plants with regular meiosis.

Strain	Field No.		Pollen fertility			Chiasma frequency	
			1941	1942	1943		
<i>M. album</i>	M 0525	population	—	70—75	90—95	14.57	
	M 0536	»	—	75—80	75—80	15.53	
	M 0539	»	—	65—70	75—80	13.07	
	M 01404	»	—	—	80—85	14.43	
	M 01424	»	—	—	25—30	15.00	
	M 01427	»	—	—	80—85	15.97	
	M 01428	»	—	—	50—55	14.57	
	M 01443	»	—	—	85—90	14.80	
	M 01444	»	—	—	20—25	15.37	
	M 01524	»	—	—	45—50	14.07	
	M 0542	M 099 × M 087	—	55—60	60—65	15.37	
	M 0544	»	—	60—65	80—85	15.00	
	M 0545	»	—	—	75—80	15.03	
	M 0547	»	—	85—90	80—85	14.00	
	M 0548	»	—	75—80	75—80	14.33	
	M 0589	»	—	40—45	45—50	13.17	
	M 0593	»	—	85—90	85—90	14.70	
	<i>M. rubrum</i>	M 070	population	—	85—90	—	14.13
		M 084	»	—	85—90	—	14.10
		M 0109	»	80—85	80—85	—	16.60
M 0110		»	85—90	80—85	75—80	14.27	
M 0119		»	80—85	75—80	80—85	12.10	
M 0130		»	90—95	75—80	75—80	12.77	
M 0133		»	85—90	90—95	85—90	13.89	
M 0141		»	80—85	80—85	—	12.37	
M 0146		»	75—80	75—80	—	13.80	
M 0168		»	75—80	80—85	80—85	14.23	
M 0170		»	65—70	85—90	85—90	—	
M 0171		»	95—100	95—100	85—90	14.87	
M 0195		»	80—85	70—75	—	14.83	
M 0198		»	50—55	90—95	50—55	—	
M 0199		»	90—95	80—85	90—95	12.00	
M 0200		»	95—100	80—85	75—80	14.20	
M 0205		»	70—75	60—65	—	14.07	
M 0210		»	75—80	65—70	70—75	13.13	
M 0212		»	95—100	80—85	85—90	14.07	
M 0219		»	90—95	85—90	80—85	14.20	
M 0224		»	85—90	70—75	90—95	15.13	
M 0225		»	85—90	90—95	85—90	14.00	
M 0654		M 04 × M 086	—	75—80	80—85	12.20	
M 0656		»	—	50—55	50—55	13.73	
M 0676		M 085 × M 02	—	80—85	15—20	14.10	
M 0680		»	—	75—80	45—50	13.30	
M 0699		M 01 × M 010	—	80—85	75—80	13.37	
M 0700		»	—	85—90	65—70	—	
M 0701		»	—	70—75	80—85	13.80	
M 0702		»	—	60—65	45—50	15.00	
M 0704		»	—	70—75	—	12.87	
M 0705		»	—	80—85	80—85	13.17	
M 0709		»	—	85—90	65—70	13.00	

Table 18. A. (continued).

Strain	Field No.		Pollen fertility			Chiasma frequency	
			1941	1942	1943		
<i>M. rubrum</i>	M 0710	M 01 × M 010	—	55—60	55—60	15.10	
	M 0711	M 01 × M 086	—	65—70	70—75	—	
	M 0730	M 039 × M 053	—	75—80	80—85	13.00	
	M 0734	M 075 × M 02	—	30—35	—	14.13	
	M 0739	»	—	45—50	50—55	14.27	
	M 0772	M 083 × free poll.	—	0—5	85—90	13.47	
	M 0775	»	—	75—80	75—80	14.20	
	M 0776	»	—	35—40	40—45	14.27	
	M 0779	»	—	30—35	—	14.70	
	M 0782	»	—	50—55	—	13.63	
	M 0784	»	—	90—95	85—90	13.70	
	M 0789	»	—	10—15	15—20	12.30	
	M 0801	»	—	50—55	80—85	15.77	
	M 0802	»	—	35—40	—	13.73	
	M 0808	M 062 × free poll.	—	45—50	—	14.47	
	M 0809	»	—	80—85	85—90	16.63	
	M 0813	»	—	70—75	80—85	12.90	
	M 0816	»	—	80—85	85—90	14.77	
	M 0819	»	—	50—55	80—85	14.43	
	M 0821	»	—	60—65	65—70	14.43	
	M 0822	»	—	40—45	45—50	12.90	
	M 0828	»	—	50—55	—	14.87	
	M 0834	»	—	55—60	50—55	14.93	
	M 0837	»	—	65—70	—	13.27	
	M 0838	»	—	30—35	35—40	13.23	
	M 0841	»	—	80—85	80—85	14.47	
	M 0842	»	—	75—80	50—55	14.17	
	M 0843	»	—	75—80	85—90	13.70	
	M 0845	»	—	40—45	40—45	14.47	
	M 0848	»	—	50—55	55—60	13.23	
	M 0851	»	—	15—20	40—45	12.87	
	M 0853	»	—	50—55	50—55	13.40	
	M 0857	»	—	45—50	50—55	14.73	
	M 0859	»	—	85—90	85—90	14.67	
	<i>F₁ album</i> × <i>rubrum</i>	M 0601	M 076 × M 087	—	75—80	55—60	13.10
		M 0607	M 042 × M 087	—	85—90	85—90	12.20
		M 0974	M 076 × M 087	—	—	80—85	14.37
M 0977		»	—	—	80—85	14.07	
M 01191		M 0285 × (04 × 086)	—	—	75—80	12.44	
M 01368		M 0279 × (050 × 050)	—	—	60—65	14.10	
M 01370		»	—	—	70—75	13.03	
M 01374		»	—	—	45—50	15.83	
M 01376		»	—	—	50—55	15.03	
M 01378		»	—	—	80—85	14.44	
M 01749		M 036 × M 0281	—	—	60—65	15.07	
M 01757		»	—	—	55—60	12.27	
<i>F₂ album</i> × <i>rubrum</i>		M 01223	(076 × 087) × (076 × 087)	—	—	90—95	14.37
		M 01231	»	—	—	80—85	14.44
	M 01232	»	—	—	80—85	15.50	
	M 01235	»	—	—	65—70	13.47	

Table 18. A. (continued).

Strain	Field No.		Pollen fertility			Chiasma frequency
			1941	1942	1943	
<i>F</i> ₂ <i>album</i> × <i>rubrum</i>	M 01236	(076 × 087) × (076 × 087)	—	—	60—65	14.90
	M 01299	(042 × 087) × (076 × 087)	—	—	85—90	13.20
	M 01310	»	—	—	70—75	14.27
	M 01846	(076 × 087) × (076 × 087)	—	—	50—55	12.47
	M 01868	(076 × 087) × (042 × 087)	—	—	80—85	13.43
	M 01871	»	—	—	95—100	14.97
<i>F</i> ₁ × <i>album</i>	M 0556	(085 × 087) × 087	—	80—85	80—85	12.90
	M 0559	»	—	75—80	—	12.80
	M 01205	(076 × 087) × 0281	—	—	50—55	15.70
	M 01208	»	—	—	75—80	14.43
	M 01215	»	—	—	50—55	14.33
	M 01216	»	—	—	85—90	13.07
	M 01219	»	—	—	70—75	14.57
	M 01220	»	—	—	75—80	14.37
	M 01314	(076 × 087) × (099 × 087)	—	—	80—85	12.73
	M 01326	»	—	—	60—65	14.50
	M 01773	(076 × 087) × 0281	—	—	50—55	13.83
	M 01791	»	—	—	65—70	14.00
<i>F</i> ₁ × <i>rubrum</i>	M 0610	(085 × 087) × 086	—	75—80	85—90	12.47
	M 0622	09 × (085 × 087)	—	75—80	—	13.80
	M 0624	»	—	60—65	75—80	12.43
	M 0627	»	—	80—85	85—90	13.47
	M 0629	03 × (085 × 087)	—	45—50	60—65	12.97
	M 0646	»	—	75—80	75—80	14.27
	M 01246	(076 × 087) × (04 × 086)	—	—	80—85	14.27
	M 01248	»	—	—	50—55	14.73
	M 01258	»	—	—	35—40	15.00

Table 18. Meiotic behaviour and pollen fertility in *Melandrium*.

B. Plants with meiotic irregularities.

Field No.		Pollen fertility			Chiasma frequency	0/0 bridges+fr.		0/0 univ. at M I	0/0 laggings at A I	Other irregularities 0/0
		1941	1942	1943		A I	A II			
<i>M. album</i>										
M 087	population	80—85	90—95	85—90	17.27	3	0.2	—	—	—
M 0533	»	—	95—100	80—85	15.00	2	—	—	—	—
M 0540	099 × 087	—	75—80	80—85	13.07	0.5	—	—	—	—
M 0541	»	—	45—50	45—50	14.80	0.2	—	—	—	—
M 0546	»	—	70—75	70—75	14.57	0.2	—	—	—	—
M 0549	»	—	80—85	80—85	14.43	0.5	—	—	4	—
M 0584	»	—	35—40	65—70	15.20	—	7	—	—	—
M 0587	»	—	65—70	50—55	14.00	8	9	—	—	—
M 0590	»	—	40—45	70—75	15.00	13	5	—	—	—
M 01259	(099 × 087) × 0281	—	—	80—85	14.33	40	—	—	—	—
M 01264	»	—	—	65—70	14.17	2	—	—	—	—
M 01283	»	—	—	80—85	13.57	25	3	—	—	—
<i>M. rubrum</i>										
M 010	population	—	85—90	85—90	16.80	0.1	1	—	—	—
M 046	»	—	55—60	60—65	14.77	—	1	1	1	—
M 054	»	85—90	70—75	85—90	14.73	1	3	—	1	—
M 066	»	—	70—75	70—75	14.23	1	—	—	—	—
M 086	»	—	70—75	—	14.10	6	12	—	—	—
M 0122	»	45—50	50—55	50—55	—	—	—	—	—	0.6 ¹
M 0134	»	60—65	55—60	60—65	—	—	—	10	—	0.2 ¹
M 0152	»	75—80	55—60	60—65	13.80	0.1	—	—	—	—
M 0156	»	95—100	70—75	85—90	13.09	—	—	0.1	—	—
M 0165	»	90—95	75—80	85—90	15.27	—	0.2	—	—	—
M 0185	»	85—90	85—90	80—85	14.93	—	—	—	—	3 ²
M 0220	»	80—85	50—55	50—55	14.87	—	0.2	—	—	—
M 0659	04 × 080	—	80—85	—	12.97	1	—	—	—	—
M 0660	»	—	80—85	75—80	14.93	1	10	1	—	—
M 0677	085 × 02	—	90—95	80—85	13.13	1	—	—	—	—
M 0698	01 × 010	—	80—85	80—85	13.00	—	—	—	—	15 ³
M 0707	»	—	65—70	—	13.23	—	—	2	2	—
M 0712	01 × 086	—	90—95	75—80	14.80	2	—	9	2	—
M 0714	011 × 0100	—	80—85	80—85	14.20	—	—	—	—	76 ⁴
M 0720	»	—	80—85	85—90	14.27	—	—	—	—	60 ⁴
M 0721	»	—	70—75	70—75	14.23	—	—	—	—	5 ⁴
M 0723	»	—	80—85	85—90	14.30	—	—	—	—	1 ⁴
M 0725	»	—	80—85	75—80	—	—	—	—	—	50 ⁴
M 0726	»	—	75—80	—	14.23	—	—	—	—	1 ⁴
M 0729	011 × 056	—	40—45	40—45	13.13	3	2	—	—	—
M 0736	075 × 02	—	0—5	0—5	14.13	1	5	—	—	—
M 0737	»	—	30—35	75—80	14.77	2	5	—	—	—
M 0738	»	—	30—35	80—85	14.90	—	5	—	—	—
M 0742	081 × 059	—	65—70	—	—	1	—	—	—	—
M 0743	»	—	25—30	20—25	14.33	24	30	—	—	—
M 0746	»	—	55—60	50—55	15.47	4	—	—	25	—
M 0747	»	—	40—45	45—50	14.30	5	2	—	—	—
M 0771	083 × free poll.	—	25—30	35—40	12.23	1	1	—	—	—
M 0781	»	—	10—15	—	13.43	1	—	—	—	—
M 0787	»	—	50—55	45—50	14.13	—	0.2	—	—	—
M 0792	»	—	30—35	—	15.60	1	5	—	—	—
M 0815	062 × free poll.	—	80—85	80—85	15.83	—	5	—	—	—

¹ amphibivalent cf. p. 164.² accessory plate, cf. p. 166.³ cytotoxic.⁴ precocity cf. p. 165.

Table 18. B. (continued).

Field No.		Pollen fertility			Chiasma frequency	0/0 bridges+fr.		0/0 univ. at M I	0/0 laggings at A I	Other irregularities %
		1941	1942	1943		A I	A II			
<i>M. rubrum</i>										
M 0817	062 × free poll.	—	40—45	35—40	13.83	—	2	—	0.5	—
M 0831	»	—	20—25	50—55	13.77	1	1	—	—	—
M 0844	»	—	75—80	75—80	13.47	—	1	—	—	—
M 0846	»	—	90—95	85—90	13.73	2	—	—	—	—
M 0847	»	—	55—60	55—60	15.10	—	2	—	—	—
M 0850	»	—	65—70	60—65	15.43	—	2	—	—	—
M 0855	»	—	50—55	65—70	17.20	—	1	—	—	—
<i>F₁ album × rubrum</i>										
M 0595	076 × 087	—	75—80	80—85	12.37	—	—	10	—	—
M 0599	»	—	80—85	85—90	13.97	—	3	—	—	—
M 0600	»	—	80—85	85—90	14.83	6	—	—	—	—
M 01082	0216 × 0277	—	85—90	80—85	13.07	1	—	1	—	—
M 01091	»	—	—	50—55	14.43	2	1	—	—	—
M 01369	0279 × (050 × 050)	—	—	75—80	12.40	1	—	—	—	—
M 01372	»	—	—	65—70	13.47	1	—	—	—	—
M 01377	»	—	—	45—50	15.70	2	—	—	—	—
M 01379	»	—	—	50—55	14.33	1	—	—	—	—
M 01382	»	—	—	40—45	13.27	3	—	—	—	—
M 01750	036 × 0281	—	—	50—55	14.44	8	1	—	—	—
M 01758	»	—	—	70—75	14.52	2	—	—	—	—
<i>F₂ album × rubrum</i>										
M 0573	(076 × 087) × (076 × 087)	—	—	90—95	15.37	0.5	0.5	—	—	—
M 0581	»	—	—	75—80	14.40	—	5	—	—	—
M 01226	»	—	—	60—65	14.44	—	—	—	10	—
M 01234	»	—	—	75—80	14.50	—	—	7.5	—	—
M 01849	(042 × 087) × (076 × 087)	—	—	85—90	12.80	3	—	—	—	—
M 01854	»	—	—	70—75	13.23	2	1	—	—	—
M 01856	»	—	—	60—65	14.00	5	2	—	0.5	—
<i>F₁ × album</i>										
M 0557	(085 × 087) × 087	—	—	85—90	14.90	40	0.5	—	—	— 1
M 0564	»	—	—	75—80	15.87	45	—	—	—	—
M 0565	»	—	—	75—80	14.17	—	20	—	—	— 2
M 0568	»	—	—	50—55	14.37	2	—	—	—	—
M 01321	(076 × 087) × (099 × 087)	—	—	45—50	12.27	6	—	0.5	—	—
M 01323	»	—	—	30—35	13.37	—	—	0.5	—	—
M 01780	»	—	—	60—65	14.00	3	—	—	—	—
M 01781	»	—	—	75—80	13.57	4	—	—	—	—
<i>F₁ × rubrum</i>										
M 0619	09 × (085 × 087)	—	75—80	70—75	13.10	0.5	—	—	—	—
M 0620	»	—	80—85	80—85	14.67	1	—	—	—	—
M 0630	03 × (085 × 087)	—	55—60	55—60	13.00	4	—	10	—	—
M 0633	»	—	70—75	85—90	13.63	—	—	10	—	—
M 0639	»	—	55—60	70—75	12.27	0.5	—	—	—	—
M 0640	»	—	85—90	75—80	14.00	—	3	—	—	—
M 0641	»	—	65—70	70—75	13.70	2	—	—	—	85 3
M 0642	»	—	50—55	45—50	15.83	—	—	—	5	—
M 0643	»	—	50—55	55—60	13.27	—	—	—	5	—
M 01254	(076 × 087) × (04 × 086)	—	—	70—75	14.27	8	—	—	—	—

¹ 2 br. + 2 fr in 6 0/0 at A I. ² 2 br. in 2 0/0. ³ dyads, cf. p. 167.

All the data obtained of value to this problem in the cytological analyses and in the investigations of the pollen fertility are summarized in Table 18. By a simple comparison of the fertility and the meiotic disturbances it is clear that the pollen fertility is much lower than might be expected from the frequency of meiotic irregularities.

As the frequency of amphibivalents is very low it is practically impossible to ascertain whether these disturbances affect the pollen fertility of the plants. Maybe it is a mere coincidence that the two plants that are heterozygous for segmental interchange, *M 0122* and *M 0134*, show so low a fertility as 45—50 % and 55—65 % of the good pollen grains respectively. These percentages almost tally, however, with the expected 50 % sterility if a genetical non-disjunction of the chromosomes forming the amphibivalent in the few cells observed would result in pollen sterility. Theoretically, the amphibivalent might be composed of four chromosomes denoted, e.g., as *AB*, *CD* and *AC*, *BD*. In most of the cells these chromosomes form the bivalents *AB-BD* and *AC-CD* or *BA-AC* and *BD-DC*. Random disjunction of the two bivalents gives in both cases 50 % cells with *AB+CD* or *AC+BD*, and 50 % with *AB+AC* or *AB+BD*. It is very probable that all the gametes with double segments or without these segments will be unable to function and be even morphologically sterile, i.e., sterility of the same kind as that observed by previous workers studying plants that are heterozygous for segmental interchanges (McCLINTOC, 1931; COOPER and BRINK, 1931; RHOADES, 1931, 1933; ERLANSON, 1931; HÅKANSSON, 1931; SANSOME, 1932; SAX and ANDERSON, 1933; MÜNTZING, 1937, 1939; MÜNTZING and PRAKKEN, 1941 and others) should also occur in *Melandrium*. This assumption coincides with the fertility counts for the individuals in question; it would seem, therefore, as if the segmental interchange causes the morphological sterility of about 50 % of the pollen grains in *Melandrium* also. Therefore, it is very probable that a chromosomal sterility of the haplontic category is found in these plants.

No definite correlation is observed between the degree of pollen sterility and the frequency of meiotic irregularities as a whole (Tables 18 and 19), since the sterility is mostly far higher than might be expected from the frequency of chromosomal aberrations. The most frequent disturbances met with in the material are bridges at anaphase caused by heterozygosity for inversions. No correlation exists between the frequency of inversion bridges and pollen sterility, and although

Table 19. Pollen fertility of plants with and without meiotic irregularities.

Strain	0	5	10	15	20	25	30	35	40	45	50	55	60	65	70	75	80	85	90	95	100	n	M ± m
<i>M. album</i> :																							
regular ...					1	1				2	1		1			4	4	2	1			17	67.5 ± 5.2
irregular...									1	1	1				2	1	1	3		1	1	12	70.8 ± 5.6
<i>M. rubrum</i> :																							
regular ...			1	1			3	2	2	3	7	2	3	3	5	9	13	8	4	1		67	68.8 ± 2.3
irregular...	1		1		1	2	3		2	1	3	4	1	4	4	3	6	5	3			44	63.1 ± 3.5
<i>Interspecific</i>																							
<i>hybr. offspr.:</i>																							
regular ...									1		1	6	1	5	2	3	7	9	6	1	1	43	72.6 ± 2.2
irregular...								1		1	2	6	2	3	2	5	6	2	6	1		37	68.5 ± 2.5

most of the individuals with inversion bridges are found to have a much inferior pollen fertility than might be expected, the contrary case is not uncommon either (cf. in Table 18, e.g. *M 01259* with 40 % bridges at anaphase-I and 80—85 % fertile pollen; *M 0557* with 40 % bridges at anaphase and 85—90 % fertility and *M 0564* with 45 % bridges and 75—80 % fertile pollen).

The variation in chiasma frequency is relatively wide in the material. As the values obtained for *M. album* seem to be considerably higher than in *M. rubrum*, no calculations as to the possible correlation between chiasma frequency and pollen sterility were made for the whole material, but only for the population plants and intraspecific hybrids of *M. rubrum* (the fertility values obtained in the same year as the values of chiasma frequency used in the calculations). The correlation coefficient was found to be $r = -0.00007$, i.e. there is no correlation between pollen sterility and chiasma frequency.

The results of the above analysis show clearly that the partial pollen sterility in *Melandrium* is to be regarded mainly as a result of diplontic extragenic disturbances. In some degree, however, it may be of a chromosomal or genic nature. It is suggested that the chromosomal sterility in *Melandrium* belongs both to the diplontic and the haplontic categories. The results obtained in triploids as well as in the inversion heterozygotes seem to indicate a diplontic elimination of chromosomally defect individuals. The results mentioned above for the individuals that are heterozygous for segmental interchange seem, however, to indicate the occurrence of haplontic elimination of chromosomally aberrant genes. Therefore, it is not impossible that at least a portion of the partial sterility of the pollen grains is due to haplontic genic sterility, caused by undetectable chromosomal aberrations, or by genes.

5. Pollen sterility after inbreeding.

The material of *M. rubrum* included androhermaphroditic individuals from Konga. These individuals were found to have one abnormal X-chromosome (LÖVE, 1942 b). After selfing some seeds were produced and in 1943 plants belonging to I_1 , I_2 and I_3 were cultivated in the experimental fields at Svalöv. The cytogenetical analysis of these plants is not yet completed, but in connection with the results obtained from the fertility of normal dioecious individuals a few of the results of the analysis of the pollen fertility of the material after inbreeding will be given below.

The fertility of the plants originally collected varied between 70 and 90 % of filled grains. In I_1 the fertility of the five individuals cultivated varied between 80 and 90 % of good pollen, in I_2 it was 70—90 % and in I_3 the pollen fertility varied between 55 and 90 % of good pollen grains. The mean fertility of the I_1 to I_3 was 86.2 ± 4.3 % of filled grains. Thus, the pollen fertility of the inbred lines is not inferior to that of the pure *M. rubrum* material.

Owing to irregularities in the gynoecea of the androhermaphroditic plants their seed-harvest is very poor. The vitality of the inbred material shows moreover a marked reduction in I_1 , but at present it is not possible to decide whether the viability of I_2 and I_3 is inferior to that of I_1 .

6. Conclusions.

The results of the sterility analyses show two fundamentally important facts. First and foremost they clearly show that *the pollen sterility of the species cross Melandrium album* × *rubrum* *is actually not inferior to that of the parent species*. Secondly, they indicate a higher frequency of diplontic extragenic sterility than of intragenic sterility of the pollen grains, contrary to the assumptions made by MÜNTZING (1939) and LÖVE (1940). The first statement is mainly supported by observations of the morphological pollen fertility as well as of germination experiments with the pollen grains. Consequently, the conclusion must be that *no sterility barrier exists between the two strains Melandrium album and M. rubrum*. The second indication is supported, *inter alia*, by the observations of variations in the pollen fertility of the same plant during different periods, as well as by the lack of correlation between the degree of pollen sterility and the occurrence of meiotic irregularities in almost all the individuals.

The degree of partial sterility of the pollen of both the strains of *Melandrium* is relatively high in the present material, but in fact no significant differences are observed between the population plants and the intraspecific hybrids. The relatively wide variation met with in the fertility of the pollen in different periods strongly indicates that a large part of the pollen sterility is the result of some physiological, extragenic disturbances. The possible occurrence of a zygotic elimination of defect nuclei, i.e. diplontic chromosomal sterility, cannot be decided from the present material, but it might be assumed that the complete lack of plants with $2n=24 \pm$ one or more chromosomes in the present material is due to such an elimination. The results from the two male *M. rubrum* plants that are heterozygous for segmental interchange indicate that a haplontic chromosomal sterility also occurs in *Melandrium*, and according to WINGE (1928, 1937) and CORRENS (1928 b) genic haplontic sterility is found in individuals with the gene for »narrow leaves», which is sex-linked and lethal to pollen.

To summarize the results obtained, it is to be concluded that *in the dioecious forms of Melandrium it is diplontic physiological sterility that mainly causes the decreased fertility of the pollen grains. In addition, diplontic chromosomal as well as haplontic genic and chromosomal sterility seem to occur in the species. No sterility barrier is observed between M. album and M. rubrum.*

VII. Sex determination.

1. Introduction.

The sex mechanism of *Melandrium* has been studied by the present writer in the course of somewhat extensive experiments in order to control the genetics of intersexuality in the different forms. A more detailed report of these experiments will be deferred until later, as practically speaking they do not belong to the problems discussed in the present paper. As, however, an assumption is sometimes made in literature (WINGE, 1931; WESTERGAARD, 1940) that there might be a difference in the relative strength or proportionality of the sex genes of *M. album* and *M. rubrum*, a short comparison of the sex mechanism of both the strains will be given here. The assumption made by WINGE (l.c.) was based on the discovery of hermaphroditism in some F_2 offspring of the cross *M. album* \times *rubrum*. Such intersexes have, however, not been observed in experiments by other authors, although

intersexuality after »inbreeding» (SHULL, 1910 b, 1911, 1914 a) and after intraspecific crosses (LÖVE, unpubl.) is known in the genus. The present writer is not, therefore, inclined to accept the hypothesis set forth by WINGE (l.c.) as being very well founded. On the other hand, genetical differences in the strength of the sex genes seem to exist between different races of both the strains, according to incomplete experiments performed by the present writer (LÖVE, unpubl.).

2. Cytogenetics of sex.

A. **Genetical basis of sex determination.** — When CORRENS (1907 a, b) performed his classical experiments on sex determination with *Bryonia*, he also studied *Melandrium* to some extent. Previously KOELREUTER (1776) and GÄRTNER (1849) had made the cross *M. album* ♀ × *M. viscosum* ♂, where all the offspring were hermaphroditic or almost hermaphrodite, like the father. CORRENS (l.c.) repeated this experiment on a fairly large scale, and found that the cross succeeded only when *M. viscosum* was used as the male parent. All the offspring of four female plants (three pure *M. album* and one *M. album* × *rubrum*) pollinated by *M. viscosum* proved to be females, but they had fairly well-developed staminal rudiments. Though CORRENS was not able to examine the reciprocal hybrids, he concluded that the females of *Melandrium* must be homogametic in respect of sex-determining genes, and that the males would be heterogametic. As there were no differences in the offspring when *M. album* and *M. album* × *rubrum* respectively were used as mothers, he assumed that there was no difference in the sex mechanism of *M. album* and *M. rubrum*.

The hypothesis put forward by CORRENS (l.c.) as to the heterogamety of the *Melandrium* males was subsequently confirmed in three different ways.

SHULL (1910 b, 1911, 1914 a), HERTWIG and HERTWIG (1922) and WINGE (1931), when studying the offspring of hermaphroditic individuals, found that nearly all of these individuals were genetically heterogametic and that pure males in crosses with hermaphrodites behave as if they were heterogametic.

In connection with their studies on sex-linked genes, BAUR (1910, 1911, 1912), like SHULL (1914 a, b) and WINGE (1927, 1931), also found the *Melandrium* males to be heterogametic in respect of the sex factors.

CORRENS himself (1917, 1918, 1921 a, b, 1922, 1926, 1927, 1928 b) came to the same result through his experiments on the differences in

frequency of males and females in *Melandrium*. Such differences in the sex ratio had previously been reported by GIROU DE BUZAREINGUES (1831 a, b, 1833), HOFFMANN (1871, 1885), HEYER (1884), MENDEL (cf. CORRENS, 1905), STRASBURGER (1900, 1910) and SHULL (1910 b) as well as by later authors (WINGE, 1923, WARMKE and BLAKESLEE, 1940; LÖVE, 1940) for both *M. album*, *M. rubrum* and their hybrids. According to CORRENS (l.c.) these differences are due to competition between the male and female determining pollen grains of the heterogametic father plant (cf. also TISCHLER, 1925).

To sum up the results of the genetical investigations into the sex mechanism of *Melandrium*, it is clear that the males are the heterogametic sex in both *M. album* and *M. rubrum* as well as in their hybrids, and that neither the strains nor their hybrids show any differences in the sex ratio.

B. Sex chromosomes and localization of sex genes. — Sex chromosomes were observed in male plants of *M. album* simultaneously by BLACKBURN (1923) and WINGE (1923), and in next year BLACKBURN (1924) could report the occurrence of exactly the same mechanism in *M. rubrum* and *M. album* × *rubrum*. These observations have since been confirmed by MEURMAN (1925 a, b), HEITZ (1925 a, b), BĚLAŘ (1925), LINDSAY (1929, 1930) and BRESLAWETZ (1929), as well as by WESTERGAARD (1938, 1940), WARMKE and BLAKESLEE (1939 a, b, 1940), ONO (1939, 1940) and the present writer (LÖVE, 1940, 1942 a, b).

From the very beginning there has been a dispute as to whether the *X* or the *Y* chromosome is the larger in *Melandrium*. BLACKBURN (1923, 1924) reported the *Y* to be larger than *X*, while WINGE (1923), MEURMAN (1925 a, b), BĚLAŘ (1925), HEITZ (1925 a, b), BRESLAWETZ (1929) as well as BLACKBURN in a later paper (1928) found the contrary. Thanks to the more exact methods used by later workers studying diploid as well as autopolyploid strains, it has been possible to confirm that the original opinion given by BLACKBURN (1923, 1924) is really the correct one. The *Y* is the longer sex chromosome in *M. album* (WARMKE and BLAKESLEE, 1939 a, b, 1940; WESTERGAARD, 1940, ONO, 1939, 1940) as well as in *M. rubrum* (LÖVE, 1940, 1942 a, b; WARMKE and BLAKESLEE, 1940).

Although the same relation in size between the two sex chromosomes appeared to exist in *M. album* and *M. rubrum*, the possibility was, theoretically, not excluded that some differences in the length of the different arms might occur between the strains. The present writer has not, however, been able to observe such differences between the sex

chromosomes of the root-tip cells of *M. album*, *M. rubrum* and their hybrids. All the material has been found to have the same length of *X* and *Y* and the same location of the centromere when fixed in LEWITSKY'S 8: 2. The results obtained by WARMKE and BLAKESLEE (1940) in material of *M. album* and *M. rubrum* fixed in NAVASHIN'S fluid coincides with the results obtained by the present writer.

Studies of experimentally produced tetraploids of *M. album* and their progeny showed (WESTERGAARD, 1940) that the sex is not determined by the phenomenon of balance between the number of *X* chromosomes and the number of haploid sets of autosomes as in *Drosophila* (cf. BRIDGES, 1939) and *Rumex* sect. *Euacetosae* (ONO, 1935; YAMAMOTO, 1938; TAKENAKA, 1938; cf. Á. LÖVE, 1944), as the tetraploids with *XXXY* are found to be males. According to WESTERGAARD (l.c.) the sex of the male plants of *M. album* is determined by a balance between very strong male-determining elements in *Y* and female-determining genes in *X* and the autosomes. Practically the same conclusion was drawn independently by ONO (1940) studying *M. album* and by WARMKE and BLAKESLEE (1940) studying *M. album* and *M. rubrum*. The autotetraploid material of *M. rubrum* obtained from colchicine treatment by the present writer likewise coincides with the hypothesis of WESTERGAARD (l.c.). In one progeny, however, androhermaphroditism, i.e. males which may occasionally produce intersexual blossoms, was observed in both the male individuals cultivated, but in another tetraploid progeny no intersexuality was observed. Androhermaphrodites were also observed in the tetraploid material of *M. album* studied by WARMKE and BLAKESLEE (1940; cf. also BLAKESLEE, 1941) and WESTERGAARD (l.c.), and it is suggested that this is due to some variation in the strength of the sex genes occurring between races of both the strains. This problem will be examined more closely in connection with the studies of the intersexuality of diploid races of both the strains.

The pairing property of the sex chromosomes has been investigated in all the material of the interspecific hybrids studied in the present paper. No disturbances in the pairing at diakinesis and metaphase I were observed, which at least indicates an almost complete homology of the so-called homologous segments in *X* and *Y* in both the strains. However, it is only by comparing the behaviour of *XY* and *XX* in the prophase stages of *M. album*, *M. rubrum* and their hybrids, that any possible smaller differences may be revealed in the sex chromosomes of both the strains, and the present writer has not been able to make any such comparisons as yet.

3. Summing up.

To summarize the results of the studies on the cytogenetical basis of sex determination in *Melandrium*, it might be concluded that in all material hitherto studied of *M. album*, *M. rubrum* and their hybrid offspring no indications of differences in the sex mechanism have as yet been found between the strains. Both strains are found to have the same cytological sex mechanism based on an *XY* mechanism with strong male elements in the *Y* chromosome, and no differences in the pairing property of the sex chromosomes in intra- and interspecific hybrids have so far been observed. Some racial differences in the strength of male or female elements may, however, exist between races of both the strains.

VIII. Vitality of the hybrids.

The two strains *M. album* and *M. rubrum* are ecologically somewhat different, at least in Scandinavia and Germany. *M. album* is most probably introduced into these regions. It grows in open fields, at roadsides etc., while *M. rubrum*, which is indigenous to these countries, is found in sheltered woods in lowland districts, but it is also found in open fields in mountainous regions, where the covering of snow protects the young shoots in winter. Both types are perennials. The differences in the ecology of the two strains may be elucidated by a study of their overwintering system. In *M. album* the overwintering leafbuds are closed and protected by earth, whereas the overwintering system of *M. rubrum* forms a leaf-rosette above the surface of the earth (cf. ÅKERLUND, 1933).

When cultivated in open fields *M. rubrum* is found to be not so well able to overwinter and endure drought as *M. album*, very probably as a result of the differences in the overwintering and root systems.

The present material, cultivated chiefly in the years 1940—1943, has overwintered in the experimental field at Svalöv only under the covering of snow, so that practically no differences have been observed in the percentage of overwintering of *M. album*, *M. rubrum* and their hybrid offspring, as nearly all the material was found to overwinter throughout those years. In the dry summer of 1942, however, the drought caused some selection in the material. In *M. album* only 3.7 % (4 out of 107) of the individuals were killed by the drought, in *M. rubrum*, however, 16.4 % (133 out of 812) of the individuals died; in F_1 the corresponding number was 8.4 % (26 out of 311), and in F_2 the

individuals killed by drought were 8.6 % (8 out of 92). In $F_1 \times album$ 3.4 % (3 out of 88) and in $F_1 \times rubrum$ 5.9 % (4 out of 68) of the individuals were spoiled by drought. As, however, the number of individuals was too low at the time of observation, these differences are not statistically very significant, but the observations for the hybrids in F_1 and F_2 lie practically intermediate between those of the parents.

Although, owing to somewhat favourable conditions during the winters, the present material showed no differences in winter-hardiness, such differences were rather marked in the material studied by ÅKERLUND (1933). The material he investigated was cultivated in the experimental fields at Svalöv, and after a cold winter without any layer of snow, a considerable selection was observed in the parent species as well as in their hybrids. As the material after the selection was compared with the material planted in the fields two years earlier, perhaps not all the selection is due to the cold, though the cold is assumed to have caused the largest part of the selection. ÅKERLUND (l.c.) concluded on the basis of his results that a vitality barrier existed between the two species *M. album* and *M. rubrum*, causing a successive disappearance of the hybrid offspring due to natural selection. As this conclusion disagrees with the fact that, e.g. in mountain regions in the Alps and other regions in Central Europe (cf. BAUR in ASCHERSON and GRAEBNER, 1929), as well as e.g. in the province of Jämtland (own observations) very large colonies of hybrid swarms are found to dominate the pure strains in some places, the present writer has made some detailed analyses of the results obtained by ÅKERLUND (l.c.). The results given by ÅKERLUND (l.c.) in »Tabelle 1» that are of value for the present analysis are compiled in Table 20.

ÅKERLUND (l.c.) used material of *M. album* from Swedish localities, but in the hybridizations with *M. rubrum* material of the latter strain from Scania as well as from Schwarzwald was used. In his paper published in 1933 he gives no information as to the origin of the *M. rubrum* plants included in the »Tabelle 1», but in a personal communication he

Table 20. Overwintering of Melandrium hybrids (cf. ÅKERLUND, 1933).

Strain	Number of parcels	Number of plants		Over-wintering %	Variation between the parcels in % of over-wintering
		1930	1932		
<i>M. album</i> Scania	13	908	562	61.9	43.7—75.0
<i>M. rubrum</i> Schwarzwald.	6	106	8	7.5	0 —25.0
F_2 (Scania \times Schw.).....	53	4828	274	5.7	0 —24.2

gave the present writer the information that all the *M. rubrum* plants listed there originated from Schwarzwald. The *M. rubrum* material from Schwarzwald is ecotypically different from that from Sweden (cf. TURESSON, 1925) so that it is not convenient to make a comparison between the overwintering of this population material and F_1 and F_2 , including crosses between *M. album* and *M. rubrum* from Swedish localities. Accordingly, only the directly comparable material is compiled in Table 20.

As Table 20 shows, the overwintering percentage of *M. album* is significantly higher than that of *M. rubrum*. The overwintering of the F_2 hybrids is, however, practically the same as that of *M. rubrum* ($\chi^2=0.591$, $0.50>P>0.30$). This fact is also pointed out by ÅKERLUND (l.c.), who assumes that it is due to the fact that »durch Umkombination der Faktoren der Eltern erhalten wir in F_2 eine Unzahl neue Typen, umso mehr als es sich hier um eine Artkreuzung handelt.» The present writer, however, is not inclined to accept this interpretation on account of the following facts: *Firstly*, the F_2 offspring studied by ÅKERLUND (l.c.) is found to be killed by cold to almost the same extent as the parent line of *M. rubrum*. The selection is based on differences in the overwintering system of *M. album* and *M. rubrum*, and according to the results obtained by ÅKERLUND (l.c.) and the present writer, the overwintering system of the F_1 is practically intermediate between that of the parents, while in F_2 almost all the individuals are found to be intermediate, though more like *M. rubrum* than *M. album*, since they mostly overwinter as a more or less developed rosette. This indicates a polymeric inheritance of the overwintering system with a dominance of at least the majority of the factors of *M. rubrum*. During a winter like that which selected the material in question, practically all individuals overwintering above the surface of the soil will be killed. Thus, the high degree of selection in F_2 may be caused merely by the dominant genes for overwintering in a rosette. In material of *M. rubrum* from more southerly countries preliminarily studied by the writer no rosette is found in some strains, while a small rosette is observed in some material of *M. album* from southeast and southern Europe. Therefore, the genes for overwintering in a rosette are considered to be regarded simply as race genes but not as being specifically different. *Secondly*, no physiological disturbances are observed in F_2 offspring of *M. album* × *rubrum*, nor are other signs noted of a lower viability of the F_2 due to an unsuitable recombination of characters other than those mentioned above. *Thirdly*, in the material studied by ÅKERLUND (l.c.) no statistically certain differences are

observed before and after the selection in characters without ecological value. It is, moreover, somewhat difficult to imagine the ecological value of characteristics such as, e.g., the colour and size of the flowers and other morphological differences used as taxonomical characteristics of *M. album* and *M. rubrum*.

The present writer regards the results of the selection observed by ÅKERLUND (l.c.) as being due merely to the differences in the overwintering system of the two parent strains. Such differences may also be found between different ecotypes of the same species (TURESSON, 1922, 1925; CLAUSEN, KECK and HIESEY, 1940), and although they are certainly of a great ecological value, their taxonomical value is but slight.

It is worth while mentioning here that the whole question of the occurrence of a barrier of vitality between different species is a somewhat obscure problem. When an F_1 is meiotically or genetically irregular owing to wide differences between the parents, the F_2 offspring is found to be unbalanced and less vital than the parents. In such cases the so-called vitality barrier is only a kind of diplontic sterility caused directly by visible or invisible irregularities in the meiotic divisions of the F_1 plants. This occurs in all crosses between material showing large meiotic irregularities, but the question of its occurrence in other groups of hybrids is very obscure. Genetically, it is quite incorrect to speak of the occurrence of vitality barriers between distinct types which do not show distinct sterility barriers, and it is almost impossible to find any reason why such a vitality barrier, caused by a recombination of the factors determining the physiological reaction of the forms, should be effective in separating two completely interfertile types, while differing only morphologically in a number of characteristics of no ecological or physiological value. In the view of the present writer it would be expedient only to include the so-called barrier of vitality between *real species* in the group of sterility phenomena. In that case it is in reality nothing but a kind of diplontic genic or chromosomal sterility.

IX. Discussion.

The present investigation has been carried out mainly in order to ascertain the biological value of the two strains *Melandrium album* and *M. rubrum*. The examinations were made on the basis of cytogenetical experiments and practically all methods of any value were employed for detecting the occurrence of an isolation barrier. All the results are found to indicate the same trend, but before the taxonomical and bio-

logical assessment thereof is made, a short review will be given of the present taxonomical and biological species delimitation.

a. *Species delimitation.* — Practically all important biologists at the present time agree with the view that only those forms that are biologically isolated by sterility barriers should be denoted as species (DU RIETZ, 1930; STOJANOFF, 1936; DOBZHANSKY, 1937; WINGE, 1938 a; DARLINGTON, 1940; CLAUSEN, KECK and HIESEY, 1940; SIRKS, 1940; TURRILL, 1940, and others). The sterility barriers between different species are of a genetical nature, as has been found in a number of experiments performed by a large number of scientists. Each species is composed of a high or a low number of races, which may be regional or local and morphologically or only physiologically different. They may differ in one or more morphological or physiological characters, which are determined by one or more genes. As has been shown, e.g., by BAUR (1924, 1932) in *Antirrhinum*, TAMMES (1925) in *Linum*, EAST (1935) in *Nicotiana*, as well as by a number of other workers (cf. CLAUSEN, KECK and HIESEY, 1940; OEHLKERS, 1942), there is no fundamental difference between different species and races of the same species with respect to their gene differences. Two biologically isolated species may differ in only a few morphological characteristics, and races within the species may differ in a large number of characteristics, or *vice versa*.

The sterility barriers between different species may be of different kinds. Purely genetical barriers are probably not met with between species, although simple gene changes and a gradual differentiation among the genes causing a gradual morphological differentiation are of considerable significance for genetical and morphological separation. Rearrangements within the chromosomes through inversions, segmental interchanges, deletions, duplications etc., in such morphologically somewhat different forms frequently result in a gradual differentiation between the forms, and although chromosomal rearrangements *in et per se* cause no differences in the gene content of the form, they can make the forms entirely intersterile when sufficiently numerous changes have occurred. In these cases genetical and chromosomal changes may be formed quite independently of one another. Such a type of species differentiation has been most closely studied in the genus *Drosophila* (cf. DOBZHANSKY, 1937), and it is certainly the most frequent type in plant and animal genera with the same chromosome number but a clear barrier of sterility. The question of whether so-called sterility genes may be of importance in forming barriers of sterility between different

species has not yet been thoroughly examined, but the observations made by HOLLINGSHEAD (1930) in *Crepis*, where a complete sterility barrier seems to be caused by a lethal factor effective only in interspecific hybrids, possibly indicates that in some cases alone gene differences may make an isolated species. In the view of the present writer, however, it is not impossible that the so-called sterility genes are due to any chromosomal alterations.

