

No. ....







Digitized by the Internet Archive  
in 2010 with funding from  
Boston Public Library





7/10

ALLE RECHTE VORBEHALTEN.

\*QK 1

, I 7

1905.2

BOSTON PUBLIC LIBRARY

# Einleitung.

---

Das vorliegende Buch enthält den Wortlaut der wissenschaftlichen Vorträge, welche anlässlich des internationalen botanischen Kongresses in Wien (Juni 1905) gehalten wurden. Die Vorträge sind hier in jener Sprache wiedergegeben, in welcher sie gehalten wurden. Die Berichterstattung über den äußeren Verlauf des Kongresses, über die mit demselben verbunden gewesenen Veranstaltungen und insbesondere über den Verlauf und die Ergebnisse der Nomenklaturverhandlungen erfolgt in einer zweiten Veröffentlichung, welche unter dem Titel „Verhandlungen des internationalen botanischen Kongresses in Wien 1905. — Actes du Congrès international de Botanique tenu à Vienne (Autriche) 1905“ in kürzester Zeit im gleichen Verlage erscheinen wird.

Wien und Leiden, im Januar 1906.

**J. P. Lotsy.**



# Inhalt.

	Seite
<b>Adamović, L.</b> , Beitrag zur Kenntnis der pflanzengeographischen Stellung und Gliederung der Balkanhalbinsel . . . . .	400—415
<b>Andersson, G.</b> , Die Entwicklungsgeschichte der skandinavischen Flora. (Mit 30 Textabbildungen) . . . . .	45—97
<b>Arthur, J. C.</b> , Eine auf die Struktur und Entwicklungsgeschichte begründete Klassifikation der Uredineen . . . . .	331—348
<b>Briquet, J.</b> , Le développement des flores dans les Alpes occidentales, avec aperçu sur les Alpes en général. (Avec 8 figures dans le texte)	130—173
<b>Drude, O.</b> , Die Methode der speziellen pflanzengeographischen Kartographie	427—433
— — Entwicklung der Flora des mitteldeutschen Gebirgs- und Hügellandes	117—130
<b>Engler, A.</b> , Grundzüge der Entwicklung der Flora Europas seit der Tertiärzeit	25—44
<b>Goebel, K.</b> , Allgemeine Regenerationsprobleme . . . . .	223—241
<b>Hochreutiner, P. B. G.</b> , Un institut botanique sous les tropiques . . . . .	313—323
<b>Hueppe, F.</b> , Über Assimilation der Kohlensäure durch chlorophyllfreie Organismen . . . . .	192—215
<b>Istvánffi, Gy. de</b> , Sur le développement du Botrytis cinerea . . . . .	349—353
<b>Kassowitz, M.</b> , Die Kohlensäureassimilation vom Standpunkt des Metabolismus	216—222
<b>Lopriore, G.</b> , Regeneration von Wurzeln und Stämmen infolge traumatischer Einwirkungen. (Mit Tafel I u. II) . . . . .	242—278
— — Über die Vielkernigkeit der Pollenkörner und Pollenschläuche von <i>Aracaria Bidwilli</i> Hook. (Mit Tafel III) . . . . .	416—426
<b>Lotsy, J. P.</b> , Über den Einfluß der Cytologie auf die Systematik . . . . .	297—312
<b>Mannagetta, G. Rr. Beck v.</b> , Über die Bedeutung der Karstflora in der Entwicklung der Flora der Ostalpen . . . . .	174—178
<b>Molisch, H.</b> , Zur Lehre von der Kohlensäureassimilation im Chlorophyllkorn	179—191
<b>Palacký, J.</b> , Zur Genesis der afrikanischen Flora . . . . .	369—376
<b>Penck, A.</b> , Die Entwicklung Europas seit der Tertiärzeit. (Mit einer Karte)	12—24
<b>Petkoff, St.</b> , Sur la flore algologique d'eau douce de Bulgarie. (Avec 1 figure dans le texte) . . . . .	354—369

VI

	Seite
<b>Reinke, J.</b> , Hypothesen, Voraussetzungen, Probleme in der Biologie . . .	1—11
<b>Schindler, F.</b> , Über regulatorische Vorgänge im Pflanzenkörper in ihrer Bedeutung für die Pflanzenzüchtung . . . . .	377—381
<b>Scott, D. H.</b> , The Fern-like seed-plants of the carboniferous flora. (With 17 fig.) . . . . .	279—296
<b>Tanfiljew, G. J.</b> , Die südrussischen Steppen. (Mit 2 Textabbildungen) . .	381—388
<b>Tschermak, E.</b> , Über Bildung neuer Formen durch Kreuzung . . . . .	323—330
<b>Weher, C. A.</b> , Die Geschichte der Pflanzenwelt des norddeutschen Tief- landes seit der Tertiärzeit . . . . .	98—116
<b>Wille, N.</b> , Über die Schübelerschen Anschauungen in betreff der Verände- rungen der Pflanzen in nördlichen Breiten . . . . .	389—400

## I.

# Hypothesen, Voraussetzungen, Probleme in der Biologie.

Von **J. Reinke** (Kiel).

(Vortrag, gehalten in der feierlichen Eröffnungssitzung des Kongresses am 12. Juni 1905.)

Wir Naturforscher dürsten nach Tatsachen, nach immer neuen Tatsachen. Wir sammeln sie, wo wir sie finden. Wir suchen sie durch sorgsame Beobachtung im einzelnen festzustellen und auszusondern aus dem Chaos der auf uns einstürmenden Erscheinungen. Liebe zur Wissenschaft, unbezwingliche Sehnsucht nach Wahrheit sind die Triebfedern, Erfahrungen über das Wesen der Dinge zu machen. Im Gewinn solcher Erfahrungen verzehren wir die Kräfte unseres Lebens; unser Lohn besteht in der andächtigen Freude, mit der wir vor jeder uns gelungenen Enthüllung einer Tatsache stehen.

Wie wir die Tatsachen lieben und preisen, so hassen und verfolgen wir die Hypothesen. Unablässig ringen wir danach, uns von diesen unheimlichen Gästen zu befreien, sie zum Tempel der Wissenschaft hinauszukehren. Aber alle Anstrengung ist vergebens. Die Beseitigung der Hypothesen gelingt uns nicht. Die Hypothese ist eine Hydra; schlagen wir einer den Kopf ab, so sprossen zahlreiche neue Köpfe hervor, und unsere Stellung im Kampfe wird ungünstiger als zuvor.

Sollen wir unter solchen Umständen verzagen, am Erfolge der Wissenschaft verzweifeln? Mit nichten! Die Erfolge sind da, sind unbestreitbar, und von Herzen wollen wir uns ihrer freuen. Doch was ist zu tun? Wir sollen uns friedlich mit den Hypothesen auseinandersetzen, da ihre Ausrottung ein Ding der Unmöglichkeit ist. Nur darf solch ein Friede kein fauler sein. Ich will damit sagen: wenn wir die Hypothesen neben den Tatsachen im Inventar der Wissenschaft zulassen, so sollen wir genau wissen und angeben können, was tatsächliches Wissen und was Hypothese ist.

Zur Lösung dieser Aufgabe bietet sich uns eine hilfreiche Hand. Die derbere, solide, gleichsam in Reiterstiefeln einherschreitende Naturforschung besitzt eine holde, aus Morgenröte gewobene Schwester, die Naturphilosophie. Beide haben einander längere Zeit verächtlich den Rücken zugekehrt; doch heute ist dies Schmallen über-

wunden. Unbewußt haben sie sich nach und nach einander genähert und schließlich die Hände ineinander gelegt. Man hat erkannt: nur wenn beide vereint in gegenseitiger Achtung am Tempel der Wissenschaft als Priesterinnen dienen, können sie für den Fortschritt der Menschheit Erschließliches wirken. Darauf kommt es an.

Wie die Forschung Pfliegerin des tatsächlichen Wissens, ist die Naturphilosophie recht eigentlich Hüterin der Hypothesen. Aber will sie dauernd mit der Forschung in Freundschaft zusammenarbeiten, so muß sie die von jener ermittelten Tatsachen berücksichtigen und mit unerbittlicher Strenge darüber wachen, daß alle solche Hypothesen als Unkraut beseitigt werden, die mit sicher gestellten Tatsachen in Widerspruch stehen. Durch Duldung, ja Züchtung von Hypothesen, die ohne die feste Grundlage von Tatsachen himmeln flogen, hat sich einst die Naturphilosophie um allen Kredit gebracht.

So haben wir also zwischen guten und schlechten Hypothesen zu scheiden, und nur von den guten soll ferner die Rede sein; es sind solche, die die Naturforschung sich gefallen lassen darf, weil sie im Einklang mit ihren Tatsachen stehen.

Durch die feste Grundlage, die fortan die Forschung der Philosophie gewährt, bewahrt sie diese vor Irrungen und Ausschreitungen. Dafür erzeigt die Philosophie der Forschung sich nützlich, indem sie letztere durch neue Hypothesen zu immer neuen Beobachtungen herausfordert. Sagt doch schon der Philosoph von Sanssouci, der in seinen Bemerkungen gewöhnlich den Nagel auf den Kopf trifft, in einem am 18. August 1761 an den Marquis D'ARGENS gerichteten Briefe: „Die spekulative Philosophie taugt nur dazu, unsere Neugierde zu nähren.“ Ja, eine solche Neugierde im edelsten Sinne des Wortes ist die wahre Triebfeder der Naturforschung.

Man könnte fast sagen: in der Hypothese berührt sich die Wissenschaft mit der Kunst. Denn das Wesen der Hypothese ist Dichtung. Dichtung ist keineswegs Verneinung der Wahrheit, im Gegenteil: jede Dichtung birgt einen Kern von Wahrheit, der nur umwoben wird vom Zauber der Phantasie, der Kunst; sie kann nicht nur, sie soll Wahrheit enthalten. Insofern der Naturforscher auch Hypothesen aufstellt, ist er Dichter, und wer nicht alle Hypothesen zurückweist, nimmt ein gutes Stück Dichtung in seine Naturschauung auf.

Mit HEINRICH HERTZ<sup>1)</sup> erblicke ich das Ziel der Naturwissenschaft darin, geistige Nachbilder der Naturvorgänge und ihrer Beziehungen zueinander zu gewinnen. Ich habe an anderer Stelle mich so ausgedrückt, daß die von uns ermittelten einzelnen Tatsachen Mosaiksteinen gleichen, die wir durch einen Kitt von Hypothesen unter Zuhilfenahme der Phantasie zu einem Bilde zu vereinigen suchen; unablässig müsse unser Bemühen dahin gehen, die Fugen zwischen den Mosaiksteinen so schmal wie möglich zu machen. Der ausgezeichnete Mathematiker POINCARÉ gibt in seinem Buche „La science et l'hypothèse“ (Deutsche Ausgabe, S. 143) dem gleichen Gedanken folgenden Ausdruck: „Man stellt die Wissenschaft aus Tatsachen her, wie man ein Haus aus Steinen baut; aber eine Anhäufung von Tatsachen ist so wenig eine Wissenschaft, wie ein Steinhaufen ein Haus ist.“

1) Die große Bedeutung von HERTZ' Mechanik auch für die Biologie habe ich dargelegt in meinem Aufsatz: Mechanik und Biologie, Deutsche Rundschau, Jahrg. 28 (1901), Heft 3.

Hypothesen sind hier das Band, durch das Steine und Balken zu einem Hause, Mosaikstückchen zu einem Bilde vereinigt werden. Diese Hypothesen sind vom Verstande ersonnene und erschlossene Ergänzungen des Tatsachenmaterials. Wir haben uns nur davor zu hüten, die Hypothesen mit den Tatsachen zu verwechseln oder dogmatisch den Tatsachen gleich zu setzen: das würde zu Illusionen führen, die der Wissenschaft nicht zur Ehre gereichen.

Ein paar Beispiele mögen das Gesagte erläutern. Die denkende Verknüpfung der Erscheinungen des Lichts, der strahlenden Wärme, der Elektrizität hat zur Ergänzungshypothese des Äthers geführt. Die Vereinigung der chemischen Tatsachen zu einem Gesamtbilde führte zu den Ergänzungshypothesen der Atome, der Moleküle, der stereochemischen Molekularstruktur, der Atom- und Molekulargewichte usw. Wer wollte es wagen, diese geistigen Ergänzungen, in der wir eine ganze Welt von Beziehungen zu faßlichem Ausdruck bringen, aus dem wissenschaftlichen Bilde der Gegenwart zu streichen? Und doch sind alle jene Begriffe nicht Tatsachen, sondern provisorische Urteile. Es ist unerlaubt, den Äther und die Moleküle den Tatsachen zuzurechnen. Wir dürfen nur sagen: es sieht so aus, die Tatsachen laufen so ab, als ob die Verbindungen sich in Molekülen sonderten, als ob Atome und ein Äther da wären.

Je größer die Tragweite einer solchen Hypothese, um so höher ihr wissenschaftlicher Wert. Der Äther, die Moleküle, die Atome sind dadurch zu Voraussetzungen der Forschung geworden und haben als solche einen hohen (wenn auch lediglich provisorischen) Wert für den Fortschritt der Wissenschaft gewonnen. Niemand wird sie mit willkürlichen, aus der Luft gegriffenen Fiktionen verwechseln. Letztere wären als unzulässig durchaus zu verwerfen: sie führen zu schädlichen Vorurteilen, wie die zulässigen Ergänzungshypothesen nützliche Voraussetzungen der Forschung sein können, in dieser Hinsicht den Axiomen sich nähernd. Die Axiome sind im Grunde auch nur hypothetische Voraussetzungen, an deren Richtigkeit niemand zweifelt. Eine solche Voraussetzung ist z. B. die unerschütterliche Überzeugung von der Beständigkeit der physikalisch-chemischen Gesetze. Wir zweifeln nicht daran, daß jene Gesetze vor Milliarden von Jahren die gleichen waren, wie heute, und daß sie in alle Zukunft unverändert bestehen werden; die Erfahrung reicht aber nicht aus, diese Überzeugung zu bekräftigen.