Polyploidy is another factor causing sterility barriers. Where differences in chromosome number occur between two types the morphological differentiation is mostly secondary. In some groups of plants, dysploidy may also have had some bearing on the species isolation, although this point has not yet been thoroughly studied.

Within the biologically isolated groups there is a high or a low number of genetically different races. Each race is a group of biotypes characterized by their fitness for a particular environment within the range of the species as a whole. They may be denoted as ecotypes (TURESSON, 1922), but taxonomically they will be designated as different subspecies if they are morphologically distinguishable and distributed in different environments. Within the morphologically distinguishable ecotypes or subspecies, ecotypes of a lower range, physiologically and ecologically but not morphologically distinct, are fairly frequent, and morphologically distinct types of no ecological value are also quite frequently observed. The latter types are classified by taxonomists as varieties or forms, according as they differ in many or in few inherited factors. The »varieties» of the early taxonomists (e.g. LINNÆUS, 1753) are often found to be identical with the subspecies of the present time.

b. *Are Melandrium album and M. rubrum isolated by sterility barriers?* — The results of the present investigation may be assessed on the basis of the above-mentioned considerations. The first and most important question, then, is, whether or not there exists a barrier of sterility between the two species of *Melandrium*.

Parallel investigations of the cytological behaviour and the sterility of pollen give a very good indication of the nature of biological isolation mechanisms between two forms, or of the absence of such mechanisms. Real species hybrids, i.e. hybrids between two species biologically isolated by a barrier of sterility, may occasionally show practically regular pairing at metaphase I, although the chiasma frequency may be relatively much lower in the F_1 hybrids than in the parents. If these forms are biologically different and are really isolated by sterility barriers, the pollen of these F_1 hybrids is sterile or non-

functional, owing to unfavourable genic combinations as a result of the random distribution of the parental chromosomes amongst the pollen. In a few cases the pollen of such F_1 plants may function, but the offspring then shows a low degree of viability owing to unbalanced gene combinations; i.e. in these cases diplontic sterility of the F_1 is detectable only in the very decreased viability of the F_2 offspring. It is not unlikely that the more or less regular pairing in these individuals is the result of the existence of some small homologous parts in the chromosomes, and it is not impossible that the pairing may in some cases be the result of pairing of not homologous parts of different chromosomes owing e.g. to a high tendency to a two-by-two pairing of the chromosomes (MÜNTZING and PRAKKEN, 1940). Species hybrids with a high frequency of sterile pollen grains have been described, e.g. in *Primula floribunda* × *verticillata* (NEWTON and PELLEW, 1929), *Aquilegia chrysantha* × *flabellata* (SKALINSKA, 1932), *Pisum humile* × *sativum* (LUTKOV, 1930), *Nicotiana paniculata* × *solanifolia* (GOODSPEED, 1934), *Nicotiana longiflora* × *alata* (AVERY, 1938), *Tragopogon pratensis* × *porrifolius* (WINGE, 1938 b), *Mirabilis Jalapa* × *longiflora* (PRAKKEN, 1944), etc.

Most frequently, however, real species hybrids show marked irregularity in the meiotic divisions. The chromosomes are generally univalents, although a wide variation in the number of bivalents is observed in hybrids with only a partial pairing at meiosis. Species hybrids with very irregular meiosis are described, e.g. in *Nicotiana* (GOODSPEED, 1934), *Crepis* (BABCOCK and NAVASHIN, 1930), *Ribes* (MEURMAN, 1928), *Rosa* (ERLANSON, 1929), *Brassica* (KARPECHENKO, 1927; MORINAGA, 1931; FRANDSEN, 1943), *Viola* (CLAUSEN, 1931), *Aegilops* (PERCIVAL, 1930), *Gossypium* (WEBBER, 1934) and in several other genera (cf. DARLINGTON 1937, DOBZHANSKY 1937). In all these species hybrids with faulty chromosome pairing there is generally a high degree of sterility caused by an irregular distribution of the univalent chromosomes. In species hybrids with partial pairing of the chromosomes there is a low frequency of viable gametes and an F_2 offspring may be produced. The F_2 individuals show, however, a very variable degree of viability due to an irregular distribution of the chromosomes of the parents and thus also due to unbalanced genetical constitution.

Species hybrids are mostly so sterile that, if they do flower, no gametes at all are produced. Thus, the barriers of sterility between the two parent species is complete. Such cases are reported from a

number of plants, as may be seen in all the textbooks on genetics and cytology.

In the present material the meiosis of the F_1 hybrids is, practically speaking, as regular as in the pure species in respect of the pairing properties and chiasma frequency. Moreover, the meiotic irregularities are not more frequent in the F_1 plants than in the pure species. The pollen sterility of the hybrids is no lower than that of the parents and the viability of the F_2 is not reduced. Thus, *no sterility barrier is found between the strains Melandrium album and M. rubrum*. They are two completely interfertile groups of practically the same character as, e.g., the four subspecies of *Rumex Acetosa* in Scandinavia (Å. LÖVE, 1944) and the two subspecies of *Bromus hordeaceus* (NILSSON, 1937, cf. HYLANDER, 1941). The case of *Melandrium* is also almost identical to that found, e.g., in crosses in *Vitis* (NEGRUL, 1930), *Larix* (H. J. SAX, 1932), *Fragaria* (YARNELL, 1930), *Centaurea* (MARSDEN-JONES and TURRILL, 1937, TURRILL, 1934, 1940), *Silene maritima* and *S. Cucubalus* (cf. TURRILL, 1940), *Symphytum* (FÆGRI, 1931), *Solanum Lycopersicum* (AFIFY, 1936) and others.

In view of the negative results of the analysis of the possible occurrence of sterility barriers between *M. album* and *M. rubrum*, the present writer considers them to be merely ecotypes of the same species. As they are morphologically different they must be taxonomically classified as two subspecies.

c. *The significance of the genetical and plasmatic differences.* — The results of the genetical etc. analysis of the two strains clearly show that they differ in a number of genetical factors giving 3 : 1 or more complicated segregations. As genetical differences alone are not able to make a distinct species out of two not biologically isolated forms, these differences are only of value for the taxonomical determination of the two subspecies. According to WINGE (1938 a, b), polymeric inheritance is characteristic of species differences, but according to CLAUSEN, KECK and HIESEY (1940), OEHLKERS (1942) and others, such differences are as frequent between races of the same species as between species biologically isolated by sterility barriers. In *Melandrium* polymeric inheritance is met with in a number of characteristics of ecological and taxonomical value, but as the biological isolation mechanism is absent, the polymeric inheritance is found to be only intraspecific in this case.

According to some writers, the species differences might sometimes be due to plasmatic differences (cf., e.g., v. WETTSTEIN, 1924, 1928 a, b;

CORRENS 1928 b, CORRENS and v. WETTSTEIN, 1937; MELCHERS, 1935) but other writers (e.g. OEHLKERS, 1942) are not inclined to regard such differences as being of specific value, since they are observed both as species and as racial differences. It is evident, however, that plasmatic differences may give a blended type of segregation, but if no sterility barriers exist between the forms, this is only of secondary value. The plasmatic differences noted in the present material represent merely a racial characteristic, as they have been observed in only a few cases.

X. Taxonomical consequences.

As mentioned in the discussion, the two strains *Melandrium album* and *M. rubrum* are not found to be biologically different species. They are to be regarded as different forms of the same species, just as LINNAEUS (1753) originally regarded them. They are biologically different ecotypes, but as they differ somewhat morphologically they have to be regarded as taxonomically different subspecies (cf. DU RIETZ, 1930, CLAUSEN, KECK and HIESEY, 1940).

It is worth mentioning here that within the two subspecies in question there exist a number of ecotypes of a physiological character (TURESSON, 1925), as well as some morphologically distinct but ecologically not distinct varieties and forms may be found in both the subspecies.

The biologically and taxonomically most correct names of the forms mentioned in the present paper are:

Melandrium dioicum (L.) D. LÖVE, comb. nova.

Syn.: *Lychnis dioica* LINNAEUS (1753), *Saponaria dioica* MOENCH (1794).

ssp. *album* (MILL.) D. LÖVE, comb. nova.

Syn.: *Lychnis alba* MILLER (1768), *Lychnis arvensis* SCHKUHR (1791), *Lychnis vespertina* SIBTHORP (1794), *Lychnis pratensis* RAFN (1800), *Silene dioica* CLAIRVILLE (1811), *Melandrium pratense* ROEHLING (1812), *Agrostemma dioicum* DON (1831), *Saponaria vespertina* FENZL in ENDLICHER (1841), *Melandrium vespertinum* FRIES (1842), *Lychnis dioica* REICHENBACH (1844), *Melandrium dioicum* COSSON & GERMAIN (1845), *Silene pratensis* GRENIER & GODRON (1848), *Melandrium album* GARCKE (1858), *Lychnis dioica* ♂ *campestris* WAHLENBERG (1824), *Lychnis dioica* ♂ *albiflora* DE NOTARIS (1844).

ssp. *rubrum* (WEIG.) D. LÖVE, comb. nova.

Syn.: *Lychnis dioica* ♂ *rubra* WEIGEL (1769), *Lychnis dioica* MILLER (1768), *Lychnis sylvestris* SCHKUHR (1791), *Lychnis diurna* SIBTHORP (1794), *Lychnis rosea* SALISBURY (1796), *Silene silvestris* CLAIRVILLE (1811), *Melandrium silvestre* ROEHLING (1812), *Agrostemma silvestris* DON (1831), *Sapo-*

naria diurna FENZL in ENDLICHER (1841), *Melandrium diurnum* FRIES (1842), *Silene diurna* GODRON (1847), *Lychnis rubra* PATZE, MEYER & ELKAN (1850), *Melandrium rubrum* GARCKE (1858), *Melandrium purpureum* RUPRECHT (1860), *Melandrium dioecum* SIMONKAI (1886), SCHINZ & THELLUNG (1907), *Lychnis dioica* α *sylvestris* WAHLENBERG (1824), *Lychnis dioica* α *rubriflora* DE NOTARIS (1844).

forma *glaberrimum* (SEKERA) D. LÖVE, comb. nova.

Syn.: *Lychnis diurna* var. *glaberrima* SEKERA (1848), *Lychnis Preslii* SEKERA (1848), *Melandrium diurnum* ζ *alpestre* FRIES (1858—1864), *Melandrium Preslii* NYMAN (1865), *Melandrium silvestre* var. *Preslii* DOMIN (1904), *Melandrium dioecum* var. *glaberrimum* SCHINZ & KELLER (1914).

forma *lacteam* (HARTM.) D. LÖVE, comb. nova.

Syn.: *Melandrium silvestre* var. *lactea* HARTMAN (1843), *Melandrium diurnum* ζ *expallens* LANGE (1864), *Melandrium rubrum* f. *expallens* KRAUSE in PRAHL (1890), *Melandrium dioecum* f. *expallens* SCHINZ & KELLER (1914), *Melandrium rubrum* f. *lacteam* ASCHERSON & GRAEBNER (1929).

Acknowledgements. — The present investigations have been carried out at the Institute of Genetics at Lund and Svalöv. For the interest shown in my work by the Director of this Institute, Professor ARNE MÜNTZING, for the advice he has given me and for the excellent good facilities he has placed at my disposal I wish to express my sincere thanks. I am also deeply indebted to the Misses ELLY HOLMQVIST, BODIL MÖLLER and BRITT SANDELIN, who have rendered me valuable technical assistance at various times during my work, as well as to Mr. LEONARD B. EYRE, B. A., British Legation, Stockholm, who has checked the English of this paper. Finally, I am extremely grateful to my dear husband, Fil. dr. ÅSKELL LÖVE, who throughout my work has been my invaluable colleague, who has given me the best advice, the most useful criticism and the highest encouragement.

To the Royal Physiographical Society of Lund and the Hierta-Retzius Stipendiary Fund of the Royal Academy of Science in Stockholm I wish to tender my sincere gratitude for their financial support, which has greatly facilitated my work.

Summary.

1) The purpose of the present investigation has mainly been to control the cytogenetic differences between *Melandrium album* and *M. rubrum*. No barrier of sterility is observed between the two strains, and as no other differences can be found of importance as marking delimitations between different species, it is concluded that the strains should be regarded merely as two subspecies of one and the same species. Thus, they are described as ssp.

album (MILL.) D. LÖVE and ssp. *rubrum* (WEIG.) D. LÖVE of the species *Melandrium dioecum* (L.) D. LÖVE.

2) The chromosome number of both the subspecies is the diploid $2n=24$. The males have 22 autosomes and *XY* sex chromosomes, the females 22 autosomes and *XX* sex chromosomes.

3) After a survey of the genetical results obtained by previous workers, the author's own results of a genetical analysis are given. The inheritance of capsule teeth, capsule colour, seed colour, petal colour, size of flowers, petalophore, pollen size and certain other characteristics have been studied.

4) The capsule teeth of ssp. *album* are erect, those of ssp. *rubrum* are recurved. The difference is due to different hardness of the capsule wall. In F_1 the capsule teeth are intermediate, in F_2 they give a 1 : 2 : 1 segregation, and in both the back-crosses a 1 : 1 segregation is observed.

5) The capsule colour of ssp. *album* is greyish-yellow, that of ssp. *rubrum* greyish-brown. In F_1 the colour is greyish-yellow, and in F_2 a 3 : 1 segregation in greyish-yellow and greyish-brown is met with. In a back-cross to ssp. *album* only greyish-yellow capsules are found; in a back-cross to ssp. *rubrum* the segregation is possibly 1 : 1. The capsule colour is assumed to be due to the same factor for anthocyanin as produces anthocyanin in the flowers. When, however, the heterozygotes (*Aa*) have pink flowers, the capsules are found to have the same colour as *aa* individuals. All individuals with purple flowers (*AA*) have greyish-brown capsules.

6) The seed-colour inheritance could not be analysed with any certainty.

7) The petal colour of ssp. *album* is white or ivory, that of ssp. *rubrum* is purple, and the F_1 hybrids are found to be intermediate, though somewhat variable. In F_2 a wide variation in colour is met with, but a 3 : 1 segregation in coloured : white is usually found in F_2 , and in the back-cross to ssp. *album* a 1 : 1 segregation is observed. On the basis of chemical analyses the inheritance of flower colour in *Melandrium* is found to be due to one factor for anthocyanin (*A*), which is absent (*aa*) in ssp. *album*. This colour is modified or co-pigmented by a factor for ivory flavone (*I*) in ssp. *album*, found in small quantities (*ii*) in ssp. *rubrum*, as well as by a factor for acidity, which is found as a double-dominant (*PP*) in ssp. *rubrum*, as a double-recessive (*pp*) in ssp. *album*. The wide variation in flower colour in F_2 can be elucidated by the aid of these three factors. It is quite likely, however, that sex-linked factors for acidity are also present.

8) The flowers of ssp. *album* are considerably larger than those of ssp. *rubrum*. Its genetical interpretation cannot be given with any certainty on the basis of the present material. It is evident, however, that sex-linked modifiers of the size of the flowers are found in both the subspecies.

9) The petalophore of ssp. *album* is high, that of ssp. *rubrum* is low. The high petalophore is found to dominate over the low, giving a 3 : 1 segregation in F_2 and a 1 : 1 segregation in the back-cross to ssp. *rubrum*.

10) The pollen is significantly larger in ssp. *album* than in ssp. *rubrum*. In F_1 intermediate values are observed, but if ssp. *album* is used as a mother the pollen is significantly larger than if the mother belonged to ssp. *rubrum*. The pollen curve of each individual is distinctly unimodal.

11) Natural hybrids studied are hardly ever found to belong to an F_1 progeny. They may be heterozygous for a high or a low number of genes.

12) Plasmatic differences are observed in the material. Minor differences that have not yet been completely analysed exist in the offspring of some gynohermaphrodites, but very marked differences, in the colour of the flowers for instance, are found in one progeny of a cross between a female plant of ssp. *album* and a male of ssp. *rubrum*. To judge from the results obtained in F_2 and back-crosses, this difference may be due to a plasmatic inheritance of a strongly obstructive character.

13) No karyotypical differences between ssp. *album* and ssp. *rubrum* are observable by the methods used by the writer.

14) The meiotic behaviour of 220 male individuals of the pure strains and their hybrids has been examined. Meiotic irregularities were observed in 42.3 % of the individuals (cf. Table 11).

15) The most frequent irregularities were bridges with fragments at anaphase, due to heterozygosity for inversions. As the frequency of bridges was rather low, it is suggested that the inverted segments are small or located within parts of the chromosomes with a low frequency of chiasmata. In some individuals the forming of a »loop» chromatid at metaphase I seems to be far more frequent than the other type of dicentric chromatids.

16) Heterozygosity for segmental interchange is observed in two population plants of ssp. *rubrum*. As, however, the frequency of amphibivalents is very low, the interchanged segments are assumed to be rather small. In one of the plants the interchanged segment includes the sex chromosomes.

17) Bridges without fragments, possibly due to chromatid reunion, are observed in inbred hermaphroditic material of ssp. *rubrum*.

18) Irregularities are observed such as non-conjunction of autosomes, desynapsis or precocious separation of sex chromosomes, non-disjunction of autosomes and sex chromosomes, univalents at metaphase I and »cytomixis». In one hybrid plant the cell wall is formed immediately after the first division of the otherwise normal pollen mother cells.

19) The chiasma frequency of the pure strains and their hybrids was analysed. The results are given in Table 12 (p. 168).

20) The morphological pollen fertility of ssp. *album*, ssp. *rubrum* as well as of their hybrids is rather low, but the fertility of the hybrid *album* × *rubrum* is not inferior to that of the pure strains. Practically all morphologically good pollen grains are found to germinate, but a fairly wide variation in pollen fertility due to climatic influences is observed.

21) No correlation is observed between the pollen sterility and the occurrence of meiotic irregularities, except perhaps in the case of segmental interchange.

22) No correlation is found between pollen sterility and chiasma frequency.

23) Although a marked decrease in vitality is observed after inbreeding of hermaphrodites, no decrease in pollen sterility is met with.

24) From the results of the analysis of pollen sterility and its causes it is concluded that most of the pollen sterility of *Melandrium* is caused by extra-

genic agents, i.e. it is assumed to be mainly of a diplontic physiological nature. However, chromosomal and genic haplontic as well as chromosomal diplontic sterility also seem to occur in *Melandrium*.

25) The sex determination of *Melandrium* is based on an XX:XY mechanism with strong male-determinants in the Y, female-determinants in the X and the autosomes. Some racial differences in the strength of the male or female elements may occur between races of both the strains.

26) The vitality of *album* × *rubrum* hybrid offspring is not inferior to that of the pure strains. Owing to a polymeric inheritance of differences in the overwintering and root system, practically the same low percentage of overwintering individuals may be observed in F_2 and ssp. *rubrum* after a hard winter in fields without a layer of snow.

27) The taxonomical and biological significance of the present results has been assessed in a separate chapter. As no sterility barriers are found between the two strains studied, they are classified as two ecotypes of the same species, but as they are morphologically somewhat distinct, they have to be classified taxonomically as subspecies. The most correct taxonomical names of the types mentioned in the work are given in the last chapter of the paper.

Literature cited.

- AFIFY, A. 1936. Some evolutionary aspects of a comparative cytogenetic investigation between *Aconitum* and *Solanum*. — *Genetica* 18: 255—276.
- ÅKERLUND, E. 1927. Ein *Melandrium*-Hermaphrodit mit weiblichen Chromosomenbestand. — *Hereditas* 10: 153—159.
- 1933. Ein Fall von Naturselektion in einer Kreuzungspopulation. — *Hereditas* 18: 16—32.
- ASCHERSON, P. and GRAEBNER, P. 1929. Synopsis der mitteleuropäischen Flora V: 2. — Leipzig.
- AVERY, P. 1938. Cytogenetic evidence of *Nicotiana* phyletic in the *alata* group. — *Univ. Cal. Publ. Bot.* 18: 153—194.
- BABCOCK, E. B. and NAVASHIN, M. 1930. The genus *Crepis*. — *Bibl. Genet.* 6: 1—90.
- BAKER, H. G. 1943. Petal-colour inheritance in *Lychnis*. — *Nature* 152: 161—162.
- BATESON, W. and SAUNDERS, E. R. 1902. Experimental studies on the physiology of heredity. — *Rep. to the Evol. Comm. of the Royal Soc.* 1: 3—160.
- BAUR, E. 1910. Untersuchungen über die Vererbung von Chromatophorenmerkmalen bei *Melandrium*, *Antirrhinum* und *Aquilegia*. — *Zeitschr. ind. Abst. Vererb.* 4: 81.
- 1911. Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. — Berlin.
- 1912. Ein Fall von geschlechtsbegrenzter Vererbung bei *Melandrium album*. — *Zeitschr. ind. Abst. Vererb.* 8: 335—336.
- 1924. Untersuchungen über das Wesen, die Entstehung und die Vererbung von Rassenunterschieden bei *Antirrhinum majus*. — *Bibl. Genet.* 4: 1—170.
- 1932. Artumgrenzung und Artbildung in der Gattung *Antirrhinum*, Sektion *Antirrhinastrum*. — *Zeitschr. ind. Abst. Vererb.* 63: 256—302.
- BÉGUINOT, A. 1915. Di un nuovo ibrido nelle *Lychnis* del gruppo *Melandrium* e considerazioni sulla genetica delle stesse. — *Atti Acad. Sci. Veneto-Trentino-Istriana* III, 8: 125—146.

- BĚLAŘ, K. 1925. Der Chromosomenbestand der *Melandrium*-Zwitter. — Zeitschr. ind. Abst. Vererb. 39: 184—190.
- 1929. Beiträge zur Kausalanalyse der Mitose. II. — Arch. f. Entwm. 118: 359—484.
- BLACKBURN, K. B. 1923. Sex chromosomes in plants. — Nature 112: 687—688.
- 1924. The cytological aspects of the determination of sex in the dioecious forms of *Lychnis*. — Brit. Journ. Exp. Biol. 1: 413—430.
- 1928. Chromosome number in *Silene* and their neighbouring genera. — Zeitschr. ind. Abst. Vererb. Suppl. 1: 439—446.
- 1929. On the occurrence of sex chromosomes in flowering plants with some suggestions as to their origin. — Proc. Int. Congr. Plant. Genet. 1: 299—306.
- BLAKESLEE, A. F. 1941. Effect of induced polyploidy in plants. — Am. Nat. 75: 117—135.
- BLARINGHEM, L. 1922. Sur l'hérédité du sexe chez la Lychnide dioïque (*Lychnis vespertina* SIBTH.). — Compt. rend. Acad. Sci. Paris 174: 1429—1431.
- BONNIER, G. and TEDIN, O. 1940. Biologisk variationsanalys. — Stockholm.
- BRESLAWETZ, L. 1929. Zytologische Studien über *Melandrium album* L. — Planta 7: 444—460.
- BRIDGES, C. B. 1939. Cytological and genetic basis of sex. — In ALLEN: Sex and Internal Secretions, 2nd ed.: 15—63.
- BRÜCHER, H. 1938. Die reziprok verschiedenen Art- und Rassenbastarde von *Epilobium* und ihre Ursachen. I. Zeitschr. ind. Abst. Vererb. 75: 298—340.
- 1939. Die reziprok verschiedenen Art- und Rassenbastarde von *Epilobium* und ihre Ursachen. II. — Zeitschr. ind. Abst. Vererb. 77: 455—487.
- CLAIRVILLE, J. P. 1811. Manuel d'herborisation en Suisse et en Valais, etc. — Winterthur.
- CLAUSEN, J. 1931. Cytogenetic and taxonomic investigations on *Melanium* violets. — Hereditas 15: 219—308.
- CLAUSEN, J., KECK, D. D. and HIESEY, W. M. 1940. Experimental studies on the nature of species. I. — Carnegie Inst. Wash. Publ. 520: 1—452.
- COOPER, D. C. and BRINK, R. A. 1931. Cytological evidence for segmental interchange between non-homologous chromosomes in maize. — Proc. Nat. Acad. Sci. Wash. 17: 334—338.
- CORRENS, C. 1900. Ueber Levkoyenbastarde. Zur Kenntnis der Grenzen der Mendelschen Regeln. — Bot. Centralbl. 84: 111—126.
- 1902. Ueber den Modus und den Zeitpunkt der Spaltung der Anlagen bei den Bastarden vom Erbsen-Typus. — Bot. Zeitung Abt. II, 60: 65—82.
- 1903. Über die dominierenden Merkmale der Bastarde. — Ber. Dtsch. Bot. Ges. 21: 133—147.
- 1905. GREGOR MENDEL'S Briefe an CARL NÄGELI 1866—1873. — Abh. math.-phys. Klasse Königl. Sächs. Ges. Wiss. 29, 3: 186—265.
- 1907 a. Die Bestimmung und Vererbung des Geschlechtes nach Versuchen mit höheren Pflanzen. — Verh. Ges. Dtsch. Naturforsch. u. Ärzte 1907: 794—802.
- 1907 b. Die Bestimmung und Vererbung des Geschlechtes nach neuen Versuchen mit höheren Pflanzen. — Berlin.
- 1913. Experimentelle Untersuchungen über Vererbung und Bestimmung des Geschlechtes. — In CORRENS and GOLDSCHMIDT: Die Vererbung und Bestimmung des Geschlechtes, Berlin.

- CORRENS, C. 1917. Ein Fall experimenteller Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses. — Sitzungsber. Kgl. Preuss. Akad. Wiss. 51: 685—717.
- 1918. Die Konkurrenz der männlichen um die weiblichen Keimzellen und das Zahlenverhältnis der beiden Geschlechter. — Naturwiss. 6: 277—280.
- 1921 a. Versuche bei Pflanzen das Geschlechtsverhältnis zu verschieben. — Hereditas 2: 1—24.
- 1921 b. Zweite Fortsetzung der Versuche zur experimentellen Verschieben des Geschlechtsverhältnisses. — Sitzungsber. Preuss. Akad. Wiss. 18: 330—354.
- 1922. Alkohol und Zahlenverhältnis der Geschlechter bei einer getrenntgeschlechtigen Pflanze (*Melandrium*). — Naturwiss. 10: 1049—1052.
- 1926. Über Fragen der Geschlechtsbestimmung bei höheren Pflanzen. — Zeitschr. ind. Abst. Vererb. 41: 5—40.
- 1927. Der Unterschied in der Keimungsgeschwindigkeit der Männchensamen und Weibchensamen bei *Melandrium*. — Hereditas 9: 33—44.
- 1928 a. Über nichtmendelnde Vererbung. — Zeitschr. ind. Abst. Vererb. Suppl. 1: 131—168.
- 1928 b. Bestimmung, Vererbung und Verteilung des Geschlechtes bei den höheren Pflanzen. — Handb. d. Vererbungswiss. Berlin.
- CORRENS, C. and WETTSTEIN, F. v. 1937. Nicht mendelnde Vererbung. — Handb. d. Vererbungswiss. Berlin.
- COSSON, E. and GERMAIN, E. 1845. Atlas de la Flore des environs de Paris, etc. — Paris.
- DAHLGREN, K. V. O. 1925. Die reziproken Bastarde zwischen *Geranium bohemicum* L. und seiner Unterart **deprehensum* ERIK ALMQ. — Hereditas 6: 237—256.
- 1943. Svedjenävan (*Geranium bohemicum*) och brandnävan (*Geranium lanuginosum*). — Svensk Bot. Tidskr. 37: 127—160.
- DARLINGTON, C. D. 1933. The origin and behaviour of chiasmata. VIII. *Secale cereale*. — Cytologia 4: 444—452.
- 1937. Recent advances in cytology. 2nd. ed. — London.
- 1940. Taxonomic species and genetic systems. — The New Systematics: 137—160.
- DARLINGTON, C. D. and UPCOTT, M. B. 1941. Spontaneous chromosome change. — Journ. of Genet. 41: 297—338.
- DE NOTARIS, G. 1844. Repertorium Florae Ligusticae. — Taurini.
- DERMEN, H. 1931. A study of chromosome number in two genera of Berberidaceae. — Journ. Arnold Arb. 12: 281—287.
- DE VRIES, H. 1897. Erfelijke monstrositeiten in den ruilhandel der botanische tuinen. — Botanisch Jaarboek 9: 62—93.
- 1900. Das Spaltungsgesetz der Bastarde. — Ber. Dtsch. Bot. Ges. 18: 83—90.
- 1903. Die Mutationstheorie. Bd. 2. — Leipzig.
- DOBZHANSKY, TH. 1937. Genetics and the origin of species. — New York.
- DOMIN, K. 1904. Dritter Beitrag zur Kenntnis der Phanerogamenflora von Böhmen. — Sitzungsber. Kgl. Böhm. Ges. Wiss. Prag, 18.
- DON, G. 1831. A general history of dichlamydeous plants, etc. I. — London.
- DU RIETZ, G. E. 1930. The fundamental units of biological taxonomy. — Svensk Bot. Tidskr. 24: 333—428.
- EAST, E. M. 1935. Genetic reactions in *Nicotiana*. III. — Genetics 20: 443—451.

- ENDLICHER, S. L. 1841. Genera plantarum secundum ordines naturales disposita. — Vindobonae.
- ERLANSOHN, E. W. 1929. Cytological conditions and evidence for hybridity in North American wild roses. — Bot. Gaz. 87: 443—506.
- 1931. Chromosome organization in *Rosa*. — Cytologia 2: 256—282.
- FÆGRI, K. 1931. Über die in Skandinavien gefundenen *Symphytum*-Arten. — Bergens Mus. Arb. Natv. 4: 1—47.
- FOCKE, O. W. 1868. Ueber dichotype Gewächse. — Oesterr. Botan. Zeitschr. 1868: 139—146.
- 1881. Die Pflanzenmischlinge. — Berlin.
- FRANDSEN, K. J. 1943. The experimental formation of *Brassica juncea* CZERN. et COSS. — Dansk Bot. Arkiv 11, 4: 1—17.
- FRIES, E. 1842. *Sileneae* Scandinavicae in genera naturalia disposita. — Bot. Not. 1842: 168—172.
- 1858—1864. Herbarium normale plantarum rariorum et criticarum Suecicae. Fasc. XVI. — Upsaliae.
- GAGNEPAIN, F. 1896. Sur un hybride artificiel des *Lychnis diurna* et *vespertina*. — Bull. Soc. Bot. France 43: 129—139.
- 1897. Un hybride artificiel des *Lychnis diurna* et *vespertina*. (2^e Note). — Bull. Soc. Bot. France 44: 441—449.
- GANESAN, D. 1939. Cytological studies in a chromosome ring-forming diploid *Notonia grandiflora* DC. — Journ. of Genet. 28: 493—516.
- GARCKE, F. A. 1858. Flora von Nord- und Mitteldeutschland. 4. Aufl. — Berlin.
- GÄRTNER, C. F. VON. 1838. Over de Voortteiling van Bastaard-Planten. — Haarlem.
- 1849. Versuche und Beobachtungen über die Bastarderzeugung im Pflanzenreich. — Stuttgart.
- GEITLER, L. 1929. Zwei einfache Methoden zur Untersuchung pflanzlicher Chromosomen. — Der Züchter 1: 243—247.
- 1938. Chromosomenbau. — Berlin.
- GIROU DE BUSAREINGUES, C. 1831 a. Suite des expériences sur la génération des plantes. — Ann. Sci. nat. 24: 138—148.
- 1831 b. Mémoire sur les rapports des sexes dans le règne végétal. — Ann. Sci. nat. 24: 156—176.
- 1833. Expériences sur la génération des plantes. — Ann. Sci. nat. 30: 398—410.
- GODRON, D. A. 1847. Observations critique sur l'inflorescence considérée comme base d'un arrangement méthodique des espèces du genre *Silene*. — Nancy.
- 1866. Nouvelles expériences sur l'hybridité dans le règne végétal faites pendant les années 1863, 1864 et 1865. — Mém. de l'Acad. de Stanisl. 1865: 328—365.
- GOODSPEED, T. H. 1934. *Nicotiana* phylaxis in the light of chromosome number, morphology and behavior. — Univ. Cal. Publ. Bot. 17: 369—398.
- GREGUSS, P. 1927. Untersuchungen über den Zusammenhang zwischen der Pollen-grösse und der Geschlechtsbestimmung. — Arb. II. Abt. Wiss. Stefan Tisza Ges. in Debrecen 3: 49—54.
- GRENIER, C. and GODRON, D. A. 1848. Flore de France, Tome I. — Paris.
- HAKANSSON, A. 1931. Über Chromosomenverkettung in *Pisum*. — Hereditas 15: 17—61.
- HARTMAN, C. J. 1843. Handbok i Skandinavien's Flora, 4 uppl. — Stockholm.
- HEITZ, E. 1925 a. Unregelmässigkeiten bei der Reduktionsteilung von *Melandrium album*. — Ber. Dtsch. Bot. Ges. 43: 77—80.

- HEITZ, E. 1925 b. Beitrag zur Cytologie von *Melandrium*. — Zeitschr. wiss. Biol. (E), 1: 241—259.
- HERTWIG, G. and P. 1922. Die Vererbung des Hermaphroditismus bei *Melandrium*. Ein Beitrag zur Frage der Bestimmung des Geschlechts. — Zeitschr. ind. Abst. Vererb. 28: 259—294.
- HERTWIG, P. 1942. Allgemeine Erblehre. III. Teil. Nicht-mendelistische Vererbung. — Inzucht und Heterosis. — Artbastarde. — Fortschr. Erbpathol., Rassenhyg. u. i. Grenzgeb. 4: 1—31.
- HEYER, F. 1884. Untersuchungen über das Verhältnis des Geschlechtes bei einhäusigen und zweihäusigen Pflanzen. — Ber. phys. Lab. Versuchsanst. d. landwirtschl. Inst. d. Univ. Halle. Heft 5, 1884: 1—152.
- HOFFMANN, H. 1871. Zur Geschlechtsbestimmung. — Bot. Zeitung 29: 97—109.
- 1885. Ueber Sexualität. — Bot. Zeitung 43: 161—169.
- HOLLINGSHEAD, L. 1930. A lethal factor in *Crepis* effective only in an interspecific hybrid. — Genetics 15: 114—140.
- HYLANDER, N. 1941. Förteckning öfver Skandinavians växter. I. Fanerogamer. — Lund.
- KARPECHENKO, G. D. 1927. Polyploid hybrids of *Raphanus sativus* L. × *Brassica oleracea* L. — Bull. Appl. Bot. 17: 305—410.
- KLINCKSIECK, P. and VALETTE, T. 1908. Code des Couleurs. — Paris.
- KOELREUTER, I. T. 1776. *Lychnis-Cucubalus*: novum plantae hybridae genus. — Nov. Comm. Acad. Sci. Imp. Petropolit. 20: 431—448.
- KUHN, E. 1937. Zur Physiologie der Pollenkeimung bei *Matthiola*. — Planta 27: 304—333.
- LANGE, J. 1864. Haandbog i den danske Flora. 3. Udgave. — Kjöbenhavn.
- LAWRENCE, W. J. C. and SCOTT-MONCRIEFF, R. 1935. The genetics and chemistry of flower colour in *Dahlia*: A new theory of specific pigmentation. — Journ. of Genet. 30: 155—226.
- LEVAN, A. 1942. Studies on the meiotic mechanism of haploid rye. — Hereditas 28: 177—211.
- LEWITSKY, G. A. 1931. The morphology of chromosomes. — Bull. Appl. Bot. 27: 19—174.
- LIDFORSS, B. 1905. Studier öfver artbildningen inom släktet *Rubus*. — Arkiv för Botanik 4, 6: 1—41.
- LINDMAN, C. A. M. 1926. Svensk fanerogamflora. — Stockholm.
- LINDSAY, R. H. 1929. The chromosomes of some dioecious Angiosperms. — Proc. Nat. Acad. Sci. Wash. 15: 611—613.
- 1930. The chromosomes of some dioecious Angiosperms. — Am. Journ. of Bot. 17: 152—174.
- LINNAEUS, C. 1753. Species plantarum. — Holmiae.
- LÖVE, Å. 1943. Cytogenetic studies on *Rumex* subgenus *Acetosella*. — Hereditas 30: 1—136 (Diss. Lund, 1943).
- 1944. The dioecious forms of *Rumex* subgenus *Acetosa* in Scandinavia. — Bot. Not. 1944 (in the press).
- LÖVE, D. 1940. Some studies on sex determination in *Melandrium rubrum*. — Svensk Bot. Tidskr. 34: 234—247.
- 1942 a. A tetraploid, dioecious *Melandrium* found in nature. — Hereditas 28: 241—242.

- LÖVE, D. 1942 b. Intersexuality in *Melandrium rubrum*, probably caused by a translocation between the sex chromosomes. — *Hereditas* 28: 497—498.
- LUTKOV, A. N. 1930. Interspecific hybrids of *Pisum humile* BOISS. × *Pisum sativum* L. — *Proc. USSR Congr. Genet., Plant and Anim. Breed.* 2: 353—367.
- MARSDEN-JONES, E. M. and TURRILL, W. B. 1937. Genetical studies in *Centaurea scabiosa* L. and *Centaurea collina* L. — *Journ. of Genet.* 34: 487—495.
- MCCCLINTOC, B. 1931. A cytological demonstration of the location of an interchange between non-homologous chromosomes of *Zea mays*. — *Proc. Nat. Acad. Sci. Wash.* 16: 791—796.
- 1941. The stability of broken ends of chromosomes in *Zea mays*. — *Genetics* 26: 234—282.
- MCCRAY, F. A. 1933. Embryo development in *Nicotiana* species hybrids. — *Genetics* 18: 95—110.
- MELCHERS, G. 1935. Über reziprok verschiedene Merkmalsausbildung in der F_1 der Kreuzung *Saxifraga adscendens* L. × *S. tridactylites* L. unter Berücksichtigung des Entwicklungsstadiums. — *Zeitschr. ind. Abst. Vererb.* 69: 263—277.
- MEURMAN, O. 1925 a. Über Chromosomenzahlen und Heterochromosomen bei diözischen Phanerogamen. — *Soc. Sci. Fenn. Comm. Biol.* II, 2: 1—4.
- 1925 b. The chromosome behaviour of some dioecious plants and their relatives, with special reference to the sex chromosomes. — *Soc. Sci. Fenn. Comm. Biol.* II, 3: 1—105.
- 1928. Cytological studies in the genus *Ribes* L. — *Hereditas* 11: 289—356.
- MICHAELIS, P. 1938. Über die Konstanz des Plasmons. — *Zeitschr. ind. Abst. Vererb.* 74: 435—459.
- 1939. Über den Einfluss des Plasmons auf die Manifestation der Gene. — *Zeitschr. ind. Abst. Vererb.* 77: 548—567.
- 1940 a. Über reziprok verschiedene Sippen-Bastarde bei *Epilobium hirsutum*. I. — *Zeitschr. ind. Abst. Vererb.* 78: 187—222.
- 1940 b. Über reziprok verschiedene Sippen-Bastarde bei *Epilobium hirsutum*. II. — *Zeitschr. ind. Abst. Vererb.* 78: 223—237.
- 1940 c. Über reziprok verschiedene Sippen-Bastarde bei *Epilobium hirsutum*. III. — *Zeitschr. ind. Abst. Vererb.* 78: 295—337.
- 1942 a. Experimentelle Untersuchungen über die geographische Verbreitung von Plasmon-Unterschieden und der auf diese Unterschiede empfindlichen Gene, sowie deren theoretische Bedeutung für das Kern-Plasma-Problem. — *Biol. Zentralbl.* 62: 170—186.
- 1942 b. Über reziprok verschiedene Sippenbastarde bei *Epilobium hirsutum*. V. — *Zeitschr. ind. Abst. Vererb.* 80: 429—453.
- 1942 c. Über reziprok verschiedene Sippenbastarde bei *Epilobium hirsutum*. VI. — *Zeitschr. ind. Abst. Vererb.* 80: 454—499.
- 1943. Untersuchungen an reziprok verschiedenen Artbastarden bei *Epilobium*. I. — *Flora* 137: 1—23.
- MICHAELIS, P. and DELINGSHAUSEN, M. v. 1942. Über reziprok verschiedene Sippenbastarde bei *Epilobium hirsutum*. IV. — *Zeitschr. ind. Abst. Vererb.* 80: 373—428.
- MICHAELIS, P. and ROSS, H. 1943. Untersuchungen an reziprok verschiedenen Artbastarden bei *Epilobium*. II. — *Flora* 137: 24—56.
- MILLER, P. 1768. *The gardeners dictionary*. Ed. 8. — London.

- MOENCH, K. 1794. *Methodus plantarum horti botanici et agri Marburgensis a staminum situ describendi.* — Marburgi Cattorum.
- MORINAGA, T. 1931. Interspecific hybridization in *Brassica*. IV. — *Cytologia* 3: 77—83.
- MÜNTZING, A. 1930. Outlines to a genetic monograph of the genus *Galeopsis*. — *Hereditas* 13: 185—341.
- 1933. Apomictic and sexual seed formation in *Poa*. — *Hereditas* 17: 131—154.
- 1937. The effects of chromosomal variation in *Dactylis*. — *Hereditas* 23: 113—235.
- 1939. Chromosomenaberrationen bei Pflanzen und ihre genetische Wirkung. — *Zeitschr. ind. Abst. Vererb.* 76: 323—350.
- MÜNTZING, A. and PRAKKEN, R. 1940. The mode of chromosome pairing in *Phleum* twins with 63 chromosomes, and its cytogenetic consequences. — *Hereditas* 26: 463—501.
- and — 1941. Chromosomal aberrations in rye populations. — *Hereditas* 27: 273—308.
- MURBECK, S. 1943. Bastarder och artsystematik. — *Bot. Not.* 1943: 314—332.
- NEGRUL, A. M. 1930. Chromosomenzahl und Character der Reduktionsteilung bei den Artbastarden der Weinrebe (*Vitis*). — *Der Züchter* 2: 33—43.
- NEWTON, W. C. F. and PELLEW, C. 1929. *Primula kewensis* and its derivatives. — *Journ. of Genet.* 20: 405—467.
- NILSSON, F. 1937. Undersökningar över hybriden *Bromus hordeaceus* × *Bromus mollis* och dess avkomma. — *Bot. Not.* 1937: 463—486.
- NYMAN, C. F. 1865. *Sylloge florae Europaeae, etc. Supplementum.* — Oerebroae.
- OEHLKERS, F. 1938. Bastardierungsversuche in der Gattung *Streptocarpus* LINDL. I. — *Zeitschr. f. Bot.* 32: 305—393.
- 1940. Bastardierungsversuche in der Gattung *Streptocarpus* LINDLEY. III. — *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* 58: 76—91.
- 1942. Faktorenanalytische Ergebnisse an Artbastarden. — *Biol. Zentralbl.* 62: 280—289.
- ONO, T. 1935. Chromosomen und Sexualität von *Rumex Acetosa*. — *Sci. Rep. Tohoku Imp. Univ. Ser. 4*, 10: 41—210.
- 1939. Polyploidy and sex determination in *Melandrium*. I. — *Bot. Mag. Tokyo* 53: 546—556.
- 1940. Polyploidy and sex determination in *Melandrium*. II. — *Bot. Mag. Tokyo* 54: 225—230.
- ÖSTERGREN, G. 1942. Note on the acetocarmine method. — *Hereditas* 28: 239—240.
- PATZE, C., MEYER, E. and ELKAN, L. 1850. *Flora der Provinz Preussen.* — Königsberg.
- PERCIVAL, J. 1930. Cytological studies of some hybrids of *Aegilops* sp. × wheats, and some hybrids between different species of *Aegilops*. — *Journ. of Genet.* 22: 201—278.
- PRAHL, P. 1890. *Kritische Flora der Provinz Schleswig-Holstein, des angrenzenden Gebiets der Hansestädte Hamburg und Lübeck und des Fürstentums Lübeck.* II. Teil. — Kiel.
- PRAKKEN, R. 1944. Contributions to the genetics and cytology of *Mirabilis*. — *Hereditas* 30: 201—212.
- RAFN, C. G. 1800. *Danmarks og Holsteens Flora systematisk, physisk og oeconomisk bearbejdet.* Del. 2. — Kjöbenhavn.