Doch es wird Zeit, daß wir unsere Beispiele der Biologie entlehnen, der uns näherliegenden Wissenschaft von den Pflanzen und Tieren.

Ich möchte mir erlauben, das Wesen der biologischen Vorgänge zunächst an einem Modell zu erörtern, das uns lauter Tatsachen vor Augen stellt in einfachster und durchsichtigster Form, so daß wir der Ergänzung durch Hypothesen gar nicht bedürfen: es ist das eine Partie Billard. Vielleicht könnte man so weit gehen, zu sagen, die Partie Billard sei selbst ein biologischer Vorgang, da sie sich ohne Mitwirkung eines lebendigen Menschen gar nicht vorstellen läßt. Man denke sich einen Automaten, einen mechanischen Apparat, der auf dem Billard die Bälle hin und her wirft: nie wird er eine Partie zustande bringen. Ich wenigstens halte dies für so undenkbar, so unmöglich, wie das Perpetuum mobile.

Betrachten wir das Billardspiel etwas genauer. Gegeben ist uns ein Mechanismus, der sich zusammensetzt aus den auf ebener Tafel ruhenden Kugeln und einer Betriebskraft, die als potentielle Energie in den Muskeln des Spielers ruht. Diese Muskeln sind Akkumulatoren und zugleich Transformatoren von Energie, was beides zum Wesen einer Maschinenleistung gehört. Unwillkürlich denken wir an ein Automobil, das durch einen Akkumulator elektrischer Energie betrieben wird, die sich fortwährend in die mechanische Energie des bewegten Fahrzeuges umsetzt.

Zu Beginn des Spiels liegen die Kugeln in einer Anfangskonfiguration. Dann wird durch den Stoß ein Teil der gespeicherten Muskelenergie in mechanische Energie verwandelt, die den Kugeln eine Bewegung erteilt, die durch die Reibung am Tuch in Wärme übergeht; ist die ganze durch den Stoß auf die Kugeln übertragene Energiemenge zu Wärme geworden, so liegen die Kugeln wieder still, die Endkonfiguration einer Phase ist erreicht. Durch Wiederholung solcher Phasen wird das Spiel zu Ende geführt.

Die Dynamik des ganzen Vorganges liegt klar vor Augen. Die Analyse einer einzigen Phase genügt, um sie aufzuzeigen, etwa der letzten Phase einer Partie. Das Endergebnis hängt ab von drei bemerkenswerten Kausalbeziehungen. Erstens von der Anfangslage der Kugeln; zweitens von der Energie des Stoßes, die nach dem ersten Hauptsatz der Energetik quantitativ gleich ist der dafür verbrauchten Muskelenergie und der durch die Reibung der Kugeln erzeugten Wärme. Die dritte Kausalbeziehung ist zugleich eine Finalbeziehung; es ist die der angestoßenen Kugel erteilte Richtung, die äußerst genau bestimmt sein muß, damit das Ende der Partie erreicht wird. Während die im Stoß den Kugeln mitgeteilte Energiemenge auch von einem Automaten geliefert werden könnte, ist ein die Stelle des Spielers vertretender genau zielender Automat unvorstellbar. In der zielenden Tätigkeit des Spielers tritt ein spezifisches Lebensprinzip zum Mechanismus des Spiels hinzu, ohne welches die Durchführung einer Billardpartie undenkbar wäre.

Nicht unähnlich ist der Gang der Lebenserscheinungen bei Pflanzen und Tieren. Das Leben beruht auf Bewegungen, die an einem Mechanismus, einer Maschine, dem Tier- oder Pflanzenkörper ablaufen. Pflanzen und Tiere sind, wie alle von Menschen gefertigte Maschinen, Transformatoren und Akkumulatoren von Energie. Wie in den Maschinen sind auch in Tieren und Pflanzen die einzelnen Teile und die von diesen abhängigen Phasen des ganzen Lebensprozesses final genau aufeinander abgestimmt; sie würden sonst die so komplizierte Lebensbewegung nicht durchführen können. Darauf möge etwas näher eingegangen werden.

Die grünen Blätter der Pflanzen sind Transformatoren des ihnen zustrahlenden Sonnenlichts, also einer besonderen Energieform, in chemische Energie, die im Innern der Pflanze gespeichert wird. Gewisse Organe der Pflanze, die man sonst auch Reservestoffbehälter nennt, wie die Knollen und Samenkörner, können als Akkumulatoren chemischer Energie angesehen werden. Solche Organe sind es besonders, die den Tieren und dem Menschen zu ihrer Ernährung dienen. Wir erwachsenen Menschen können von solcher Pflanzenkost leben; sie bedeutet für uns nichts weiter als die Zuführung chemischer Energie, die im Innern unserer Gewebe wieder in

mechanische Energie umgewandelt wird, um die Lebensbewegungen unserer Zellen zu unterhalten, wie die Bewegung einer Lokomotive durch Verzehrerung der Steinkohle unterhalten wird, die gleichfalls gespeicherte chemische Energie ist.

Doch die Pflanzen arbeiten in der angedeuteten Weise nicht bloß für das Wohlergehen der Tiere, sondern die Pflanzenzellen selbst müssen einen Teil der von ihnen durch Umwandlung von Sonnenenergie erworbenen chemischen Energie durch Atmung verzehren, um die Betriebskraft zur Unterhaltung der eigenen Lebensbewegungen zu haben. Auch sonst finden wir im Innern der Pflanze eine unausgesetzte Umbildung von Energie. Wo immer z. B. ein Stärkekorn abgelagert wird, ist es ein Vorgang der Akkumulation von Energie; wird dies Stärkekorn später wieder in Zucker verwandelt und dieser in der Atmung verbrannt, so ist das eine weitere Transformation von Energie. Kurz, eine Fülle energetischer und zugleich maschineller Prozesse tritt uns im Pflanzenleben entgegen, deren Reihe immer damit endet, daß Stoffe mit einem Minimum von Energieinhalt, wie Kohlensäure und Wasser, entstehen und die chemische Energie schließlich in Wärme übergeht, wie die mechanische Energie der bewegten Billardkugeln.

Doch die energetische Betrachtung des Stoffwechsels, wobei die verbrennlichen Kohlenstoffverbindungen des Organismus lediglich als Arbeitsstoffe zur Geltung kommen, ist eine einseitige. Ein Teil jener Verbindungen findet auch als Baumaterial Verwendung, überall dort, wo Keime von Tieren und Pflanzen sich entwickeln, wo Wachstum irgendwelcher Art vorkommt, was ja bei Pflanzen nur ausnahmsweise zu völligem Stillstande gelangt. In jenen Vorgängen der Entwicklung und Fortpflanzung treten uns ganz neue Erscheinungen entgegen.

Während der Stoffwechsel es gestattet, die Tiere und Pflanzen als Maschinen zu betrachten, versagt dieser Gesichtspunkt gegenüber der Fortpflanzung und Entwicklung. Der einfachste Fortpflanzungsprozeß ist die Teilung einer Zelle in zwei Tochterzellen. Die Zelle ist hinsichtlich ihres Stoffwechsels eine Maschine; doch eine komplizierte Maschine, die sich durch Teilung verdoppelt, gibt es nicht. Wenn ein Apfelbaum eine mikroskopische Keimzelle absondert und diese zu einem neuen Apfelbaum sich entwickelt, so ist das kein maschineller Prozeß; eine Maschine, die das vermöchte, ist undenkbar. Darum sind die Pflanzen und Tiere zugleich Maschinen und Nichtmaschinen; das letztere rechtfertigt den Begriff des Organismus, der in Wesen und Eigenschaften weit über die Maschinen hinausragt und eine besondere Gattung von Geschehenseinheiten darstellt.

Hier ist der Punkt, wo die Hypothese mit ihren Ergänzungen des Naturbildes einsetzt. Indem sie von der Voraussetzung ausgeht, daß das mechanische Geschehen, wie es die Welt des anorganischen ausmacht, das einfachere sei, glaubt sie hypothetisch auch die Vorgänge der Fortpflanzung und der Entwicklung auf ein mechanisches Geschehen zurückführen zu sollen, das wir in seinen Einzelheiten nur noch nicht hinreichend durchschauen. Durch solche Hypothese wird das Leben als ein Spezialfall dem anorganischen Geschehen einzureihen versucht.

Man hat dies die Maschinentheorie des Lebens genannt. Eine solche Theorie verknüpft durch mehr oder minder gut begründete Ergänzungshypothesen eine größere

Reihe von Tatsachen zu einem abgerundeten Gedankenbilde. Doch die solcher wissenschaftlichen Theorie zugrunde liegenden Voraussetzungen sind einseitig. Darum kann es nicht wundernehmen, daß auch eine entgegengesetzte Theorie der Lebenserscheinungen sich geltend macht, die man als Vitalismus zu bezeichnen pflegt.

Die Maschinentheorie der Organismen, oder, wie auch seit KANT gesagt wird, der Mechanismus, wird von manchen in einen ausschließenden Gegensatz zum Vitalismus gebracht; das ist zurückzuweisen. Man verlangt häufig eine Wahl zwischen verschiedenen Meinungen, deren eine nur richtig sein könne. Und doch ist die andere Meinung keineswegs falsch; unrichtig ist nur jenes Verlangen. Jede der beiden Meinungen beleuchtet nur eine Seite der Sache, sie ist die richtige Konsequenz des eingeommenen Standpunktes, und beide Standpunkte können von vornherein gleichberechtigt sein. Dies dürfte auch die Sachlage im Kampfe zwischen Mechanismus und Vitalismus sein auf dem Felde der Biologie.

Nach meiner Überzeugung verhält es sich mit den Lebensvorgängen, insbesondere mit den Vorgängen der Fortpflanzung, Vererbung und Entwicklung, wie mit dem Billardspiel. Auch letzteres ist zerlegbar in ein mechanisches und ein vitales Moment. So leugnet auch der Vitalismus das maschinelle Geschehen im Lebensprozeß der Pflanzen und Tiere keineswegs, ihm ist die maschinelle Seite des Lebens Voraussetzung. Aber wenn man auch die physikalisch-chemische Analyse der Lebensvorgänge noch so weit treibt, immer bleibt ein Rest von Erscheinungen, für den jene Erklärungsmittel versagen; schon KANT sagte, es sei vergeblich, für die Erklärung der Entwicklung eines Grashalms auf einen NEWTON zu warten. Für die Bildung jeder einzelnen Zellform in der Pflanze müssen die kleinsten Substanzeinheiten mit einer nicht fehlenden Sicherheit zurechtgerückt und geschoben werden, wie es der Billardspieler mit den Kugeln tut, und wie bei einer kunstvollen Stickerie jedes Fädchen und jede Farbe den richtigen Platz erhalten muß. Dazu sind Kräfte erforderlich, die sich einer chemisch-physikalischen Erklärung nicht fügen wollen. Wenn wir die unendlich feine Ordnung und Harmonie der Teile berücksichtigen, die sich im Aufbau einer Rose oder Orchidee oder gar des menschlichen Körpers offenbart, wo die geringste Abweichung oder Störung zu Erkrankungen führt, wird uns sogar der Gedanke nahe gelegt, jene ordnenden, aufbauenden Kräfte seien nur vergleichbar einer Intelligenz, wie sie in der Intelligenz des Billardspielers sich geltend macht; doch einer Intelligenz, die so weit über menschliche Intelligenz hinausragt, wie der menschliche Körper über jede von Menschenhand gefertigte Maschine erhaben ist. Dies führte zur naturphilosophischen Hypothese einer unbewußten Intelligenz der Natur.

In der Gegenwart ist das Vorhandensein eines solchen mechanisch nicht erklärbaren Restes unter den die Organismen bildenden Kräften unbestreitbar; und da Zukunftsmusik in der Wissenschaft keinen Platz haben sollte, ist mit dieser Tatsache einfach zu rechnen.

Es ist daher die starke Seite des Vitalismus, daß er den korrektesten Ausdruck für die dermalen bekannten Tatsachen bildet. Doch auch der Mechanismus besitzt seine starken Seite, sie liegt indessen auf einem anderen Felde.

Indem der Mechanismus die Hypothese aufstellt, daß alle Lebensvorgänge mechanisch erklärbar seien, daß dies für den „vitalen Rest“ bislang nur noch nicht gelungen sei, macht er diese Hypothese, die zunächst als Ergänzungshypothese gedacht war, zu einer Arbeitshypothese, zu einem heuristischen Prinzip der Forschung. Als Arbeitshypothese ist der Mechanismus für den Fortschritt der biologischen Erkenntnis von größtem Werte geworden. Diese Arbeitshypothese ward zum Füllhorn einer ungemessenen Zahl von Problemen. Die Geschichte der Biologie hat dem Mechanismus soweit recht gegeben, als es gelungen ist, auch in den Erscheinungsreihen der Fortpflanzung, Vererbung und Entwicklung eine große Zahl mechanisch erklärbarer Einzelvorgänge festzustellen und herauszuschälen. Kein Biologe hat Aussicht auf erfolgreiche Arbeit, der nicht die Voraussetzungen jener Arbeitshypothese zu der seinigen macht und seine Probleme den Gesichtspunkten des Mechanismus unterordnet. Nur diesem Verfahren verdankt die Forschung einen Sieg nach dem andern. Wir arbeiten in der biologischen Forschung durchweg mit der Voraussetzung, als ob der Organismus ein Mechanismus wäre, und haben dieser Voraussetzung die wichtigsten Resultate zu danken. Um nochmals auf unser altes Beispiel zurückzukommen, lassen sich auch in der Tätigkeit des Billardspielers zahlreiche rein mechanische Momente nachweisen. Trotzdem bleibt hier wie in der Entwicklung der Organismen ein Rest, den wir als Tatsache hinzunehmen haben; wir nennen ihn die menschliche Intelligenz. Machen wir sie zum Maßstab der Organismen, dann sieht es so aus, als ob eine der menschlichen weit überlegene Intelligenz ihren Aufbau geleitet hätte.