- REICHENBACH, H. G. L. and REICHENBACH, G. H. 1844. *Icones Florae germanicae et helveticae*. V. — Leipzig.
- RHOADES, M. M. 1931. Linkage values in an interchange complex in *Zea*. — Proc. Nat. Acad. Sci. Wash. 17: 694—698.
- 1933. A cytological study of reciprocal translocation in *Zea*. — Proc. Nat. Acad. Sci. Wash. 19: 1022—1031.
- ROEHLING, J. C. 1812. *Deutschlands Flora*. Ed. II. — Frankfurt a. M.
- RUPRECHT, F. J. 1860. *Flora ingratica*. — Petropoli.
- SALISBURY, R. A. 1796. *Prodromus stirpium in horto ad Chapel Allerton vigentium*. — Londini.
- SANSOME, E. R. 1932. Segmental interchange in *Pisum sativum*. — Cytologia 3: 200—219.
- SANSOME, F. W. and PHILP, J. 1939. Recent advances in plant genetics. — London.
- SAX, H. J. 1932. Chromosome pairing in *Larix* species. — Journ. Arnold Arb. 13: 368—374.
- SAX, K. 1931. Chromosome numbers in the ligneous *Saxifragaceae*. — Journ. Arnold Arb. 12: 198—206.
- SAX, K. and ANDERSON, E. 1933. Segmental interchange in chromosomes of *Tradescantia*. — Genetics 18: 53—67.
- SCHINZ, H. and KELLER, R. 1914. *Flora der Schweiz zum Gebrauche auf Excursionen, im Schulen und beim Selbstunterricht*. II. Teil. 3. Aufl. — Zürich.
- SCHINZ, H. and THELLUNG, A. 1907. Beiträge zur Kenntnis der Schweizerflora (VII). — Bull. de l'Herbier Boissier, Ser. 2, Tome 7: 177—192.
- SCHUKUR, C. 1791. *Botanisches Handbuch der mehrsten in Deutschland unter freiem Himmel ausdauernden Gewächse*. — Leipzig.
- SCHÜRHOFF, P. N. 1919. Über die Teilung des generativen Kerns vor der Keimung des Pollenkorns. — Archiv f. Zellforsch. 15: 145—159.
- SCHWEMMLE, J. 1941. Weitere Untersuchungen an *Eu-Oenotheren* über die genetische Bedeutung des Plasmas und der Plastiden. — Zeitschr. ind. Abst. Vererb. 79: 321—335.
- SCOTT-MONCRIEFF, R. 1936. A biochemical survey of some mendelian factors for flower colour. — Journ. of Genet. 32: 117—170.
- 1938. The nature and inheritance of flower colour. — Scientific Horticult. 6: 124—132.
- SEKERA, 1848. *Lychnis Preslii* SEKER. — Oesterr. Bot. Wochenbl. 3: 196—197.
- SHARP, L. W. 1934. *Introduction to cytology*. 3rd ed. — New York.
- SHULL, G. H. 1908. Some new cases of mendelian inheritance. — Bot. Gaz. 45: 103—116.
- 1910 a. Color inheritance in *Lychnis dioica* L. — Am. Nat. 44: 83—91.
- 1910 b. Inheritance of sex in *Lychnis*. — Bot. Gaz. 49: 110—125.
- 1911. Reversible sex-mutants in *Lychnis dioica*. — Bot. Gaz. 52: 329—368.
- 1912. The primary color-factors of *Lychnis* and color-inhibitors of *Papaver Rhoeas*. — Bot. Gaz. 54: 120—135.
- 1914 a. Über die Vererbung der Blattfarbe bei *Melandrium*. — Ber. Dtsch. Bot. Ges. 31: (40)—(80).
- 1914 b. Sex-limited inheritance in *Lychnis dioica* L. — Zeitschr. ind. Abst. Vererb. 12: 265—302.

- SIBTHORP, J. 1794. Flora oxonensis. — Londini.
- SIMMONS, H. G. 1907. Ueber einige lappländische Phanerogamen. — Arkiv för Botanik 6, 17: 1—40.
- SIMONKA, L. 1886. Enumeratio florae Transsilvanicae vasculosae critica. — Budapest.
- SINOTO, Y. 1929. Chromosome studies in some dioecious plants, with special reference to the allosomes. — Cytologia 1: 109—191.
- SIRKS, M. J. 1938. Plasmatical inheritance. — Bot. Review 4: 113—131.
— 1940. The genetic nature of racial and specific differences. — Boll. Soc. Ital. Biol. Sperim, 15: 184—190.
- SKALINSKA, M. 1932. Cytological mechanism of segregation in the progeny of an allotetraploid *Aquilegia*. — Proc. 6th Int. Congr. Genet. 2: 185—187.
- STANFIELD, J. F. 1937. Certain physico-chemical aspects of sexual differentiation in *Lychnis dioica*. — Am. Journ. Bot. 24: 710—719.
- STOJANOFF, N. 1936. Über den Artbegriff und die Aussichten der modernen Systematik. — Proc. 6th Int. Bot. Congr. Amsterdam 1: 185—188.
- STRASBURGER, E. 1900. Versuche mit diözischen Pflanzen in Rücksicht auf Geschlechtsverteilung. — Biol. Centralbl. 20: 657—665; 689—698; 721—731; 753—785.
— 1910. Über geschlechtsbestimmende Ursachen. — Jahrb. wiss. Bot. 48: 427—519.
- SYKES, M. G. 1909. Note on the nuclei of some unisexual plants. — Annals of Bot. 23: 341.
- TAKENAKA, Y. 1938. Genetic studies on the intersexuality of *Rumex Acetosa* L. — Jap. Journ. of Genet. 14: 293—294.
- TAMMES, T. 1925. Mutation und Evolution. — Zeitschr. ind. Abst. Vererb. 36: 417—426.
- TISCHLER, G. 1925. Ein Beitrag zum Verständnis des Certationsproblems bei *Melandrium*. — Planta 1: 332—341.
- TURESSON, G. 1922. The genotypical response of the plant species to the habitat. — Hereditas 3: 211—350.
— 1925. The plant species in relation to habitat and climate. — Hereditas 6: 147—236.
- TURRILL, W. B. 1934. Modern aspects of taxonomic botany and recent researches on some British plant species. — Sci. Journ. of the Royal Coll. of Sci. 4: 75—82.
— 1940. Experimental and synthetic plant taxonomy. — The New Systematics: 47—71.
- VAARAMA, A. 1941. Beobachtungen über die Cytomixis in meiotischen Pollenmutterzellen von *Sagittaria natans* PALL. — Ann. Acad. Sci. Fenn. A, IV, Biol. 1: 1—20.
- WAHLENBERG, G. 1824. Flora suecia. — Upsaliae.
- WANG, D. T. 1934. Contribution à l'étude des *Ustilaginées* (Cytologie du parasite et pathologie de la cellule hôte). — Le Botaniste 26: 539—648.
- WANSCHER, J. H. 1941. Partial pollen sterility as a somatic character of the peach. — Roy. Vet. Agr. Coll. Copenh. Yearb. 1941: 91—105.
- WARMKE, H. E., and BLAKESLEE, A. F. 1939 a. Effect of polyploidy upon the sex mechanism in dioecious plants. — Genetics 24: 88—89.
— and — 1939 b. Sex mechanism in polyploids of *Melandrium*. — Science 89: 391—392.
— and — 1940. The establishment of a 4n dioecious race in *Melandrium*. — Am. Journ. Bot. 27: 751—762.

- WEBBER, J. M. 1934. Cytogenetic notes on cotton and cotton relatives. — *Science* 28: 407—424.
- WEIGEL, C. E. 1769. *Flora Pomerano-Rugica*, etc. — Berolini, Stralsundiae et Lipsiae.
- WESTERGAARD, M. 1938. Induced polyploidy in *Melandrium album*. — *Nature* 142: 917.
- 1940. Studies on cytology and sex determination in polyploid forms of *Melandrium album*. — *Dansk Bot. Arkiv* 10, 5: 1—131.
- WETTSTEIN, F. v. 1924. Morphologie und Physiologie des Formwechsels der Moose auf genetischer Grundlage. I. — *Zeitschr. ind. Abst. Vererb.* 33: 1—236.
- 1928 a. Über plasmatische Vererbung und über das Zusammenwirken von Genen und Plasma. — *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* 46: 32—48.
- 1928 b. Morphologie und Physiologie des Formwechsels der Moose auf genetischer Grundlage. II. — *Bibl. Genet.* 10: 1—216.
- 1930. Über plasmatische Vererbung sowie Plasma und Genwirkung. — *Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, Fachgr. VI (Biol.)* Nr. 2: 109—118.
- 1934. Über plasmatische Vererbung und das Zusammenwirken von Genen und Plasma. — *Wissensch. Woche zu Frankfurt a. M. 1934, I. Erbbiol.*: 31—36.
- 1937. Die genetische und entwicklungsphysiologische Bedeutung des Zytoplasmas. — *Zeitschr. ind. Abst. Vererb.* 73: 349—366.
- WINGE, Ö. 1923. On sex chromosomes, sex determination and preponderance of females in some dioecious plants. — *C. R. Trav. Lab. Carlsb.* 15, 5: 1—26.
- 1927. On a Y-linked gene in *Melandrium*. — *Hereditas* 9: 274—283.
- 1928. *Arvelighedslære*. — Köbenhavn.
- 1931. X- and Y-linked inheritance in *Melandrium*. — *Hereditas* 15: 179—184.
- 1937. *Arvelighedslære*. 2. Udg. — Köbenhavn.
- 1938 a. The genetic aspect of the species problem. — *Proc. Linn. Soc. London, Session* 150: 231—238.
- 1938 b. Inheritance of species characters in *Tragopogon*. A cytogenetic investigation. — *C. R. Trav. Lab. Carlsb., Sér. physiol.* 22, 9: 155—193.
- YAMAMOTO, Y. 1938. Karyogenetische Untersuchungen bei der Gattung *Rumex*. VI. — *Mem. Coll. Agric. Kyoto Imp. Univ.* 43 (Genet. ser. 8): 1—59.
- YARNELL, S. H. 1930. Genetic and cytological studies in *Fragaria*. — *Genetics* 16: 422—454.
- ZIRKLE, C. 1935. *The beginnings of plant hybridization*. — Philadelphia.

Contents.

	Page
I. Introduction	125
II. Material and methods	127
1. The material	127
2. The methods	130
III. Genetical section	130
1. Introduction	130
2. Results of earlier authors	131
3. Own results	138
4. Review of the genetical results	152
IV. The occurrence of plasmatical differences	155
1. Introduction	155
2. The results	156
3. Conclusions	158
V. Cytological section	159
1. Introduction	159
2. The mitotic chromosomes	161
3. The meiotic divisions	162
VI. Pollen sterility	170
1. Introduction	170
2. The morphological pollen fertility	173
3. Pollen germination experiments	176
4. Pollen sterility and meiotic irregularities	179
5. Pollen sterility after inbreeding	187
6. Conclusions	187
VII. Sex determination	188
1. Introduction	188
2. Cytogenetics of sex	189
3. Summing up	192
VIII. Vitality of the hybrids	192
IX. Discussion	195
X. Taxonomical consequences	200
Acknowledgements	201
Summary	201
Literature cited	204

Pleospora betae n. sp., die Schlauchfruchtform von Phoma betae (Oud.) Fr.

VON KARL BJÖRLING.

Der Name des Pilzes *Phoma betae* ist mit einigen der wichtigsten Krankheiten auf gezüchteten Zucker- und Futterrüben (*Beta vulgaris* L.) verknüpft. Seitdem FRANK vor 50 Jahren *Phoma betae* als wahrscheinliche Ursache der Herz- und Trockenfäule der Rüben beschrieb (FRANK 1892) und KRÜGER im folgenden Jahr dessen Anteil an dem Wurzelbrand nachwies (KRÜGER 1893), sind viele verschiedene Auffassungen bezüglich seiner parasitären Natur herangeführt worden. Einige Forscher (KRÜGER & WIMMER 1909, SCHANDER & FISCHER 1915) haben jedenfalls hinsichtlich der Herzfäule den Pilz als bedeutungslosen Saprophyt betrachtet, während andere ihn als primären Parasit (FRANK 1894, ROSTRUP 1894 u. a.) oder als Schwächeparasit (GÄUMANN 1925) betrachtet haben.

Unsere gegenwärtige Kenntnis der Ätiologie jener Rübenkrankheiten, an welchen dieser Pilz mitwirkt, gibt im grossen und ganzen folgendes Bild. *Phoma betae* ist einer der drei oder mehr Pilze, die jeder für sich oder zusammen als primäre Parasiten den Wurzelbrand verursachen. Betreffs der Herz- und Trockenfäule kommt der Pilz zwar als sekundärer Schädling in befallenen Geweben vor, diese Krankheit ist aber ihrem Entstehen nach von physiologischer Art, und wird durch Bormangel verursacht (BRANDENBURG 1931). Ferner kommt *Phoma betae* in nekrotischen Flecken auf den älteren Blättern von Rübenpflanzen ersten Jahres vor (POOL & Mc KAY 1915), auf Blättern und Stengeln von Samenrüben (FRANK 1898), und schliesslich so gut wie regelmässig auf Rübensamen (EDSON 1915 u. a.).

Die Entwicklungsgeschichte des Pilzes ist bis jetzt nur unvollständig bekannt. Die Pykniden wurden zuerst in Flecken auf Rübenblättern von OUDEMANS (1877) unter dem Namen *Phyllosticta betae* beschrieben, bei einer späteren Gelegenheit von PRILLIEUX (1891) als *Phyllosticta tabifica*. Dass *Phoma betae* auf den Wurzeln und Hypocotylen

und *Phyllosticta betae* auf den Blättern identische Organismen sind, ist später u. a. von POOL & MC KAY (1915) nachgewiesen worden. Der erstgenannte Name ist sodann mit Berücksichtigung der Priorität OUDEMANS ausschliesslich als Benennung des betreffenden Pilzes verwendet worden.

Ausser diesen asexuellen Fruchtkörpern fanden PRILLIEUX und DELACROIX schon im Jahre 1891 auf toten Blattstielen von Rüben ersten Jahres eine Ascomycetenart, *Mycosphaerella tabifica* (P. & D.) Johans. (= *Sphaerella tabifica* P. & D.), welche für das sexuelle Stadium des Pilzes gehalten wurde. Diese Annahme, auf die Beobachtung gegründet, dass Fruchtkörper von *Mycosphaerella tabifica* zusammen mit Pykningen von *Phoma betae* vorkamen, wurde nicht durch verwandtschaftsbeweisende Kultur- und Infektionsversuche mit Ascosporen bestätigt, und muss somit als sehr unsicher bezeichnet werden. Den meisten auf diesem Gebiet wirkenden Forschern ist es auch nicht gelungen, weder *Mycosphaerella tabifica* noch ein anderes sexuelles Stadium wiederzufinden. Eine Ausnahme bildet PALM, der in einigen Fällen auf toten Rübenblättern »einige mehr oder weniger gutentwickelte Fruktifikationsorgane« einer Ascomycetenart angetroffen hat, die aus vielen, nicht näher angegebenen Gründen als mit *Mycosphaerella* identisch angesehen wurde (PALM 1934), aber auch dieser Fund wurde nicht durch konklusive Infektionsversuche bestätigt und beweist somit nichts von der Zusammengehörigkeit des *Mycosphaerellastadiums* mit *Phoma betae*.

Trotz der offenbaren Unsicherheit der Beobachtungen, auf welche PRILLIEUX und DELACROIX ihre Annahme gegründet haben, ist *Mycosphaerella tabifica* jedoch sowohl in führenden pflanzenpathologischen Handbüchern (SORAUER 1928, HEALD 1933) als auch in rein mykologischen Werken (GÄUMANN & DODGE 1928, GWYNNE-VAUGHAN & BARNES 1937) ohne Vorbehalt als das sexuelle Stadium von *Phoma betae* herangeführt worden. Da diese Angabe meinen Beobachtungen nach nicht mit den tatsächlichen Verhältnissen übereinstimmt, und weil ferner der Gegenstand von sowohl theoretischem als praktischem Interesse ist, scheint mir eine Berichtigung begründet zu sein.

Eigene Beobachtungen. — Im Zusammenhang mit einer Untersuchung über das Vorkommen von *Phoma betae* auf Samenpflanzen von Zuckerrüben und seine Einwirkung auf die Quantität und Qualität der Samenproduktion führte ich im Winter 1942—43 ein Überwinterungsversuch aus mit einigen von *Phoma* stark befallenen Stengeln von

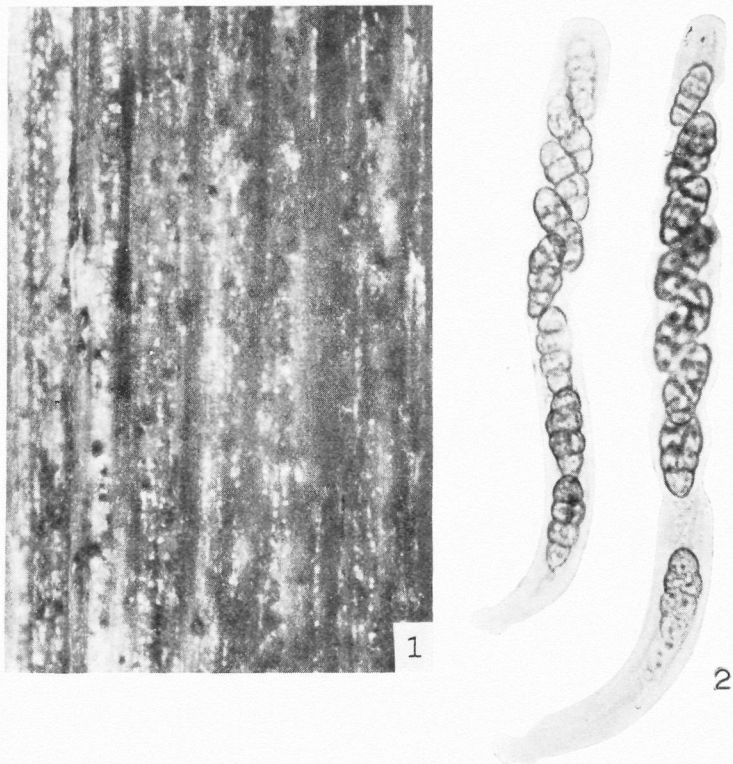


Fig. 1. Schlauchfruchtkörper von *Pleospora betae* n. sp. auf einem toten Samenrübenstengel. $\times 5$. Fig. 2. Mikrophoto von Schläuchen. Lebendes Material im Wasser. Die Schläuche bis auf das Doppelte ihrer ursprünglichen Länge gequollen. $\times 500$.

Samenpflanzen. Die Stengel, die von Pflanzen genommen wurden, die im Herbst 1942 in gewöhnlicher Ordnung Samen getragen hatten, wurden im Freien überwintert und im Februar 1943 untersucht. Hierbei beobachtete ich ein reichliches Vorkommen von Fruchtkörpern einer unbekanntem Ascomycetenart, am nächsten zur Gattung *Pleospora* gehörend, und ausserdem einzelne Fruchtkörper einer Art, die morphologisch gut mit *Pleospora herbarum* (Pers.) Rabenh. übereinstimmte.

Nachdem durch vorbereitende Keimungsversuche konstatiert worden war, dass die Ascosporen beider Fruchtkörpertypen unmittelbar keimfähig waren, wurden auf synthetischem Nähragar einige 50 Einzelascosporenkulturen jeder Art angelegt. — Die Kulturen der als *Pleospora herbarum* angesehenen Fruchtkörper gaben sämtliche Konidien von

Macrosporium sarcinula Berk., womit die Identität dieser *Pleospora*art mit *Pl. herbarum* als festgestellt betrachtet wurde.

Sämtliche Einzelascosporenkulturen der Fruchtkörper des unbekanntes Ascomyceten entwickelten dagegen nach 5—6 Tagen Pykniden einer *Phoma*art, deren Pyknosporen an Grösse und Aussehen gut mit jenen des *Phoma betae* übereinstimmten (Fig. 6). Das Aussehen und die Zuwachsgeschwindigkeit der Kulturen waren auch solcher Art, dass sie in die Serie von verschiedenen Kulturmorphotypen von *Phoma betae* eingeordnet werden konnten, die ich bei früheren Versuchen aus befallenen Rüben in verschiedenen Entwicklungsstadien isoliert hatte.

Infektionsversuche auf Blättern und Stengeln lebender Samenrüben ausgeführt mit Pyknosporen und Myzel aus den Einzelascosporenkulturen der unbekanntes Ascomycetenart, zeigten ferner, dass der Pilz unverletzte Gewebe zu befallen vermag. Symptome mit braunen, streifenförmigen Nekrosen wurden sowohl in diesen Versuchen als auch in Kontrollen mit ursprünglichem Material von *Phoma betae* konstatiert. In sämtlichen Nekrosen wurden normale Pykniden des Pilzes gebildet (Fig. 5). Komplettierende Infektionsversuche auf Rübenkeimpflanzen verliefen auch positiv, indem typischer *Phoma*-wurzelbrand eintrat. Diese Beobachtungen und Versuche dürften mit voller Gewissheit die Zusammengehörigkeit zwischen *Phoma betae* und der in Rede stehenden Ascomycetenart beweisen.

Eine nähere Untersuchung der verschiedenen Entwicklungsstadien der Schlauchfruchtkörper zeigte, dass diese als kompakte vegetative Hyphengeflechte (Stromata) angelegt werden. Im inneren basalen Teil werden ascogene Hyphen differenziert, aus welchen anfänglich einzelne Asci zwischen den paraphysoiden Interthecialfasern emporwachsen (Fig. 3). In älteren Stadien füllen die Asci das Innere des Stromas aus, und bilden ein Pseudohymenium (Fig. 4). Die Entwicklung folgt demnach dem asculokulären Typus (NANNFELDT 1932). — Die übrigen morphologischen Einzelheiten der Fruchtkörper stellen die Art in die Reihe *Pseudosphaeriales* und die Mehrzelligkeit der Ascosporen zeigt, dass sie der Gattung *Pleospora* gehört. Da die Art von früheren beschriebenen *Pl*-arten durch den Bau und die Grössenordnung der Ascosporen gut abgegrenzt ist, wird sie hier mit folgender Diagnose als neu beschrieben.

Pleospora betae n. sp.

Pseudothecia sparsa, substratu fusco vel nigrescenti immersa, primo epiderme oblecta postremo nuda, coriacea, atra, semiglobosa, 230—340 μ lata, 160—205 μ alta.

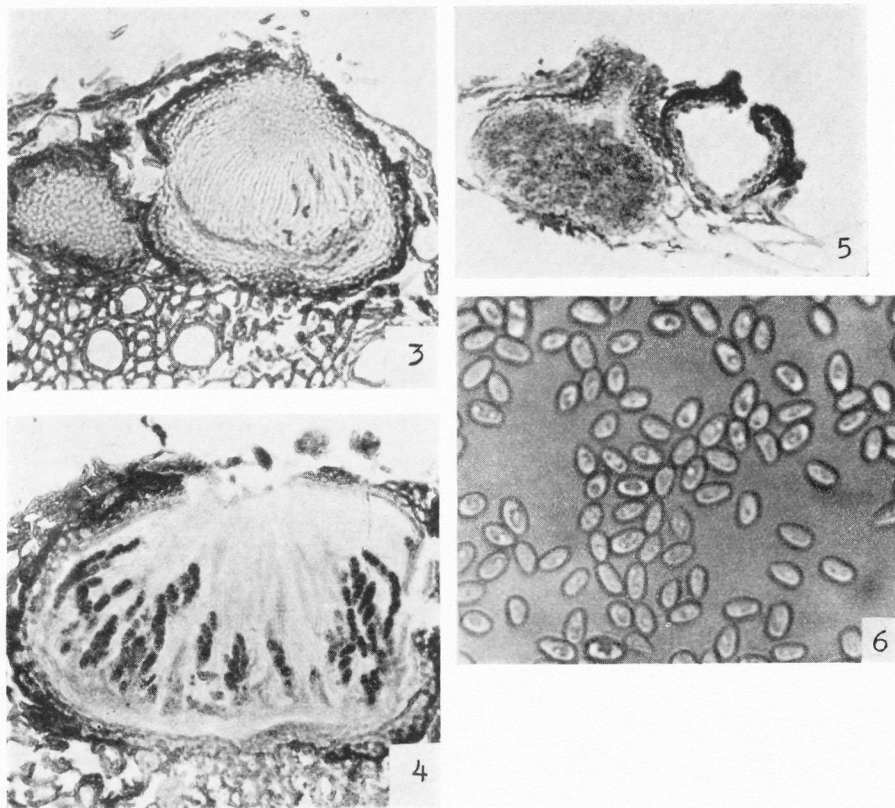


Fig. 3, 4. Schlauchfruchtkörper von *Pleospora betae* n. sp. 3. Junges Stadium mit emporwachsenden einkernigen Schläuchen. 4. Älteres Stadium mit reifen Schlauchsporen. $\times 200$. Fig. 5. Pykniden von *Phoma betae* auf einem Samenrübenstengel. $\times 200$. Fig. 6. Pyknosporen von *Phoma betae*. $\times 1000$.

Asci subcylindracei, inferne parum elongati, 8-sporei, 105—126 μ longi, 13,0—14,5 μ lati.

Ascosporeae lineis duobus inconspicuis dispositae, ellipticae, parietibus transversalibus 3 (rarius 4—5) instructae, ad eos constrictae, leviter luteo-virides vel hyalinae, 19,5—25,0 μ longae, 8,5—10,0 μ latae; cellulae intermediae pariete longitudinali inconspicuo vel nullo instructae.

Fila interthecialia paraphysoidea tenuissima, parum ramosa, pluricellularia, 1,5—1,8 μ lata.

Status conidii: *Phoma betae* (Oud.) Fr.

Hab. in caulibus mortuis plantae annuae secundariae *Beta vulgaris* in hiberno post maturitatem seminum.¹

Die Konidienformen der Gattung *Pleospora* Rabenh. gehören im allgemeinen zu den imperfekten Gattungen *Macrosporium*, *Helminthosporium*, *Alternaria* und *Sporodesmium*. *Phomapykniden* kommen jedoch als Nebenfruchtformen bei einigen Arten vor, nämlich bei *Pl. albicans* Fuck. mit *Phoma albicans* Rob. et Desm. (PRILLIEUX 1896) und *Pl. Rehmanniana* mit *Phoma medicaginis* Malbr. et Roum. (SORAUER 1928). Dagegen scheint es sehr unsicher, dass eine *Phoma*art in die Entwicklungsgeschichte irgendeines Vertreters der Gattung *Mycosphaerella* Johans. (= *Sphaerella* [Fries] Ces. et Not.), zu welcher *Phoma betae* bis jetzt gerechnet worden ist, gehört. Nach den eingehenden Untersuchungen KLEBAHNS über die verschiedenen Konidienformen der Gattung *Mycosphaerella* (KLEBAHN 1918) kommen in dieser Hinsicht nur *Septoria*, *Ramularia* und *Cercospora* in Betracht. Verschiedene spätere Untersuchungen haben zwar die Anzahl sicherer Nebenfruchtformen dieser Gattung beträchtlich vermehrt, aber einige zuverlässige Beispiele von der Zusammenhörigkeit einer *Mycosphaerella*art mit einer *Phoma*art scheinen noch nicht erbracht worden zu sein.

Fortgesetzte vergleichende Züchtungsversuche auf synthetischem Nähragar mit Einzelascosporenkulturen von *Pleospora betae*, bei welchen die Ascosporen zum Teil direkt aus dem Ascus mit Mikromanipulator herausgenommen wurden, zeigten, dass viele morphologisch und physiologisch verschiedene *Phomabiotypen* isoliert werden konnten, nicht nur aus einem und demselben Fruchtkörper, sondern auch aus einem und demselben Ascus. Die Verschiedenheiten in physiologischer Hinsicht bezogen sich u. a. auf die Zuwachsgeschwindigkeit und die Pathogenität. Nähere Einzelheiten bezüglich dieser Biotypenvariation sind in einer folgenden Mitteilung über *Phoma betae* zur Veröffentlichung vorgesehen.

Schlussbemerkungen. — Die biologische Bedeutung des sexuellen Entwicklungsstadiums scheint in diesem Falle zweifach zu sein. Auf der einen Seite tragen die Schlauchfruchtkörper durch den Zeitpunkt und die Art ihrer Entstehung gewissermassen dazu bei, die Überwinterung der Art zu sichern. Wenigstens dürfte dies ursprünglich der Fall gewesen sein, bevor *Beta vulgaris* in ihren gegenwärtigen Formen kulturiert wurde.

¹ Fil. dr. T. NORLINDH, der mir bei der lateinischen Diagnose half, spreche ich hiermit meinen Dank aus.

viert wurde. Nach den Beobachtungen von POOL und MC KAY (1915) sind nämlich das vegetative Myzel und die Pykniden nach 5—8 Monaten saprophytischen Daseins in der Erde nicht länger lebensfähig und diese Organe sichern demnach nicht immer allein die Überwinterung des Pilzes. In der Praxis wird aber diese verbreitungsbiologische Funktion des sexuellen Stadiums bedeutungslos, da die Kontinuität des Pilzes von einer Wirtspflanzengeneration bis zur nächsten ausserdem und in sicher höherem Grade durch verschiedene Kulturmassnahmen, wie Ernte und Verwahrung der Samen, aufrechterhalten wird. Dies hat begreiflicherweise zur Folge eine unabsichtliche und unnatürliche Überwinterung und Verbreitung der Pykniden und vegetativen Myzel, die so gut wie regelmässig ein saprophytisches Dasein in toten Blattresten u. dgl. auf den Samenknäueln führen. In einigen Fällen wird zwar der Pilz vor dem Säen durch Beizung des Saatgutes mit chemischen Mitteln getötet, aber oft wird dies nicht zur Ausführung gebracht. Die Propagation mit dem Samen ist zweifelsohne von viel grösserem Umfang als die Überwinterung und Verbreitung durch die Ascosporen. Bei nicht kultivierten *Beta*arten, z. B. *Beta maritima* L., die auch von *Phoma betae* befallen wird, dürften dagegen die Schlauchfruchtkörper nach wie vor ihre ursprüngliche Bedeutung als Überwinterungsstadien haben.

Wenn auch die rein verbreitungsbiologische Bedeutung der Schlauchfruchtkörper wenigstens bezüglich gezüchteter *Beta*formen augenscheinlich gering ist, so ist auf der anderen Seite ihre allgemeine Bedeutung für die Existenz des Pilzes offenbar. Trotz der deutlich sehr geringen Frequenz dieser Stadien im Verhältnis zu den vegetativen (Pykniden und Myzel) ist ihre Gegenwart doch sehr wichtig, weil sie als Organe der sexuellen Fortpflanzung eine Voraussetzung der natürlichen Erhaltung der Variation innerhalb der Art sind. Das Vorkommen von Schlauchfruchtkörpern in dem Entwicklungszyklus von *Phoma betae* gibt uns wenn nicht eine vollständige Erklärung des Biotypenreichtums innerhalb der Art so doch einen neuen Aspekt der Variationsmöglichkeiten des Pilzes und der Konsequenzen, die jene für seine parasitische Tätigkeit nach sich ziehen.

Literaturverzeichnis.

- BRANDENBURG, E. 1931. Die Herz- und Trockenfäule der Rüben als Bormangelerscheinung. — *Phytopath. Zeitschr.* 3.
EDSON, H. A. 1915. Seedling diseases of sugar-beets and their relation to root-rot and crown-rot. — *Jour. Agric. Res.* 4.

- FRANK, A. B. 1892. Ueber *Phoma betae*, einen neuen parasitischen Pilz, welcher die Zuckerrüben zerstört. — Zeitschr. Ver. Rübenz. Indus. 42.
- 1894. Zur Bekämpfung von *Phoma betae*. — Ibidem 44.
- 1898. Ueber die durch *Phoma betae* verursachte Blattflecken- und Samenstengelkrankheit der Rüben. — Ibidem 48.
- GWYNNE-VAUGHAN, H. C. I. and BARNES, B. The structure and development of fungi. — London 1937.
- GÄUMANN, E. 1925. Über die Herzkrankheit (Phyllonekrose) der Runkel- und Zuckerrüben. — Beibl. Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich. 70.
- GÄUMANN, E. and DODGE, C. W. Comparative morphology of fungi. — New York 1928.
- HEALD, F. D. Manual of plant diseases. — New York 1933.
- KRÜGER, F. 1893. *Phoma betae* Frank, als einer der Erreger von Wurzelbrand der Rübenpflanze. — Zeitschr. Ver. Rübenz. Indus. 43.
- KRÜGER, W. and WIMMER, G. 1909. Über die Herz- und Trockenfäule der Zuckerrüben. — Zeitschr. Ver. Deutsch. Zuckerindus. 640.
- NANNFELDT, J. A. 1932. Studien über die Morphologie und Systematik der nichtlichenisierten inoperculaten Discomyceten. — Nov. Act. Reg. Soc. Sci. Upsal. Ser. IV vol. 8 nr. 2.
- OUDEMANS, C. A. J. A. 1877. Aanwinsten voor de flora mycologica van Nederland van Juli 1875 tot Juli 1876. — Nederland. Kruidk. Arch. 2.
- PALM, B. T. 1934. Undersökningar över betrotbrandens svampar. — Svenska Sockerfabriksdirigenternas Förenings förhandlingar. 1934.
- POOL, V. and MC KAY, M. B. 1915. *Phoma betae* on the leaves of the sugar beet. — Jour. Agric. Res. 4.
- PRILLIEUX, E. 1891. La Pourriture de la Betterave. — Bull. Soc. Myc. France. 7.
- 1896. Sur une maladie de la Cichorée. — Ibidem. 12.
- PRILLIEUX, E. and DELACROIX, G. 1891. Complément à l'étude de la maladie du coeur de la betterave. — Ibidem. 7.
- ROSTRUP, E. 1894. *Phoma*-angriff bei Wurzelgewächsen. — Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 4.
- SCHANDER, R. and FISCHER, W. 1915. Zur Physiologie von *Phoma betae*. — Landw. Jahrb. 48.
- SORAUER, P. Handbuch der Pflanzenkrankheiten, Bd II, 1. Teil. — Berlin 1928.
-

Bidrag till Skånes Flora.

26. Flora Farhultensis. En återfunnen ungdomsskrift av Johan Wilhelm Zetterstedt.

AV OTTO GERTZ.

I den översikt över skånska florans äldre litteraturhistoria, som jag år 1933 offentliggjorde i Lunds Botaniska Förenings Jubileumsskrift, omnämnde jag (p. 127, not) en gammal handskriven, av JOHAN WILHELM ZETTERSTEDT upprättad växtförteckning för trakten kring Kullen, Flora Kullensis. Till grund för mitt meddelande rörande denna handskrift låg en anteckning av CARL ADOLF AGARDH i hans dagbok Autopsia. AGARDH omtalar där ett besök i Farhult 1811 hos därvarande kyrkoherden, tidigare akademiadjunkten, teol. doktor LARS PETER WÄHLIN och omnämner därvid även handskriften i fråga. AGARDH skriver beträffande sitt besök: »Dr WÄHLIN arbetar på en beskrifning öfver Kullen försedd med kartor, har äfwen låtit M[agiste]r ZETTERSTEDT upprätta en Flora Kullensis; deribland fans likväl ingenting synnerligen märkwärdigt. Wi ökade den på», tillägger han, »med *Stellaria crassifolia* och några Alger, som wi funno wid stranden.»¹

År 1936 har jag ävenledes med några ord i Skånes Natur (p. 57) omnämnt AGARDHS ovan anförda anteckning. Då växtförteckningen i fråga av allt att döma var den första, som upprättats över Kullabergstrakten, och den på denna grund syntes mig erbjuda stort intresse även för vår nuvarande kännedom om Skånes flora, gjorde jag efterforskningar efter doktor WÄHLINS efterlämnade papper. Men de personer, till vilka jag vände mig med förfrågningar härom, kunde icke lämna någon upplysning beträffande hans litterära kvarlåtenskap och dess öde.

Emellertid funnos ifrågavarande papper i behåll, och även nyssnämnda Flora Kullensis var bevarad. År 1942 överlämnades sålunda till Lunds universitetsbibliotek en större, från LARS PETER WÄHLIN här rörande samling handskrifter, vilken sedermera där registrerats och katalogiserats. Bland dessa handskrifter finnes en Flora Farhultensis,

vilken trots rubrikens något avvikande formulering befunnits identisk med den genom AGARDH kända, av JOHAN WILHELM ZETTERSTEDT författade Flora Kullensis. Identiteten bekräftas jämväl genom följande, med annan stil — WÅHLINS egen — i handskriften gjorda anteckning: *Stellaria crassifolia* funnen af Hr Demonstrator AGARDH. Se RE[T]ZII andra Supplement.» Ävenledes har AGARDH i samma växtförteckning med egen hand infört namnen på fyra å kusten vid Farhult funna brun- och rödalger.

Av AGARDHS anteckning i Autopsia framgår, att författaren till Flora Farhultensis, såsom redan nämnts, är JOHAN WILHELM ZETTERSTEDT. Vad angår tiden för skriftens tillkomst, måste denna vara efter $14\frac{1}{2}$ 1805, då LARS PETER WÅHLIN blev innehavare av Farhults pastorat, och före 1811, det år AGARDH besökte trakten. På ett ställe i växtförteckningen — vid *Funaria hygrometrica* — hänvisas till Svensk Botanik. Citatet avser uppenbarligen planschen 228; bandet 4 av nämnda planschverk, där mossan beskrives, utkom 1805 (BORÉN, 1920, p. 63), varför förteckningen troligen tillkommit efter sistnämnda år. Till förteckningen över växterna i Farhult hör även en kortfattad »Uppsatts på de Blommor som planteras i Trägården», vilken likaledes härrör från ZETTERSTEDT. I denna uppsats citeras för *Saponaria officinalis* Flora Oeconomica av RETZIUS, vilken utgavs först år 1806. Förteckningen över trädgårdsväxterna kan således ej ha tillkommit före sistnämnda år, och detsamma torde gälla för Flora Farhultensis i dess helhet. I AGARDHS Autopsia nämnes vidare ZETTERSTEDT magister. Detta bevisar visserligen icke, att ZETTERSTEDT innehade magistergraden — han blev magister år 1808 — redan då han sammanskrev sin växtförteckning för Farhult, men det är dock i hög grad sannolikt, att skriften härrör från nämnda eller något följande år. Så sent som 1811 — det år AGARDH besökte Farhult — kan den icke ha utarbetats, emedan ZETTERSTEDT då befann sig på vetenskaplig resa på Öland (Biogr. Lex., bd 23, 1857, p. 78). Det har i själva verket kunnat med full visshet fastställas, att förteckningen i fråga härrör från år 1809. I Lunds Botaniska institutions herbarium förvaras sålunda original exemplaren till följande två arter, som ZETTERSTEDT nämner i Flora Farhultensis och enligt egenhändig anteckning å herbariepapperet anträffat vid Farhult: »*Lysimachia Nummularia* Linn. Ad Farhult in Scania lecta 1809 ab J. W. Zetterstedt. — *Ononis hircina* Willd. (*arvensis* Linn.) fl. alba. Inversura agri juxta viam prope Wiaköp in paroecia Farhult Scaniae: florens lecta d. 10 Julii 1809. J. W. Z.» — I herbariet finnes ännu ett växtexemplar, som torde härleda sig från ZETTERSTEDTS

vistelse i Farhult: »*Pimpinella magna* L. W. in Kullaberg Scaniae legit J. W. Zett. 1809.»

Växtförteckningen i Flora Farhultensis är alfabetisk efter de latinska släktnamnen, vilka där införts för hela den skandinaviska flor-an. De arter, som anträffats i trakten av Farhult, ha därefter antecknats efter resp. släktnamn, varvid i allmänhet även deras växtplats angivits. Förteckningen företer stor likhet med registret till SAMUEL LILJEBLADS Svensk flora (1798), men upptager också ett antal släktnamn, som där saknas. En närmare undersökning ger vid handen, att Floræ Scandinaviæ Prodromus (Index, pp. 375 ff.) av ANDERS JAHAN RETZIUS (1795) legat till grund för växtförteckningen i Flora Farhultensis.

För de anförda arterna meddelar ZETTERSTEDT, som nämnt, i regel uppgifter om deras växtplats och allmänna uppträdande: »växer på backar, på torra ställen, på ängar, i skogsängar, på kärrängar, i betesmarker, bland buskar, på odlade ställen, på åkerrenarne, i åkrar, på tomter vid gårdar, vid hus och byar, på våta ställen, vid vatten, i vatten, i diken, i kärr, vid hafsstranden» o.s.v.

I många fall förekomma därjämte mera bestämda lokaluppgifter från trakten av Kullen. Bland dem finnas emellertid inga från det egentliga berget. Utom det mera centralt inom området belägna Farhult nämnas Tranekärr, Jonstorp (annexförsamlingen till Farhult), Väsby, Björkeröd, Döinge, Lilla Snöred (Snörröd), Lönhult, Pottmjöhult och Viaköp samt inom Farhult Oderbäcken, Fäladen, Västra gårdet, torvmossen m.m.

Såsom redan AGARDH framhållit, upptager Flora Farhultensis icke några floristiska sällsyntheter. Förteckningen är också i åtskilliga hänseenden ofullständig. ZETTERSTEDT har uppenbarligen endast någon kortare tid sommaren 1809 vistats i Farhult, och han synes icke ha varit i tillfälle att vid skilda årstider floristiskt undersöka trakten. Detta gäller särskilt beträffande vårfloran, vilken ZETTERSTEDT icke torde i detalj ha inventerat.