Über dies „es sieht aus, als ob“ kommt der Vitalismus nicht hinaus, wie auch die Physik nicht darüber hinauskommt, zu sagen: Es sieht aus, als ob ein Äther den Weltraum erfülle. Beides sind Hypothesen. Andererseits handeln wir in der biologischen Forschung, als ob alles mechanisch zugehe. Denn als eine Schwäche des Vitalismus ist einzuräumen, daß er als Arbeitshypothese, als heuristisches Prinzip der Forschung bislang nur sehr wenig geleistet hat; in dieser Hinsicht sind die Hypothesen des Vitalismus und des Äthers einander nicht gleichwertig.

Wir sind nunmehr an den wichtigen Begriff der Arbeitshypothese und der aus ihr entspringenden Probleme gelangt.

Unter den biologischen Problemen können wir zwei Arten unterscheiden, die sich als praktische und als logische Probleme kennzeichnen lassen.

Unter den praktischen Problemen, deren klare Formulierung zu den wichtigsten Aufgaben des Biologen gehört, verstehe ich solche Fragen, die sich der Behandlung durch Beobachtung und Experiment zugänglich erweisen und durch diese wichtigsten Forschungsmittel eine Bejahung oder Verneinung erfahren können. Als logische bezeichne ich solche in der Biologie diskutierte Probleme, auf die der Maßstab der Erfahrung keine Anwendung findet, und in denen es sich daher meist nur um die Erörterung von Möglichkeiten handelt; sie laufen daher alle mehr oder weniger auf naturphilosophische Ergänzungshypothesen hinaus. Dennoch kann auch diesen Problemen mitunter ein gewisser heuristischer Wert nicht abgesprochen werden.

In bezug auf die praktischen Probleme besteht so wenig Meinungsverschiedenheit unter den Naturforschern, daß ich nicht auf sie einzugehen brauche.

Um so mehr bedarf die zweite Art der Probleme einer etwas eingehenderen Würdigung.

Ich nannte jene Probleme logische mit Rücksicht auf das Eingreifen der Naturphilosophie. Beschränken wir aber in der Biologie das Wort Problem auf solche Fragen, die prinzipiell wenigstens praktisch lösbar sind, die durch Erfahrung eine bejahende oder verneinende Antwort finden können, so sind jene zweiten Probleme für den Naturforscher überhaupt keine Probleme, sondern Scheinprobleme. Denn sie ergeben nur Hypothesen, die nicht Arbeitshypothesen im praktischen Sinne sein können. Sie sind empirisch unlösbar. Wohl wird unser Denken durch sie herausgefordert; doch das Ergebnis dieses Nachdenkens wird nur Gegenstand des Glaubens, nicht Gegenstand der Forschung und des Wissens sein können. Dennoch spielen solche Hypothesen und Pseudoprobleme in der Geschichte der Biologie eine Rolle und haben in weiteren Kreisen der Laienwelt oft erst das Interesse an den biologischen Zeitfragen rege gemacht.

Es wird sich empfehlen, das Gesagte an zwei Beispielen zu erläutern.

Nach der Abstammungslehre haben Tierreich und Pflanzenreich im Laufe der Erdgeschichte eine Entwicklung durchgemacht. Wie viele empirische und hypothetische Elemente sich in dieser Lehre vereinigen, möge unerörtert bleiben. Doch zum Begriff der Entwicklung gehört ein Anfang. Die am meisten verbreitete Annahme der Biologen geht dahin, daß jener Anfang des organischen Lebens auf der Erde in kleinsten und einfachsten Zellen bestanden habe, die sich teilweise bis zu den höchstorganisierten Pflanzen und Tieren entwickelten, teilweise aber auf der Stufe einzelliger Protozoen, Bakterien usw. stehen blieben.

Ein solcher Anfang des Lebens auf der Erde — und nur darum handelt es sich — muß namentlich dann stattgefunden haben, wenn wir die KANT-LAPLACESche Theorie annehmen, wonach unsere Erde einst ein glühender Ball war und das Leben erst nach dessen Abkühlung einzusetzen vermochte. Verwirft man diese Theorie und nimmt dagegen an, die Erde sei von Ewigkeit her so beschaffen gewesen, wie sie jetzt ist, so könnte auch von jeher Leben auf ihr bestanden haben. Allein die letztere Hypothese, die auch mit den Tatsachen nur schwierig vereinbar wäre, wird von wenigen geteilt.

Nimmt man einen Anfang des Lebens und damit der Entwicklung nach erfolgter Abkühlung der Erdoberfläche an, so fragt es sich weiter, ob die Urzellen aus dem anorganischen Material der erkalteten Erdrinde entstanden sind, oder ob sie von anderen Weltkörpern aus die Erde besät haben. Man sieht, es handelt sich hier um ein Problem, das der Erfahrung gänzlich entzogen und nur der logischen Erörterung zugänglich ist. Darum ist diese Frage für die Naturforschung ein Pseudoproblem, und nur in naturphilosophischem Sinne kann von einem wirklichen, d. h. logischen Problem gesprochen werden. Tatsächlich kann nur die Möglichkeit oder Unmöglichkeit der Vorgänge erörtert werden; höchstens käme noch die größere oder geringere Wahrscheinlichkeit in Betracht.

Der tellurische Ursprung der ersten Organismen ist in der Hypothese der sogenannten Urzeugung behauptet worden.

Diese Hypothese steht mit aller Erfahrung in Widerspruch. Wir dürfen nach dem übereinstimmenden Ergebnis aller Beobachtungen und Versuche behaupten, daß in der Gegenwart lebendige Zellen niemals aus anorganischem Material entstehen. Nach dem Axiom von der Unveränderlichkeit der physikalischen und chemischen Gesetze dürfen wir aber auch folgern, daß dies vor sehr langen Zeiten ebensowenig geschehen ist. Wie ich mehrfach durch eingehende theoretische Untersuchungen gezeigt habe, ist es für die in den anorganischen Verbindungen der Erdrinde waltenden chemischen und energetischen Kräfte ihrer Eigenart wegen unmöglich, aus sich heraus lebendes Protoplasma zu gestalten, einen Elementarorganismus zu bilden. Mir erscheint die Urzeugung prinzipiell so unmöglich, wie ein Perpetuum mobile. Von der Unmöglichkeit der Urzeugung gehen auch die Vertreter der Besamungshypothese aus. Dieser Gedanke wurde zuerst von HERMANN EBERHARD RICHTER geäußert (vergl. Schmidt's Jahrb. f. Medizin 1865, 1870, 1871).

RICHTER hält das Dasein organischen Lebens im Weltraum für ewig. Der Kohlegehalt der Meteoriten soll von organischen Resten herrühren. Doch sollen auch sehr kleine Keime niederster Organismen frei im Weltraum umherfliegen. Sie geraten dadurch von den Planeten, so auch von unserer Erde, in den Weltraum, daß sie bis in die obersten Luftschichten emporwirbeln und mit diesen abgestoßen werden: doch können sie auch in humusreichen Bruchstücken eines zerplatzten Himmelskörpers in den Weltraum hinausgeschleudert werden. Bei der niederen Temperatur des Weltraums (—200°) können die darin befindlichen Keime Jahrtausende lebendig bleiben. Da auf diese Weise Keime von Organismen von einem Weltkörper auf einen anderen gelangen können, so braucht das Leben niemals einen Anfang genommen, sondern sich nur durch Fortpflanzung erhalten zu haben. Auch die Erde wurde in dieser Weise von anderen Weltkörpern aus bevölkert.

Bald darauf (1871) hat es auch Lord KELVIN für möglich erklärt, daß die Erde durch Keime, die in Spalten von Meteorsteinen steckten, besamt worden sei.

Wenn wir einmal die Möglichkeit zugeben wollen, daß bei der großen Kälte des Weltraumes ausgetrocknete Keime niederer Organismen lange Zeit latent lebendig bleiben können, so sind doch RICHTERS Hilfshypothesen über die Abstoßung solcher Keime aus der Atmosphäre in den Weltraum ganz unzulänglich; ihre Fortbewegung und ihr Hinabfallen auf die Erde, soweit es nicht durch Meteorsteine geschehen soll, wird gar nicht erörtert.

RICHTERS Hypothese hat neuerdings einen Verfechter gewonnen in dem schwedischen Chemiker ARRHENIUS (die Umschau 1903, Nr. 25), ein Beweis, daß auch dieser Chemiker Urzeugung für unmöglich hält.

ARRHENIUS geht davon aus, daß der Himmelsraum von fein verteiltem Staub erfüllt sei, wovon ein Teil aus Sporen niederer Organismen, sagen wir kurz Bakterien, gebildet werde. Man darf annehmen, daß der Durchmesser solcher Sporen ein zehntausendstel Millimeter nur um weniges übertrifft. Wie RICHTER, erörtert auch ARRHENIUS die Frage, auf welche Weise solche Sporen aus den obersten Schichten unserer Atmosphäre entgegen der Schwere in den Weltraum geschleudert werden könnten. In jenen Schichten herrscht nur noch ein tausendstel Milligramm Luftdruck.

Durch Luftströmungen können solche Körper aber nie aus der Erdatmosphäre entfernt werden; **ARRHENIUS** zieht die Möglichkeit heran, daß die Abstoßung durch elektrische Kräfte erfolge. Die Körperchen müßten dann negativ elektrisch geladen sein. Die Fortbewegung der Sporen im Weltraum soll hierauf durch den von **MAXWELL** entdeckten Strahlungsdruck des Sonnenlichts geschehen. Dieser würde solchen Sporen im Weltraum bald eine enorme Geschwindigkeit erteilen, und er dürfte für die Überführung von Lebewesen von einem Planeten zum andern eine große Rolle spielen. Die Sporen würden bei einem Durchmesser von  $1\frac{1}{2}$  Zehntausendstel Millimeter von der Erdoberfläche zum äußersten Planeten unseres Sonnensystems etwa ein halbes Jahr, bis zum nächsten Fixstern 3000 Jahre gebrauchen. Auf solche Weise sollen alle neu entstandenen Planeten alsbald besamt werden.

Wenn schon das Hinausschleudern der Sporen aus der Atmosphäre eines Planeten in den Weltraum durch Elektrizität eine der Erfahrung unzugängliche Hypothese ist, so hat es doch **ARRHENIUS** unterlassen, auch nur die Möglichkeit zu erörtern, wie die Sporen aus dem Weltraum lebend in die Atmosphäre unserer Erde gelangen können. Ich meinerseits halte dies für unmöglich, weil ich überzeugt bin, daß sie vermöge ihrer Geschwindigkeit schon beim Anprall an die Sauerstoffmoleküle der äußersten Luftschicht verbrennen müßten.

Diese Besamungshypothese, die lediglich Möglichkeiten diskutiert, wurde eronnen, um einen tellurischen Ursprung der Organismen zu vermeiden, da ihre Anhänger von der Unmöglichkeit der Urzeugung überzeugt sind. Ich meinerseits halte aber auch die Besamung aus dem Weltraum für überaus unwahrscheinlich. Was bleibt da übrig?

Für die biologische Forschung genügt es, das Dasein der Organismen als etwas Gegebenes hinzunehmen, wie sie das Dasein der Materie als etwas Gegebenes hinnimmt. In diesem Sinne hat sich auch **WIESNER** ausgesprochen<sup>1)</sup>.

Wenn ich dagegen von naturphilosophischem Gesichtspunkt aus erkläre: Es sieht mir so aus, als ob nach dem Erkalten des Erdballs intelligente Kräfte eingesetzt haben, um aus den Verbindungen der Erdkruste lebendige Urzellen zu gestalten, so braucht sich die Naturforschung durch solches Urteil nicht beeinflussen zu lassen.

Als zweites in diese Gruppe von Hypothesen gehöriges Beispiel nenne ich **DARWIN**s Selektionslehre mit Einschluß der ihr von **WEISMANN** gegebenen Erweiterung. Auch sie beschränkt sich auf die Erörterung von Möglichkeiten, da noch niemand beobachtet hat, daß eine neue Art oder auch nur ein neues Organ wirklich durch Naturzüchtung entstanden ist. Obgleich die ganze Selektionshypothese vielleicht irrig ist, hat sie dennoch durch die von ihr ausgehende Anregung wichtige Fortschritte der Wissenschaft herbeiführen helfen. Selbst eine falsche Hypothese kann als Arbeitshypothese unter Umständen segensreich wirken.

Mögen Selektionslehre wie Besamungshypothese richtig oder unrichtig sein, mögen sie uns wahrscheinlich oder unwahrscheinlich dünken, sie beruhen beide lediglich auf naturphilosophischer Spekulation.

1) **WIESNER**, Die Beziehungen der Pflanzenphysiologie zu anderen Wissenschaften. Wiener Rektoratsrede von 1898.

Ich eile zum Schluß. Der wahre Geist der Wissenschaft zeigt sich darin, daß, wenn wir ratlos vor der großen Sphinx stehen, wir den Mut haben, dies zu sagen, mag auch Trauer und Resignation uns erfüllen. Das Mysterium hebt schon an mit der Grundfrage: Haben die Bilder unseres Bewußtseins ihren Ursprung in uns selbst oder werden sie durch Einwirkung einer Außenwelt in uns erzeugt, ausgelöst?

Auch die Phantasie ist als Wissenschaftsfaktor unentbehrlich, ohne sie gelangen wir nur zu farblosen und öden Abstraktionen. Denken und Phantasie wirken zusammen am Aufbau unserer wissenschaftlichen Vorstellungen.