Ehuru endast en enkel förteckning, utgör ZETTERSTEDTS Flora Farhultensis den första kända föregångaren till de redogörelser för Kullens flora, som lämnats av ELIAS FRIES i Flora Scanica (1835), av NILS LILJA i Skånes flora (1838) samt av GYLLENSTIERNAN (1851) m.fl., i senaste tid av BLOMQVIST (1934),² ANDERSEN (1935), GERTZ (1935, 1940, 1942) och andra. Den synes därför väl värd att i tryck offentliggöras. Detta sker i det följande i form av utdrag. För översiktlighetens skull har därvid

redogörelsen för kryptogamerna ryckts ur den alfabetiska förteckningen och anförts i en senare avdelning för sig. Alla mera allmänna uppgifter, som ZETTERSTEDT meddelat angående växtplatsens art och topografi, ha uteslutits, då de erbjuda föga av intresse utöver den redogörelse, moderna florum därom meddela. Ävenledes ha på en del andra ställen uteslutningar företagits.

Den i Flora Farhultensis använda nomenklaturen återfinnes i LILJEBLADS ovan anförda flora (1798), i ELIAS FRIES' Flora Scanica (1835) samt i HARTMANS Handbok i Skandinavien flora (1879), varför någon närmare utredning av de behandlade växternas nu gällande namn icke ansetts erforderlig. Endast på ett par ställen, då uppgifterna givit särskild anledning därtill, har jag bifogat några förklarande noter.

Flora Farhultensis.

Achillea millefolium

— *Ptarmica*

Acorus Calamus. Vid Farhults Prestegård i ganska stor mängd.

Æthusa Cynapium. På odlade ställen vid Farhult.

Agrimonia Eupatoria. På åkerrenar vid Wiaköp.

Agrostemma Githago

Agrostis canina

— *Spica venti*

Aira montana

— *cespitosa*

— *canescens*. Vid Oderbäcken på Fäladen.

Alisma Plantago

Alopecurus geniculatus

Alsine media

Anagallis arvensis. Vid åkerrenar vid Farhults Prestegård.

Anchusa officinalis

Anemone nemorosa

Anthemis arvensis

— *Cotula*

Anthoxanthum odoratum

Anthyllis vulneraria

Anthirrhinum Linaria. På åkerrenar vid vägen från Farhult till Wiaköp.

Apargia autumnalis. Växer med *Hieracium Auricula*.

Arctium Lappa. Vid vägen till Wiaköp etc.; äfven i Farhults Trägård.

Arenaria serpyllifolia

Arnica montana

Artemisia vulgaris. Utmed vägen vid en gård mellan Jonstorp och Wäsby.

— *Absinthium*. På muren kring Farhults Trägård i myckenhet.

Arundo Calamagrostis. Bland buskar på ängen öster om Farhult.

Asperugo procumbens. Vid stenfotar af hus.

Atriplex laciniata. Vid hafsstranden.

— *hastata*. Växer med föregående.

Avena pubescens

Bellis perennis. I betesmarker; äfven på gräsvalen Farhults Trägård.

Betula alba

— *Alnus*

Brassica campestris

Briza media

Bromus arvensis

— *secalinus*

Bunias Cakile. Vid hafsstranden.

Callitriche verna. Växer i Oderbäcken.

— *autumnalis*

- Caltha palustris*
Campanula rotundifolia
 — *Trachelium*. Bland buskar på ängen öster om Farhult.
Cardamine pratensis
Carduus crispus. I kärr vid Farhult.
 — *lanceolatus*. Vid vägen mellan Farhult och Jonstorp.
Carex leporina. På åkerrenar vid Björkeröd.
 — *vulpina*
 — *hirta*. Vid spången, som går öfver Oderbäcken i Björkeröds äng.
 — *flava*. På Fäladen vid Döinge.
 — *arenaria*. I sand vid hafsstranden.
Carlina vulgaris. Växer på Fäladen öster om Farhults by.
Carum carvi. Vid Döinge.
Centaurea cyanus
 — *jacea*
 — *scabiosa*
Cerastium vulgatum
Cherophyllum sylvestre
Chelidonium majus
Chenopodium viride
 — *glaucum*. Vid Döinge, vid sjelfva husen i myckenhet.
 — *urbicum*. På kyrkobacken vid Farhult.
Chrysanthemum segetum
 — *Leucanthemum*
Cnicus palustris. På kärrängar vid Farhult.
 — *acaulis*. På Fäladen; kallas ock *Carduus acaulis*.
Cochlearia Armoracia. Odlad i Farhults Trägård.
Comarum palustre
Convallaria majalis
 — *multiflora*
 — *bifolia*
 — *verticillata*. Bland buskar på ängen öster om Prästegården, ganska sparsamt.
Convulvolus arvensis
Coreopsis tripartita. Icke sällsynt i sädes åkrar kring Farhult.
- Cornus svecica*. Denna i Skåne sällsamma växt finnes på flera ställen vid Farhults Prästegård.
Corylus avellana
Cratægus oxyacantha
Cuscuta europæa. På Humle i Farhults Trägård.
Cynoglossum officinale. På Kyrkobacken vid Farhult.
Cynosurus cristatus
Dactylis glomerata
Drosera rotundifolia
 — *anglica*. Växer vid vatten på Fäladen öster om Farhults by.
Empetrum nigrum. På betesmark (Fäladen).
Epilobium angustifolium
 — *montanum*
 — *palustre*. Vid vatten vid Lilla Snöred etc.
Erica vulgaris
 — *tetralix*. På ett ställe i Fäladen, på flera ställen i torfmossen.
Erigeron acre. På torra ställen vid Döinge etc.
Eriophorum polystachyon. Växer i kärr allmän. Fröen äro försedda med ovanlig lång ull.
 — *vaginatum*. Växer med föregående.
Erum hirsutum. I Farhults Trägård bland grönsaker.
Erysimum Cheiranthoides
Euphorbia Peplus
 — *Helioscopia*
Euphrasia officinalis
 — *Odontites*. Växer som ogräs i Farhults Trägård; äfven på åkrar.
Festuca arenaria. Vid stranden i sand.
 — *elatior*
 — *decumbens*. På några ställen bland buskar i ängar kring Farhult.
 — *rubra*. Allmän i ängar vid Farhult.
 — *adscendens*. I diken samt på åkerrenar vid Björkeröd.
 — *fluütans*
 — *ovina*
Filago montana

- Fragaria vesca*
Fraxinus ex[c]elsior. På ängar kring Farhult.
Fumaria officinalis
Galeopsis Tetrahit vulgaris
 — *Tetrahit cannabina*
Galium boreale
 — *palustre*
 — *verum*
 — *aparine*
 — *uliginosum*
Gentiana Pnevmonanthe. På ängen vid Björkeröd.
Geranium cicutarium
 — *molle*
 — *dissectum*. Växer i åkrar bland Råg; äfven i Farhults Trägård.
 — *rotundifolium*. Bland grönsaker i Farhults Trägård.
 — *robertianum*. Bland stenar vid hafsstranden.
Geum rivale
 — *urbanum*
Glaux maritima. Vid stranden.
Glechoma hederacea
Gnaphalium dioicum
 — *uliginosum*. I diken på Fäladen etc.
Heracleum Sphondylium
Hieracium Auricula
 — *murorum*. På ängar kring Farhult allmän.
Hippuris vulgaris. I Oderbäcken allmän.
Holcus lanatus
Hottonia palustris. I dammar vid Farhults prestegård.
Humulus Lupulus. Växer vid vägen mellan Wiaköp och Lönhult; på ängen öster om Farhult.
Hyoxyamus niger
Hypericum quadrangulare. På åkerrenar vid Farhult.
Jasione montana. Växer i Björkeröds äng samt i ängen öster om Farhult.
Inula Salicina. Bland buskar på ängen öster om Prästgården.
- Iris Pseudacorus*. Vid vatten vid Farhults trägård och flerstädes.
Juncus effusus. Vid vatten utmed stenvuren kring Farhults trägård.
 — *campestris*
 — *sqvarrosus*. I kärr vid Farhult allmän.
 — *articulatus*
 — *filiiformis*. På våta ställen på ängen öster om Farhult.
 — *bufonius*. Vid vägen till Wiaköp från Farhult i myckenhet.
 — *conglomeratus*. På västra Gärdet bland Pilbuskar.
Juniperus communis. På Fäladen.
Lamium album
 — *purpureum*
 — *amplexicaule*
Lapsana communis
Lathyrus pratensis. Växer på ängar vid Farhult.
Lemna minor. Betäcker stundom hela vattenytan i dammar vid Farhult.
Leontodon Taraxacum
Leonurus cardiaca. På stenvuren kring Farhults Trägård.
Linum catharticum
Lolium perenne
 — *temulentum varietas*. Växer bland Lin.
Lonicera Periclymenum. Växer i ett kärr vid Tranekärr i Jonstorps Församling.
 — *Xylosteum*. Växer i ängar sparsamt; i Farhults Trägård vid Träden.
Lotus corniculata
Lychnis Flos cuculi
 — *dioica*. Vid Pottmiöhult, har röda blommor.
Lycopsis arvensis
Lycopus europæus. Växer i diken på Fäladen; vid vägen till Döinge etc.
Lysimachia vulgaris
 — *thyrsiflora*
 — *Numularia*. Växer vid Pottmiöhult.

- Lythrum Salicaria*. Vid vatten kring Farhults Trägård samt flerstädes.
- Malva rotundifolia*. Växer som ogräs i Farhults trägård.
- Matricaria Parthenium*. Vid stenmuren vid Döinge.
- Melampyrum cristatum*
— *nemorosum*
— *pratense*
— *syvaticum*
- Melica cærulea*
- Mentha arvensis*. Växer på våta ställen; bland grönsaker i Farhults trägård.
- Menyanthes trifoliata*. I kärr vid Farhult.
- Mercurialis perennis*. På ängen öster om Farhult, alltid i skugga.
- Myagrum sativum*. På Linåkrar.
- Myosotis palustris*
— *scorpioides*
- Myriophyllum spicatum*. Växer i vatten, Oderbäcken.
— *verticillatum*. I Oderbäcken.
- Nardus stricta*. På Fäladen.
- Nymphaea lutea*. Växer i vatten vid Björkeröd.
- Ononis arvensis*. På Björkeröds äng samt flerstädes. Vid Wiaköp med hvita blommor.
- Ophrys ovata*
— *monorchis*. På våta ställen på ängen öster om Farhult.
- Orchis maculata*
— *latifolia*
— *conopsea*
- Orobus tuberosus*
- Oxalis acetosella*. Vid buskar på skogsängar.
- Panicum viride*. I Farhults Trägård vid utgången åt Västra gärdet.
- Papaver dubium*. I åkrar bland Råg. På stenmuren kring Farhults Trägård.
- Paris quadrifolia*
- Parnassia palustris*. På våta ställen på ängen öster om Farhult.
- Pedicularis palustris*
— *syvatica*
- Phalaris arundinacea*. Vid Farhult i ängar.
- Phleum pratense*
— *nodosum*. På åkerrenar kring Farhult.
- Pimpinella magna*. Vid buskar på ängen öster om Prästegården allmän.
— *Saxifraga*
- Pinguicula vulgaris*. På Fäladen vid Farhult.
- Plantago major*
— *lanceolata*
— *dubia*. Vid hafsstranden.
— *coronopifolia*. På Fäladen vid Oderbäcken allmän.
— *maritima*. Vid hafsstranden.
- Poa pratensis*.
— *trivialis*
— *annua*
- Polygala vulgaris*
- Polygonum aviculare*. Det gröna, som betäcker Farhults Prästegårds gård, är till större delen denna växt.
— *amphibium*
— *Convolvulus*
— *Persicaria*. I Farhults Trägård samt på odlade ställen allmän.
- Populus Tremula*. I ängar icke sällsam kring Farhult.
- Potamogeton natans*. I Oderbäcken.
- Potentilla anserina*
— *argentea*
— *reptans*. På Fäladen öster om Farhults by.
- Prunella vulgaris*
- Prunus spinosa*
— *Padus*. Vid Pottmiöhult.
- Quercus Robur*
- Ranunculus acris*
— *flammula*
— *aquatilis*. I Oderbäcken.
— *repens*. Icke sällsam; finnes äfven i Farhults Trägård.

- Ranunculus sceleratus*. Vid vatten vid Lilla Snöred.
- Rhamnus frangula*. Allmän kring Farhult, äfven i Trägården.
- Rhinanthus Crista Galli*, *mas et femina*.³
- Ribes rubrum*. I ängar kring Farhult.
- Rosa canina*. I ängar kring Farhult.
- Rubus idæus*. I Farhults trädgård och flerestådes.
- *cæsius*. Vid stenlagde gärdesgårdar allmän; äfven i Farhults Trädgård.
- Rumex acetosa*
- *acetosella*
- *crispus*. Hög och stor i Farhults Trädgård.
- *maritimus*. Vid hafsstranden.
- Sagina procumbens*
- Salix repens*. Växer på Fälåden etc.
- *cinerea*. Allmän kring Farhult.
- *phylicifolia*.⁴ Växer på ängar.
- Salsola Kali*. På hafsstrand.
- Sambucus nigra*
- Scabiosa arvensis*
- *succisa*. En variation med hvita blommor växer på Björkeröds äng.
- Scirpus cæspitosus*
- *palustris*
- *sylvaticus*. I Oderbäcken, der den löper genom Björkeröds äng.
- Scleranthus perennis*
- *annuus*
- Scorzonera humilis*
- Scrophularia nodosa*. Vid Stenhägnaden kring Farhults trädgård.
- Scutellaria galericulata*
- Sedum Telephium*. I åkrar vid Farhults by.
- *acre*
- Selinum palustre*
- Senecio vulgaris*. Växer som ogräs i Farhults trädgård.
- *Jacobæa*. På ängen öster om Farhult (inom stenvuren vid Naturrens kulle i myckenhet).
- *sylvaticus*
- Serratula arvensis*. På stenvuren kring Farhults trädgård; äfven på åkrar.
- *tinctoria*. På ängar kring Farhult.
- Sherardia arvensis*
- Sinapis arvensis*
- Sisymbrium amphibium*. På våta ställen, vid L. Snöred etc.
- *Sophia*
- Sium latifolium*. I Oderbäcken etc.
- Solanum Dulcamara*. Vid muren kring Farhults trädgård och flerestådes.
- *nigrum*
- Solidago virgaurea*. Bland buskar ned vid Canalen i Farhults trädgård; äfven i ängar.
- Sonchus oleraceus*. Bland grönsaker i Farhults trädgård allmänt.
- *arvensis*. Med föregående.
- Sorbus aucuparia*
- Sparganium simplex*. I vatten vid Lilla Snöred etc.
- Spergula arvensis*
- *nodosa*. På sidlända ställen.
- Spiræa Ulmaria*
- Stachys palustris*. I åkrar vid Wiaköp.
- Stellaria graminea*
- *crassifolia*. Funnen af Hr Demonstrator AGARDH. Se RE[T]ZII andra Supplement.
- Tanacetum vulgare*. På åkerrenar mellan Viaköp och Lönhult.
- Thalictrum flavum*. Vid stenvuren bland buskar vid Döinge.
- Thlaspi arvense*
- *Bursa Pastoris*
- Thymus Serpyllum*. Växer på Fälåden allmän; finnes stundom med ludit blomhufvud och blad.⁵
- Tordylium Anthriscus*. Växer på åkerrenar och torra ställen mera sparsamt. Bland vinbärsbuskar i Farhults trädgård. Kallas ock *Caucalis Anthriscus*.
- Tormentilla officinalis*. I ängar, äfven på Fälåden allmän.
- Trifentalis europæa*. I ängen söder om Prästegården.

Trifolium pratense

- *arvense*
- *repens*
- *agrarium*. På torra ställen kring Farhult.
- *filiforme*. På ängen öster om Farhults Prästegård.

Triglochin palustre

- *maritimum*. På hafsstranden.

*Triticum repens**Trollius europæus*

- Turritis glabra*. På åkerrenen vid dammen utför Prästegården.

- Urtica urens*. Vid prästegården allmän.

- *dioica*. Med föregående.

- Vaccinium Oxycoccus*. På tufvor i kärret utanför Farhults trädgård.

- *Myrtillus*. I ängar mera sparsamt. Vid Björkeröd allmän.

- *uliginosum*

- *Vitis idæa*. På Fälåden öster om Farhults By etc.

- Valeriana dioica, mas et femina*. På sidlänta ängar allmän.⁶

- *officinalis*

Veronica officinalis

- *chamedrys*

- *scutellata*. I diken på Fälåden.

- *serpyllifolia*

- *agrestis*. Bland grönsaker i Farhults trädgård.

- Viburnum Opulus*. I ängar kring Farhult.

- Vicia sativa*. Växer som ogräs i Farhults trädgård; äfven i åkrar.

- *sepium*

- *cracca*

Viola bicolor

- *tricolor*. I sanden vid hafsstrand.

- *palustris*. På fuktiga ställen i Fälåden.

- *canina*

- Zostera marina*. Växer i hafvet; uppkastas på stranden.

Equisetum arvense

- Ophioglossum vulgatum*. Växer på öppna fältet i ängar.

- Polypodium filix mas*. Bland buskar vid Farhult.

- *filix foemina*. Växer med föregående.

- *Dryopteris*

- *vulgare*. Växer inom sjelfva stensemuren vid stora vägen vid Farhults by.

- Bryum undulatum*. Växer på tufvor.

- *scoparium*. Växer vid stubbar, i tufvor etc. allmän.

- Fontinalis antipyretica*. Växer i vatten.

- Hypnum parietinum*. I skogsängar vid Farhult.

- *squarrosum*. Växer med föregående allmän.

- *dendroides*. I våta ängar vid Farhult.

- *alopecurum*. Växer med föregående mera sparsamt.

- Marchantia polymorpha*. Växer i diken på Fälåden samt flerstädes allmän.

- Mnium hygrometricum* (*Funaria hygrometrica* Sv. Botan.). Växer i kärr vid Farhult.

- *serpyllifolium*. Växer på våta ställen i Farhults trädgård och flerstädes.

- Polytrichum commune*. Växer i skogsängar och betesmarker allmän.

- Sphagnum palustre* Linné (*capillaceum* Swartz). Växer i sankärr allmän.

- Fucus vesiculosus*. Vid stränderna i hafsviken allmän.

- *Serratus* L.

- *Sacharinus* L.

- *Brodiaei* Turn.

- *Furcellatus* L.

} framkastas till
kusten af
storm.⁷

- Agaricus Georgii*. Växer på ängen söder om Prestegården. — *fastigiatus*. Växer med föregående.
Lycoperdon stellatum. Växer i Trägården vid Farhults Prästegård. — *ventosus*. Växer på stenar vid Farhults by.
— *pascalis*. Växer på torra ställen på Fäladen och flerestädes.
Lichen coccineus. Växer på torra ställen. — *pyxidatus*. Växer med föregående.
— *rangiferinus*. På torra ställen allmän. — *ciliaris*. Växer på träd allmän.
— *physodes*. Växer på björk allmän.
— *olivaceus*. Växer på träd allmän.
— *stellaris*. Växer på träd allmän.

Den här återgivna redogörelsen för Flora Farhultensis är åtföljd av en serie bilagor, däribland några av ZETTERSTEDT upprättade växtförteckningar, vilka hänföra sig till hans exkursioner vid samma tid i trakten kring Höganäs. Dessa förteckningar upptaga arter, som anträffats »på de torra och sandiga ställen, som äro kring Höganäs Gäst G[ifvare] Gård; på hafsstranden; på åkerrenarne; i åkrarne ibland säden; vid vägen mellan Gästgifvare Gården och Ryd; i Canalen; på sjelfva stora ängen, som består af skogiga, torra och sidländta ställen; i diken; i några skogsdungar i öster från Grufvorna till större delen bestående af unga Björkar och Alar» m.m. De växter, ZETTERSTEDT antecknat från dessa exkursioner, återfinnas till största delen i den förut nämnda Flora Farhultensis. Följande arter nämnas dock endast från Höganästrakten:

- | | |
|-------------------------------|------------------------------------|
| <i>Ægopodium Podagraria</i> | <i>Matricaria Chamomilla</i> |
| <i>Agrostis stolonifera</i> | <i>Plantago media</i> |
| <i>Anemone Pulsatilla</i> | <i>Potamogeton crispum</i> |
| <i>Arenaria rubra</i> | — <i>pectinatum</i> |
| <i>Artemisia campestris</i> | <i>Ranunculus auricomus</i> |
| <i>Cardamine amara</i> | <i>Rhamnus catharticus</i> |
| <i>Cochlearia danica</i> | <i>Rubus fruticosus</i> |
| <i>Conium maculatum</i> | <i>Statice armeria</i> |
| <i>Crepis biennis</i> | <i>Stellaria uliginosa</i> |
| <i>Datura stramonium</i> | <i>Veronica arvensis</i> |
| <i>Draba verna</i> | <i>Viola arvensis</i> ⁸ |
| <i>Hieracium Pilosella</i> | — <i>montana</i> |
| — <i>umbellatum</i> | |
| <i>Hypericum perforatum</i> | <i>Equisetum palustre</i> |
| <i>Hypochæris radicata</i> | <i>Lycoperdon Bovista</i> |
| — <i>maculata</i> | <i>Lichen candelarius</i> |
| <i>Juncus vernalis</i> | — <i>cocciferus</i> |
| <i>Laserpitium latifolium</i> | — <i>Prunastri</i> |
| <i>Lathyrus palustris</i> | — <i>saxatilis</i> |
| <i>Marrubium vulgare</i> | |

Bland de mera anmärkningsvärda växter — till antalet 21 —, som speciellt från Farhult upptagas i ARESCHOUGS flora (1881) och som väsentligen blivit kända genom apotekare RAGNAR WALLENGRENS (¹⁸/₄ 1863—²/₃ 1893) insamlingar i början av 1880-talet, anföras fyra redan av ZETTERSTEDT. Dessa äro *Cornus suecica*, *Pimpinella magna*, *Scirpus cespitosus* och *Setaria (Panicum) viridis*.⁹ Av växtarterna från fyndorter i trakten av Höganäs — ARESCHOUG upptager därifrån 19 arter — äro vidare genom ZETTERSTEDT kända *Datura Stramonium* och *Melampyrum nemorosum*.¹⁰

Växtförteckningen i Flora Farhultensis omfattar 331 fanerogamer och 36 kryptogamer. Därtill komma från trakten kring Höganäs ytterligare 37 växtarter, varav 6 kryptogamer. Därmed uppgår sammanlagda antalet arter, som genom ZETTERSTEDT blivit redan i början av 1800-talet bekanta från Kullabergsområdet, till 404.

Noter och anmärkningar.

¹ LARS PETER WÄHLIN (²³/₇ 1772—⁹/₉ 1834), adjunkt i historia och romersk vältalighet vid Lunds universitet, sedermera kyrkoherde i Farhult, slutligen i Norrhviddinge, teologie doktor och prost. En äldre släkting, provinciealläkaren assessor ANDERS MAGNUS WÄHLIN (²²/₁₂ 1731—¹/₁₂ 1797), utgav 1769 en Flora Junecopensis. Den på LARS PETER WÄHLINS initiativ upprättade Flora Farhultensis (Kullensis) synes i viss mån ha tillkommit med Flora Junecopensis som förebild, ehuru sistnämnda växtförteckning ej är alfabetiskt uppställd, utan följer LINNÉ'S Flora Svecica (1755).

JOHAN WILHELM ZETTERSTEDT (²⁰/₅ 1785—²³/₁₂ 1874) var botanices demonstrator och adjunkt i naturalhistoria, sedermera akademisekreterare, slutligen professor i botanik och praktisk ekonomi vid Lunds universitet. Hans botaniska produktion finnes anförd i KROKS bibliografi (1925, p. 783). ZETTERSTEDT har även lämnat en del bidrag till RETZIUS' andra supplement till Skandinavien's flora (1809). För flera år sedan inköpte jag på ett antikvariat i Lund ZETTERSTEDTS handexemplar av den tryckta förteckning, *Conspectus plantarum*, han utgav över växterna i Lunds botaniska trädgård (1838). Detta exemplar, vilket är interfolierat och innehåller ett stort antal senare gjorda anteckningar rörande trädgårdens växtbestånd under ZETTERSTEDTS prefekttid, har överlämnats till Lunds universitetsbibliotek.

² Vid citat av denna skrift bör observeras, att ett antal där förekommande fyndortsuppgifter, som, under hänvisning till doktor C. LINDELL, meddelas för trakten av Kullaberg, i stället äro att hänföra till Skånes flora av NILS LILJA (1838, 1870). Felet har uppkommit av förbiseende vid den redaktionella omarbetning, som — utan d:r BLOMQUISTS medverkan — företogs av manuskriptet i och för dess tryckning.

³ Namnen, ursprungligen använda av JOHANNES BAUHINUS i *Historia plantarum universalis* (bd 3, 1651, p. 436), anföras av LINNÉ i *Flora Svecica* (1755, p. 212) för skilda former av denna art, motsvarande *Rhinanthus major* och *minor*.

⁴ ZETTERSTEDT torde här ha avsett *Salix pentandra*.

⁵ ZETTERSTEDT åsyftar det karakteristiska cecidiet av *Eriophyes Thomasi* Nal. (HOUARD, 1908: nr 4920), vilket förekommer flerstädes i Skåne, särskilt vid kusterna. Det har sålunda anträffats, utom å de fyndorter jag tidigare (GERTZ, 1918, p. 48) anfört för *Thymus*-cecidiet i fråga, vid Arild, Nyhamnsläge, Hör, Kävlinge, Arendala, Falsterbo, Nybro, Kabusa, Gladsax, Vitemölla, Degeberga och Kjugekull. Cecidiet yttrar sig i ombildning av skottspetsarna till starkt hårbeklädda, nästan vitulliga, huvudlika eller äggformiga bladrossetter.

⁶ Därmed avses han- och honindivider av *Valeriana dioica*.

⁷ Samtliga dessa alger funna 1811 av AGARDH, som egenhändigt infört deras namn i handskriften (p. 224 i det föregående).

⁸ Ursprungligen skrivet *Viola bicolor*, men artnamnet har senare överstrukits och rättats till det synonyma *arvensis*. Under förstnämnda namn återfinnes växten i Flora Farhultensis.

⁹ Anmärkningsvärt nog nämner ZETTERSTEDT icke *Narthecium ossifragum*, som är den tidigast kända växten från trakten av Farhult. Den anföres nämligen redan 1744 av JOHAN LECHE, Skånefloras förste monograf (p. 24): »Anthericum foliis ensiformibus, filamentis lanatis. Linn. Act. Stockh. 1741. p. 190. Crescit ad pagum Farhult.» Sannolikt hade växten redan i början av 1800-talet försvunnit från denna lokal. Under hänvisning till LECHE är den upptagen av ELIAS FRIES (1835, p. 174): »in Kullen ad Farhult», från »Farhults måse» i LILJAS flora (1838, p. 150) och nämnes även i GYLLENSTIERNAS växtförteckning från Kullen (1851, p. 79). Denna uppgift går sedan igen hos LILJA (1870, p. 224), ARESCHOUG (1866, p. 165; 1881, p. 438) och BLOMQVIST (1935, p. 56). Med den i vissa av dessa arbeten jämväl anförda fyndorten Kullen åsyftas samma, av LECHE angivna lokal, Farhults mosse, såsom tydligt framgår av GYLLENSTIERNAS växtförteckning, där ingen närmare uppgift beträffande fyndplatsen för *Narthecium ossifragum* meddelas och endast en hänvisning till LECHE införts efter växtnamnet. Sedan LECHEs tid synes växten, som nämnt, icke ha anträffats vid Farhult. Herbarieexemplar av *Narthecium ossifragum* från anförda lokal saknas i Lunds universitets Botaniska museum.

Det kan tilläggas, att några år efter LECHE även LINNÉ under skånska resan — den 14 och 15 juli 1749 — besökte Kullen. Därvid antecknades från Höganäs och Mölle några få växter (GERTZ, 1936, p. 57), från Jonstorp *Radiola [linoide]* och *Jungermannia hypophylla* samt från Farhult *Acorus Calamus*, vilken »växte här i otrolig myckenhet», *Eriophorum polystachion*, *Thysselinum [palustre]* och *Aira carulea*. De sistnämnda funnos på en myräng, som »låg wid Prästegården til en stor widd, och rögde sin jordmon med sit låga gräs, och till hö-bärgning nästan onyttiga örter» (LINNÉ, 1751, pp. 330, 331).

Anmärkas skall också, att efter ZETTERSTEDT, jämte andra forskare, även WILHELM HISINGER besökt trakten. Denne nämner i sina floristiskt föga beaktade reseanteckningar (häft. 4, 1828, p. 163) »*Trifolium filiforme* omkring Väsby kyrka» samt (häft. 6, 1837, p. 105) »*Senecio viscosus*, *Scirpus maritimus* vid Höganäs och *Hydrocotyle vulgaris*, i vägdiken emellan Väsby och Allerum i granskapet af Höganäs».

Från GÖRAN WAHLENBERGS och LARS LEVI LÆSTADIUS' resa i Skåne 1822 har jag vidare omnämnt ett antal inom Kullabergsområdet — vid Höganäs, Mölle, Kullaskogen m.fl. ställen — funna växtarter (GERTZ, 1942, p. 130).

¹⁰ Ovan publicerade meddelande över Flora Farhultensis förelåg redan färdigskrivet och avslutat, då i september 1943 av professor ALF NYMAN till Lunds Botaniska Institution skänktes en samling herbarieväxter, som åren 1872—1892 insamlats i Farhult, Kullaberg, Höganäs, Väsby och å andra platser kring Farhult av apotekare RAGNAR WALLENGREN. Samlingen innehåller följande arter från Farhult, vilka saknas i ZETTERSTEDTS ovan meddelade förteckning: *Adoxa Moschatellina*, *Aegopodium Podagraria*, *Agrostis vulgaris*, *Alchemilla vulgaris*, *Anchusa arvensis*, *Anthemis tinctoria*, *Armeria elongata*, *Artemisia campestris*, *Aster Tripolium*, *Barbarea vulgaris*, *Callitriche stagnalis*, *Campanula glomerata* (Tunneberga, Jonstorps s:n), *Carex acuta*, *C. canescens*, *C. distans*, *C. glauca*, *C. pallescens*, *C. riparia* (Tunneberga), *Cerefolium silvestre*, *Cichorium Intybus*, *Circœa lutetiana* (Brunnby), *Cirsium arvense* ♂ *ferox*, *C. oleraceum*, *Corynephorus canescens* (Jonstorp), *Crepis tectorum*, *Daphne Mezereum*, *Datura stramonium*, *Draba verna*, *Echium vulgare*, *Elymus arenarius*, *Epilobium roseum* (Svanshall, Jonstorps s:n), *Erodium cicutarium*, *Eryngium maritimum* (Heljaröd, Farhult), *Eupatorium cannabinum*, *Filago minima*, *Gagea lutea* (Brunnby), *Galeopsis Ladanum*, *Gentiana campestris*, *Gnaphalium arenarium*, *G. silvaticum*, *Gypsophila muralis*, *Haloscias scoticum* (Svanshall), *Herniaria glabra*, *Hieracium Pilosella*, *Hypericum perforatum*, *Hypochaeris glabra*, *H. radicata*, *Juncus silvaticus*, *Lappa minor* × *intermedia*, *L. tomentosa*, *Listera ovata*, *Lithospermum arvense*, *Lotus tenuifolius*, *Malaxis paludosa*, *Malva moschata*, *Myosurus minimus*, *Neottia nidus avis*, *Odontites rubra* ♂ *litoralis*, *Oenanthe fistulosa* (Tunneberga), *Panicum crus galli*, *Phragmites communis*, *Plantago media*, *Polygonum aviculare* v. *Robertii*, *P. viviparum* (Svanshall), *Potamogeton gramineus* (Heljaröd), *P. lucens* (Vegeholms å), *P. marinus* (Skelderviken), *Primula elatior*, *Ranunculus lingua* (Tunneberga), *Rubus fruticosus* f. *aprica*, *R. nitidus* (Tranekärr), *R. suberectus*, *Rupia brachypus* (Skelderviken), *Salix pentandra*, *Scirpus rufus*, *Senecio viscosus*, *Silene Armeria*, *S. inflata*, *S. maritima*, *S. nutans*, *Spergularia canina* α *salina*, *Spirœa filipendula*, *Stachys arvensis*, *Tragopogon pratensis*, *Trifolium fragiferum*, *T. procumbens*, *Typha angustifolia*, *Utricularia vulgaris*, *Veronica arvensis*, *V. scutellata* v. *villosa*, *Vicia Lathyroides*, *V. villosa* (Tunneberga), *Zannichellia major*, *Zostera marina* ♂ *angustifolia*. [Från anförda förteckning böra dock frånräknas *Cerefolium silvestre*, *Corynephorus canescens*, *Erodium cicutarium* och *Listera ovata*, vilka nämnas av ZETTERSTEDT från Farhult under äldre, av mig förbisedda synonymmer.]

Bland odlade eller förvildade växter i trakten märkas *Borago officinalis* (Farhults Gunnestorp), *Coriandrum sativum*, *Crocus vernus*, *Euphorbia Cyparissias* (Brunnby), *Galanthus nivalis*, *Genista tinctoria*, *Iris sibirica*, *Polemonium caeruleum*, *Stipa pennata*, *Syringa vulgaris*.

De av RAGNAR WALLENGREN å Kullaberg insamlade arterna — till antalet 70 — återfinnas i förteckningarna av BLOMQVIST och GERTZ (1935).

Från Mjöhult härrör *Agrimonia Eupatoria*, Höganäs *Cakile maritima*, *Polygonum amphibium* α *aquaticum* (Höganäs Ryd), *Tragopogon porrifolius*, Nyhamn *Senebiera Coronopus*, *Thalictrum minus* (mellan Lerhamn och Nyhamn), Väsby *Crepis virens*, *Ononis hircina*, *Rubus pyramidalis*, *Botrychium Lunaria*, *Ophioglossum vulgatum*, Krapperup *Alyssum incanum*, *Digitaria ciliaris*, *Sium angustifolium*.

Litteratur.

- AGARDH, C. A., Autopsia. Handskrift. (Värmlands museum. Karlstad. VM. 3424).
- ANDERSEN, Sv., Et Bidrag til Listen over Kullabergstraktens Fanerogamflora. (Skånes Natur. 1935. p. 28).
- ARESCHOUG, F. W. C., Skånes Flora. Lund 1866. 2. uppl. 1881.
- BAUHINUS, J., Historia plantarum universalis. Tom. 1—3. Ebroduni 1650—51.
- BLOMQUIST, TH., Kullabergs fanerogamarter. (Skånes Natur 1934, p. 40).
- BORÉN, P. G., Utgifningsåren för Svensk Botanik. (Botaniska Notiser. 1920. p. 63). Svensk Botanik. Bd 4. Stockholm 1805.
- FRIES, E., Flora Scanica. Upsaliæ 1835. Som disputationer 1835—1837.
- GERTZ, O., Skånes zooecidier. Ett bidrag till kannedomen om Sveriges gallbildande flora och fauna. (Lunds Universitets årsskrift. N.F. Avd. 2. 1918. Nr 26).
- Till Skånefloras äldre litteraturhistoria. Växter från Skåne i Svensk Botanik och i Flora Danica. (Botaniska Notiser. 1933. p. 121).
- Kullabergs kärkryptogamer. (Skånes Natur. 1935. p. 35). — Samma årgång meddelar (p. 38) även en redogörelse för algevegetationen vid Kullen, författad av T. LEVRING.
- Kullaberg. En blick på Kullabygdens botaniska forskningshistoria. (Skånes Natur. 1936. p. 56).
- Göran Wahlenbergs botaniska anteckningar under resan i Skåne 1822. (Botaniska Notiser. 1942. p. 113).
- GERTZ, O. & SYLVÉN, N., Kullabergs svampflora. Anteckningar från mykologiska exkursioner i Kullabygden. (Skånes Natur. 1940. p. 22).
- GYLLENSTIERNA, N. C., Förteckning på de Phanerogama växter, Ormbunkar och Mossor, hvilka blifvit iakttagne på och omkring Kullaberg i nordvestra Skåne. (Botaniska Notiser. 1851. p. 70).
- HARTMAN, C. J., Handbok i Skandinaviens flora. 11. uppl., utgifven af CARL HARTMAN. Stockholm 1879.
- HISINGER, W., Anteckningar i fysik och geognosi under resor i Sverige och Norrige. Häft. 1—7. Upsala, Stockholm 1819—1840.
- HOUARD, C., Les Zoocécidies des plantes d'Europe et du bassin de la Méditerranée. Tome 1—3. Paris 1908—1913.
- KROK, TH. O. B. N., Bibliotheca Botanica Suecana. Uppsala & Stockholm 1925.
- LECHE, J., Primitiæ Floræ Scanicæ. Lundæ 1744.
- LILJA, N., Skånes Flora. Lund 1838. 2. uppl. Stockholm 1870.
- LILJEBLAD, S., Utkast til en svensk flora. 2. uppl. Upsala 1798.
- LINNÆUS, C., Skånska Resa. Förrättad År 1749. Stockholm 1751.
- Flora Svecica. Editio secunda. Stockholmiae 1755.
- RETZIUS, A. J., Floræ Scandinaviæ Prodomus. Ed. altera. Lipsiæ 1795.
- Försök til en Flora Oeconomica Sveciæ. Lund 1806.
- Supplementum secundum et emendationes in editionem secundam Prodomi. Lundæ 1809.
- WÄHLIN, A. M., Flora Junecopensis. (Collegii Medici Berättelser till Riksens Höglofl. Ständer. 1769. p. 170).
- ZETTERSTEDT, J. W., Conspectus plantarum in horto botanico et plantatione universitatis Lundensis præcipue annis 1834—37 obviarum. Lundæ 1838.

The dioecious forms of *Rumex* subgenus *Acetosa* in Scandinavia.

By ÅSKELL LÖVE.

Institute of Genetics, University of Lund.

I. **Introduction.** When examining the cytology and genetics of plants it is of extraordinary value to the cytogeneticist to know the exact taxonomical position of the material. Sometimes, when the species in question is fairly uniform and easily determinable, it may be an easy task to determine the exact name of its varieties with the aid of the common Floras, but some material taken from the forms investigated should always be incorporated in some botanical herbaria for eventual control by later workers. If, however, the species is a multiform and critical one, it is absolutely necessary to give it close taxonomical study, before the detailed results from the cytogenetical investigations are to be published. If all cytogeneticists were to make this a rule without exception, their material would be of considerably higher value to the workers in the fields of taxonomy, phytogeography and other related departments of science.

For some years past the present writer has been engaged in investigating various cytogenetical problems in the genus *Rumex*, especially within the dioecious subgenera. In the course of this work the lack of any exact taxonomical revision of the material has repeatedly necessitated a close examination of the taxonomical literature and herbarium material of the different forms described by previous authors. It has mostly been a question of the determination of types belonging, according to the prevailing opinion, to one and the same species, but in some cases the material has belonged to some previously described species, which according to the cytogenetical results are not biologically isolated from one another. This is the case with the Scandinavian forms of the dioecious *Acetosae*.

The original aim of the investigation was to study the occurrence of karyotypes within the Scandinavian forms of *Rumex Acetosa* (coll.),

as well as to examine sterility and its causes within the species of this group. Karyotypes, i.e. differences in the morphological type and form of the chromosomes of individuals of the same or related species, have been observed in material from different localities in Japan within forms of »*Rumex Acetosa*» and »*Rumex montanus*» by KIHARA and YAMAMOTO (1931), YAMAMOTO (1933, 1938) and ONO (1935), and the same differences were met with in the material from different localities in Scandinavia studied by the present writer (unpubl. data). It is impossible to discover from the papers by the Japanese workers whether their karyotypes differ somewhat taxonomically. In my material, however, the morphological differences were in some cases so remarkable that a publication of the results without any previous taxonomical investigation would be utterly absurd. It was found that different individuals in the material cultivated were met with in taxonomical literature under the species names *Rumex Acetosa* L., *R. arifolius* ALL. (= *R. montanus* DESF.), *R. thyrsiflorus* FINGERH., *R. ambiguus* GREN. and *R. nivalis* HEGETSCHW. As the results of the cytogenetical analyses showed, however, that none of these forms are biologically isolated from one another, these species names had to be replaced by more concise names of a lower value. This paper will give the results of the studies of herbarium material and in taxonomical literature made on the basis of the cytogenetical analyses. Owing to the present war these examinations include only the forms met with in Scandinavia. The distribution maps are drawn on the basis of examinations of 2033 sheets of herbarium material from the Botanical Museums in Stockholm, Lund, Uppsala, Gothenburg, Copenhagen, Helsingfors and from my own herbarium.

Although the different species of the subgenus *Acetosa* show well-defined differences in morphology from the subgenera *Acetosella* and *Lapathum*, a closer examination reveals that the hundred-odd species of the subgenus are naturally arranged in some groups which may belong to different yet related lines of evolution (cf. LÖVE, 1943 a, b). As the dioecious species from Scandinavia all belongs to one of these groups, it may be convenient here to give a short description of the four different sections of subgenus *Acetosa*.

II. **Natural subdivisions of the subgenus *Acetosa*.** The genus *Rumex* is divided by modern taxonomists into three subgenera, *Acetosella*, *Acetosa* and *Lapathum* (RECHINGER, 1937; cf. LÖVE, 1943 b; DANSER, 1924). These subgenera are morphologically as well as cytogenetically very well defined, as mentioned by LÖVE (1943 a, b). The subgenus

Lapathum has been studied from its taxonomical aspects by RECHINGER (1932, 1933 a, b, 1935, 1937, 1939), who divides it (1937, 1939) into three sections with one, three and ten subsections respectively. The four species of the subg. *Acetosella* have been studied from cytogenetical and taxonomical points of view by LÖVE (1940, 1941 a, b, 1943 b and unpubl.). Although the arrangement of the subg. *Acetosa* has not hitherto been closely studied by taxonomists, it may be subdivided into a number of groups on the basis of morphological and cytogenetical differences. Cytogenetically, the subgenus differs from *Acetosella* and *Lapathum* mainly in the size of the chromosomes and the almost total lack of polyploidy. The size of the chromosomes, however, varies somewhat within the subgenus, and according to the basic number of chromosomes, sex conditions, morphological differences etc. the species of the subgenus are themselves arranged naturally into four sections. Only one of these, *Euacetosae*, is native in Scandinavia, but one species of the section *Scutati* has run wild from the Botanical Garden at Uppsala a long time ago.

Subgenus *Acetosa* (CAMPDERÀ, 1819, pro parte; MEISNER, 1856, pro sectione) RECHINGER FIL. (1937):

»Flores dioici, vel polygami; perigonii florum foeminarum folia interiora fructificationis tempore nuce deinde pluries maiora, ecallosa vel basi callo minuto recurvo praedita. Folia in multis speciebus hastata vel sagittata» (RECHINGER, 1937).

Sectio 1. *Euacetosae* LÖVE, sect. nova.

Flores dioici; perigonii folia interiora fructificationis tempore semper fere longiora quam latiora, numquam late bialata. Perennes. Numerus cardinalis chromosomaton $x=7$ (8).

Typus: *Rumex Acetosa* L.

Sectio 2. *Hastati* LÖVE, sect. nova.

Flores gynodioici vel polygamodioici (hermaphroditi?); perigonii folia interiora fructificationis tempore prope rotunda, cordata vel latiores quam longiores, aperte bialata. Perennes. Numerus cardinalis chromosomaton $x=9$.

Typus: *Rumex Lunaria* L.

Sectio 3. *Scutati* LÖVE, sect. nova.

Flores hermaphroditi; perigonii folia interiora fructificationis tempore rotunde cordata margine lato membranoso. Perennes. Numerus cardinalis chromosomaton $x=10$.

Typus: *Rumex scutatus* L.

Sectio 4. *Vesicarii* LÖVE, sect. nova.

Flores hermaphroditi; perigonii folia interiora fructificationis tempore maxima, rotunda — ovata, marginibus reticulate venosis. Fructus bini (vel terni) concreti. Anni. Numerus cardinalis chromosomaton $x=9$.

Typus: *Rumex vesicarius* L.

The dioecious section *Euacetosae* is mainly distributed in the arctic and temperate regions of the northern hemisphere, but some representatives are also met with in the mountainous regions of tropical Africa; it is circumpolar. The section *Hastati* includes the great majority of the species of the subgenus; it is distributed mainly in the subtropical and warm-temperate regions of the Old World. The section *Scutati* includes a few forms not yet known in detail from the temperate zone of Eurasia. The section *Vesicarii* is only represented by some closely related species from the Mediterranean (cf. MURBECK, 1907; SAMUELSSON, 1939).

III. The Scandinavian forms of section *Euacetosae*. As mentioned on a previous page, the material studied by the present writer includes types from different localities in Scandinavia, previously described as five different species. Extensive hybridization experiments within each of these types as well as between them in all directions have been carried out during the last four years, the detailed cytogenetical results of which will be published in later papers. Here it may be mentioned that all these forms have the same somatic number of chromosomes, viz. $2n=14$ in the females and $2n=15$ in the males, and their sex mechanism is based upon the same $XX:XY$ mechanism working according to the *Drosophila* scheme (ONO, 1935; YAMAMOTO, 1938; LÖVE, 1942 and unpubl.). The hybrids in all directions succeeded very well and the F_1 plants showed practically no decrease in the fertility of pollen and seeds compared with different »intraspecific» crosses of different proveniences of the same types. In F_2 a segregation into a number of types was met with, although some of the species characters, as. e.g. the inflorescence of *thyrsiflorus* and *ambiguus*, the colour of the leaf, the hairiness, the ochrea of *alpestris*, the colour of the seed etc. were found to give a 3 : 1 or 15 : 1 segregation. Some natural intermediate hybrids of *pratensis* and *alpestris* were also included in the material, as well as a few natural hybrids between *pratensis* and *thyrsiflorus* with a prevalence of the systematic characteristics of *alpestris* and

thyrsiflorus respectively. The latter hybrid is, however, not common in nature, as the flowering period of *thyrsiflorus* begins in Scandinavia at about the same time as the flowering period of *pratensis* terminates. The hybrid between *pratensis* and *thyrsiflorus* may be relatively frequent in some places, although it is not easy to determine the hybrid characteristics in nature. The F_2 hybrids showed a fairly wide morphological variation, but their vitality was not diminished for all that. Thus, according to the modern views on species delimitation (cf. DOBZHANSKY, 1937; DARLINGTON, 1940; TURRILL, 1940; LÖVE and LÖVE, 1942, LÖVE 1943 b) these forms are not specifically different. The same view has previously been expounded by DANSER (1924, p. 11). As, however, some of the types show a distinct geographical distribution and are morphologically easily determinable, they are to be regarded as subspecies of the main species (cf. DU RIETZ, 1930; CLAUSEN, KECK and HIESEY, 1940). The types showing only minor morphological and geographical differences from the above-mentioned types may be recorded as varieties. Thus, in the views of the present writer there is in Scandinavia only one species of *Euacetosae* with four subspecies and some varieties.

The Scandinavian subspecies of *Rumex Acetosa* L. may be determined according to the following key:

- A. The ochrea laciniate all round.
 - a. Inflorescence single-branched; the leaves dark green, thick, and 2—6 times longer than broad; the basal lobes directed downwards. ssp. *pratensis*.
 - b. Inflorescence with repeatedly divided branches.
 - 1. The leaves dark green, thick, 4—14 times longer than broad, spear-shaped with large basal lobes, which are directed outwards. ssp. *thyrsiflorus*.
 - 2. The leaves large, light green, thin, 2—4 times longer than broad; the basal lobes directed downwards. ssp. *ambiguus*.
- B. The ochrea entire or laciniate only at the top. Inflorescence single-branched, the leaves 1—6 times longer than broad, sometimes almost circular; the basal lobes directed downwards. ssp. *alpestris*.

Rumex Acetosa LINNAEUS (1753).

This name for the species is taken here in its wider sense used by LINNAEUS (1753), including all the Scandinavian types as well as some other related forms from South and Central Europe. Types of this species are met with all round the northern hemisphere.

Subsp. *pratensis* (WALLR.) BLYTT & DAHL (1906).

Syn.: *R. Acetosa* var. α *pratensis* WALLROTH (1822). — *R. Acetosa* ssp. *Acetosa* HAYEK (1908), HITONEN (1933, 1934). — *R. Acetosa* L. auct. Scand.; MURBECK (1899), ASCHERSON & GRAEBNER (1908—1913) (excl. var. *alpestris* & var. *hortensis*). — *Lapathum Acetosa* SCOPOLIUS (1772).

Distribution: This is the most common form in the lowlands of north, west and east Europe etc. The present writer has seen material from all European countries as well as from some extra-European localities. In the mountains of Scandinavia it is replaced by ssp. *alpestris*.



Fig. 1. *R. Acetosa* ssp. *pratensis*. — a. A basal leaf. — b. The inflorescence. — c. The ochrea.

The ssp. *pratensis* is the most common form in the lowland, and in some subalpine regions in Scandinavia. It is characterized by its basal leaves being 2—6 times longer than broad; the basal lobes are directed downwards (Fig. 1 a); the branches of the inflorescence are single and directed upwards, somewhat drooping and relatively long (Fig. 1 b). The ochrea is laciniate (Fig. 1 c). The inner fruit valves are 3—5 mm long, and the achene is

a shiny and dark-brown. The height of the plant is about 10—130 cm, the females being considerably higher than the males. Flowering period is May—June.

As the ssp. *pratensis* occurs as a weed in Europe, its distribution area may have been much influenced by Man. It is somewhat variable and may be divided into a number of varieties and forms on the basis of certain minor morphological differences. As only one such form has previously been included in Scandinavian literature, it will be mentioned here, but all other forms and varieties will not be referred to in this paper.

Forma *hirtulus* (FREYN) LÖVE, comb. nova.

Syn.: *R. Acetosa* var. *hirtulus* FREYN (1877), BECK (1909). — *R. Acetosa* β *scaber* VELENOVSKÝ (1891). — *R. Acetosa* f. *velutinus* K. JOHANSSON (1897).

The form *hirtulus* differs from the main type in having one gene for hairiness, the short hairs making the leaves and stems grey. It

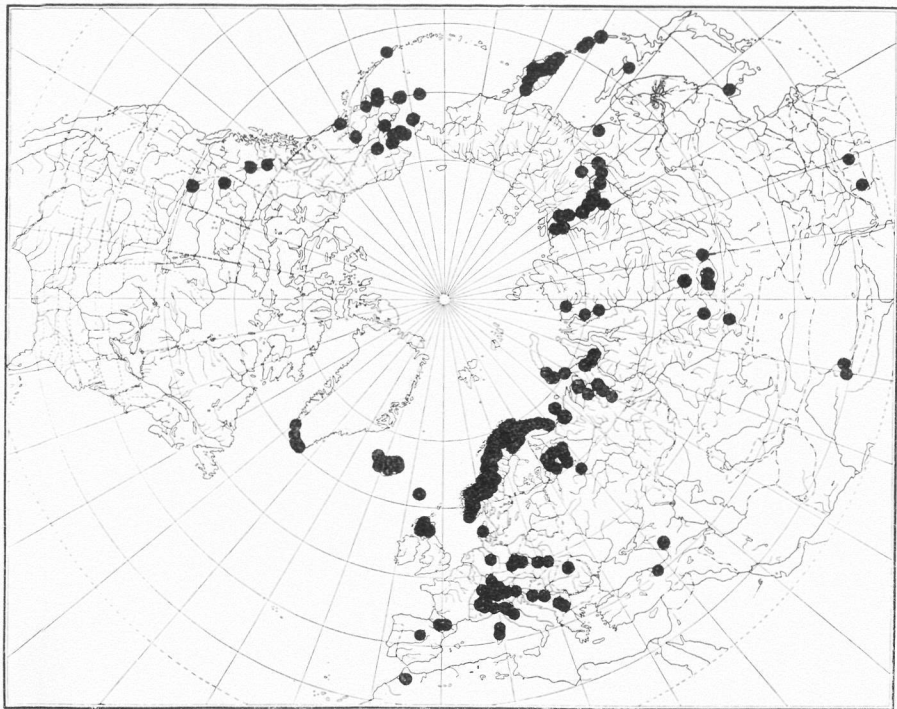


Fig. 2. The geographical distribution of *R. Acetosa* ssp. *alpestris*.

is met with in some scattered localities all over the distribution area of the ssp. *pratensis*.

Subsp. *alpestris* (SCOP.) LÖVE, comb. nova.

Syn.: *Lapathum alpestre* SCOPOLIUS (1772). — *R. arifolius* ALLIONI (1785), KOCH (1837), BECK (1909), MURBECK (1899). — *R. hispanica* GMELIN (1806). — *R. amplexicaulis* LAPEYROUSE (1813). — *R. montanus* DESFONTAINES (1815). — *R. Allionii* LINK (1829). — *R. dimorphus* GRENIER in GRENIER & GODRON (1855—1856). — *R. carpathicus* ZAPALOWICZ (1908). — *R. fontano-paludosus* KALELA (1940). — *R. Acetosa* ♂ & ♀ LINNAEUS (1753). — *R. Acetosa* ♀ *arifolius* NEILREICH (1859). — *R. Acetosa* var. *alpina* RETZIUS (1795), WAHLENBERG (1812). — *R. Acetosa* var. *alpestris* HARTMAN (1832). — *R. Acetosa* ssp. *lapponicus* HIITONEN (1933, 1934), (see below). — *R. arifolius* var. *scoticus* DRUCE (1923).

Distribution: See Fig. 2. — According to ROTHMALER and SILVA (1939) the species *R. arifolius* ALL. is found in Portugal. Herbarium material denoted as that species and seen by the present writer does not, however, belong to this type but is only a thin-leaved variety of ssp. *pratensis*.

The ssp. *alpestris* is characterized by its basal leaves being 1—6 times longer than broad, oval, with a cordate base and short, somewhat protruding outwards basal lobes (Fig. 3 a). The leaves are of a softer and thinner texture than ssp. *pratensis* and have more prominent veins

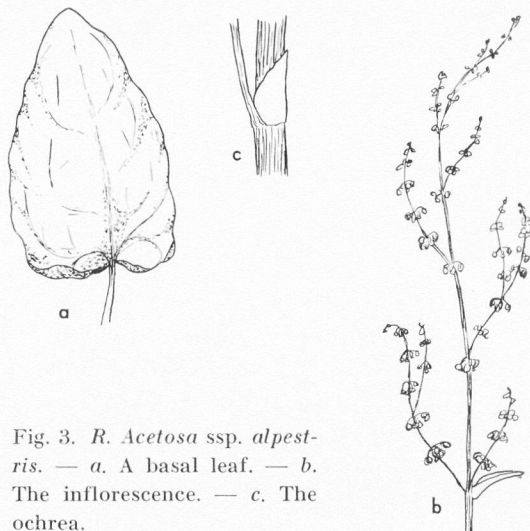


Fig. 3. *R. Acetosa* ssp. *alpestris*. — a. A basal leaf. — b. The inflorescence. — c. The ochrea.

of a lighter green. The branches of the inflorescence are single and few-flowered (Fig. 3 b). The ochrea is entire or slightly lacinate at the top (Fig. 3 c). The fruit valves are of about the same size as those of the ssp. *pratensis*, and the achene is dark brown, though often dull brown or yellowish-green. The height of the plant varies between about 3 cm and over 180 cm, and its flowering period is May to August.

Within ssp. *alpestris* one rather distinct variety is met with:

var. *nivalis* (HEGETSCHW.) LÖVE, comb. nova.

Syn.: *R. nivalis* HEGETSCHWEILER in HEGETSCHWEILER & HEER (1840). — *R. arifolius* β *nivalis* DUFTSCHMID (1876). — *R. Acetosa* forma *alpina* ROSTRUP (1870). — *R. Acetosa* oecotypus *alpinus* TURESSON (1925).

The var. *nivalis* is a high-alpine form, characterized mainly by its low growth (3—15 cm), and the almost round-shaped dark-green leaves. As HEGETSCHWEILER (l.c.) shows by his note: »Hochalpinform der vorigen montanen» (i.e. *R. arifolius* ALL.), he was aware of its close relationship to the form here called ssp. *alpestris*. It is met with in the higher regions of the Alps, in the mountains of Scandinavia and Iceland, in Nova Zembla, as well as in some other places. The Scandinavian dwarf plants of *R. Acetosa* seen by the present writer technically agree fairly well with herbarium material of *R. nivalis* from the Alps, although certain minor differences in some characteristics of no systematic value are found amongst material from different places. Therefore, it is not correct to draw a distinction between the Alpine

and Scandinavian dwarfs of *R. Acetosa*, as TURESSON (1925) and BÖCHER (1938) have done.

The nomenclatural history of the ssp. *alpestris* is a rather interesting chapter, not without confusions. It was observed by LINNAEUS (1753), who includes it as var. δ and ϵ of *R. Acetosa* in Species plantarum. Later on the Scandinavian mountain form was named var. *alpina* by RETZIUS (1795) and WAHLENBERG (1812) and var. *alpestris* by HARTMAN (1832); then in 1899 MURBECK stated that this variety was identical with the species *R. arifolius* ALL. of the Alps.

Although the species *R. arifolius* was included in some of the Floras of Scandinavia (e.g. LINDMAN, 1926; BLYTT and DAHL, 1906), not all Scandinavian botanists accepted the opinion expressed by MURBECK (l.c.). These divergent opinions were very possibly induced by the lack of knowledge of material from Switzerland, as well as by the fact that in Scandinavia a number of fertile natural hybrids occur between this type and the ssp. *pratensis*, showing the indefensibility of the species name for this form. The views of a number of Scandinavian botanists were expounded by HIITONEN (1933, 1934), when he described the alpine Scandinavian type as *R. Acetosa* ssp. *lapponicus* HIIT. with the note: »*R. arifolius* auct. non ALL.» This name is included in the Flora of Norway by NORDHAGEN (1940) and in the list of Scandinavian higher plants by HYLANDER (1941) as well as in a number of present works on the Scandinavian flora.

The view expressed by HIITONEN (l.c.) that the Scandinavian alpine forms of *R. Acetosa* were not identical with the Alpine species *R. arifolius* ALL. is, however, not correct. The present writer has been able to examine living as well as herbarium material of the Alpine species and the ssp. *lapponicus* HIIT. from Scandinavia, and he could not find any morphological difference of systematic value between these forms, although some hereditary differences between the Alpine and Scandinavian material are met with (cf. also TURESSON, 1925). The present writer was also able to show that this type occurs in alpine and arctic regions in the northern hemisphere (Fig. 2), i.e. it is an alpine and arctic circumpolar form. Owing to its lack of biological isolation from the ssp. *pratensis* and the other ssp. of *R. Acetosa* it is not to be regarded as a taxonomically distinct species, but as it shows a fairly distinct distribution and its morphology differs from that of ssp. *pratensis*, it should be retained as a good subspecies. As has been shown above, however, the name ssp. *lapponicus* only includes the Scandinavian forms and excludes the forms of the Alps, and therefore it is to be

regarded merely as a synonym of *R. arifolius*. But as will be shown in the nomenclatural history of the Alpine form given below, this name is not the oldest name of the species; moreover the oldest *R. arifolius* (LINNÉ fil., 1781) is only a ssp. of the African species *R. abyssinicus* JACQ., and thus, this name should also be changed.

A new species of *Rumex* subg. *Acetosa* sect. *Euacetosae* was described by KALELA (1940) from Karelia under the name of *Rumex fontano-paludosus* KALELA. This form was included in the list of Scandinavian higher plants by HYLANDER (1941) as a ssp. *fontano-paludosus* (KALELA) HYL. of *R. Acetosa*. The present writer has been able to examine a number of sheets containing this plant from the herbarium of the University of Helsingfors, determined previously by KALELA. I was not able to distinguish between this form and other material of the ssp. *alpestris* from northern Russia, Siberia, Kamtschatka, Scandinavia and the Alps; nor apparently is KALELA able to distinguish the species from the ssp. *lapponicus* HIIT., as he determined one typical plant from Petsamo as the new species. In the view of the present writer, the species name *R. fontano-paludosus* KALELA is to be rejected as being only a synonym of *R. Acetosa* ssp. *alpestris*, in no way different from the ssp. *lapponicus* HIIT.

According to a number of floristic works the name *R. arifolius* ALLIONI (1785) is the oldest species name of the Alpine and circumpolar form of *R. Acetosa* L. A closer study made by the present writer of herbarium material and of data in floristic literature indicates, however, that this opinion is not quite correct.

The first division of the Linnaean species was made by MILLER (1768), who divided it into the two forms *Acetosa pratensis* and *Acetosa alpina*. According to ASCHERSON and GRAEBNER (1908—1913), for instance, this latter form is possibly identical with *R. arifolius* ALL., but according to MILLER (l.c.) it is identical with the var. β of *R. Acetosa* in *Species plantarum*. The var. β ($\gg\beta$ *Acetosa pratensis*, flore albo») is, however, a somewhat disputable form of the ssp. *pratensis*. The present writer therefore assumes that the name *Acetosa alpina* MILL. should be rejected as a »nomen nudum», although it is not impossible that it was intended to denote the var. δ and ϵ in *Species plantarum*.

Four years later SCOPOLIUS (1772) described a new species, *Lathum alpestre*, from »Alpibus Vochinensibus». The new species is diagnosed as follows: »Flores dioici. Pedunculi ad articuli locum crassiores. Folia ima cordato-sagittata; segmentis acuminatis; petiolis duplo longioribus.» This form is evidently identical with the var. δ and ϵ of

LINNAEUS (l.c.), as is also shown by the closer diagnosis: »A prioribus omnino diversus est. 1. Foliis spatulae formibus. 2. Pedunculus articulatis. 3. Bracteis amplexicaulibus, 2—5 floris. 4. Ruptura facili pedicellorum ad articuli sedem. 5. Foliis maioribus masculi calycis ovatis et obtusis. 6. Caule femineo subnudo terminato florali et biunciali racemo. 7. Valvis semen foventibus ovatis, obtusis, dentatis, crispis, basi cordatis. 8. Angulis seminis ferrugineis.»

In 1776 JACQUIN described a new species of *Acetosa* from cultivated material originating from the mountains of Abyssinia. The species was named *R. abyssinicus*. Five years later LINNÉ fil. (1781) named this same species *R. arifolius* and declares the name given by JACQUIN (l.c.) to be a synonym. The third new description of an alpine *Acetosa* was given by ALLIONI (1785) under the name *R. arifolius* ALL. from Piedmont. The diagnosis was: »Ab *acetosa* differt caule humiliori, foliis non sinuatis, hamis brevioribus subrotundis, folia sunt virentia, lucentia, mollia, triangularia *Boni Henrici* similia. Dioica est; panicula coarctata, ramis simplicibus, plumae stigmatum, quae etiam rubent, longiores. Flores mares similes *Rumici acetosae* LINNAEI, sed majores, antheris magis obaesis.» A comparison of the diagnoses given by ALLIONI and SCOPOLIUS shows that *R. arifolius* ALL. is to be regarded as a synonym of *L. alpestre* SCOP., and both the descriptions are made from material found in the Italian Alps. In view of the above-mentioned results of the studies on the cytogenetics and geography of this form, it should be regarded as a subspecies, and owing to its nomenclatural history the most correct designation of the type is ssp. *alpestris* (SCOP.) LÖVE. The names *arifolius*, *montanus*, *lapponicus*, *fontano-paludosus* etc. listed above should be rejected as synonyms.

According to BECK (1909), the species *R. abyssinicus* JACQ. is merely a form of *R. arifolius* and its type specimen is only a cultivated individual of the last-mentioned form. According to herbarium studies made by the present writer, this form seems, however, to be a distinct species of sect. *Euacetosae*, replacing the species *R. Acetosa* in tropical Africa. Sometimes, however, it somewhat resembles *R. Acetosa* ssp. *alpestris*, especially when cultivated in botanical gardens in Europe, but differs from it, inter alia, by the ochrea being lacinate and by the large petiolate triangular leaves, which are occasionally found with small teeth. The name *R. arifolius* L. fil. should be reserved for one of the subspecies of the very polymorphous tropical and subtropical main species *R. abyssinicus* JACQ.

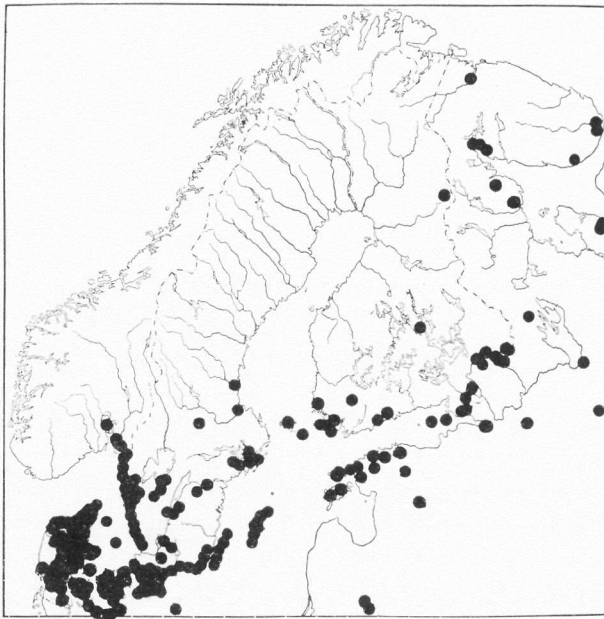


Fig. 4. The Fennoscandian distribution of *R. Acetosa* ssp. *thyrsiflorus*.

Subsp. *thyrsiflorus* (FINGERH.) HAYEK (1908).

Syn.: *R. thyrsiflorus* FINGERHUT (1829). — *R. haplorrhizus* CZERN. in TURCZANINOW (1856). — *R. thyrsoides* FRISTEDT & FRIES (1861) (non DESF.), HARTMAN (1864), NYMAN (1867), ARESCHOU (1881). — *R. Kochii* WILLKOMM (1863). — *R. auriculatus* HAUSSKNECHT (1885), MURBECK (1899). — *R. haematinus* KIHLMAN (1900). — *R. Acetosa* γ *Oxalis crispata* LINNAEUS (1753). — *R. Acetosa* β *crispus* ROTH (1788). — *R. Acetosa* β *foliis crispus* CAMPDERÄ (1819). — *R. Acetosa* var. β *auriculatus* WALLROTH (1822). — *R. Acetosa* var. *thyrsiflorus* FRIES (1845). — *R. Acetosa* var. γ *subhastata* LINDGREN in HARTMAN (1849). — *R. Acetosa* var. *angustata* MEISNER (1856). — *R. Acetosa* c. *thyrsiflorus* ASCHERSON & GRAEBNER (1898).

Distribution: See Fig. 4, giving the Scandinavian distribution of the ssp. *thyrsiflorus*. The present writer has also seen material from northern Siberia, Russia, Poland, Germany, Czechoslovakia, Hungary, Austria and Holland. The subspecies is replaced by *R. thyrsoides* DESF. and *R. intermedius* DC. in southwest Europe and North Africa.

The ssp. *thyrsiflorus* is characterized by the basal leaves being 4—14 times longer than broad, narrow lanceolate, almost spear-shaped and often with crisped margins (Fig. 5 a). The basal lobes are large and protrude outwards. The inflorescence is repeatedly divided and forms a dense tuft (Fig. 5 b). The ochrea is lacinate (Fig. 5 c). The

fruit valves are about 3—4 mm long and the achene is a shiny dark-brown. The tap-root is thick and mostly very long. The height of the stem is 40—160 cm, the females always being the taller. Flowering period: July—August.

This subspecies seems to be an eastern ecotype of *Rumex Acetosa* in the widest sense of the word (cf. TURESSON, 1922; CLAUSEN, KECK and HIESY, 1940). It is common along roads and in fields in Denmark and in the Swedish province of Scania, but in other regions in south Scandinavia it is not as frequent as the ssp. *pratensis*. It seems to have invaded Denmark and Sweden from the south, but in Finland it comes from the east.

The species value of this form has been somewhat discussed by previous writers. LINNAEUS (1753) named it merely

as a variety, a conception accepted by, e.g. WALLROTH (1822), CAMPERÀ (1819), MEISNER (1856) and others (see above). The type was named as a subspecies or a species of a lower value by HAYEK (1908), BLYTT and DAHL (1906), MELA and CAJANDER (1906), HIITONEN (1933, 1934) and NORDHAGEN (1940), but its species name is used by, e.g., MURBECK (1899), LINDMAN (1926), HYLANDER (1941) and a number of other Scandinavian and extra-Scandinavian botanists. ASCHERSON and GRAEBNER (1908—1913), who in a previous work (1898) named the type as a variety, use the species name *R. thyrsiflorus* with great hesitation, as is shown by the note: »Wir haben lange geschwankt, ob wir diese Pflanze wieder als Rasse des *R. acetosa* aufführen sollten. Da sie ja zweifellos einen recht hohen Grad von Selbständigkeit besitzt, so haben wir uns entschlossen, dem vorzüglichen Kenner der Gattung, MURBECK, darin zu folgen und sie als Art der Gesamtart *R. acetosa* aufzuführen.» According to the results obtained by the present writer, however, it is without doubt only a subspecies of the species *R. Acetosa*.

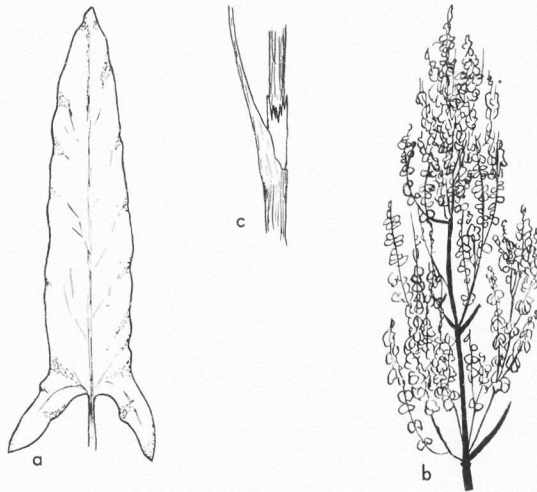


Fig. 5. *R. Acetosa* ssp. *thyrsiflorus*. — a. A basal leaf. — b. The inflorescence. — c. The ochrea.

Some confusion as to the priority of the names *R. thyrsiflorus* and *R. auriculatus* has arisen in botanical literature (MURBECK, 1899; ASCHERSON and GRAEBNER, 1908—1913). WALLROTH (1822) included the type in a »var. β *auriculatus*» of *R. Acetosa*, which possibly also comprised some forms of *R. intermedius* and *R. thyrsoides*. In subsequent pages he uses the name »*R. auriculatus*» as an abbreviation of *R. Acetosa* var. β *auriculatus*. HAUSSKNECHT (1885), MURBECK (1899) and some later authors (DANSER, 1921, 1924) therefore regarded this name as an older species name than *R. thyrsiflorus* FINGERHUT (1829). As, however, it is quite clear that WALLROTH (l.c.) considered the form to be merely a variety, the present writer assumes that it would be most correct to take the name *R. auriculatus* as a »nomen nudum» only.

In botanical literature as well as in the herbaria some plants have been designated as hybrids between *R. Acetosa* and *R. Acetosella*. A study of the herbaria shows that all these plants belong to *R. Acetosa* ssp. *thyrsiflorus*. In fact, no real hybrids between the two dioecious subgenera of *Rumex* have ever been obtained (cf. LÖVE, 1943 b).

One of the types included in the ssp. *thyrsiflorus* in the present paper is the form described by KIHLMAN (1900) from Lapponia var-sugae under the species name *R. haematinus* and called var. *haematinus* of *R. thyrsiflorus* by MELA and CAJANDER (1906). It is not impossible that this form may have some taxonomical value, e.g. as a form or a variety of a lower range, but at present the writer is not able to say whether it really is different from the main type of the species met with in northern Russia.

Subsp. *ambiguus* (GREN.) LÖVE, comb. nova.

Syn.: *R. ambiguus* GRENIER in GRENIER & GODRON (1855—1856). — *R. hortensis* VIS. ex. NYMAN (1882). — *Acetosa hispanica* LILJA (1870). — *R. Acetosa* β *hortensis* DIERBACH (1827). — *R. Acetosa* h. *ambiguus* GÜRCKE in RICHTER (1897).

This subspecies has been introduced as a garden variety in Scandinavia. It is characterized by large, thin, light-green leaves, 2—4 times longer than broad, with almost the same form as is met with in ssp. *alpestris* (Fig. 6 a). The inflorescence is repeatedly divided as in ssp. *thyrsiflorus* (Fig. 6 b). The ochrea is somewhat lacinate (Fig. 6 c) in all material studied by the present writer, although one disputable statement as to the occurrence of an entire ochrea in this form occurs in literature (ASCHERSON and GRAEBNER, 1908—1913, p. 780: »Tuten meist nicht ausgefranst [HEGETSCHWEILER nach MALY briefl.]»). Flowering period: May—June.

The origin of this subspecies is as yet unknown. According to ASCHERSON and GRAEBNER (l.c.) it might possibly be regarded as a hybrid, but in experiments made by the present writer no evidence in support of this assumption has been observed as yet. The plant has for a long time been cultivated as a cabbage-plant in Scania (cf. LILJA, 1870). In recent years it has been distributed in Sweden by some seed associations, such as, e.g., Weibullsholm in Landskrona, under the name *Rumex Acetosus*.



Fig. 6. *R. Acetosus* ssp. *ambiguus*. — a. A basal leaf. — b. The inflorescence. — c. The ochrea.

Literature cited.

- ALLIONI, C. 1785. Flora Pedemontana. Vol. II.
 ARESCHOUG, F. W. C. 1881. Skånes Flora. Andra uppl. — Lund.
 ASCHERSON, P. and GRAEBNER, P. 1898. Flora des nordostdeutschen Flachlandes. — Berlin.
 — 1908—1913. Synopsis der mitteleuropäischen Flora, Vol. IV. — Leipzig.
 BECK (von MANNAGETTA und LERCHENAU), G. 1909. REICHENBACH'S Icones florae germaniae et helvetiae etc. Vol. 24. — Lipsiae et Gerae.
 BLYTT, A. and DAHL, O. 1906. Haandbog i Norges Flora — Kristiania.
 BÜCHER, T. W. 1938. Biological distributional types in the flora of Greenland. — Medd. om Grönland 106, pp. 1—339.
 CAMPDERÀ, F. 1819. Monographie des *Rumex*. — Paris.
 CLAUSEN, J., KECK, D. D. and HIESEY, W. M. 1940. Experimental studies on the nature of species. I. — Carnegie Inst. Wash. Publ. 520, pp. 1—452.
 DANSER, B. H. 1921. Bijdrage tot de kennis van eenige *Polygonaceae*. — Nederl. Kruidk. Archief, Jaarg. 1920, pp. 208—250.
 — 1924. Determineertabel voor de in Nederland in het wild gevonden *Polygonaceae*. — Nederl. Kruidk. Archief 1923, p. 1—36.
 DARLINGTON, C. D. 1940. Taxonomic species and genetic systems. — The New Systematics, pp. 137—160.

- DESFONTAINES, R. L. 1815. Tableau de l'école de botanique du Muséum d'histoire naturelle. Ed. II. — Paris.
- DIERBACH, J. H. 1827. Systematische Uebersicht der um Heidelberg wildwachsenden und häufig zum ökonomischen Gebrauche cultivirten Gewächse. — Karlsruhe.
- DOBZHANSKY, T. 1937. Genetics and the origin of species. — New York.
- DRUCE, G. C. 1923. Plant notes etc. — Bot. Soc. and Exch. Club of the Brit. Isl., Vol. 7, Part 1, pp. 24—76.
- DUFTSCHMID, J. 1876. Die Flora von Ober-Oesterreich, Bd. II, H. 1.
- DU RIETZ, G. E. 1930. The fundamental units of biological taxonomy. — Svensk Bot., Tidskr. 24, pp. 333—428.
- FINGERHUT, C. A. 1829. Einiges zur deutschen Flora. — Linnaea IV, pp. 372—386.
- FREYN, J. 1877. Die Flora von Süd-Istrien. — Verhandl. d. Zool.-Bot. Ges. in Wien 27, pp. 241—285.
- FRIES, E. 1845. Summa vegetabilium Scandinaviae. — Upsaliae.
- FRISTEDT, R. and FRIES, R. 1861. Om tvänne i Sverige hittills misskända arter av växtsläktet *Rumex*. — Ups. Univ. Årskr. Math. Nat. 1861.
- GMELIN, K. C. 1806. Flora Badensis alsatica. Vol. II. — Karlsruhe.
- GRENIER, M. and GODRON, M. 1855—1856. Flore de France, Tome III. — Paris.
- HARTMAN, C. J. 1832. Handbok i Skandinaviens Flora. Andra uppl. — Stockholm.
- 1849. Handbok i Skandinaviens Flora. Femte uppl. — Stockholm.
- 1864. Handbok i Skandinaviens Flora. Nionde uppl. — Stockholm.
- HAUSSKNECHT, C. 1885. Beitrag zur Kenntnis der einheimischen *Rumices*. — Mitt. d. Geogr. Ges. Jena III.
- HAYEK, A VON. 1908(—1911). Flora von Steiermark. Bd. I. — Berlin.
- HEGETSCHWEILER, J. and HEER, O. 1840. Flora der Schweiz. — Zürich.
- HUUTONEN, I. 1933. Suomen kasvio. — Helsinki.
- 1934. Suomen putkilokasvit. — Helsinki.
- HYLANDER, N. 1941. Förteckning över Skandinaviens växter. I. Fanerogamer. — Lund.
- JACQUIN, N. J. 1776. Hortus botanicus Vindobonensis etc. III.
- JOHANSSON, K. 1897. Hufvuddragen af Gotlands växttopografi, grundade på en kritisk behandling af dess kärlväxtflora. — Kgl. Svenska Vetensk. Akad. Handl. 29,1, pp. 1—270.
- KALELA, A. 1940. Eine für Fennoskandia neue *Rumex*-Art. — Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo 14,2, pp. 8—12.
- KIHARA, H. and YAMAMOTO, Y. 1931. Karyomorphologische Untersuchungen an *Rumex Acetosa* L. and *R. montanus* DESF. — Cytologia 3, pp. 84—118.
- KIHLMAN, A. O. 1900. Einige Bemerkungen über die finnländischen Formen der Gattung *Rumex*. — Medd. Soc. pro Fauna et Flora Fenn. 25, pp. 82—86.
- KOCH, W. D. J. 1837. Synopsis florae germanicae et helveticae. — Francofurti ad Moenum.
- LAPEYROUSE, P. P. 1813. Histoire abrégée des plantes des Pyrénées et itinéraire des botanistes dans ces montagnes. — Toulouse.
- LILJA, N. 1870. Skånes Flora. Andra uppl. — Stockholm.
- LINDMAN, C. A. M. 1926. Svensk fanerogamflora. — Stockholm.
- LINK, H. F. 1829. Handbuch zur Erkennung der nutzbarsten und am häufigsten vorkommenden Gewächse. Theil I. — Berlin.

- LINNAEUS, C. 1753. *Species plantarum*. — Holmiae.
- LINNÉ, C. VON (fil.) 1781. *Supplementum plantarum systematis vegetabilium etc.* — Brunsvigae.
- LÖVE, Å. 1940. Cytogenetic studies in *Rumex*. — *Bot. Not.* 1940, pp. 157—169.
- 1941 a. *Rumex tenuifolius* (WALLR.) LÖVE, spec. nova. — *Bot. Not.* 1941, pp. 99—101.
- 1941 b. Études cytogénétiques des *Rumex* II. — *Bot. Not.* 1941, pp. 155—172.
- 1942. Cytogenetic studies in *Rumex*. III. — *Hereditas* 28, pp. 289—296.
- 1943 a. *Rumex Lunaria* L., a tetraploid gynodioecious species. — *Nature* 151, pp. 559—560.
- 1943 b. Cytogenetic studies on *Rumex* subgenus *Acetosella*. — *Hereditas* 30, pp. 1—136 (Diss. Lund).
- LÖVE, Å. and LÖVE, D. 1942. Chromosome numbers of Scandinavian plant species. — *Bot. Not.* 1942, pp. 19—59.
- MEISNER, K. F. 1856. *Rumex* in DE CANDOLLE: *Prodromus systematis naturalis etc.* 14. — Paris.
- MELA, A. J. and CAJANDER, A. K. 1906. *Suomen kasvio*. — Helsinki.
- MILLER, P. 1768. *The Gardeners Dictionary*, Ed. 8. — London.
- MURBECK, S. 1899. Die nordeuropäische Formen der Gattung *Rumex*. — *Bot. Not.* 1899, pp. 1—42.
- 1907. Die *Vesicarius*-Gruppe der Gattung *Rumex*. — *Lunds Univ. Årsskr. N.F. Avd. 2, Bd. 2: 14*, pp. 1—30.
- NEILREICH, A. 1859. *Flora von Nieder-Oesterreich*. — Wien.
- NORDHAGEN, R. 1940. *Norsk Flora*. — Oslo.
- NYMAN, C. F. 1867. *Sveriges fanerogamer. Förra delen*. — Örebro.
- 1882. *Conspectus florae Europaeae*. — Örebro.
- ONO, T. 1935. Chromosomen und Sexualität von *Rumex Acetosa*. — *Sci. Rep. Tohoku Imp. Univ. Ser. 4, 10*, pp. 41—210.
- RECHINGER, K. H. 1932. Vorarbeiten zu einer Monographie der Gattung *Rumex*. — *Beih. Bot. Centralbl.* 49, Abt. 2, pp. 1—128.
- 1933 a. Vorarbeiten zu einer Monographie der Gattung *Rumex*. II. — *FEDDE, Rep. spec. nov.* 31, pp. 225—283.
- 1933 b. Die süd- und zentralamerikanischen Arten der Gattung *Rumex*. — *Arkiv för Botanik* 26 A, No. 3, pp. 1—58.
- 1935. Die australischen und neuseeländischen Arten der Gattung *Rumex*. — *Österr. Bot. Zeitschr.* 84, pp. 31—52.
- 1937. The North American species of *Rumex*. — *Field Mus. of Nat.-Hist., Bot. Ser.* 17, 1, pp. 1—151.
- 1939. Versuch einer natürlichen Gliederung des Formenkreises von *Rumex bucephalophorus* L. — *Bot. Not.* 1939, pp. 485—504.
- RETZIUS, A. J. 1795. *Florae Scandinaviae prodromus etc.* — Lipsiae.
- RICHTER, K. 1897. *Plantae Europaeae*, Tom. II. — Leipzig.
- ROSTRUP, E. 1870. *Færøernes Flora*. — *Bot. Tidsskr.* 4, pp. 5—109.
- ROTH, A. W. 1788. *Tentamen florae germanicae*. I. — Lipsiae.
- ROTHMALER, W. and SILVA, A. PINTO DA. 1939. *Florae Lusitaniae emendationes*. III. — *Agronomia Lusitana* I, pp. 373—393.

- SAMUELSSON, G. 1939. Bemerkungen über einige *Rumex*-Sippen aus der *Vesicarius*-Gruppe. — Bot. Not. 1939, pp. 505—527.
- SCOPOLIUS, J. A. 1772. Flora Carniolica, Tom. I, Ed. 2.
- TURCZANINOW, N. 1856. Flora baicalensi-dahurica. — Bull. Soc. Nat. Moscow 29.
- TURESSON, G. 1922. The genotypical response of the plant species to the habitat. — Hereditas 3, pp. 211—350.
- 1925. The plant species in relation to habitat and climate. — Hereditas 6, pp. 147—236.
- TURRILL, W. B. 1940. Experimental and synthetic plant taxonomy. — The New Systematics, pp. 47—71.
- VELENOVSKÝ, J. 1891. Flora Bulgarica.
- WAHLENBERG, G. 1812. Flora lapponica. — Berlin.
- WALLROTH, F. G. 1822. Schedulae criticae de plantis florum Halensis selectis. Tom. I. — Halae.
- WILLKOMM, M. 1863. Führer ins Reich der deutschen Pflanzen. — Leipzig.
- YAMAMOTO, Y. 1933. Karyotypes in *Rumex acetosa* L. and their geographical distribution. — Jap. Journ. of Genet. 8, pp. 264—274.
- 1938. Karyogenetische Untersuchungen bei der Gattung *Rumex*. VI. — Mem. Coll. Agric. Kyoto Imp. Univ. 43 (Genet. Ser. 8), pp. 1—59.
- ZAPALOWICZ, H. 1908. Revue critique de la flore de Galicie. II. — Bull. int. Acad. Sc. Cracovic 1908.
-

Beobachtungen über die thamniscophage Mykorrhiza einiger Halophyten.

Von NILS FRIES.

Nachdem vor allem SCHLICHT (1889), JANSE (1897) und STAHL (1900) in umfassenden Arbeiten nachgewiesen haben, dass die meisten Landpflanzen einen dem Äusseren nach zwar wenig auffälligen, aber anatomisch sehr charakteristischen Typ von endotropher Mykorrhiza besitzen, hat diese in vieler Hinsicht interessante und rätselhafte Form von Symbiose den Gegenstand mehrerer Spezialuntersuchungen gebildet (Bibliographie bei RAYNER 1927 und LIHNELL 1939). Mikroskopisch kennzeichnet sich diese Mykorrhiza vor allem durch gewisse eigenartige Ausbildungsformen des Endophytenmycels, die sog. Vesikeln, Arbuskeln und Sporangiolen. Wenn man von den speziellen Formen von Mykorrhiza absieht, die bei *Orchidaceae* und *Ericaceae* vorkommen, dürfte der erwähnte Typ in den meisten Fällen — und auf jeden Fall bei den im folgenden behandelten Arten — mit dem übereinstimmen, den BURGEFF (1938) in seiner Übersicht der Farnmykorrhizen als *thamniscophage Mykorrhiza* bezeichnet. Dieser Mykorrhizatyp ist tatsächlich innerhalb der Familien der allermeisten Samenpflanzen angetroffen worden, mit Ausnahme vor allem von *Polygonales*, *Centrospermae*, *Cruciferae* und *Cyperaceae*, scheint an kein besonderes Klima oder geographisches Gebiet gebunden zu sein und kann offensichtlich an den verschiedenartigsten Standorten auftreten (vgl. ASAI 1934).