Erkennt man eine Hypothese nicht als solche, so ist Gefahr, daß sie zur Illusion werde; davor haben wir uns zu hüten. Ein abschreckendes Beispiel sind die mit dogmatischer Sicherheit konstruierten Stammbäume der heute lebenden Pflanzen und Tiere. Machen wir so viele Hypothesen, wie wir wollen — nur müssen wir uns ganz klar darüber sein, daß es Hypothesen sind.

So gelangen wir zum Friedensschluß zwischen Forschung und Hypothese. Der Friedensschluß besteht darin, daß wir wissen, was Tatsache und was Hypothese ist, und daß wir nur solche Hypothesen zulassen, die den Tatsachen nicht widersprechen. Die Arbeitshypothese wird dann Werkzeug der Forschung.

Wir können die Naturwissenschaft vergleichen einem Gewebe, zu dem die Naturforschung den Aufzug, die Naturphilosophie den Einschlag liefert. Die von beiden gesponnenen Fäden müssen verschiedene Farben haben; daß diese Farben sich nicht verwischen, sei unsere Sorge.

Überall stoßen wir in den Naturwissenschaften auf ein: „es scheint, als ob . . .“ und kommen über Wahrscheinlichkeitsabwägungen und Wahrscheinlichkeitsbegriffe nicht hinaus. Das ist menschlich, ist ein Kennzeichen menschlicher Wissenschaft. „Wenn man die Wahrscheinlichkeitsrechnung verwirft,“ sagt POINCARÉ in seinem schönen Buche (S. 187), „so verwirft man die ganze Wissenschaft.“

## II.

# Die Entwicklung der Flora Europas seit der Tertiärzeit.

Vorträge von **A. Penck** (Wien), **A. Engler** (Berlin), **G. Andersson** (Stockholm), **C. A. Weber** (Bremen), **O. Drude** (Dresden), **J. Briquet** (Genf), **G. Beck** (Prag), gehalten in den wissenschaftlichen Versammlungen des Kongresses am 13. Juni, 14. Juni und 16. Juni 1905.

---

## 1. Die Entwicklung Europas seit der Tertiärzeit.

Von **Albrecht Penck** (Wien).

(Mit einer Karte.)

---

Die Entwicklung Europas seit der Tertiärperiode steht unter dem Zeichen des Eiszeitalters, während dessen die Gletscher der Alpen sich bis aus dem Gebirge heraus, die der Pyrenäen sich bis an dessen Fuß erstreckten, zahlreiche Mittelgebirge, Firmkappen und kleine Eisströme trugen und sich über den Norden Europas ein gewaltiges Inlandeis breitete.

Über das Wesen einer durch solche Gletscherentwicklung gekennzeichneten Eiszeit gehen die Meinungen noch vielfach auseinander. Ist sie heute zwar wohl kaum jemandem mehr die Kältewelle, die nach AGASSIZ die ganze Erde betraf und alles organische Leben ertötete, so ist sie doch für viele eine Zeit merklicher Temperaturerniedrigung, welche die einzelnen biogeographischen Zonen der Erde gründlich verschob, während sie anderen eher als Zeit gesteigerter Niederschläge erscheint, welche wohl die Gletscher zum Anwachsen brachten, aber auf Flora und Fauna von geringerem Einfluß war. Verschieden daher das Bild, das vom unvergletscherten Europa entworfen wird. Denken sich die einen in der Nachbarschaft der großen Eismassen große, baumlose Flächen mit Tundracharakter, so hegen die anderen keine Bedenken, Wälder dicht neben den Riesengletschern anzunehmen. Beide Auffassungen können sich auf

gegenwärtige Verhältnisse stützen. Die beiden heute bestehenden größten Eismassen der Erde, das grönländische und antarktische Inlandeis, sind von Ödland umgeben, das nur äußerst spärlichen Pflanzenwuchs darbietet, wogegen die stattlichen Gletscher Patagoniens, Neuseelands und des nordwestlichen Nordamerika bis in dichte Urwälder herabreichen und unter klimatischen Umständen enden, welche eine reiche Vegetation selbst auf der Moränenbedeckung des Eises ermöglichen. Welche von beiden Möglichkeiten für die Eiszeit in Europa zutrifft, läßt sich aus der bloßen Existenz der großen Inlandeismassen nicht zwingend herleiten. Ein Inlandeis ist eine Eiskalotte, die in ihren zentralen Partien über die Schneegrenze aufragt. Ist von hier aus die Eisabfuhr langsam, so schwillt die Kalotte bedeutend an und gerät mit immer größeren Flächen über die Firngrenze, um sich infolgedessen weit auszubreiten. Eine kleine Klimaänderung, welche ein hochgelegenes Plateau über die Schneegrenze bringt, kann daher unter der gemachten Voraussetzung die Entwicklung eines großen Inlandeises nach sich ziehen. Anders wenn die Eisabfuhr rasch verlaufen kann. Dann verlangt die Bildung einer großen Inlandeismasse einen entschiedenen Klimawechsel. Weit bessere Klimamesser als die großen Inlandeismassen sind die kleinen Gletscher. Ein jeder setzt für sein Dasein ein Firnggebiet voraus, das über der Schneegrenze liegt, und ein jeder erstreckt seine Zunge unter dieselbe herab. Je kleiner der Gletscher, desto genauer kann man die zu ihm gehörige Schneegrenze bestimmen. Ihre Festlegung für die Eiszeit ist das Ziel der Untersuchungen gewesen, die vom physiogeographischen Standpunkt aus in den letzten beiden Jahrzehnten betrieben worden sind. Zunächst im mittleren, dann im südlichen und südöstlichen Europa ist die eiszeitliche Schneegrenze nunmehr ermittelt, und damit ist für die Eiszeit eine jener pflanzengeographisch so bedeutungsvollen Höhengrenzen festgelegt, aus welcher man annähernd auch auf die Lage einer anderen, nämlich der Baumgrenze, zu folgern vermag.

Baum- und Schneegrenze befinden sich allenthalben auf der Erde in einem bestimmten Abstände voneinander. Derselbe kann theoretisch allerdings gleich Null werden. In einem Gebiete, dessen Temperatur und atmosphärische Feuchtigkeit jahraus, jahrein dieselben sind, wird der Schneefall allenthalben von ein und derselben Meereshöhe an beginnen; ist er sehr reichlich, so wird jene Meereshöhe eine mittlere Jahrestemperatur von über 0° haben und dann ist denkbar, daß unmittelbar bis zu ihr heran die Temperatursummen gegeben sind, welche der Baumwuchs braucht. Aber ein solch ideales Klima ist auf der ganzen Erde nicht vorhanden. Allenthalben macht sich eine gewisse Periodizität der klimatischen Verhältnisse geltend. Ist in den Tropen zwar die Jahresschwankung der Temperatur eine kleine, so beeinflußt hier die jährliche Verteilung der Niederschläge um so entschiedener die Lage der Schneedecke; diese reicht während der Regenzeit tiefer herab, als in der Trockenzeit; in höheren Breiten aber, wo wir zwar Regen zu allen Jahreszeiten haben, treffen wir selbst am Meere stets eine namhafte Jahresschwankung der Temperatur, so daß sich auch hier die Schneedecke in einem Teile des Jahres tiefer herab erstreckt als im anderen. Überall aber, wo die Schneedecke solche jahreszeitliche Schwankungen ihrer Ausdehnung macht, muß zwischen der Grenze, bis zu welcher sie in der trockenen oder warmen Jahreszeit zurückweicht, also der Grenze des permanenten Schnees oder

Schneegrenze kurzhin, und der Baumgrenze ein deutlicher Abstand vorhanden sein, denn wir haben dann unmittelbar unter der Schneegrenze Regionen, in welchen die Schneedecke den überwiegenden Teil des Jahres anhält, so daß die für den Baumwuchs nötige Aperaturzeit nicht gegeben ist.