Während eines Aufenthalts im Sommer 1939 auf der Insel Nordkoster vor Strömstad an der schwedischen Westküste widmete ich auf dieser Insel und den ringsherum liegenden Inselchen der Verbreitung der thamniscophagen Mykorrhiza unter den Halophyten eine gewisse Aufmerksamkeit. Hinsichtlich des Materials, das damals eingesammelt (während der Monate Juni und Juli) und fixiert wurde, kam ich jedoch erst kürzlich dazu, es näher zu durchforschen. Die angestellten Beobachtungen, die hier im folgenden wiedergegeben werden sollen, betreffen teils das Aussehen der Mykorrhiza bei einigen Meeresufer-

pflanzen, teils ihr Vorkommen an verschiedenen Standorten, wobei *Aster tripolium* das wichtigste Studienobjekt gewesen ist.

Beim Einsammeln wurde entweder das ganze Wurzelsystem fixiert oder, wenn es zu gross war, kleinere Teile desselben. Als Fixierungsmittel wurde Karpetschenko-Nawaschin benutzt und beim Färben Anilinblau und Orseillin BB. Eine Reihe orientierender Beobachtungen wurde in der Natur unter Hilfe eines kleinen Reisemikroskops an gestellt, sonst gründen sich meine Resultate ausschliesslich auf in Parraffin eingebettetes und mikrotomgeschnittenes Material.

Vorkommen und Aussehen der Mykorrhiza bei verschiedenen Halophyten.

Das Vorkommen thamniscophager Mykorrhiza bei Halophyten wurde früher u. a. durch MASON (1928) und ASAI (1934) aufgezeigt. Von den auf Marschland in England wachsenden Halophyten besaßen nach MASON unter anderem *Aster tripolium*, *Armeria maritima*, *Glaux maritima* und *Plantago maritima* eine typische Mykorrhiza der erwähnten Art, während eine solche u. a. bei *Salicornia europaea* und *Triglochin maritimum* fehlte. Bezüglich aller dieser Arten, die auch auf Koster vorkommen, habe ich nur die Richtigkeit ihrer Beobachtungen bekräftigen können. Sie teilt mit, auch bei *Cochlearia officinalis* Mykorrhiza gefunden zu haben, was ich leider an schwedischem Material nicht zu kontrollieren versucht habe. Mykorrhiza bei einem Vertreter der Fam. *Cruciferae* dürfte nämlich früher kaum festgestellt worden sein, weshalb ihre Angabe über diese Art vielleicht mit einer gewissen Reservation zu betrachten ist.

Ausser bei den obengenannten Meeresuferpflanzen habe ich thamniscophage Mykorrhiza bei *Matricaria maritima* und *Ranunculus cymbalaria* beobachtet, dagegen nicht bei *Salsola kali*, *Suaeda maritima*, *Minuartia peploides*, *Silene maritima*, *Sagina subulata*, *Crassula aquatica* und *Carex arenaria*. Die Arten, bei denen negative Ergebnisse notiert wurden, gehören in den allermeisten Fällen den einleitend genannten Ordnungen und Familien an, die notorisch ohne Mykorrhiza sind. Gewisse dieser Arten, wie *Suaeda maritima* und *Minuartia peploides*, wurden sehr genau untersucht, und es wurde von verschiedenen Lokalen Material genommen, doch konnte ich auch in Fällen, wo die Wurzelsysteme mit mykorrhizaträgenden Wurzeln anderer Pflanzen beinahe verflochten waren, keine Spur von Pilzinfektion beobachten.

Bezüglich des Baus der Mykorrhiza bei den verschiedenen Arten (ausser bei *Armeria maritima*, von der sehr wenig Material eingesammelt wurde) habe ich folgendes aufgezeichnet.

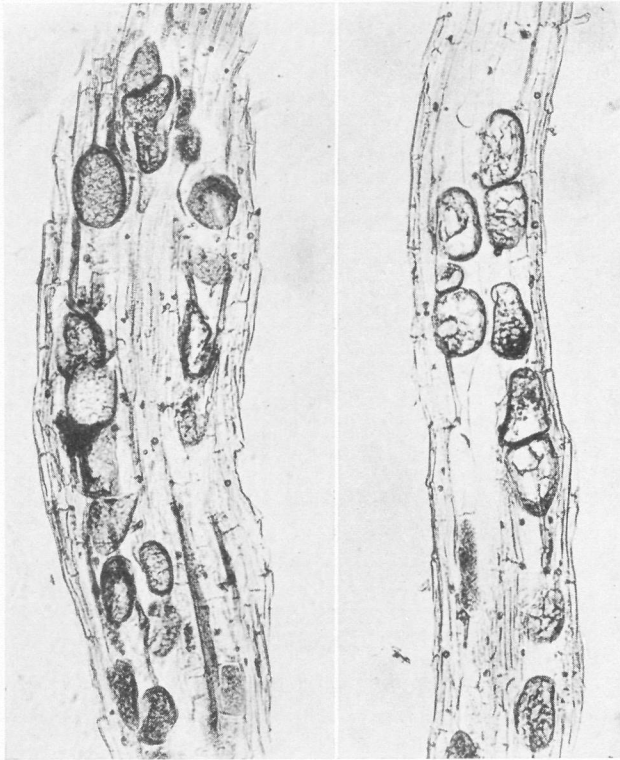


Fig. 1. Längsschnitte durch zwei Mykorrhizen von *Aster tripolium*. Anhäufungen dickwandiger Vesikeln in der primären Rinde. Vergr. 100.

Aster tripolium L. Nur die schmälsten, höchstens 0,4 mm dicken Wurzeln sind zu Mykorrhizen ausgebildet. Die Pilzinfektion ist auf keine gewisse Zellschicht lokalisiert oder auch nur konzentriert, sondern tritt in der gesamten primären Rinde zwischen Exo- und Endodermis auf. Die dünnwandige, an grossen Interzellularen reiche, oft beinahe aërenchymatische primäre Rinde (vgl. MAGER 1932, S. 672) kann also vollständig von dem Endophyten durchwachsen sein, der hier in allen seinen charakteristischen Entwicklungsstadien anzutreffen ist. Mitunter dominieren Vesikeln von typischem Aussehen, und zwar häufig in einer solchen Menge, dass das Rindengewebe der Wirtspflanze völlig desorganisiert wird (Fig. 1). Die oft zu mehreren beisammen liegenden Vesikeln werden sowohl inter- wie intrazellular gebildet und erreichen eine Länge von 40—100 μ und eine Breite von 30—60 μ . Der Inhalt erweist sich gewöhnlich als schaumartig, wobei die verschiedenen

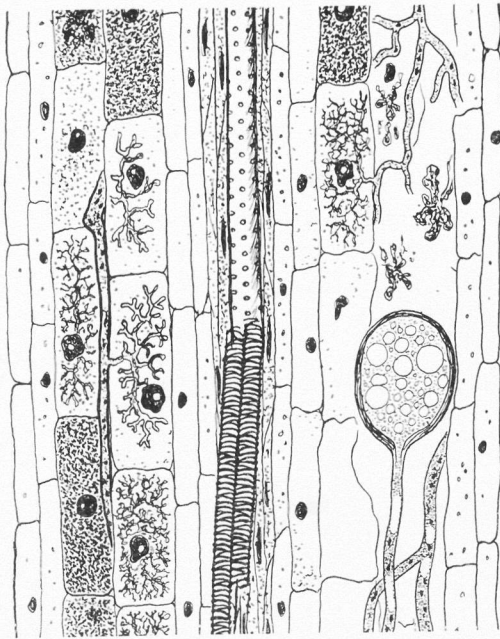


Fig. 2. Medianer Längsschnitt einer Mykorrhiza von *Aster tripolium* mit mehreren Arbuskeln und (rechts) einem Vesikel. Vergr. 320.

Blasen aller Wahrscheinlichkeit nach ursprünglich aus Öltropfen bestanden, die im Fixierungsmittel gelöst wurden. In anderen Fällen werden überwiegend Arbuskeln in verschiedenen Entwicklungsstadien angetroffen, wobei das mehr oder weniger diffuse, körnige Stadium, das die Auflösung des Arbuskels und seinen Übergang zur Sporangiole bezeichnet, besonders lange anzudauern scheint (Fig. 2). Ich halte es für überflüssig, mich hier mit mehr ins Einzelgehenden Beschreibungen dieser verschiedenen Erscheinungen zu befassen, da sie dem Aussehen nach in allem Wesentlichen mit

früher geschehenen Beschreibungen dieses Mykorrhizatyps übereinzustimmen scheinen (vgl. z. B. GALLAUD 1905, LIHNELL 1939).

Matricaria maritima L. und *Plantago maritima* L. In der primären Rinde der dünnen Wurzeln, die hier bedeutend fester gebaut sind und weniger entwickelte Interzellularen haben als bei *Aster tripolium*, entwickelt sich der Pilz in derselben Weise, wie sie oben für *Aster tripolium* geschildert wurde.

Glaux maritima L. Eine Untersuchung des ziemlich geringen Materials, das von *Glaux maritima* eingesammelt wurde, zeigte, dass die Infektion durch den mykorrhizabildenden Pilz sich auch hier auf die jüngsten und schmalsten Wurzeln mit einem Durchmesser kleiner als 0,3 mm beschränkte. Zum mindesten in den untersuchten Mykorrhizen liess sich trotz sorgfältigem Suchen keine einzige Vesikel beobachten, was auf einem Zufall beruht haben kann; sonst fanden sich Hyphen von üblichem Aussehen, Arbuskeln, Sporangiole usw. Der Endophyt wuchs zwar durch die ganze primäre Rinde hindurch, mitunter ziemlich vollständig, doch waren die Hyphen in den äusseren

Zellschichten, wo auch die meisten Arbuskeln auftraten, immer bedeutend reicher verzweigt. Wenigstens die zwei zunächst der Endodermis gelegenen Zellschichten waren oft ganz infektiionsfrei. Eine deutliche Regioneneinteilung von der Art, wie sie JANSE (1897) bei Mykorrhizen tropischer Pflanzen wahrgenommen hat, liess sich indessen nicht unterscheiden.

Ranunculus cymbalaria Pursh. *Ranunculus cymbalaria*, der auf Nordkoster einen seiner wenigen schwedischen Fundorte besitzt, wurde hier an demselben Lokal eingesammelt, wo er 1918 durch FRISENDAHL angetroffen wurde (FRISENDAHL 1921), nämlich innerhalb der Valnäs-bucht an einem seichten Teich mit Salzwasser. Das Einsammeln von Wurzeln fand zwar nur ein einziges Mal statt, am 23. Juli, doch erwies sich das Material als sehr reich an Mykorrhizen.

In sämtlichen untersuchten Fällen hatte die Mykorrhiza einen Bau, der in mehrerer Hinsicht von dem der anderen oben beschriebenen Halophyten abwich (Fig. 3). Der äussere Teil der primären Rinde, und zwar bis zu 1—2 Zellschichten ausserhalb der Endodermis, war von weiten, längsverlaufenden Interzellularen durchzogen. In diesem Teil der primären Rinde fanden sich ausschliesslich ziemlich undifferenzierte, spärlich verzweigte Hyphen und mitunter vereinzelte Vesikeln. Von diesen Hyphen, die vor allem in der Längsrichtung der Wurzel und zwar sowohl intra- wie interzellular verliefen, drangen kleinere Seitenhyphen in die gleich ausserhalb der Endodermis liegenden Zellen ein, wo sie typische Arbuskeln ausbildeten («arbuscules composées»: GALLAUD). Es war also nur 1, höchstens 2 Zellschichten, die Arbuskeln beherbergten und dadurch eine Art Verdauungsschicht bildeten in Analogie mit der, die bei der Orchideen-Mykorrhiza in peripherer gelegenen Zellschichten vorkommt. Die Zellen in dieser innersten Schicht waren gross, gewöhnlich fast kubisch, und hatten Zellkerne, die in den Fällen, wo ein Arbuskel in der Zelle deutlich ausgebildet war, grösser zu sein schienen, als die Kerne in uninfizierten Zellen derselben Schicht. Bei der Messung des mittleren Durchmessers von 25 Kernen in Zellen von jeder Kategorie zeigte es sich, dass der Kerndurchmesser in den uninfizierten Zellen $6.5 \mu \pm 0.25 \mu$ war und in den infizierten $8.8 \mu \pm 0.2 \mu$, weshalb also ein statistisch gesicherter Unterschied bestand. Ähnliche Verhältnisse sind zuvor bei *Vinca* (DEMETER 1923), *Eriostemon Crowei* (Mc LUCKIE & BURGESS 1932) und *Juniperus communis* (LIHNELL 1939) nachgewiesen worden.

Da die oben gegebene Darstellung über den Bau der Mykorrhiza bei *Ranunculus cymbalaria* sich nur auf Material von einem einzigen

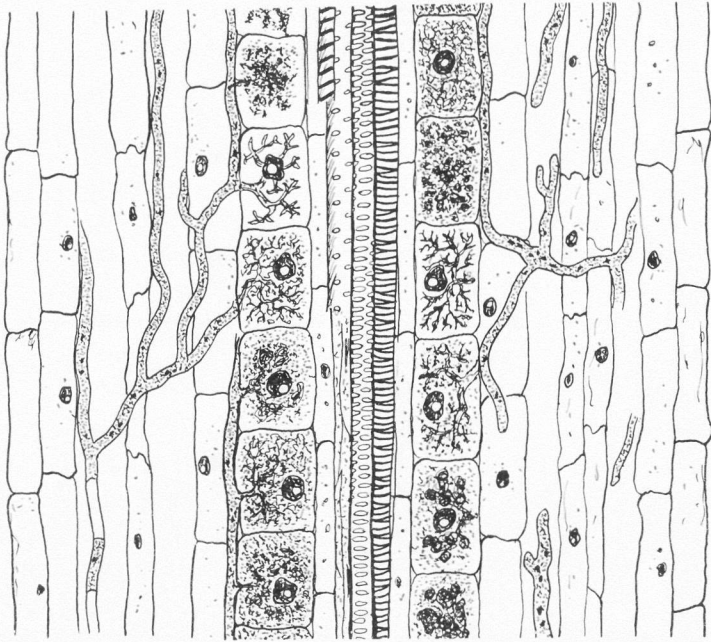


Fig. 3. Medianer Längsschnitt einer Mykorrhiza von *Ranunculus cymbalaria* mit Arbuskeln. Vergr. 320.

Lokal gründet, das bei einer einzigen Gelegenheit eingesammelt wurde, ist es natürlich nicht ausgeschlossen, dass die Mykorrhiza bei dieser Pflanze auch andere Formen annehmen kann. Es findet sich jedoch eigentlich kein Grund dafür, etwas anderes anzunehmen, als dass die Ausbildung der Mykorrhiza, wie sie oben beschrieben wurde, wirklich für *Ranunculus cymbalaria* charakteristisch ist, da die fraglichen Pflanzen in diesem Fall an einem für sie typischen Standort aufgenommen wurden, wo sie sich nach allem zu urteilen wohlbefanden.

Aus den Beschreibungen, die sich in der einschlägigen Literatur finden, ergibt sich, dass die thamniscophage Mykorrhiza bei verschiedenen Pflanzen zweifellos verschiedenen Bau aufweisen kann. Der von mir bei *Aster tripolium*, *Matricaria maritima*, *Plantago maritima* und *Glaux maritima* beobachtete Typ (der möglicherweise bei der letztgenannten Art etwas abweicht), wo Arbuskeln in allen Zellschichten der primären Rinde, und zwar ausser in Exo- und Endodermis, gebildet werden können, ist sichtlich sehr allgemein und stimmt ganz mit dem überein, den GALLAUD (1905) als »*Arum maculatum*-Typ» bezeichnet

und der u. a. von LIHNELL (1939) bei *Juniperus communis* eingehend studiert wurde. Der obenstehend zuletzt geschilderte Typ, der bei *Ranunculus cymbalaria* vorkam und wo die Arbuskeln nur in der innersten (ausserhalb der Endodermis befindlichen) Zellschicht der primären Rinde auftraten, ist ebenfalls früher beschrieben worden, nämlich durch MOSTAFA (1938) für *Tropaeolum majus* und *Phlox Drummondii*, und dürfte zu der Gruppe von Mykorrhizen gehören, die GALLAUD unter der Bezeichnung »*Paris quadrifolia*-Typ» zusammenfasst und die er u. a. bei Ranunculaceen beobachtet hat. Nach GALLAUD würden bei Mykorrhizen vom »*Paris quadrifolia*-Typ» die Hyphen ausschliesslich intrazellulär verlaufen, was ich indessen bezüglich *Ranunculus cymbalaria* nicht bekräftigen kann. Nach MOSTAFAS Beschreibungen und Bildern zu schliessen scheint dies auch nicht für *Tropaeolum majus* zu gelten.

Man kann sich fragen, ob die Verschiedenheit im Bau der thamniscophagen Mykorrhizen dadurch verursacht wird, dass der Endophyt bei den einzelnen Typen durch verschiedene Pilzarten mit verschiedener Wachstumsweise in den Wurzelgeweben vertreten wird. Jedwede Erörterung der systematischen Verhältnisse des fraglichen Pilzes bewegt sich jedoch notgedrungen auf sehr unsicherem Grund, solange alle Reinkulturversuche misslungen sind. Bis auf weiteres will es am einfachsten erscheinen anzunehmen, dass die Ausgestaltung der thamniscophagen Mykorrhiza in verschiedenen Fällen einen Ausdruck bildet für die verschiedene Wachstumsweise ein und desselben Pilzes in den Wurzeln verschiedener Wirtspflanzen, und dass die Wachstumsweise durch die anatomischen und chemischen Verhältnisse bedingt wird, die in den verschiedenen Fällen vorliegen. Der entscheidende Faktor ist hier offenbar die Fähigkeit der Wirtszellen, Arbuskelbildung zu induzieren, eine Fähigkeit, die verschiedene Zellschichten in der primären Wurzel bei verschiedenen Pflanzen nicht in demselben Grad zu besitzen scheinen.

Das Vorkommen der Mykorrhiza an verschiedenen Standorten. Zum Unterschied von gewissen anderen Mykorrhiza-Typen ist die thamniscophage Mykorrhiza sowohl hinsichtlich ihrer Ausformung wie ihres Vorkommens überhaupt wenig vom Standort abhängig. Ganz in Wasser submergiert scheint sie indessen nicht gerade vorzukommen, da sie immer bei reinen Wasserpflanzen fehlt (STAHL 1900, ASAI 1934). Da ein Teil der hier studierten Meeresuferpflanzen an ziemlich verschiedenartigen Standorten auftritt, konnten sie meines Dafürhaltens nach

geeignete Gegenstände bilden für eine Untersuchung über Vorkommen und Ausbildung der Mykorrhiza unter verschiedenen, zum Teil ziemlich extremen äusseren Bedingungen. Als geeignetstes Studienobjekt bot sich unter diesen Umständen *Aster tripolium* dar, vor allem weil die Verpilzung des Wurzelsystems bei dieser Art normalerweise umfassender zu sein schien als bei einer anderen der hier in Frage kommenden Pflanzen.

Wurzelsysteme von *Aster tripolium* wurden von 11 verschiedenen Lokalen auf Nordkoster und den kleineren, weiter draussen am offenen Meere gelegenen Inseln eingesammelt. In einem Fall wuchs die Pflanze in tiefem Dy bei einer kleinen Wasserlache auf einer Strandwiese, in einem zweiten auf einem Sandstrand im oberen Teil der Litorale, in einem dritten auf einem steinigen Strand an der unteren Grenze der Litorale, sodass das Wurzelsystem fast ständig unter der Meeresoberfläche lag, und in einem vierten Fall fand ich die Pflanze in einer Felsenwanne in der Supralitorale. In allen restlichen 7 Fällen wuchsen die Pflanzen in engen Gesteinsspalten in verschiedener Entfernung vom Meere, in einer Reihe von Fällen so nahe, dass der Wogenschlag bei Sturm die Fundstelle überspülen musste.

Als Ergebnis der mikroskopischen Untersuchung der eingesammelten Wurzelsysteme ergab sich, dass bei sämtlichen bis auf eines typische thamniscophage Mykorrhizen vorkamen. Das Wurzelsystem bei diesem Ausnahmefall gehörte einer jungen, noch nicht blühenden Pflanze an, die von einer schmalen Spalte eines sehr exponierten Felsens auf der ganz draussen am offenen Meere gelegenen Insel Nyp-holmen stammte. Infolge der Schwierigkeit, aus der schmalen Spalte das Wurzelsystem vollständig herauszupräparieren, lässt sich indessen die Möglichkeit nicht gänzlich ausschliessen, dass auch hier vereinzelte Mykorrhizen vorgekommen sein können, die nicht zur Untersuchung gelangt sind. Das relativ geringe Alter der Pflanze kann sicher in diesem Fall nicht der Grund für die ausgebliebene Mykorrhizabildung gewesen sein, da ich an anderen Lokalen bedeutend jüngere Pflanzen (mit nur 2—3 entwickelten Blättern) schon reich mit Mykorrhizen versehen angetroffen habe.

Wenn man nicht mit der Möglichkeit einer zyklischen Infektion wie bei *Lolium* (Mc LENNAN 1926) rechnen will, was hier wenig glaubhaft sein dürfte, muss man im Untersuchungsergebnis einen weiteren Beleg dafür sehen, wie ausserordentlich verbreitet — augenscheinlich fast allgegenwärtig — der Pilz ist, der die thamniscophage Mykorrhiza

bildet. Nicht einmal eine fast permanente Submergierung des Wurzelsystems konnte sichtlich eine Infektion verhindern,¹ weshalb der fragliche Endophyt also zu den ziemlich wenigen Pilzen zu rechnen ist, die in Meerwasser wachsen.

Zusammenfassung.

1. Von 14 untersuchten Halophyten auf der Insel Nordkoster an der schwedischen Westküste besaßen die folgenden thamniscophage Mykorrhiza: *Aster tripolium*, *Matricaria maritima*, *Plantago maritima*, *Glaux maritima*, *Ranunculus cymbalaria* und *Armeria maritima*.

2. Das Aussehen der Mykorrhiza bei den vier erstgenannten Arten wurde in Kürze beschrieben. Die Entwicklung des Endophyten in der primären Rinde war bei den einzelnen Arten etwas verschieden: Bei *Aster tripolium*, *Matricaria maritima* und *Plantago maritima* wurden Arbuskeln in allen Zellschichten gebildet (ausgenommen Exo- und Endodermis), bei *Glaux maritima* hauptsächlich in den äusseren und bei *Ranunculus cymbalaria* fast nur in der innersten Zellschicht zunächst der Endodermis. Der Durchmesser des Zellkerns war bei *Ranunculus cymbalaria* um 30 % grösser in Zellen, die Arbuskeln enthielten, als in uninfierten Zellen.

3. Mit *Aster tripolium* als Studienobjekt wurde das Vorkommen der Mykorrhiza an verschiedenen Standorten untersucht. Nur in 1 Fall — dieses Individuum wuchs in einer schmalen Gesteinsspalte eines ausgesetzten Felsens auf einer Klippeninsel — konnte keine Mykorrhiza mit Sicherheit nachgewiesen werden, sonst wurde eine solche an sämtlichen 10 untersuchten Lokalen beobachtet, auch in Fällen, wo sich das Wurzelsystem fast ständig unter der Meeresoberfläche befand.

Institut für physiologische Botanik der Universität Uppsala, im Juni 1943.

Literatur.

- ASAI, T. 1934. Über das Vorkommen und die Bedeutung der Wurzelpilze in den Landpflanzen. — Japan. Journ. Bot., 7.
- BURGEFF, H. 1938. Mycorrhiza. (Manual of Pteridology. Edit. by F. VERDOORN. The Hague 1938.)
- DEMETER, K. 1923. Über »Plasmoptysen«-Mykorrhiza. — Flora, 116.
- FRISENDAHL, A. 1921. Om *Ranunculus cymbalaria* Pursh och fynd av densamma i Sverige. — Acta Florae Sueciae, 1.
- GALLAUD, I. 1905. Études sur les Mycorrhizes endotrophes. — Rev. gén. Bot., 17.
- JANSE, J. M. 1897. Les endophytes radicaux de quelques plantes javanaises. — Ann. Jard. Bot. Buitenzorg, 14.
- LIHNELL, D. 1939. Untersuchungen über die Mykorrhizen und die Wurzelpilze von *Juniperus communis*. — Symb. Bot. Upsal., III: 3.
- MAGER, H. 1932. Beiträge zur Kenntnis der primären Wurzelrinde. — Planta, 16.

¹ Dies galt ausser für *Aster tripolium* auch für *Glaux maritima*.

- MASON, E. 1928. Note on the presence of mycorrhiza in the roots of salt marsh plants. — *New Phytol.*, 27.
- MC LENNAN, E. 1926. The endophytic fungus of *Lolium*. Part II. — *Ann. Bot.*, 40.
- MC LUCKIE, J. & BURGESS, A. 1932. Mycotrophism in the *Rutaceae*. I. The mycorrhiza of *Eriostemon Crowei* F. v. M. — *Proc. Linn. Soc. New S. Wales*, 57.
- RAYNER, M. C. 1927. Mycorrhiza. — *New Phytol.* Reprint, 15.
- SCHLICHT, A. 1889. Beiträge zur Kenntnis der Verbreitung und der Bedeutung der Mykorrhizen, — *Inaug.-Diss. Landw. Jahrb. v. THIEL*.
- STAHL, E. 1900. Der Sinn der Mykorrhizenbildung. — *Jahrb. wiss. Bot.*, 34.
-

Lithothamnion fornicatum Fosl. ny för Sverige.

(With an English summary.)

AV SVANTE SUNESON.

I min avhandling om de svenska corallinacéerna (SUNESON 1943), som var avsedd att lämna en så fullständig behandling som möjligt av kalkalgerna i de svenska farvattnen, upptogs tre för området förut icke kända arter, nämligen *Choreonema Thureti*, *Lithophyllum orbiculatum* och *L. pustulatum*. Förutom dessa hade jag mig bekant ytterligare en för svenska västkusten ny corallinacé, en *Lithothamnion*-art, som tyvärr icke kunde medtagas i det nämnda arbetet, eftersom jag först önskade kontrollera min bestämning genom jämförelse med material ur FOSLIES samlingar. Detta har först nu låtit sig göra, och arten har därför heller icke kunnat komma med i det av KYLIN (1944) utgivna stora floraarbetet »Die Rhodophyceen der schwedischen Westküste».

Ifrågavarande art insamlades av numera fil. lic. MATS WÆRN vid ett tillfälle sommaren 1932 i Bohuslän (Skaftö s:n). Fyndet överlämnades till professor H. KYLIN, som sedan haft vänligheten ställa det till mitt förfogande. Licentiaten WÆRN har med stor beredvillighet lämnat mig följande utdrag ur sin dagbok, vilket närmare belyser omständigheterna kring fyndet:

»Bohuslän, Skaftö s:n, Själholmen (norr om Tjellsö) den 21. 7. 32.

Skrapning med skave utmed en tvärbrant på öns sydostsida mellan 4 och 1 meter. *Bryopsis plumosa*, *Asperococcus bullosus*, *Leathesia difformis*, *Mesogloia vermiculata*, *Cystoclonium purpurascens*, *Phyllophora membranifolia*, *Polysiphonia nigrescens*, *Rhodomela subfusca*, *Halichondria panicea* m.fl. Vid en skavning mellan 4 och 2 meter på en svag överluta med *Halichondria panicea* medföljde ett enda exemplar av en ovanligt stor och grenig *Lithothamnion* sp. ej lik någon jag förut sett i Bohuslän.»

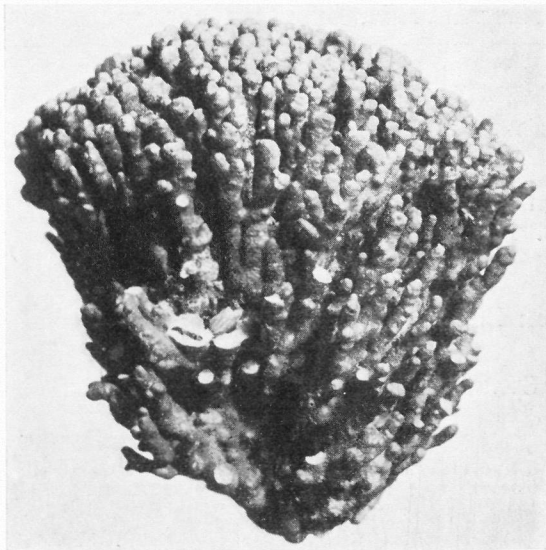
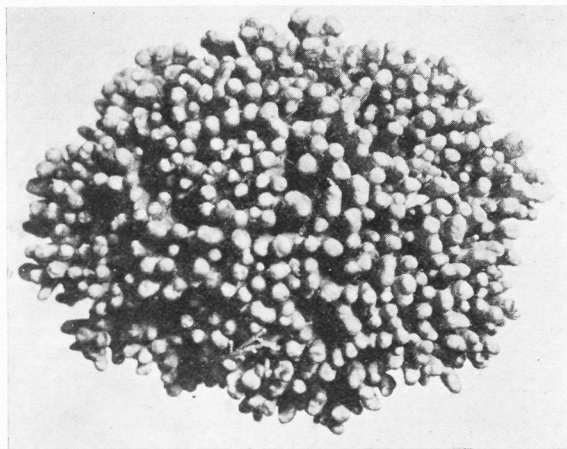


Fig. 1. *Lithothamnion fornicatum* Fosl. Exemplar från Bohuslän, sett från sidan. (Specimen from Bohuslän, seen from the side.) — Ungef. nat. storl. (Foto: O. Mattsson.)

Till detta kan läggas, att några unga exemplar av *Corallina officinalis* voro fästade på ovansidan av *Lithothamnion*-exemplaret mellan dess grenar, samt att en mindre krusta av *Lithothamnion polymorphum* utbredde sig på ena sidan.

Det yttre utseendet av det funna materialet framgår av fotografierna, fig. 1—3, tagna i omkring naturlig storlek. Höjden av det stora exemplaret är 6,5 cm och största bredden likaså 6,5 cm. Växtsättet är upprätt, och något spår av en nedliggande primärkrusta kan icke iakttagas. Eftersom fyndet gjordes vid skavning på en svag överluta, är det sannolikt, att exemplaret suttit fäst vid bergväggen och då förmodligen mer eller mindre likt en konsol. Härför talar den omständigheten, att ena sidan av det omvänt koniska exemplaret (den i fig. 1 bortvända sidan) är relativt plan och ej försedd med utstående grenar som framsidan. — Förgreningen är ganska oregelbunden och mycket tätt sluten, ofta med anastomoser mellan grenarna (fig. 3). Utmärkande är vidare, att grenarna äro raka, uppåtriktade som piporna i en orgel. Mot toppen äro grenarna runda eller mer eller mindre platta i genomskärning samt i allmänhet något tillspetsade.

Begagnar man bestämningsnyckeln i FOSLIES (1929) stora monografi, leda de nämnda karaktärerna fram till de båda arterna *Lithothamnion vardöense* Fosl. och *L. fornicatum* Fosl. Enligt FOSLIE (1908, s. 5) skilja sig dessa båda arter från andra närstående genom raka — eller



2



3

Fig. 2. *Lithothamnion fornicatum* Fosl. Exemplar från Bohuslän, sett uppfifrån. (Specimen from Bohuslän, seen from above.) — Ungef. nat. storl. (Foto: O. Mattsson.)

Fig. 3. *Lithothamnion fornicatum* Fosl. Del av ett exemplar, visande anastomoserna mellan grenarna. (Part of a specimen, showing the anastomosing branches.) — Ungef. nat. storl. (Foto: O. Mattsson.)

nästan raka — grenar. Materialet från Bohuslän visar också god överensstämmelse med avbildningar av dessa arter hos FOSLIE (1929, pl. XXXII—XXXV). Genom vänligt tillmötesgående av dr. O. A. HÖEG vid Det Kgl. Norske Videnskabers Selskabs Museum i Trondheim har jag fått låna ett vackert exemplar av vardera av dessa båda arter ur FOSLIES samlingar. Även med dessa prover visar det svenska materialet ganska god överensstämmelse, särskilt med provet av *L. vardöense*. Dr. HÖEG har även jämfört mina fotografier med materialet i FOSLIES samling och därvid tyckt sig finna bäst överensstämmelse med *L. vardöense*. De båda arterna ifråga äro emellertid liksom andra närstående arter mycket variabla och svåra att skilja åt. Enligt FOSLIE (1908, s. 4, och 1929, s. 60) skulle den enda säkra skillnaden mellan *L. vardöense* och *L. fornicatum* vara, att den förra har bisporer, den senare tetrasporer. Tyvärr är materialet från Bohuslän sterilt. Endast några obetydliga ringformiga ärr på ytan, antagligen efter upplösta konceptakler, ha kunnat iakttagas. Mikrotomsnitt av urkalkade grenar visade heller inga övervuxna konceptakler. Det är därför omöjligt avgöra till vilken av FOSLIES båda arter det svenska materialet bör föras.

Frågan är nu emellertid, om dessa båda arter verkligen böra upprätthållas som skilda arter. Med den kännedom vi numera äga om

förekomsten av tetra- och bisporer hos en och samma art kan det icke anses berättigat att urskilja arter utslutande på denna sporkaraktär, bi- eller tetrasporer (jfr LEMOINE 1911, s. 48 och f.; SUNESON 1943, s. 42—43, 47 och 56—58). *Lithothamnion vardöense* Fosl. synes därför böra dragas in under *L. fornicatum* Fosl., och ifrågavarande material från Bohuslän kan då bestämmas till *Lithothamnion fornicatum* Fosl.

LEMOINE (l.c., s. 109 och f.) har på grund av överensstämmelser i den anatomiska byggnaden ansett sig böra sammanslå följande fyra *Lithothamnion*-arter: *L. tophiforme* Unger, *L. soriferum* Kjellm., *L. nodulosum* Fosl. och *L. fornicatum* Fosl. till en art, som hon benämner *L. tophiforme* Unger. Då jag icke av egen erfarenhet känner de tre förstnämnda arterna, kan jag icke taga någon definitiv ställning till detta. Emellertid vill det synas, som om LEMOINE lagt väl stor vikt vid den anatomiska strukturen och för mycket bortsett från den yttre formgestaltningen. Man får i varje fall det intrycket, då man studerar det rikhaltiga bildmaterialet av ifrågavarande arter hos FOSLIE (1929). Jag föredrager därför att bibehålla *L. fornicatum* som art.

Lithothamnion fornicatum (inklusive *L. vardöense*) är förut känd endast från Norge, där den är uppgiven från Finnmark i norr till trakten av Bergen i söder (FOSLIE 1905). I Norge förekommer den i övre delen av sublitoralregionen på skyddade platser med starka tidvattenströmmar och är ofta mycket ymnig i sitt uppträdande.

Materialet av *L. fornicatum* från Bohuslän kommer att överlämnas till Botaniska museet i Lund.

Slutligen vill jag frambära mitt tack till fil. lic. M. WÆRN, professor H. KYLIN och dr. O. A. HÖEG för tillmötesgående och hjälp vid tillkomsten av denna uppsats.

Lund, Botaniska laboratoriet, april 1944.

Summary.

The author gives an account of a find of *Lithothamnion fornicatum* Fosl. in Bohuslän at the west coast of Sweden. The species was hitherto known only from Norway, where it has been found from the north-eastern boundary to the neighbourhood of Bergen. Only one specimen, 6.5 × 6.5 cm big, was found. It was obtained by M. WÆRN in scraping along a steep rock at a depth of 4—2 m. The external appearance of the material is shown in the figs. 1—3. The thallus is erect, irregularly and profusely branching, and the branches are straight.

In studying the monograph of FOSLIE (1929) it was clear that the author's specimen belonged to *Lithothamnion fornicatum* Fosl. or *L. vardöense* Fosl. This was strengthened in comparing it with material from FOSLIE'S collection at Trond-

heim. According to FOSLIE (1908) *L. vardöense* is surely distinguished from *L. fornicatum* only by developing bisporic sporangia instead of tetrasporic ones. The Swedish material was sterile. The author is, however, of the opinion that this spore character cannot be used as species character and therefore deals with FOSLIE's two species as one: *L. fornicatum* Fosl.

The identification by LEMOINE of *L. fornicatum* Fosl. with *L. tophiforme* Unger is discussed. The author is of the opinion that LEMOINE has attached too much importance to the conformable anatomical structure.

Litteraturförteckning.

- FOSLIE, M., Remarks on Northern Lithothamnia. — Norske Vidensk. Selsk. Skrifter, Trondhjem 1905.
— Remarks on Lithothamnion murmanicum. — Ibidem 1908.
— Contributions to a monograph of the Lithothamnia. After the author's death collected and edited by H. PRINTZ. — Trondhjem 1929.
- KYLIN, H., Die Rhodophyceen der schwedischen Westküste. — Lunds Univ. Årsskr., N. F., Avd. 2, Bd. 40, Lund 1944.
- LEMOINE, P., Structure anatomique des Mélobésiées. Application à la classification. — Ann. Inst. Océanogr., T. 2, Paris 1911.
- SUNESON, S., The Structure, Life-history and Taxonomy of the Swedish Corallinaceae. — Lunds Univ. Årsskr., N. F., Avd. 2, Bd. 39, Lund 1943.
-

Bidrag till Skånes Flora.

27. Förekomsten av *Viscum album* i Skåne.

AV OTTO GERTZ.

I Skandinavien uppträdde misteln (*Viscum album*) redan under interglacialperioden. Enligt HARTZ (1909, pp. 150 ff., tav. XI, fig. 28, 29) äro fossila lämningar av växten (brottstycken av blad, stamled och frukter) funna vid Brörup, Lervad, Ejstrup och Hollerup på Jutland, där de förekomma i lager, som bildats under nämnda tid. Även i Skåne är *Viscum album* känd i fossilt tillstånd, nämligen från Södra Vallösa mosse, där GUNNAR ANDERSSON år 1888 anträffade blad och fruktresten av mistel tillsammans med lämningar av *Quercus Robur* jämte *Betula*, *Fraxinus*, *Sorbus Aucuparia*, *Tilia* och *Crataegus* (1889, pp. 20, 38).

I recent tillstånd omnämnes *Viscum album* från Skåne första gången av lundabotanisten JOHAN LECHE år 1744. Det heter i dennes dissertation *Primitiæ Floræ Scanicæ om Viscum baccis albis*, Bauh. pin. 423 (p. 19): »Crescit in quercubus, (est enim planta parasitica) in insula quadam non procul Christianstadio. In Blekingia copiosius, ut fertur.» I sin samma år utgivna Förteckning öfver de raraste Växter i Skåne, vilken väsentligen utgör ett utdrag ur nämnda dissertation, meddelar LECHE beträffande växten i fråga (p. 261): »växer på Ekar vid Christianstad, men i Blekingen skal det finnas i öfverflöd».

Uppgifter om *Viscum album*'s förekomst i Kristianstadstrakten möta sedan hos LINNÉ (1745, p. 296) och WAHLENBERG (1826, p. 650), uppgifter, vilka dock endast innebära citat av LECHE'S ovan anförda avhandling. År 1835 skriver ELIAS FRIES i sin *Flora Scanica* (p. 59): »Supra Tiliæ et Pyros in regione Christianstadiensi, ubi jam a LECHEO lectum».

Det har länge ansetts ovisst, huruvida denna ELIAS FRIES' uppgift grundar sig på annan kännedom om växtens uppträdande i Skåne än det av LECHE lämnade meddelandet, bortsett därifrån, att värdväxtens art (lind, apel) angives vara en annan än den LECHE anför (ek). I Uppsala Botaniska institutions herbarium förvaras emellertid ett exem-

plar av *Viscum album*, vilket har följande påskrift av ELIAS FRIES' hand: Scania, Christianstad, ÅKERMAN.¹ Detta visar, att växten ännu i början av 1800-talet förekom i Kristianstadstrakten. Exemplaret i fråga saknar datering, men torde härröra från något av åren 1813—1827² och sannolikt från 1820—1827, då insamlaren, senare professorn och överdirektören JOACHIM ÅKERMAN, var privatlärare hos excellensen, greve H. G. TROLLE-WACHTMEISTER på Årup och Trolle-Ljungby (Biogr. Lexicon, bd 23, 1857, p. 180).

Det ifrågavarande *Viscum*-exemplaret ur ELIAS FRIES' herbarium har tillhört ett kraftigt växande honindivid. Det räknar 7 skottgenerationer och har sålunda varit åtminstone 8 år gammalt.

Även NILS LILJA upptager *Viscum album* såsom tillhörande skånska floran, så i första upplagan av Skånes Flora (1838, p. 439): »på en ö nära Christianstad, LECHE, och troligen på flera andra ställen i skogstrakterna», ävensom i andra upplagan av samma arbete (1870, p. 733): »Sällsynt, på öar i Helgeå och wid Kristianstad, i min barndom af folket uppgifwen från Söderåsen, utan att af mig wara funnen derstädes».

Oaktat misteln under de sista hundra åren varit ivrigt eftersökt av botanister, ha dock alla ansträngningar att finna den vildväxande i Skåne blivit fruktlösa. Icke ens de äldsta växtsamlingarna från Skåne på Lunds Botaniska Institution — C. A. AGARDHS, A. J. RETZIUS' och I. W. ZETTERSTEDTS herbarier från början av 1800-talet — äga något exemplar av mistel, som härrör från skånsk fyndort. Och då ARE-SCHOUG år 1866 utgav första upplagan av Skånes Flora, blev *Viscum album* ej längre där upptagen. Tid efter annan ha visserligen enstaka uppgifter framkommit, som haft att förmäla om fynd av mistel i Skåne. Dessa uppgifter ha emellertid i samtliga fall, som kunnat kon-

¹ Konservator C. G. ALM, Uppsala, har fäst min uppmärksamhet på nämnda herbarieexemplar.

² JOACHIM ÅKERMAN (1798—1876) blev student i Lund 1813, docent 1823, akademiadjunkt 1823 samt adjunkt och professor i Stockholm 1827. ELIAS FRIES skriver om honom i Prolegomena till Flora Scanica (1835, p. XIV): »Regionem trans Helgeå in specie diligenter observavit Cel. Prof. J. ÅKERMAN, qui multas rarissimas stirpes largitus est.» ELIAS FRIES citerar ÅKERMAN vid ett tiotal fyndplatser för kärllväxter och mossor.

I ELIAS FRIES' handskriftssamling å Uppsala universitetsbibliotek finnes ett flertal brev från JOACHIM ÅKERMAN, där denne omtalar sina exkursioner i östra Skåne åren 1821—1826 och vilka växter han därvid anträffat. Bland dem finnes emellertid icke *Viscum album* nämnd. Möjligen har fyndet gjorts före år 1821, då breven börja. Det kan också tänkas, att mistelexemplaret lämnades till FRIES vid något personligt sammanträffande.

trolleras, visat sig avse en lav, den busklikta, livligt gröna *Sticta pulmonaria*, vilken vid yppig utbildning kan på avstånd förete en viss, om ock tämligen avlägsen likhet med vegetationer av *Viscum album*. Eller också har det varit fråga om de karakteristiska, i regel rikt bladbärande häxkvastar å björk eller avenbok, som förorsakas av *Exoascus*-arter eller — i vissa fall hos björk — av en *Eriophyes*-art.

Med sin lokaluppgift »in insula quadam non procul Christianstadio» torde LECHE ha åsyftat någon av Helgeå kringfluten holme eller ö i närheten av staden, och fyndorten kunde då ha varit Blackan med Lillöhus, som synes ha varit den mest sannolika fyndplatsen, eller också Stora eller Lilla Isternäset. Den längre söderut i Hammarsjön belägna ön Kvinneholm torde däremot knappast komma i betraktande som fyndplats för misteln.¹

Någon skog förekommer visserligen ej på öarna, men å Blackan fanns, såsom redan BRUNIUS omtalar (1850, p. 430), en rik trädvegetation, särskilt å borgruinen, bestående av bok, alm och ask jämte täta busksnår av slån m.m. (JOHANSSON, 1938, p. 44).

Det är att märka, att LECHE från egna exkursioner var väl förtrogen med Lillö (troligen den närliggande kungsgården) och därifrån anför ett flertal växtarter, såsom *Senecio paludosus* och *Osmunda regalis* (ELIAS FRIES, 1835, pp. 6, 218), vidare *Epilobium hirsutum*, *Cynanchum Vincetoxicum*, *Allium ursinum*, *Anthericum ramosum* och *Gymnadenia albida*. Det troliga är, att LECHE ej själv funnit misteln i Kristianstadstrakten, emedan han icke exakt uppger växtplatsen — in insula quadam — utan synes ha omnämnt växten i fråga enligt andras uppgifter, kanske efter sin lärare KILIAN STOBÆUS, vars herbarium och övriga naturaliesamlingar LECHE under sin studietid haft tillfälle att ingående undersöka.

Misteln i trakten av Kristianstad var av allt att döma den sista relikten efter den mera vidsträckta utbredning, som denna i ögonen fallande och från skilda synpunkter så märkliga växt tidigare haft i Skåne.

I Blekinge har misteln rönt samma öde. Då ASPEGREN utgav sitt klassiska arbete Försök till en Blekingisk Flora (1823), fanns *Viscum album* växande vid Eriksberg samt i Karlshamnns skärgård (p. 71). GOSSELMAN, på sin tid en bland de förnämsta kännarna av Blekingefloran, framhåller emellertid (p. 15), att växten i fråga redan år 1864

¹ Se Skånekartan av år 1684, utarbetad av ingenjörkaptenen GERHARD BUHRMANN och efter originalet i Krigsarkivet utgiven av F. WERNSTEDT 1927.

länge varit förgäves eftersökt i Blekinge. Enligt SVANLUND (1889, p. 37) och HOLMGREN (1942, p. 129) har den ej heller i senare tid återfunnits å de nämnda fyndorterna.

Uppgifter om förekomst av *Viscum album* i Halland lämnas redan av MONTIN, OSBECK och BÄXELL (AHLFVENGREN, 1924, p. 132), men växten synes på de sista hundra åren ej vara där funnen. Enligt ELIAS FRIES (1817—19, p. 5) växte i Halland misteln på bok.

Även i Västergötland har i senaste tid *Viscum album*, som det synes, helt försvunnit. Dess historia inom provinsen har utförligt tecknats av SKÅRMAN (1925, p. 402).

I Sverige har misteln numera sitt huvudsakliga utbredningsområde i Mälardalen och Kalmartrakten (HÅRD AV SEGERSTAD, 1924, p. 191). Växten är där sedan år 1910, resp. 1935 fridlyst.

Men även på andra ställen i Norden — i Danmark och Norge — har misteln, denna typiska representant för ektidens flora, gått tillbaka. På JOACHIM BURSERS, SIMON PAULLIS och PEDER KYLLINGS tid — mot mitten och slutet av 1600-talet — förekom den allmänt i Danmark, men under de sista 200 åren har dess utbredning katastrofalt minskats (M. T. LANGE, 1859, p. 41), och även från flertalet av de växtplatser, som VAUPELL (1863, p. 60), J. LANGE (1886—88, p. 568) och OPPERMANN (TUBEUF, 1923, p. 112) omnämna, däribland från Lolland och Falster, har växten i senare tid försvunnit. Numera förekommer misteln vildväxande endast på ett par ställen i sydöstra Själland.

I Norge omnämnes misteln redan av GUNNERUS (1772, p. 34) och senare av SMITH (HORNE MANN, 1823, p. 8) från trakten kring Oslo. Närmare uppgifter om dess växtplatser meddelas av BLYTT (bd 3, 1876, p. 890) och SCHÜBELER (bd 2, 1888, p. 263). Misteln finnes på bägge sidor av Oslofjorden, i synnerhet på västsidan, och dessutom på en rad öar i fjorden. Men medan den ännu i början av förra århundradet var utbredd ända upp till Lindøya vid Oslo, har den nu sin nordgräns i närheten av Filtvet (HOLMBOE, 1938, p. 179).

I Finland saknas misteln helt.

Vid upprepade tillfällen ha försök blivit gjorda att i Lunds botaniska trädgård inplantera mistel, försök, som tidigare flera gånger synas ha krönts med framgång. I en förteckning från år 1857 över växterna i gamla botaniska trädgården (Paradislyckan och nuvarande universitetsplatsen) upptages *Viscum album* såsom där växande, och i nya botaniska trädgården lyckades man på 1880-talet få växten att utveckla sig på en där planterad apel. Den omnämnes i trädgårdskatalogen från

1887, och under en följd av år utgjorde den en bland sevärigheterna i Pomacé-kvarteret, där den växte på en *Pyrus prunifolia*. Men värdträdet gick ut år 1893, och därmed var även mistelns öde beseglat. Försök, som senare gjorts att i trädgården inplantera växten på poppel, lönn och apel, ha varit utan framgång. De sista åren har ett mistelstånd åter där förefunnits, men detta individ hade år 1937, genom förmedling av Alnarps trädgårdshögskola, erhållits från Orléans. I likhet med värdväxten, en helt liten apel, dog denna mistel bort år 1943.

I Alnarp ha vid åtskilliga tillfällen i senare tid försök gjorts att få fram mistelvegetationer genom att fastbinda eller fastsätta frukter av mistel i springor på fruktträd, men de ha samtliga misslyckats.

Ett parti mistelstånd med värdträd (*Pyrus*) inköptes under senare delen av 1930-talet från trädgårdsarkitekten Graaf (eller Graff), paysagiste i Orléans. Ett bestånd, innehållande såväl han- som honindivid, utplanterades år 1937 i Alnarp och växte enligt uppgift rätt bra, men gick ut vintern 1942—43.

Också i Uppsala botaniska trädgård ha försök gjorts att inplantera mistel, men alla ha de misslyckats. Prof. RUTGER SERANDER har försökt odla mistel på lönn i sin trädgård, men den uthärdade endast några få år klimatet.¹

I Hortus Bergianus i Stockholm har misteln efter år 1915 förefunnits på tre olika platser. Prof. ROBERT FRIES meddelar i skrivelse till förf. därom följande:

»På ett odlat äppelträd i fruktträdgården fanns vid min hitkomst ett rätt väl utvecklat exemplar. Det hade planterats dit medels frukter av WITTRÖCK, således före 1915. På 1930-talet avtynade det och gick förlorat redan innan de kalla krigsvintrarna kommo.

På en i trädgården växande vildapel upptäckte jag för 10 à 15 år sedan några små *Viscum*-skott, vilkas uppträdande då överraskade mig mycket. Sedermera fick jag emellertid höra, att det var en botaniskt intresserad person, som roat sig med att klibba fast frukter på trädets grenar. Exemplaren hunno ej växa ut och bli stora; av de kalla vinternarna under kriget dödades de.

På ett odlat äppelträd fanns under 1930-talet ett ståtligt, mycket yvigt exemplar. Dess ursprung torde vara likartat med de nyssnämnda vildapelsexemplarens. Efter första krigsvintern (1939—40) hade det försvagats; enstaka blad hade frusit och voro på våren gulnade; men

¹ Enligt meddelande av konservator C. G. ALM.

exemplaret i dess helhet syntes överleva bra. Efter den andra hårda vintern (1940—41) var det dödfruset.

Jag har i sommar ej sett några spår av nya, frambrytande skott på något ställe, varför man tyvärr måste räkna med att vi förlorat denna art i trädgården.»

I sitt stora arbete över Danmarks skogar (Dansk Plantevækst, bd 3, 1916—19), där mistelns naturalhistoria ägnats en utförlig behandling (p. 124), omnämner EUGEN WARMING ett på äppleträd vegeterande mistelindivid i Köpenhamns botaniska trädgård. Enligt O. G. PETERSEN (1908, p. 369) har man med konst åstadkommit en vacker mistelvegetation på ädelgran (Nørager). Universitetsgartner H. NILAUS JENSEN, Köpenhamn, har i skrivelse meddelat,¹ att i senare tid flera mistelindivid funnits i universitetets Botaniske Have, men att de största av dem dogo bort under de sista årens stränga vintrar, så att endast några mindre äro kvar, vilka icke bära frukt. I Landbohøjskolens trädgård, som ägt vackra mistelvegetationer, äro nu de stora på *Fraxinus* döda, men ett stort, fruktbärande mistelindivid på *Sorbus* lever kvar.

I botaniska trädgården i Oslo trivs misteln såsom odlad förträffligt (HOLMBOE, 1938, p. 179).

I Skånes Naturskyddsförenings årsskrift 1929 (p. 19) har jag med några ord berört mistelns historia i Skåne. Jag har där givit uttryck för den uppfattning, som ovan anförts, att misteln får räknas till de sedan länge utlöda skånska växterna. Det är därför en källa till glädje och tillfredsställelse för alla botanister, att denna märkliga parasitväxt återfunnits på en skånsk lokal. Det är dock endast fråga om ett enda mistelstånd, men detta synes otvivelaktigt vara spontant. Det anträffades våren 1943 i trakten av Lund.² Då fyndet ur skilda synpunkter erbjuder intresse, kan det förtjäna att med några ord här omnämnas.

Misteln i fråga växer på stammen av en yngre björk, där den sitter insererad på en höjd av 1,62 m från marken. Den äger tre skottgenerationer, av vilka det understa stamledet är helt kort. Individet har sålunda i år (1943) en ålder av fyra år, emedan det efter fröets groning bildade första årets stamled (hypokotylen) förblir i sin helhet inneslutet inom värdväxten (TUBEUF, 1923, p. 458). Misteln är kraftigt vegeterande. Den sista skottgenerationens 5 led mäta vardera i längd 6,8—7

¹ Uppgifterna erhållna genom förmedling av akademiträdgårdsmästare A. TÖRJE, Lund.

² Första upptäckten av mistelindividet å anförda växtplats gjordes av vaktmästaren vid Lunds katedralskola TORSTEN INGEBOEN.

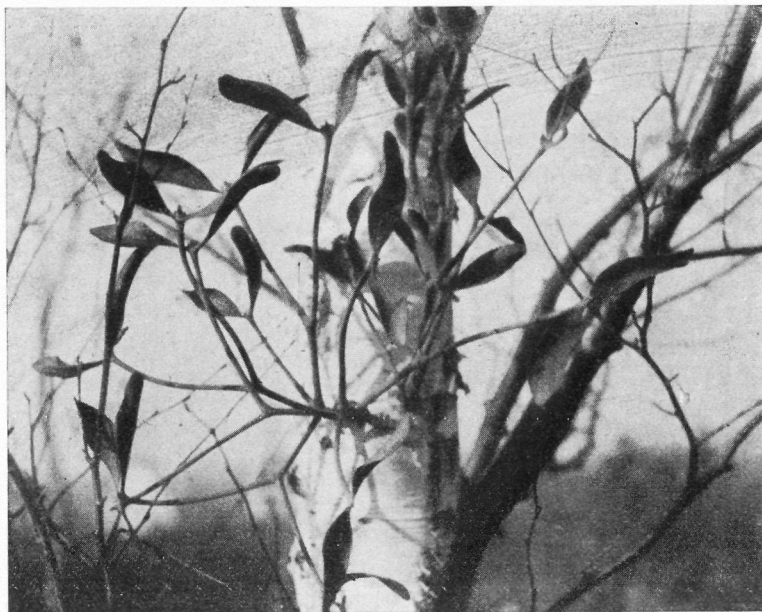


Fig. 1. Mistelindividet i trakten av Lund. — Foto: CHR. CALLMER, november 1943.

cm, och ledstyckenas sammanlagda längd i axeln utgör 11 cm. Bladen ha en längd av 5,3—5,7 cm; deras största bredd uppgår till 1,7 cm.

Av intresse är i detta fall värdväxtens art. I de delar av Sverige, som utgöra mistelns nuvarande utbredningsområden — Mälardalen och Kalmartrakten — parasiterar växten på lind, apel, lönn, poppel, sälg, rönn och ask (LAGERBERG, 1937, p. 380). Däremot omnämnes den icke såsom växande på björk. Från Norge är den dock känd såsom förekommande även på sistnämnda trädslag, och så synes i själva verket också i Sverige någon gång vara fallet (SKOTTSBERG, bd 2, 1934, p. 242). Men dess uppträdande å björk får betecknas som en sällsynthet, och i KERNERS stora växtbiologiska arbete Pflanzenleben (bd 1, 1888, p. 190) uppgives rent av att misteln undviker björken som värdväxt.¹

På insertionsstället å ovan beskrivna björkstam utgå tre mistelstammar. Huruvida samtliga dessa utgöra delar av samma individ är ovisst. Det kan tänkas, att de var och en från början tillhöra skilda individ, vilket då kanske kunde förklaras av den för misteln utmär-

¹ I andra upplagan av KERNERS Pflanzenleben (1896—98) har denna uppgift uteslutits.



Fig. 2. Mistelståndet i något större skala, visande huvudskottets insertion å värdrädets stam, som där är något ansvälld. — Foto: CHR. CALLMER, november 1943.

kande egendomligheten, att i ett och samma frö stundom finnas flera, intill tre embryoner (TUBEUF, 1923, pp. 368, 380), vilka var för sig kunna slå rot. Men det är å andra sidan också tänkbart, att här, såsom hos misteln ej sällan inträffar, skett en bildning av adventivknoppar från de i substratet insänkta sugrötterna — ett spörsmål, vilket givetvis ej kan lösas på annat sätt än genom analys av ifrågavarande rotsystem.

Det björkträd, som här beskrivits såsom mistelbärande, är en helt ung *Betula verrucosa*. Dess stam har vid jordytan ett omfång av 52 cm, och på det ställe å sydsidan, där misteln utbreder sina sugrötter — vilket framträder såsom en endast obetydligt markerad ansvällning — utgör omkretsen 31 cm. Värdrädet i fråga har enligt vad som blivit uttrönt planterats på platsen för omkring 10 år sedan.

Spridningen av misteln är som bekant typiskt zoochor och förmedlas genom fåglar — huvudsakligen trastar och sidensvansar — vilka förtära växtens vita, sötaktiga och utomordentligt slemrika bär. Fröna nå till stammar och grenar, där parasitväxten sedan spirar fram, tillsammans med ekskrementerna, vilka fåglarna deponera å sina sättkvistar. Men spridningen kan även ske epizoiskt, därigenom att fåglarna avstryka det på näbbens kanter fastnade sega och klibbiga frukt-

köttet och på detta sätt anbringa fröna på de grenar, där fåglarna sökt vila. Just i den trakt kring Lund, där det nya mistelståndet anträffats, uppträda årligen höst- och vintertid såväl trastar som sidensvansar i stora flockar.

Enligt upplysning från stadsträdgårdsmästare O. AHLSTRÖM i Lund har den björk, som utgör värdträdet för det nyfunna mistelindividet, erhållits från Alnarp. Assistent CH. REIMER, Alnarp, har i skrivelse meddelat, att de björkar, som saluförts från Alnarps plantskola, blivit inköpta som tvååriga plantor från Skogsvårdsstyrelsen i Uppsala, varefter de vidare skolats på en utgård, belägen omkring en km från Alnarps trädgårdar. Då spontana mistelvegetationer veterligen icke uppträtt i Alnarp, synes det uteslutet, att mistelindividet medföljt värdträdet från Alnarp, oavsett att i sådant fall misteln måste ha en betydligt högre ålder än fyra år, vilket dock å andra sidan, såsom redan antytts, kan vara tänkbart, emedan huvudskottet kan ha avbrutits och de nuvarande skottsystemen framkommit såsom adventivskott.

Vad i övrigt angår proveniensen för mistelindividet i Lund, kan detta spørsmål endast gissningsvis diskuteras. Det låge närmast till hands att tänka sig, att fåglar medfört frön från det i Botaniska trädgården odlade mistelbeståndet. Men detta är uteslutet, emedan sistnämnda individ aldrig satt frukt, oaktat i beståndet enligt uppgift ingingo såväl hon- som hanindivid. Beträffande det mistelbestånd, som planterades i Alnarp, har prof. CARL G. DAHL välvilligt meddelat, att detta stånd alstrat frukt, vilket iaktogs år 1938 eller 1939. Frukterna försvunno fram på våren, troligen bortförda av fåglar. Det är icke osannolikt, att någon av dessa frukter kan ha gett upphov till misteln på björken i Lund. Eljest kan man tänka sig, att någon fågel fört med sig frö från Själland, t.ex. från Köpenhamn, där som nämnt ganska stora mistellexemplar funnits i Landbohøjskolens trädgård. Givetvis är ytterligare att räkna med möjligheten, att trastar eller andra strykfåglar medfört fruktslem och frön från Kalmartrakten eller ännu längre norrifrån, en transport, som dock förefaller allt för långväga. Såsom framgår, kan icke något med bestämdhet sägas om härkomsten av det i Lund funna individet.

Viscum album är en polymorf art, och inom den ha urskilts ett flertal fysiologiskt och även morfologiskt från varandra differenta former (TUBEUF, 1923, pp. 661 ff.). Liksom i de nordiska länderna över huvud är fallet med misteln, tillhör även det i trakten av Lund upptäckta individet var. *mali* Tubeuf (*platyspermum* Rob. Keller), den s.k. lövträdmistel, vilken aldrig konstaterats uppträda på koniferer.

Det beskrivna individet har ännu icke blommat. Enligt uppgift börjar hos misteln blomning inträda först med det femte året. Då mistelns blommor äro enkönade med han- och honblommorna sittande på skilda stånd, är det givetvis otänkbart, att ifrågavarande individ kan ge upphov till mistelvegetationer i trakten, för så vitt icke det skulle befinnas, att av skäl, som i det föregående berörts, flera plantor och av skilda kön grott fram ur samma frö. Men man har anledning hoppas, att en nyrekrytering av mistel kan komma till stånd — och kanske har så redan skett, ehuru växten undandragit sig uppmärksamheten — även på andra ställen inom vår provins, så att denna märkliga parasit åter kommer att ingå som element i Skånes recenta flora.

Litteratur.

- AHLFVENGREN, FR. E. Hallands växter. Förteckning över fanerogamer och kärkryptogamer. Lund 1924.
- ANDERSSON, G. Studier öfver torfmossar i södra Skåne. (Bihang till K. Svenska Vet.-Akad. Handlingar. Bd 15. Avd. III. N:o 3. 1889).
- ARESCHOUG, F. W. C. Skånes Flora. 1. uppl. Lund 1866. 2. uppl. 1881.
- ASPEGREN, G. C. Försök till en Blekingsk Flora. Carlskrona 1823.
- BLYTT, A. Norges Flora. Bd 3. Christiania 1876.
- BRUNIUS, C. G. Skånes konsthistoria för medeltiden. Lund 1850.
- FRIES, E. Flora Hallandica. Lund 1817—19.
- Flora Scanica. Upsaliæ 1835. Som disputationer 1835—37.
- [The Garden]. Om odlingen af misteln (*Viscum album*). (Svenska Trädgårdsföreningens Tidskrift. 1883. p. 63).
- GERTZ, O. Misteln i Skåne. (Skånes Natur. 1929. p. 19).
- Misteln återfunnen i Skåne. (Skånes Natur. 1944. p. 33).
- GOSSELMAN, C. A. Zoologiska och Botaniska Iakttagelser inom Blekinge. Lund 1864.
- GUNNERUS, J. E. Flora Norvegica. Pars posterior. Hafniæ 1772.
- HARTZ, N. Bidrag til Danmarks tertiære og diluviale Flora. (Danmarks Geologiske Undersøgelse. II. Række. Nr. 20. København 1909).
- HOLMGREN, BJ. Blekinges Flora. Karlskrona 1942.
- HORNEMANN, I. W. Flora Danica. Vol. 10. Hauniæ 1823.
- HÅRD AV SEGERSTAD, F. Sydsvenska florans växtgeografiska huvudgrupper. Malmö 1924.
- JOHNSSON, P. Lillö, den gamla medeltidsborgen vid Kristianstad. (Skånes Hembygdsförbunds årsbok 1938. Lund 1938. p. 119).
- KERNER, A. VON MARILAUN. Das Pflanzenleben. Bd 1, 2. Leipzig & Wien 1888—1891. 2. Aufl. 1896—1898.
- KYLLINGIUS, P. Viridarium Danicum. Hafniæ 1688. p. 171.
- LAGERBERG, T. Vilda växter i Norden. Bd 1. Stockholm 1937.
- LAGERBERG, T. & HOLMBOE, J. Våre ville planter. Bd 2. Oslo 1938.

- LANGE, J. Haandbog i den danske Flora. 4. Udgave. Kjøbenhavn 1886—88.
- LANGE, M. T. Om Forandringen af Danmarks Plantevæxt i de siste to Aarhundreder. Kjøbenhavn 1859.
- LECHE, J. Primitiæ Floræ Scanicæ. Lundæ 1744.
— Förteckning öfver de raraste Växter i Skåne. (Svenska Vet.-Akad. Handlingar. 1744. p. 261).
- LILJA, N. Skånes Flora. 1. uppl. Lund 1838. 2. uppl. Stockholm 1870.
- LINDMAN, C. A. M. Einige Notizen über *Viscum album*. (Botanisches Centralblatt. Bd 44. 1890. p. 241).
- LINNÆUS, C. Flora Svecica. Stockholmiae 1745.
- LYTTKENS, A. *Viscum album* L. — Mistel. En parasit på frukt- och markträd samt skogsträd. (Sveriges Pomologiska Förenings Årsskrift. Bd 17. 1916. p. 69).
- LÖNNBERG, E. Den sista misteln på Stora Eken norr om Läckö. (Fauna och Flora. 1918. p. 144. — Sveriges Natur. Bd 10. 1919. p. 174).
- PAULLI, S. Flora Danica. Kiøbenhavn 1648. p. 391.
- PETERSEN, O. G. Forstbotanik. København 1908.
- SCHÜBELER, F. C. Viridarium Norvegicum. Norges Væxtrige. Bd 2. Christiania 1888.
- SKOTTSBERG, C. Växternas liv. Bd 2. Stockholm 1934.
- SKÅRMAN, J. A. O. Några ord om misteln (*Viscum album* L.) i Västergötland. En fråån provinsfloran försvinnande art. (Svensk Botanisk Tidskrift. Bd 19. 1925. p. 402).
- SVANLUND, F. Förteckning öfver Blekings Fanerogamer och Ormbunkar. Karlskrona 1889.
- TUBEUF, K., Freiherr VON. Monographie der Mistel. München und Berlin 1923.
- VAUPELL, CHR. De Danske Skove. Kjøbenhavn 1863.
- WAHLENBERG, G. Flora Svecica. Upsaliæ 1824—1826.
- WARMING, E. Dansk Plantevækst. 3. Skovene. København 1916—19.

P. S. Fossil mistel (p. 270) är även känd från *Litorina*-tidens avlagringar med ek, lind och alm i Taarbæk (V. MILTHERS, Nordøstsjællands Geologi, 2. Udg., 1935, Danmarks Geologiske Undersøgelse, V. Række, Nr. 3, p. 152).

Bibliotekarien docent H. RICHTER har välvilligt fäst min uppmärksamhet på en i större skala utförd karta av år 1678 öfver Lillö med omgivning (p. 272), vilken offentliggjorts av L. W:SON MUNTHE i Kongl. Fortifikationens historia (bd III, 1908, pl. 114). Av kartskissen, vilken i detalj anger utbredningen av dåvarande trädbestånd, framgår, att i norra delen av ön då fanns en »Ekelund» av icke obetydlig utsträckning.

Till de av SKÅRMAN 1925 anförda fyndortsuppgifterna för mistel i Västergötland (p. 273) kan ytterligare fogas Släviks prästgård i Hemsjö socken, där den omkring år 1925 anträffades i parken ett femtiotal meter från prästgårdsbostället. Individet gick ut någon av de senaste vintrarna (T. INGEBORN, Lund).

Från Naturhistorisk Forenings ekskursion 1939 till Præsto Fed omnämnes en stor och kraftig mistel (p. 275), växande å apel i Store Elmue (Flora og Fauna, 46. Aarg., Aarhus 1940, p. 114).

De för misteln i Lund anförda måtten (p. 275) avse mars månad 1943. Innevarande år ($\frac{6}{2}$ 1944), då förnyad undersökning företogs, hade det nu femåriga mistelindividet utvecklat sig mäktigt och skjutit ett flertal nya grenar. Den största skottaxelkedian mätte i längd 24 cm, och antalet utvecklade blad uppgick till 49.



Wm. G. Simmons

Herman Georg Simmons.

Curriculum vitae ¹⁶/₈ 1866—²²/₄ 1943.

Av K. V. OSSIAN DAHLGREN.

Det är icke någon lätt uppgift att författa en levnadsbeskrivning över f.d. rektorn vid Ultuna lantbruksinstitut, professor HERMAN G. SIMMONS. Han var visserligen min svåger, men för att med den riktiga sakkunskapen kunna skildra hela hans levnadslopp borde man ha varit lundensare och känt honom under hans verksamma tid vid vårt sydsvenska universitet. Jag har dock utom hans resedagböcker haft tillgång till några minnesanteckningar från ungdomsåren, som han nedskrev kort tid före sin död. Vi blevo först bekanta, då han redan lämnat Lund och från den feta myllan i det landet Gosen transplanterats till den styva uppländska leran. På Ultuna, där vi blevo kolleger, rotade han sig så småningom, även om det tog tid.

Simmons, äldst av sju syskon, föddes den 16 augusti 1866 på Kronedals gård i Dalby, en socken, som ju är riksbekant för sin vackra »Hage» och sin uråldriga kyrka, där han döptes. Under en häll på kyrkogården gömmes en urna med hans aska. Den gamle skåningen har fått vila i sin älskade hembygds jord.

Herman Simmons farfar, ABRAHAM, var läkare på den då ännu danska ön S:t Thomas i Västindien. Han hade trots sin engelska härstamning studerat i Tyskland och gifte sig med LOUISE VON BÜLOW, dotter till en överstelöjtnant, som senare blev postmästare i Kiel. Genom henne fick han många släktskapsförbindelser med den schleswig-holsteinska adeln. Sonen GEORG, Hermans far, sändes också jämte två yngre bröder till Holstein för att gå i skola. Han blev student i Kiel, där också hans föräldrar ligga begravna.

Efter 1864 års krig flyttade GEORG SIMMONS till Sverige, där han köpte egendomen Kronedal, och strax därefter gifte han sig med JULIE HJARDEMAAL, dotter till en läkare i Sönderjylland. Hermans far betraktade sig till en början som tysk holsteinare och talade vårt språk med stark brytning. Först långt senare kom han att känna sig som svensk; och då jag träffade gubben talade han också en god svenska. I hemmet var tyska under de första åren det vanliga samtalsspråket, varför sonen Herman liksom också ett par av de andra syskonen lekande lätt lärde sig detta språk samtidigt som svenskan. Herman beklagade, att han icke på samma sätt också fick engelska till skänks, då båda föräldrarna voro nära nog lika hemmastadda häri. Danska lärde han sig snart tala alldeles förträffligt, och då han långt senare, 1894, vid ett studentmöte i Köpenhamn höll ett tal på Langelinies Pavillon, prisades han också för sin oklanderliga diktning.

Herman hade fördelen att under sin barndom få växa upp på landet i en gammal gård med mycket folk och få samt följa det med årstiderna växlande arbetet. Där bakades och bryggdes, sex grisar fingo sätta livet till vid storslakten, vävstolarna dunkade och linnet lades på blekplanen invid reineclaudeträden. Olika fruktsorter frodades, av vilka en och annan nu har försvunnit ur plantskolornas kataloger, t.ex. »lökäpple», vars frukter voro högt skattade som stekäpplen. »Ja», utbrast Herman, »man har verkligen fått vara med om den gamla goda tiden. Krig in på knutarna, varubrist och dylikt kunde ingen tänka sig då.» En gång fick den lille Herman följa med sin far till Assartorp för att köpa ved, och då såg han för första gången bokens karakteristiska groddplantor, något som gjorde ett starkt intryck på den vakne gossen. På »brännesgården» borrades de hemkörda grova stockarna, varefter de sprängdes med bergkrut, innan de sågades och höggos. Det blev bränsle till spis och kakelugnar samt även till den gammaldags biläggargrugen — med reliefer av Adam och Eva samt andra motiv på gjutjärnsplattorna — nere i »folkstugan». Vid dess långbord åto pigor och ogifta karlar; där avhölls julgransfesten, och skräddare och skomakare arbetade där under sina besök.

Danska släktingar och vänner liksom personer i trakten funno gärna vägen till det gästfria hemmet. Till gården kommo också resande från Holstein, bland andra tanterna VON BÜLOW och herr VON HILDEBRANDT, en preussisk gardesofficer. Han förde med sig både äkta Lübeck-marzipan och en ridhäst, som hade ett hårlöst ärr efter en granatsplittra från 1870 års krig. Rida hade unge Herman, icke utan fara, tidigt lärt sig, och han kunde handskas med hästar som en »redig skånsk landbopåg». På Alnarp skulle också denna hans förmåga att se på hästar med skånepågens ögon bli vederbörligen uppskattad.

Herman började tidigt att samla insekter, som han bestämde med ledning av den store coleopterologen THOMSONS lilla bok. Mycket av den artkunskap, som han då förskaffade sig och sedan under skoltiden förkovrade, satt ännu kvar, då han blivit gammal och lagt entomologien på hyllan. Som en lustighet kan omnämnas att barnen Simmons illfundigt nog brukade kalla klodyveln, som de då ännu icke kände namnet på, för »Alexanderskrämmare», detta till erinran om en bekant stadspojkes fasa, då han fick syn på det underliga djuret.

Herman berättar, att han först hade en tysk flicka som guvernant, vilken lärde honom, att Haparanda ligger »dem russischen Torneå gegenüber». Fjällland var henne tydligen ett ganska okänt begrepp. Barnen Simmons fingo senare flera informatorer, av vilka ett par också stimulerade Hermans intresse för växter. Med tacksamhet kom han sålunda ihåg JOHAN WIDE, en bondepojke från Genarp, vilken senare blev adjunkt i Landskrona. Trots att denne var språkman, hade han specialiserat sig på *Salix*-arterna och skulle också bearbeta släktet för HARTMANS flora, då han borttrycktes av döden. En informator av ett helt annat kynne var »Galne BRAND», senare känd som »spridoktorn» i Skövde, vilkens förehavanden minsann icke alltid voro ofarliga.

Höstterminen 1881 prövade Herman in i nedre sjätte latinklassen i Lund och lyste naturligtvis därvid genom sina språkkunskaper. Hans lärare i naturalhistoria var ingen mindre än den bekante floraförfattaren L. M. NET-

MAN. Åtskilliga exkursioner gjordes med skolkamrater till Fågelsång, Dalby, Lingeby och andra ställen redan bekanta för den unge botanisten.

Skoltiden i Lund varade blott ett år. Hermans far hade nämligen sålt Kronedal och i stället arrenderat en större gård, Ulfborg, en mil från Kalmar, vilket dock blev en dålig affär. Någon större saknad över att lämna Skåne kände ynglingen icke alls. Skogarna norrut lockade liksom den nya naturen i övrigt, och det var först senare som längtan till den gamla hembygden växte sig stark.

Efter sin första termin i Kalmar fick Herman lunginflammation — han hade fått för sig, att han alltid skulle gå utan ytterrock —, och först vårterminen 1883 återtog han studierna. Under Kalmar-tiden gjorde Herman en mängd exkursioner. Öland låg ju bl.a. inom bekvämt räckhåll. I Dörby sjöhagar påträffade han en nordlig dunge av bok. Sommaren 1885 startade han en längre fotvandring, som sträckte sig genom Blekinge och en god bit av Skåne. Ett roligt avsnitt av denna långpromenad har publicerats i Skånegilletts årsskrift för år 1941. Efter sin mogenhetsexamen nästa år gjorde Herman en ny långvandring genom Tjust och Östergötland, vilken han också skildrat i en dagbok. Från Norrköping satte han en morgon kurs mot Nyköping. Han svärmade nämligen litet smått för dottern till K. J. LÖNNROTH, hans lärare i historia naturalis, och hon skulle bo där i trakten på en gård kallad Östtorp. Det var en varm dag, solen stekte i Kolmårdsbranterna, och då Herman hade passerat Stavsjö, befanns ett Östtorp ligga mest i varje socken på vägen till Nyköping. Efter fem och en halv mils vandring gav han därför tappt; men fann nästa dag norr om staden det rätta stället.

Sommaren gick, och nu skulle Herman egentligen ha börjat sina akademiska studier. Han hade länge önskat att få studera medicin, men ekonomien medgav icke alls detta. Han funderade därför istället på att bli lantbruksingenjör. Icke utan avund måste Herman se kamraterna resa till Lund eller Uppsala, medan han själv fick gå kvar i Kalmar och försörja sig med det arbete som bjöds. På våren gjorde han sin värnplikt på Ränne slätt vid Eksjö. Exercisen betraktade studenterna då som ren tidsspillan, helst som just det året mötet hade förlängts med en hel vecka. Skjuta och exercera ansåg man sig kunna tillräckligt sedan skoltiden; och ingen hade en tanke på, att den tid skulle komma, då en grundlig militär utbildning skulle bli en nödvändighet.

Efter utryckningen företog Herman en ny vandring genom Blekinge till Skåne, då han fått löfte att bli lantbrukselev på Dalby kungsgård. Han hade också antagits till frieleiv vid agronomkursen på Alnarp. På lantbruksinstitutet trivdes han alldeles utmärkt och erinrade sig med glädje de två studieåren därstädes. Den tendens till pennalism med s.k. livning av nykomlingarna, som sedan insmög sig på Alnarp, existerade då icke alls. Herman fann, att det var honom till stor nytta att ha vuxit upp som »skånsk landbopåg med in-tresset för jordbruk som en självklar sak». Hans första tentamen, i allmän botanik, för dåvarande docenten BENGT JÖNSSON resulterade i högsta betyget. Då Herman icke minst under exkursionerna hade visat prov på en växt-kännedom, som kanske rent av överträffade lärarens, slapp han också att tentera i systematisk botanik.

Sina planer på att bli lantbruksingenjör hade Simmons slagit ur hågen, och efter avlagd examen vid Alnarp antog han 1889 en plats som assistent

vid Allmänna Svenska Utsädesföreningen i Svalöv. Han skulle dock finna, att mycket där var annorlunda än han tänkt sig. I stället för ett mer eller mindre vetenskapligt botaniskt arbete sysselsattes assistenterna enligt Hermans utsago med allehanda småplock, som lika bra kunde utförts av vilka pojkar som helst. »Man hade», skrev han, »över huvud taget i Svalöv en underlig benägenhet att samla ihop en massa folk, som lockades med förespelningar om framtida förmånlig anställning, ofta mer eller mindre misslyckade individer.» Chefen, BIRGER WELINDER, som ännu spelade rollen av den store föregångsmannen, gjorde enligt Herman sitt bästa för att chikanera sina medhjälpare. WELINDER nödgades sedan rymma ur landet; men jag måste i rättvisans namn framhålla, att han trots allt varit en framsynt och iderik man.

Herman slutade sin anställning vid Svalöv och kom höstterminen 1890 till Lund, dit föräldrarna också flyttade. Fadern blev senare kamrer vid sockerfabriken i Klågerup. Fil. kand.-examen absolverade Simmons redan på vintern 1892. Naturligtvis gick han på ARESCHOUGS föreläsningar och deltog i sin gamle lärares, BENGT JÖNSSON, växtanatominiska övningar. Botaniska föreningen kom att spela en stor roll i den unge studentens liv. Då Herman vann inträde där, var professor SVEN BERGGREN ordförande och BENGT LIDFORSS sekreterare. Hur många botanister landet runt minnas icke med tacksamhet och glädje den botaniska fackföreningen vid sina respektive universitet och den vetenskapliga uppfostran, som där givits dem under fria former och kamratlig samvaro mellan äldre och yngre. Då Simmons hade bevästat sitt första sammanträde, deltog han i den efterföljande sexan på Akademiska föreningen. En episod inträffade därvid, som jag icke kan neka mig nöjet att berätta. En ung »novisch», N., tog sig orådet före att hålla ett tal — på tyska! — för ordföranden, som han trodde var den gamle AGARDH. Under pinsam tystnad upprepades ideligen fraserna »Herr Professor AGARDH» och »ich als junger Student» tills en behjärtad man drog ner talaren på en stol. Man undrade hur BERGGREN skulle reagera, då BENGT JÖNSSON fann det förlösande ordet och sade till syndaren: »Hör du N.» (han hade nyss lagt bort titlarna med honom) »vet du när jag blev student? Jo, det var 1870; vet du vad jag gjorde då? Jo, jag höll käft.» Därmed hade N. blivit näpst och stämningen var räddad.

Självfallet kom Herman redan under sin första termin att deltaga i arbetet med föreningens växtbyte. I Lund ingick detta klokt nog närapå i examensfördringarna, varigenom de unga botanisterna fingo en god skolning i artkänedom. Hur det tidskrävande arbetet gick till med granskning och fördelning av bytesväxterna har på ett roligt sätt skildrats av icke mindre än tre författare, LJUNGSTRÖM, HASSLOW och TEDIN, i Botaniska Notiser för år 1933. Den förstnämnde påstår, att »starka drycker förekommo icke alls» under arbetet. Till sådana räknade han tydligen icke den varma och välsmakande men numera omoderna blandning, som kallas toddy. »Detta är en ren och oförfalskad toddyfläck», läste jag en gång som skolpojke på ett herbarieark, som jag fått från Lund. Herman har berättat, att toddarna traditionsenligt skulle vara mörka, varför cognac med en extra stor tillsats av sockerkulör beställdes på spritbolaget. Trakteringen bekostades först av deltagarna själva, men under och efter Simmons sekreteraretid anslog Botaniska för-

eningen under en följd av år medel till ett »räknebiträde» som det hette i bokföringen. Ibland brukade man sjunga under arbetet. Fader BERG (K. ALFRED), som ännu icke fått denna titel, var med, botanist som han var, innan musiken helt tagit honom fången. Under åren 1892—1896 var Herman Botaniska föreningens sekreterare. Det var den tiden en ganska krävande befattning, ty sekreteraren ålåg det icke blott att skaffa föredragshållare till sammanträdena och sköta ekonomien utan också att förestå växtbytet och sköta därmed sammanhängande korrespondens. Under Hermans energiska ledning drevs bytesrörelsen upp till en förut oanad höjd. Antalet uttagna points närmade sig årligen två millioner. En frukt av hans intresse för växtbyte och herbarier voro ett par små meddelanden om »Tauschmodus nach Wert der Species» (1898) samt — i Engler's Bot. Jahrbücher, 1907 — en vidräkning med dem, som skriva slarviga och ofullständiga etiketter. Kyrkoherde HASSLOW meddelar: »Vid bytena fördes, som sagt, spiran av SIMMONS, som i en följd av år var sekreterare. Och en sträng spira var det. Deltagarnas göranden och låtanden granskades noga. Ordning ville han ha i det minsta. Ett på golvet kastat papper eller ett snöre väckte hans lågande harm. Över ett litet slarv kunde kraftorden hagla.» Under den långa polarnatten ombord på »Fram» skrev Herman på Oscars-dagen 1899: »Osedvanligt utan meddelanden om stjärnfall och utan bytesarbete med den ty åtföljande mörka toddyn. Bra roligt vore det att veta hur gossarna ha det med bytet i år, det första sedan åtta år som jag ej varit med om.» — Under utlägget satt Linnéättlingen NORDSTEDT troget vid Simmons sida och bevakade Botaniska institutionens intressen. För våra offentliga samlingar och sålunda för vårt lands växtgeografiska utforskning har denna bytesverksamhet varit mycket betydelsefull. Själv samlade Herman så småningom ett stort privat herbarium, som han efter sin pensionering donerade till Lantbrukshögskolan. Hans alger överlämnades till Riksmuseet.

Med NORDSTEDT, en av Botaniska föreningens stiftare, kom Herman redan från sitt första studentår att stå i ett sedan oavbrutet vänskapsförhållande. Simmons var en ofta sedd gäst hos denne fine och försynte forskare, som betytt så mycket för sin vetenskap i vårt land. Två år senare, efter Hermans kandidatexamen, föreslog NORDSTEDT, att Simmons skulle bli hans biträde vid redigeringen av Botaniska Notiser, en skriftserie, som NORDSTEDT utgav under icke mindre än 51 år. Herman samtyckte. Honoraret bestod av ett friexemplar av tidskriften, och »då behöver du ju inte», framhöll NORDSTEDT, »läsa uppsatserna, sedan häftet kommit ut.» Samarbetet med utgivaren varade ända till 1898, då Herman lämnade Lund för att anträda sin stora arktiska resa. Sällskapet »Nordstedt och söner», som i Lundagård brukade taga en tidig morgonpromenad, räknade nog mera sällan Herman som sin ledamot. I stället hände det ibland, att NORDSTEDT tog honom på sängen. I en personhistoriskt mycket intressant uppsats (1938) har Simmons skildrat sin gamle vän och välgörare och dennes oegennyttiga arbete till botanikens fromma. I detta sammanhang må också nämnas, att Herman skrivit en levnadsteckning (1931) över OTTO R. HOLMBERG, den nitiske bytesföreståndaren och NORDSTEDTS efterträdare som konservator vid museet. Även Simmons gamle lärare, BENGT JÖNSSON, har fått sitt levnadslopp skildrat av lärjungen på ett intressant och sakkunnigt sätt.

Höstterminen 1893 blev Simmons e.o. amanuens vid den botaniska institutionen, en befattning, som han innehade i fyra år. Hermans första botaniska arbete (1894) behandlade en del växtfynd i Schleswig-Holstein, en landsända, där han ju hade släktförbindelser. Tidigt kom han, framför allt genom NORDSTEDT, att intressera sig för alger och introducerades också hos den vördnadsvärde nestorn J. G. AGARDH, som välvilligt hjälpte nybörjaren med en del bestämningar. Simmons arbetade sommaren 1894 vid Kristinebergs havsstation i Bohuslän. Följande år besökte han Färöarna med stöd av ett stipendium från Botaniska föreningen. Denna resa gav så småningom anledning till ett halvt dussin uppsatser, varit han framför allt behandlade de marina algernas floristik, zoner och samhällen samt deras spridningssätt och därmed sammanhängande växtgeografiska problem; men också en del fynd från landexkursionerna, särskilt av fanerogamer och mossor, ha omtalats. År 1898 publicerade han några algfynd från Skåne och även från Kristianafjorden, där han en tid arbetat vid den biologiska stationen i Dröbak. Emellertid ebbade Simmons intresse för algologien så småningom ut. Hans sista arbete häri (1905) är »Remarks about the relations of the floras of the Northern Atlantic, the Polar Sea, and the Northern Pacific». Här diskuteras särskilt en del frågor om den arktisk-boreala algfloras sammansättning, härkomst och utbredning sedda i belysning av den kvartärgeologiska utvecklingen.

Betydelsefullt för Hermans botaniska författarskap blev hans deltagande i SVERDRUPS expedition till Ellesmeres land och angränsande delar av den arktiska arkipelagen väster om Grönland. Då NANSEN hösten 1896 hade återkommit till Norge, planerade man nästan omedelbart att göra en ny färd med Fram för att söka utforska Grönlands utsträckning i norr. Midsommardagen 1898 avseglade den berömda båten från Kristiania. Det förelagda målet visade sig dock omöjligt att uppnå på grund av isförhållandena, och istället inriktade man sin verksamhet på att undersöka de nyssnämnda trakterna. Fyra långa år kom resan att räcka. Det är mycket frestande att söka giva en skildring av Hermans verksamhet och upplevelser under denna tid, särskilt som jag haft tillgång till hans utförliga — och ibland ganska pessimistiska — dagböcker, men utrymmet medger det icke. Endast ett par glimtar må anföras. Tack vare de grönländska hundarna kunde expeditionsdeltagarna färdas hundratal mil omkring, och Herman blev så småningom en skicklig hundkusk. Många äro de historier, som han berättade om dragdjurens liv och obegränsade aptit, då tillfälle bjöds. Ibland åto de t.o.m. upp varandra. »Kannibalhövdningen 'Tigern' går och är stinn som en tunna», står det i dagboken. Jag erinrar mig följande münchhaus'iad. En gång såg Herman en av sina hundar nafsas efter som det syntes en repstump, som hängde ut från det spann, som körde före honom. Den befanns emellertid vara en myskoxtarm, som just höll på att lämna en hund för att slinka in i en annan.

Då den fjärde vintern gått till ända, började isarna så småningom att bryta opp; men i den långa och trånga Gåsfjorden låg Fram fortfarande fastlåst. Man hoppades dock, att detta år skulle medföra befrielse från isbojorna, även om det skulle dröja. Simmons och zoologen BAY ville begagna väntetiden till att i öppet vatten göra skrapningar efter alger och havsdjur. Man gav sig därför iväg i en liten båt med två man som medhjälpare. Då

den lilla expeditionen nästan varit borta de fjorton dagar, som provianten beräknats till — genom jakt och äggsamling hade man dock drygat ut matförrådet —, beslöt man sig för att undersöka en liten ö, som såg lockande ut, och landade på densamma. Nästa morgon kom isen drivande, och kringrända måste de nu stanna där de voro i tio långa dagar under ihållande blåst och regn och med hungersnöden hotande nära. Slutligen slog vinden om, och en möjlighet yppade sig att lämna »Djävulsön», även om man måste passera ett isbälte, som med rivande fart fördes söderut av den starka strömmen. Det var mycket nära att båten blivit inklämd mellan isblocken, men med förenade krafter släpades den över flaken och löpte lyckligt ut i öppet vatten. Efter två dagar nådde man den halvö, som på ISACHSENS karta bär Simmons namn. Passagen längs denna var både besvärlig och farlig; och då man den 3 augusti blott hade proviant kvar för en enda dag, lämnade de fyra männen resolut både båt och packning för att över land söka nå vinterkvarteret. Efter en dryg marsch sågo de på morgonen Gåsfjorden ligga öppen, och — Fram hade försvunnit. Det var intet annat att göra än att fortsätta mot fjordmyningen för att söka få förbindelse med fartyget. Ömfotade och utmattade efter fjorton timmars vandring i oländig mark, funno de lyckligtvis en liten proviantdepå, som utlagts för deras räkning, och senare upptäcktes också Fram på andra sidan av fjorden. Efter en kall natt — sovsäckarna hade ju kvarlämnats — kommo de nästa dag ombord. På kvällen sopade nordanvinden undan de sista isresterna, och den 6 augusti 1902 ångade Fram äntligen ut ur den fjord, som hållit henne fången i två långa år. SVERDRUP skriver i sin reseberättelse: »'Nei, det her gjør jeg aldrig mer', sagde Gutten, han hugg af sig Venstrehanden. Jeg skal se mig vel for, før jeg atter sætter min Fod i Gaasefjorden.» Den 17 augusti nådde man Godhavn på Grönland, och den 19 september kom man till Stavanger.

Herman brukade berätta, att man uppe i de arktiska regionerna aldrig var snuvig eller förkyld, men väl hemkomna gingo alla och hostade och harsklade sig, otränade som de voro mot alla de virus- och andra smittämnen, som frodades på medmänniskornas slemhinnor och frikostigt duschades över de populära polarfararna.

De närmaste åren efter sin hemkomst sysslade Simmons huvudsakligen med bearbetning av de hemförda samlingarna, som omfattade omkring 5.000 nummer. Själv behandlade han endast fanerogamerna. Bestämningsarbetet och de växtgeografiska utredningarna krävde långvariga uppehåll i Stockholm, Köpenhamn och London. Senare besökte han också Petersburg. I maj 1906 blev han fil. licentiat med laudatur i botanik för JÖNSSON och MURBECK, och ett par veckor därefter disputerade han på en avhandling om Ellesmerelands (*sensu stricto*) kärllväxter. Detta område blev härigenom det botaniskt bäst utforskade av hela den ofantligt vidsträckt arktisk-amerikanska övärlden, och dock hade det egentligen endast varit delar av de långa kustregionerna, som kunnat undersökas. Denna avhandling förskaffade Simmons en docentur i botanik.

Ett mindre arbete (1909) behandlade fynden från den stora ön North Devon söder om Ellesmereland. I samband med den arktiska resan stod också en drygt hundrasidig volym om fanerogamer och ormbunkar i nordvästra Grönland (1909). År 1913 utkom den stora monografien »A survey of the

Phytogeography of the Arctic American Archipelago», tryckt i Lunds universitets årsskrift. Härmed utförde Simmons ett verkligt pionjärarbete för vår kännedom om floran i denna del av jorden. Han sammanställde alla kända fynd, urskilde de olika växtgeografiska elementen, begränsade de olika florumrådena samt diskuterade växternas invandringsvägar. Härtill kommo geografiska, geologiska och klimatologiska översikter samt en värdefull sammanfattning av upptäcktshistorien. Det är ett »för alla tider bestående arbete i arktisk växtgeografi» skrev den kritiske GUNNAR ANDERSSON i Ymer. Då Simmons utarbetade denna avhandling hade han sommaren 1912 ånyo uppehållit sig i London för att genomgå museernas herbariematerial från det arktiska Amerika.

Under SVERDRUP-expeditionen upptäckte man en mängd husruiner och andra eskimälämningar i de nu obebodda områdena. Om eskimäernas forna och nutida utbredning samt om deras vandringar har också Simmons skrivit en intressant uppsats i Ymer (1905). Genom de erfarenheter, som sedermera gjorts under KNUD RASMUSSENS expedition torde man dock få övergiva hypotesen om att eskimäerna via Grönlands nordkust skulle ha tagit sig fram till landets östra delar. Hermans son TORSTEN har meddelat mig, att hans far skänkt en modell av en eskimåhydda till Etnografiska museet.

Simmons skrev också ett par uppsatser om lappländska växter (1907). Under tre somrar i följd sysselsatte han sig på uppmaning av doktor HJALMAR LUNDBOHRM med en växtgeografisk undersökning av Kiruna-området. Detta, som sedan uråldrig tid legat nästan opåverkat av kulturen, blev på några få år genom bosättning och masstillströmning av människor i samband med malmbrytningen i hög grad förändrat. Simmons indelade sitt 10 km² stora undersökningsområde i ett antal mindre partier, där vegetationen beskrevs och floran inventerades för att i framtiden göra det möjligt att fastställa förändringarna. De olika växtsamhällena och deras reaktion mot kulturinflytelser studerades också. Icke mindre än 43 % av det halva tusental arter, som påträffades, visade sig vara anthropochora. (I en liten uppsats från 1934 har antalet dylika växter vuxit till drygt 50 %, men endast ett femtiotal av dem ha fått fast fot inom området.) Det är en imponerande mängd, om man betänker, att ett decennium tidigare, då järnvägen byggdes, endast ett tiotal dylika växter torde ha inkommit. Resultatet av de två första somrarnas arbete publicerades 1910 i en ståtlig volym på drygt 400 sidor bestod liksom undersökningen av Luossavaara-Kiurunavaara A. B. Två år senare utkom en sammanfattning och komplettering av de vunna resultaten i Engler's Bot. Jahrbücher (1912). Efter sin förflyttning till Ultuna fortsatte Herman under tre somrar, 1917—1919, sina undersökningar i Kiruna och assisterades därvid första året av sin unga hustru. Jag vet, att han ordnat sina anteckningar, men de blevo tyvärr aldrig tryckta.

En liten skrift »Om hemerofila växter» (Bot. Notiser 1910) torde i huvudsak ha inspirerats genom hans sysslande med Kiruna-floran. Simmons gör här en terminologisk utredning och urskiljer olika grupper bland de växter, som gynnas av genom kulturen nyskapade lokaler eller som överhuvud taget draga nytta av genom människans åtgöranden ändrade livsbetingelser (vilket också kan gälla för inhemska arter). Senare har som bekant särskilt LINKOLA arbetat med dessa problem. Uttrycken hemerofila växter

eller hemerofyter (av grekiska ordet för tämjd, odlad) ha vunnit allmän användning i vår växtgeografiska litteratur.

I Svensk Bot. Tidskrift har Simmons skrivit icke mindre än tre uppsatser, den sista 1930, om förekomsten och invandringen av *Beta maritima* till våra västra kuster. I samma tidskrift publicerade han också (1928) en översikt av de hos oss funna *Ambrosia*-arterna och i Bot. Notisers jubileumsskrift (1933) några meddelanden om skånska växtfynd. Till Simmons övriga botaniska författarskap efter flyttningen från Lund skall jag återkomma längre fram.

Herman var också en av fäderna till »Uarda». Hur detta berömda spex kommit till, har han själv berättat (Lundensia 1933). Simmons och dåvarande laboratorn L. RAMBERG hade nolens volens blivit adjungerade i 1908 års karnevalskommitté. Man skulle också koka ihop ett spex, »men», skriver Herman, »just medarbetarnas alltför stora antal lade hinder i vägen för verkets framåtskridande, alla ville säga sin mening om varje nytt förslag, och så blandades spexförfattande, karnevalsprogram och mycket annat samman till ett kaos, som vi nästan misströstade om att någonsin komma ur. Veckorna gingo, och karnevalsdagen ryckte oroväckande nära, utan att vi kommit nämnvärt längre än efter de första kvällarna, och då slutligen blott några dagar återstodo, satte RAMBERG och jag oss en morgon till att på allvar arbeta på spexet. Vi lade beslag på ett rum i festvåningen, stängde dörrarna om oss och körde bryskt ut alla välvilliga själar, som ville hjälpa till eller höra, hur långt vi kommit. Med undantag för korta matraster gick det hela dagen undan med författarskapet, och på nattkröken var spexet i huvudsak färdigt, så att repetitionerna kunde börja.» Karnevalsspexet var blott en enaktare. På utskottsförmannen Clemmans (G. CLEMENSSON) förslag tog man på hösten itu med att göra om Uarda till ett helaftonsspex. De egentliga »fäderna» voro Simmons, RAMBERG och H. NEANDER, av vilka de båda sistnämnda skrivit de flesta kupletterna, medan Herman huvudsakligen ägnat sig åt prosatexten, »men», säger han, »det är för övrigt synnerligen svårt att angiva en bestämd auktor för någon viss del av texten, därtill var samarbetet vid våra symposier alltför intimt. Det torde också knappast finnas en replik, som icke genomgått en noggrann avfilning, innan den definitivt godkändes.» Man hade från första början föresatt sig att skriva ett spex utan några anspelningar på aktuella förhållanden eller »svinaktigheter», och därför blev också Uarda »ett barn av den gamla höga egyptiska kulturen och en synnerligen dygdig och anständig flicka». Framgången blev storartad, och spexet — handlingen försiggår i profil — har uppförts mer än hundra gånger. Som skådespelare ha bland andra uppträtt GREGOR PAULSSON och ARON WESTERLUND, vilka båda liksom RAMBERG och Simmons sedermera blevo professorer i Uppsala eller vid Ultuna. »Uarda» trycktes 1920 i en förnämligt utstyrd upplaga. Hennes fäder hoppades att härigenom definitivt ha satt stopp för eventuella moderniserings- och förbättringsförsök.

I en minnesteckning över min svåger Herman förtjänar otvivelaktigt Uarda det utrymme, som här beståtts henne; men detta opus, helgat åt de gladare muserna, är ju icke, såsom en del gott folk tycks ha fått för sig, Simmons förnämsta verk. Ibland måste man verkligen reagera mot allmänhetens och en del journalisters måttlösa och stupida övervärdering av allt, som står

i samband med scenen och den s.k. sköna litteraturen. Uarda visar oss en annan sida av Simmons personlighet än den, som kommer fram i hans vetenskapliga författarskap. »Lorden», som Simmons kallades i Lund, var en högt skattad medlem av det akademiska skrået och det icke minst på grund av sin humoristiska läggning. En liten episod i förbigående: Vid ett glas punsch satt en gång på Grands kafé i Lund en ung man tillsammans med en subjett av högst tvivelaktig typ. Simmons, som fått syn på paret, avsånde ett telegram, vilket snart på en silverbricka frambars till »herr kandidaten». Rodnande läste denne: »Gud ser dig Gustaf» och kom också på bättre tankar.

Under sin lundatid undervisade Simmons länge vid olika läroanstalter nämligen Privata högre lärarinneseminariet i Lund, Vilans folkhögskola, Lunds privata elementarskola och i gymnasieavdelningen vid Lunds fullständiga läroverk för flickor. Jag har hört flera av hans elever beskriva honom som en duglig lärare, vilken var välvilligt inställd och icke hade några överdrivna fordringar på deras prestationer. För att förbättra sin ekonomi höll han också talrika populärföreläsningar över geografiska och botaniska ämnen i olika delar av landet. Särskilt då han fick tala om sina arktiska resor, kunde han vara en mycket fångslande föreläsare. Det var nog frestande för Herman att söka dröja sig kvar i den bästa av städer; men å andra sidan tyckte han naturligtvis, att det skulle vara behagligt att till slut få en fast syssla och slippa att som hittills draga sig fram på ett magert docentstipendium eller lösa lärarförordnanden och tillfälligt förvärvsarbete. Att inrikta sig på en professur är ett mycket riskabelt och ofta konjunkturbetonat företag. Han sökte därför ett lektorat i botanik och zoologi, som blivit ledigt vid Ultuna lantbruksinstitut och blev 1914 innehavare av befattningen. Året därpå hade han nöjet att bli kompetentförklarad till den lediga professuren i geografi vid sitt gamla universitet. Det var som förut antytts icke med någon större entusiasm som Simmons på allvar flyttade sina bopålar norrut. I vår latinska grammatik stod ett citat av CICERO: »Dionysius Syracusis expulsus Corinthi pueros docebat» (Sedan Dionysius fördrivits från Syracusa, undervisade han gossar i Korint.); och mutatis mutandis gällde detta nu för Herman Simmons, liksom det blivit så många andra akademikers lott. I början vantrivdes han på Ultuna, som, innan spårvägsförbindelsen med Uppsala kommit till stånd, ännu låg ganska isolerat. »Uppsala är bäst», citerade jag förmanande. »Ja», kom genast svaret, »men Lund är bättre.» Då han första terminen höll sin sista föreläsning, höll också en bil utanför institutionsbyggnaden för att fortast möjligt föra honom till Uppsala f.v.b. till Lund. Emellertid acklimatiserades han så småningom och begynte ett nytt skede av sitt liv.

Han gifte sig 1917 och fick i min syster KARIN en ovanligt duktig hustru. I äktenskapet föddes fyra välartade barn, vilka fyllde huset med liv och rörelse och sina enligt husfadern, som ju länge levat som ungar, ibland allt för glada rop. Av barnen är nu CARL-GUSTAF löjtnant vid flygvapnet, TORSTEN civilingenjör och förste assistent vid Tekniska högskolan, GERDA studentska och BJÖRN gymnasist.

Åren gingo. Den mera kursmässiga undervisningen vid lantbruksinstitutet var icke alltför betungande. Utan tvivel hade Herman goddagar och fick rikliga tillfällen att odla andra intressen än de rent vetenskapliga. Blomsterodling var hans hobby, en glädjekälla som han hade gemensam med ett par

av sina syskon. En bror, EINAR, blev trädgårdsmästare och en syster, JULIE gift HAMILTON, är trädgårdsarkitekt. Med seg uthållighet bröt den ej så unge professorn mark, byggde höga terrasser och anlade stenpartier på slutningarna kring sitt boställe. Han inplanterade en mängd växter, och har även i »Trädgårdens kalender» för 1927 skrivit en liten uppsats om sina odlingar. En annan om »Namnförbistringen i växtkatalogerna» utkom året därpå. Med pipan i munnen såg man honom gräva i landen om hösten, medan ankorna, lyckligt okunniga om den stundande Mårtens-tiden, makligt summo i den damm, som fyllde åsgropen nedanför boningshuset. Att skörda och rensa roade honom icke alls, men desto mer vedhugning, som han ansåg vara ett lämpligare karlgöra. Då Simmons hade blivit pensionerad och 1933 slagit sig ned på Lidingsö, anlade han under oförtrutet arbete en ny trädgård, där t.o.m. en liten damm fagnade villaägaren med den röda näckrosen från Tivedens Fagertjärn.

Herman var händig och praktisk. Ombord på Fram hade han sålunda hunnit bli en ganska duktig skomakare. Under den långa resan »luggade» han några skjutna myskoxar och kunde sedan tack vare detta förutseende begåva sin hustru med ett unikt dräkttyg vävt av deras mjuka ullhår. Kris-åren under förra världskriget tvingade Herman, som rökte mycket, att komponera en speciell tobaksblandning med torkade korgar av *Achillea millefolium* som huvudingrediens; men denna »Gröna nöden» tilltalade mera honom själv än hans omgivning. Han grävde också upp maskrosrötter, som efter rostning blevo ett ganska gott, ehuru rätt urindrivande kaffesurrogat. En ädlare produkt lämnade gårdens lönnar, som tidigt på våren tappades på sin sav. Den indunstades sedan, och han fick sålunda en utsökt syrup, lika aromatisk som kanadensisk maple sugar. Det blev ett välkommet tillskott under dessa sockerbristens år.

Långa promenader och botaniska strövtåg intresserade honom icke så mycket på äldre dagar. Han ansåg sig få nog av friluftsliv genom arbete i trädgården samt genom sina resor till Skåne om somrarna. Med förkärlek brukade han tillsammans med familjen tillbringa en solig sommarmånad vid Lerhamn nedanför Kullen. Liksom i sagan ANTAIOS hämtade ny kraft genom beröring med sin moder jorden, så föreföll det som om min sväger icke skulle kunna leva utan att åtminstone någon tid på året ha fått trampa skånsk mark. Han kunde sannerligen instämma i orden: »Väl gläds jag att vara svensk ibland, men jag yvs att vara skåning.»

År 1928 efterträdde Herman sin gamle kamrat från Alnarps-tiden, professor A. SJÖSTRÖM, som rektor vid Ultuna och flyttade över till institutets förnämliga herrgårdsbyggnad från 1700-talet. Under sitt rektorat var Simmons mycket aktiv och kvarstod på sin post ända tills institutet nedlades och efterträddes av Lantbrukshögskolan. De olika årgångarna av elever satte stort värde på sin humane och förstående men samtidigt ganska bestämde rektor. Då han fyllde 65 år lät elevkåren måla hans porträtt och överlämnade en textad adress. Av andra utmärkelser, som kommit Simmons till del, må nämnas hedersledamotskap av Lunds botaniska förening och Stockholms naturvetenskapliga förening. Han var riddare av Nordstjärne- och Norska S:t Olavs orden samt innehade Frammedaljen.

Sedan Herman blivit bofast vid Ultuna, kom hans rent vetenskapliga

verksamhet att till stor del ligga nere. För några arbeten, som han skrev under denna tid, har jag förut redogjort. Däremot författade han flera populärt hållna böcker såsom »Våra vanligaste vilda växter» (2:a uppl. 1920), »Vad vi odla och äta» (1929), »Botanik, en lärobok för lantbruks- och lantmannaskolor» (1931). Efter hans flyttning till Lidingö utkom också 1935 »Gagnväxter», ett verk på över 700 sidor i imperialoktav. Det bär också BENGT JÖNSSONS namn på titelbladet. Boken utgör nämligen en bearbetning och utökning av hans gamle lärares arbete med samma namn. Vår populärvetenskapliga handboks-litteratur har med detta arbete fått ett mycket värdefullt tillskott. Man skulle blott ha önskat, att sädeslagens uppkomsthistoria också blivit belyst av den moderna cytogenetiska forskningens upptäckter.

Herman var en bibliofil och samlade så småningom ett stort och värdefullt bibliotek, som särskilt innehöll arbeten i systematik och växtgeografi, liksom geografisk litteratur i allmänhet, speciellt arktiska resor. Ordning-människa som han var, hade han allt katalogiserat. Visserligen kunde hans skrivbord ibland vara belamrat med papper, »men ordning består», som han sade »icke i att allt ligger i räta vinklar»; och det vet ju också var och en, som varit van vid att få ha sina manuskript liggande absolut fredade. Simmons var, som jag redan förut antytt, en mycket språkkunnig man och därtill en god stilist. Många äro också de avhandlingar, som han före tryckningen översatt åt sina vänner. Särskilt professor MURBECK i Lund anlidade gärna hans sakkunniga hjälp. Herman arbetade ihållande och energiskt, då han hade en uppgift för handen, men kunde också konsten att vila på sina lagrar.

Simmons var onekligen en lärd man, som hade många strängar på sin lyra. Men musik förstod han sig icke på. »Den är ett angenämt buller, passande till kaffe och punch», sade han en gång och tänkte väl på lundatidens diskussioner vid ett bord på Grand eller i Föreningen. »Musiken», citerade han en likasinnad, »kan indelas i marscher, psalmer, valser och HÄNDELS 'Largo'». Vers skakade han ledigt ur ärmen, såsom man ju också kunde vänta av en av Uardas fäder. Hans kvicka och fyndiga julklappsrimmerier gjorde alltid stor lycka. Men någon lyriker i egentlig mening var förvisso icke denne trygge realist. I Skånegillet's årsskrift för 1934 har han emellertid skrivit ett högstämt ode, »Till hembygden».

Simmons hade som sagt ett utpräglat sinne för humor. Då han hörde en god historia, kunde ingen taga miste på den gillande glimten i hans öga. Utan att på något sätt söka dominera kunde Herman också vara en synnerligen underhållande sällskapsmänniska. Han trivdes bra tillsammans med unga människor, ungdomlig som han själv var. Han var också en högt skattad medlem i åtskilliga sällskapliga sammanslutningar såsom »SHT», »Travellers Club», »Skånegillet» och »Föreningen Lundensare i Stockholm».

Hans förträffliga hjärnbark magasinerade förvånansvärt mycket av allt det han upplevt, läst och lärt. Med nöje hörde man honom därför berätta om sina resor, rön och sammanträffanden med mer eller mindre originella människor, allt väl framfört på s.k. »ädelskånska». Skvaller tyckte han icke om. Han beklagade sig icke heller. Han var icke rädd för att sjunga ut med sin mening och kunde kanske ibland en smula väl burdust ge uttryck för sitt ogillande. Men han var en rejäl karl, som man visste var man hade och kunde lita på.

Ända till sitt sista levnadsår var Simmons vid en sällsynt god vigör. Han tänkte väl sällan härpå, han liksom andra under hälsans lyckodagar. Herman var egentligen aldrig sjuk, hans sömn var god, aptiten likaså och magen fungerade oklanderligt. Ur kulinarisk synpunkt prisade han högt ungdomstidens korta exercisveckor, ty då vankades tjock ärtsoppa och fett fläsk varannan dag. God och rejäl mat tyckte han om men ökade aldrig, för att citera KARLFELDT, sitt »friska, knappa hull». Herman hade blå ögon, som kisade fram genom den hårt fastknipna pincenen, tjockt, ljust hår, som endast obetydligt hann gråna, och en kortklippt frisyra, som påminde om ALBERT ENGSTRÖMS. Hans axlar voro raka, och figuren var av medellängd. Långt uppe i pensionsåldern såg Simmons alldeles förvånansvärt ung ut. »Jag har ju legat på is», brukade han säga med anspelning på sin arktiska resa, om någon, som ofta hände, förbluffades över den bristande överensstämmelsen mellan hans levnadsår och utseende. Det sena åldrandet hörde till hans släktarvs goda gåvor.

Den sista sommaren orkade han dock icke arbeta mycket i trädgården; men tynandets tid skulle bli kort. Ända till sin död var Herman andligen obruten. Han gladdes åt besök och samtal med vänner, konsumerade massor av särskilt engelskspråkig litteratur och började som förut omtalats t.o.m. att skriva sina memoarer. Slutet kom stilla och smärtfritt den 22 april 1943. Dödsorsaken var cardioscleros.

Mot min minnesteckning kan kanske anmärkas, att den delvis är väl personligt hållen. Detta har dock skett fullt avsiktligt. Scripta manent. Hans vetenskapliga arbeten äro alltid tillgängliga, men minnet av de personliga dragen förflyktigas snart, om icke också de bli fästade på papperet.

Uppsala i januari 1944.

Herman G. Simmons skrifter.

I. Rent botaniska.

- 1894 Några botaniska iakttagelser från östra Schleswig-Holstein. — Bot. Not. (På tyska i Bot. Centralbl., 62.)
- » *Koeleria cristata* Pers. från Borgholm. (Föredragsreferat.) — Ibidem.
- 1896 *Fontinalis antipyretica* L β *monensis* Cardot et Simmons nova var. Ibidem.
- » Några bidrag till Färöarnes flora, I. — Ibidem. (På tyska i Bot. Centralbl., 68.)
- 1897 Några bidrag till Färöarnes flora, II. Ibidem.
- » Zur Kenntniss der Meeresalgen-Flora der Färöer. — Hedwigia, 36.
- 1898 Algologiska Notiser, I, II, III. — Bot. Not.
- » Om *Alchemilla faeroensis* (Lange) Buser och dess arträtt. Ibidem. (På tyska i Bot. Centralbl., 75.)
- 1903 Preliminary report on the botanical work of the second norwegian polar expedition 1898—1902. — Nyt Mag. f. Naturvidensk., 41.
- » Uebersicht über die botanischen Arbeiten der Expedition und deren Resultat. — SVERDRUP: Neues Land. Leipzig. (Även i den engelska uppl. och på franska.)
- 1904 Notes on some rare or dubious Danish Greenland plants. — Medd. om Grönland, 26.

- 1904 De ökologiska enheterna i den färöiska hafsalgvegetationen samt Den färöiska hafsalgfloras släktskapsförhållanden. (I M. P. PORSILD og H. G. SIMMONS: Om Færøernes Havalgvegetation og dens Oprindelse. En Kritik.) — Bot. Not.
- 1905 Ytterligare om Färöarnes hafsalgvegetation och om hafsalgernas spridning. — Bot. Not.
- » Remarks about the relations of the floras of the Northern Atlantic, the Polar Sea, and the Northern Pacific. — Beihefte z. Bot. Centralbl., 19, Abt. 2.
- 1906 The Vascular Plants in the Flora of Ellesmereland. — Rep. of the Sec. Norw. Arct. Exp. in the Fram 1898—1902, 2. Kristiania.
- 1907 Ueber einige lappländische Phanerogamen. — Arkiv f. Bot., 6.
- » Några bidrag till Lule Lappmarks flora. — Bot. Not.
- » Ueber Verbreitungs- und Standortsangaben. — Engler's Bot. Jahrb. 40.
- 1908 Antwort auf J. WITASEKS Erwiderng. — Bot. Not.
- » Några ord med anledning af L. M. NEUMANS angrepp. — Ibidem.
- » Några ord om de svenska fyndorterna för *Beta maritima* L. — Svensk Bot. Tidskr., 2.
- » *Beta maritima* L. på de skånska fyndorterna. — Ibidem.
- 1909 A revised list of the Flowering Plants and Ferns of Northwestern Greenland, with some short notes about the affinities of the flora. — Rep. of the Sec. Norw. Arct. Exp. in the Fram 1898—1902, 16. Kristiania.
- » Stray Contributions to the Botany of North Devon and some other islands, visited in 1900—1902, and an Alphabetical Index. — Ibidem, 19.
- 1910 Om hemerofila växter. — Bot. Not.
- » Floran och vegetationen i Kiruna, en växtgeografisk studie med särskild hänsyn till kulturens inflytande. (Vetenskapliga och praktiska undersökningar anordnade af Luossavaara-Kiirunavaara A. B.) — Lund.
- 1912 Die Flora und Vegetation von Kiruna im schwedischen Lappland, eine pflanzengeographische Untersuchung mit besonderer Rücksicht auf den Einfluss der Kultur. — Engler's Bot. Jahrb., 48.
- 1913 A survey of the Phytogeography of the Arctic American Archipelago, with some notes about its exploration. — Lunds Univ. Årsskrift. N.F. Avd. 2. Bd 9.
- 1915 Den arktisk-amerikanska och grönländska floras historia. (Föredragsreferat.) — Svensk Bot. Tidskrift, 8.
- 1916 Våra vanligaste vilda växter och de växtsambällen vari de ingå. — Lund.
- 1921 Föredrag hållet vid kursavslutning vid Ultuna Lantbruksinstitut 20 okt. 1919. (Innehåller huvudsakligen ett ref. av HERIBERT-NILSSONS genetiska *Salix*-undersökningar.) — Redogörelse f. verksamh. v. Ultuna Lantbruksinst. etc. 1920.
- 1927 Några erfarenheter angående odlingen av perenna växter. — Trädgårdens Kalender. — Helsingborg.
- 1928 Namnförbistringen i växtkatalogerna. — Ibidem.
- » De i Sverige funna arterna av *Ambrosia* L. — Svensk Bot. Tidskrift, 22.
- 1929 Vad vi odla och äta. Matnyttiga växter och deras förändring i odlingen. — Stockholm.
- » Allmän botanik. Ingår i: Kunskap, universitet för alla. — Stockholm.
- 1930 Till kännedomen om invandringen av *Beta maritima* L. vid Sveriges västkust. — Svensk Bot. Tidskrift, 24.

- 1931 Botanik, en lärobok för lantbruks- och lantmannaskolor. — Stockholm.
 1933 Några skånska växtlokaler. — Bot. Not.
 » Våra vanligaste vilda växter. 2:a tillökade och genomsedda uppl. — Lund.
 1934 Sentida invandrare i den svenska fjällfloran. — Till Fjälls, 6.
 1935 Gagnväxter, särskilt utländska. Deras förekomst, egenskaper och användning av B. JÖNSSON. Andra uppl. omarbetad av HERMAN G. SIMMONS. — Lund.

II. Övriga skrifter.

- 1898 Der »neue» Tauschmodus nach Wert der Species. — Allgem. Bot. Zeitschr. f. System., Floristik, Pflanzengeographie etc., 4. Karlsruhe.
 » Noch einmal über Tausch nach Wert. — Ibidem.
 1903 Zusammenfassung der meteorologischen Beobachtungen. — SVERDRUP: Neues Land. S. 511—530. Leipzig.
 1905 Har en landbrygga öfver Nordatlanten funnits i postglacial tid? — Ymer, 25.
 » Eskimåernas forna och nutida utbredning samt deras vandringsvägar. — Ibidem.
 1911 BENGT JÖNSSON 1849—1911. Några minnesord. — Bot. Not.
 1913 Nordostpassagen. — Gleerupska Biblioteket, Geografien. Lund.
 1920 KNUD RASMUSSENS andra Thuleexpedition till det nordligaste Grönland och dess viktigaste resultat. — Ymer, 40.
 » (NEANDER, H., RAMBERG, L., SIMMONS, H. G. m.fl.) Uarda eller sfinxens spådom. Egyptiskt ökenspel i tre akter. Fri tolkning av en från British Museum stulen papyrus — Lund MCMXX.
 1923 De »blonda» eskimåerna. — Ymer, 43.
 1931 OTTO R. HOLMBERG. *¹/₂, †²⁹/₁₂ 1930. — Svensk Bot. Tidskrift, 25.
 1933 Hur Uarda kom till. — Lundensia, Årsskrift för Föreningen Lundensare i Stockholm, 8.
 1934 Till hembygden. — Skånegillet i Stockholm. Årsskrift.
 1935 Några minnen från lundensisk-köpenhamnsk studentsamvaro på 1890-talet. — Lundensia, 10.
 1938 Några personliga minnen från samvaro och samarbete med OTTO NORDSTEDT. — Bot. Not.
 1939 När de vita mössorna kommo på natten till första maj. — Lundensia, 14.
 1940 AXEL HJALMAR LINDQVIST. — Skånegillet i Stockholm. Årsskrift.
 1941 CARL EFVERGREN. — Ibidem.
 » En nattlig vandring från Lund till Kristianstad. — Ibidem.
 — Årsberättelser från Skånegillet. I årsskriften. 1936—1939.
 — Diverse anmälningar och recensioner.
-

Smärre uppsatser och meddelanden.

“Pollenanalys“ före Linné.

I Köpingspostens julnummer 1943 skrev museiföreståndaren K. J. ÖSTERBERG i Köping en lång artikel om NILS MATTHSON KIÖPING. Uppsatsen är mest ett referat av: »Een kort Beskriffning Uppå een Reesa som genom Asia, Africa och många andra Hedniska Konungarijken sampt öjar, Medh Flijt förrättat aff NILS MATSON KIÖPING, Kongl. May:tz för detta Skeps Lieutenant. Tryckt på Wisingsborgh, aff Hans Höggrefl: Rådhes Ricks drotzens egen Booktryckiare Thersammestådes Johann Kanhel 1667.» Författaren var då redan död sedan någon tid. Han var född i Köping 1630, samma år som sin klasskamrat i Västerås gymnasium, den senare så berömde OLOF RUDBECK d.ä. Denne uppger i en av sina dissertationer på 1660-talet, att jorden mekaniskt kan så disponeras, att hon framföder en ört utan tillhjälp av något frö. Och på samma ståndpunkt stod ännu 1686 hans son OLOF RUDBECK d.y. i en dissertation, där han talar om en uralstring ur död materia, enligt vad STEN LINDROTH påpekat i *Lychnos* 1939 sid. 177 och 178. Så mycket märkligare är därför följande passus i MATTHSON KIÖPINGs resebeskrivning:

»Banda är en liten Ö, vid pass 5 eller 6 mil uti runden, hvilken rosas öfver alla öjar på jordene, ty der vexer tilträckeliga Muscater för hela världen. — — —

Dessa trän hafva en underlig natur, så att et af dem är som man kö n eller h a n, och bär långa nötter, hvilka hafva ingen smak, utan äro likasom en ville bita på et stycke talg. Af detta trädet hafva alle, fast de stå en mil derifrån, deras s ä d e. — Samma trän planteras ej af någon människja, utan de komma til af et slags fåglar, som kallas Eme eller Cassaveros, de der svälja ned Muscaten, just som de falla af träna, och sleppa dem genast genom bakåndan ut igen, hvaraf et nytt trä straxt vexer.» Citerat efter ÖSTERBERG, som tillägger: »Ej annat än förf. kan se, vittnar ovanstående om, att NILS MATTHSON KIÖPING långt före VAILLANT (d. 1722) och LINNÉ (d. 1778) anat förekomsten av kö n inom växtriket» — — —.

Det förefaller mig som om vi här dunkelt kunna skönja en av de vägar, varigenom urgammal östasiatisk iakttagelseförmåga och naturkunskap trängt till Europa genom holländarnas kolonisation. Linien går kanske över JAN SWAMMERDAM och BOERHAAVE till LINNÉ.

Västerås 30 mars 1944.

SVEN ELVIUS.

Skånsk fyndort för *Myrtillus nigra* f. *leucocarpa*.

I Svensk Botanisk Tidskrift ha vid upprepade tillfällen — 1908 (p. [118]), 1909 (p. [18], [70], [177]), 1910 (p. [91]), 1912 (p. 96), 1917 (p. 251), 1922 (p. 248), 1925 (p. 400) — meddelats uppgifter om förekomsten av s.k. vita blåbär (*Myrtillus nigra* Gilib. f. *leucocarpa* Dum.) i vårt land. Även Botaniska Notiser omnämner flerstädes — i årgångarna 1857 (p. 22), 1885 (p. 195), 1893 (p. 85), 1932 (p. 98) och 1933 (p. 99) — denna efter allt att döma ganska sällsynta, avvikande form. De kända fyndplatserna hänföra sig till följande landskap: Ångermanland, Medelpad, Värmland, Uppland, Södermanland, Västergötland, Östergötland, Småland och Öland. Till dessa enligt anförda litteraturuppgifter bekanta fyndorter för vita blåbär kan jag foga ännu en, Skåne å Linderödsåsen och, närmare bestämt, Äsphults socken av Kristianstads län, där jag i början av 1890-talet upptäckte ifrågavarande anmärkningsvärda form. Växtplatsen var å Norra Pårups mark i socknens västra del, ej långt från gränsen mot Sjörup. Där växte då i ett större bestånd av normal *Myrtillus nigra* helt nära varandra ett par tre buskar, vilka samtliga buro vita frukter. Fem år senare, då jag åter uppsökte platsen, hade individantalet reducerats till ett enda, och vid besök på 1900-talet befanns även denna sista relik försvunnen, uppenbarligen till följd av intensiv betning, som förekommit å det inhägnade, förhållandevis begränsade område, där formen i fråga uppträdde. Växtplatsen utgjordes av ljungbevuxen fäladsmark med glest stående, höga björkar.

Frukterna hos den anmärkta formen saknade, så vitt jag kunde finna, varje antydning till röd- eller blåfärgning. Färgen var konstant mjölkvit. I litteraturen föreligga emellertid uppgifter, enligt vilka hos f. *leucocarpa* en svag rödfärgning någon gång kan förekomma, så att frukterna synas blekt skära, stundom med enstaka, något mörkare röda punkter, fläckar eller strimmor, ävensom att frukterna kunna visa en svagt grönaktig, glasliknande nyans. Detta var som nämnt icke fallet med frukterna hos de i Äsphult funna individen.

Frukternas smak befanns avgjort olika den hos den normala formens bär. Den var påfallande söt, men på samma gång något fadd och nästan helt utan den adstringens, som tillkommer vanliga blåbär.

Anmärkningsvärt var även, att bladens klorofyllfärg var blekare än hos normala blåbärsstånd, ett förhållande, vilket likaledes i flera fall påpekats i litteraturuppgifterna för andra fyndplatser för vita blåbär.

Flororna över Skåne ha ingenting att meddela rörande förekomsten av *Myrtillus nigra* f. *leucocarpa*, och Lunds Botaniska Institutions herbarium äger ej heller några exemplar av denna form från skånsk lokal. Det enda herbarieexemplar av formen i fråga, som över huvud där förvaras, härrör från Småland, »Kalmar i Bergaskogen, 4 Augusti 1898. ERNST HALLING». En närmare undersökning av de torkade frukterna har visat, att de i sistnämnda fall icke voro helt fria från färgämne.

OTTO GERTZ.

Bryum Blindii Br. & Sch. funnen i Skåne.

Bland några mossor från Skåne, som jag i och för bestämning mottagit av överste ALLAN UGGLA, Stockholm, hade jag nöjet kunna identifiera den för landskapet nya, ur olika synpunkter mycket intressanta, alpina blad-mossan *Bryum Blindii* Br. & Sch. Den var insamlad den 25 juni 1943 på den i Ivösjön liggande ön Ivö. Där anträffades den på stranden av en liten sjö eller vattensamling, som bildats i botten av kaolinbrottet, vilket är beläget på öns nordspets. På västra stranden av denna vattensamling växte massor av marchantiaceen *Preissia quadrata* (Scop.) N. Här växte *Bryum Blindii* på den starkt kalkhaltiga jorden samman med bållevermossan *Riccardia pinguis* (L.) Gray samt bladmossorna *Anisothecium varium* (Hedw.) Mitt. och *Barbula fallax* Hedw., de båda senare fertila. *Bryum Blindii* hade dels väl bevarade fjolårsfrukter, vilka för tydligen rätt länge sedan kastat locken, dels något mer än halvmogna frukter, som torde få anses vara årsfrukter.

I denna tidskrift av år 1940 (s. 274—278) har jag gjort en liten studie av denna arts egendomliga uppträdande på strölokaler i låglandet långt utanför dess egentliga utbredningsområde. *Bryum Blindii* har i Europa dels ett stort utbredningsområde i Alperna, dels ett helt litet i Dovrefjällen i Norge. Utanför dessa områden var den känd från en lokal nära Dorpat i Estland, en vid Riga-bukten i Lettland samt en lokal på Ölands nordspets. Härtill kunde jag foga trenne nya lokaler i landskapen Gotland, Småland och Västergötland respektive. En analys av lokalerna, som i två fall utgjordes av sänkta eller urtappade sjöar, ledde mig till den slutsatsen, att åtskilligt talade för att en spridning genom fåglar, närmast då flyttfåglar, ägt rum. Beskaffenheten av denna sista, genom människans ingripande uppkomna lokal synes mig i varje fall ej motsäga ett sådant antagande.

HERMAN PERSSON.

Några jämtländska växtfynd.

Lysimachia vulgaris, videört påträffades vid en botanisk utflykt den 5. 9. 1943 till Indalsälvens norra strandområde i Lits socken, Jämtlands län. »Från Jämtland är videörten förut känd endast från Strånäset i Stugun och Krångede i Ragunda, men ej sedd i senare tid», säger TH. LANGE i brev den 14. 10. 1943. Växtlokalen, som utgöres av en solig och något sandig strandkant, är alltså den enda kända inom länet, där videört för närvarande förekommer.

Lythrum salicaria, fanns en vecka senare några hundra meter NO från fyndplatsen för videört. Fackelrosens hittills kända västligaste växtlokal i Jämtland är enligt TH. LANGE Gesundsjöns strand nära Ragundagränsen, vilket är omkring 5 mil öster om den nya fyndplatsen.

Bye, L i t den 27 april 1944.

P. N. JONSSON.