Unter solchen Umständen hegen wir Zweifel an der Richtigkeit der seit PHILIPPI<sup>1)</sup> wiederholt geäußerten Angabe, daß in den Anden des westlichen Patagonien die Urwälder bis an die Schneegrenze heranreichten und finden uns in diesen Zweifeln durch die allerdings nur gelegentlich gemachten Angaben über die Lage der Baum- und Schneegrenze bestärkt, welche die Erforscher des chilenisch-argentinischen Grenzgebietes gemacht haben. PAUL KRÜGER, welcher selbst wiederholte, daß die patagonischen Anden bis zur Schneegrenze heran mit undurchdringlichem Urwalde bedeckt seien, fand unter 42° 45' S. beim Überqueren des Gebirges, daß der dichte Wald nur bis 750 m Höhe reichte und sich in 980 m Höhe die letzte Pflanzenzone einstellt, gebildet von niedrigen Bäumen, deren zur Erde gekrümmte Zweige andeuten, daß der Schnee die größte Zeit des Jahres auf ihnen lastet<sup>2)</sup>. Inmitten solchen Waldes, den wir nur mit unserem Krummholzgestrüpp vergleichen können, treten sumpfige Wiesen ein, höhere Partien sind kahl; erst bei 1410 m liegt die Schneegrenze. Ganz ebenso schildert HANS STEFFEN<sup>3)</sup> die Höhengürtel südlich von 46° S. Die Gebirgszüge sind in ihrem unteren Teile von hochstämmigem Urwald, höher hinauf von dicken Moospolstern bedeckt, erst von 1200 m Höhe ab tragen sie ewigen Schnee. Im Einklange hiermit zeigen die Bilder, welche einen Aufsatz von GALLOIS<sup>4)</sup> über die Anden Patagoniens begleiten, durchweg eine deutlich ausgesprochene baumlose Region zwischen den Schneegipfeln und den Urwäldern. Hiernach haben wir auch in Westpatagonien auf einen einige hundert Meter betragenden Abstand von Schnee- und Baumgrenze zu schließen; die Angabe, daß beide zusammenfielen, dürfte darin begründet sein, daß sich die Schneegrenze rasch westwärts senkt und an der Außenküste in Höhen angetroffen wird, bis zu welchen im Innern der Baumwuchs sich erhebt. Ganz ebenso liegen die Dinge an der Westküste Nordamerikas. Allerdings berichtet SETON KARR<sup>5)</sup>, daß die Schneegrenze am Eliasberge nur in einer Meereshöhe von 400 feet = 120 m läge, also in der Höhe verlaufe, bis zu welcher sich der Urwald auf der Moräne des Agassizgletschers erstreckt; aber diese Angabe ist sofort von FRESHFIELD angezweifelt worden, und nach J. C. RUSSEL<sup>6)</sup> ist die Schneegrenze am Malaspina-gletscher am Fuße des St. Eliasberges in 2500 feet = 750 m Höhe, also ganz beträchtlich über der Baumgrenze zu suchen. Nach den Beobachtungen des Herzogs

1) Botanische Zeitung 1852, Bd. X, p. 921.

2) Die chilenische Reñihué-Expedition. Zeitschr. d. Ges. f. Erdk., Berlin 1900, Bd. XXXV, p. 1 u. 23.

3) Reisenotizen aus Westpatagonien. Zeitschr. d. Ges. f. Erdk., Berlin 1903, p. 167 (174).

4) Les Andes de Patagonie. Annales de géographie 1901, T. X.

5) The Alpine Regions of Alaska. Proceed. Roy. geogr. Soc., London 1887, Vol. IX, p. 269 (275).

6) Malaspina Glacier. The Journal of Geology 1893, Vol. I, p. 219 (223).

LUIGI AMADEO V. SAVOYEN liegt sie gar erst in 900 m Höhe<sup>1)</sup>. Es ist daher nicht richtig, wenn FRITZ FRECH<sup>2)</sup> aus den Angaben SETON KARRS neuerlich wieder auf ein Verschwinden der alpinen Region folgert und dies zum Ausgange weitgehender geologischer Folgerungen benutzt. Tatsache ist nur, daß an einigen besonders niederschlagsreichen Westküsten sich die Schneegrenze außergewöhnlich tief herabsenkt und dabei der Baumgrenze besonders nahe kommt, ferner daß sie in solchen Fällen dann binnenwärts rasch ansteigt und sich dabei von der Baumgrenze namhaft entfernt. Wir wissen z. B. von HAYES<sup>3)</sup>, daß sie auf der Nordseite des Eliasberges bereits 6000 feet = 1800 m hoch liegt, und im Innern der Kontinente wird der Abstand beider Grenzen am größten; er steigt im Herzen Asiens auf über 1500 m an.

Unter solchen Umständen können wir unter steter Berücksichtigung geographischer Verhältnisse aus der Lage der Schneegrenze auf die Lage der entsprechenden Baumgrenze folgern und vermögen namentlich aus der eiszeitlichen Schneegrenze auf die Gebiete Europas zu schließen, welche während der Eiszeit unter allen Umständen waldlos gewesen sind.

Dies gilt namentlich vom größten Teil des germanischen Mitteleuropas, welcher sich zwischen dem großen nordischen Inlandeise und der alpinen Vergletscherung erstreckt. Hier lag die Schneegrenze im Westen nur 800 m, im Osten kaum 1200 m hoch. Der Saum der nordischen Inlandeises, der im Westen sich bis zum Meere herabzieht, im Osten aber sich bis über 400 m hoch erhebt, bleibt auf seine ganze Erstreckung in dem Abstände unter der eiszeitlichen Schneegrenze, in dem wir heute im gleichen Gebiete die Baumgrenze unter der Schneegrenze sehen, und die eiszeitlichen Gletscher der Alpen, die bis zu 400—500 m Höhe herabreichten, blieben sogar durchweg innerhalb dieses Abstandes. Wir können daher nicht behaupten, daß die eiszeitlichen Gletscher im germanischen Mitteleuropa bis an Waldgebiete herangereicht hätten; wenn solche vorhanden waren, so mußten sie auf die tiefstgelegenen Ebenen des Südens beschränkt sein, auf das Nordende der oberrheinischen Tiefebene, auf die tiefsten Partien des Elbebeckens in Böhmen, auf die Niederungen Mährens.

Freilich könnte eingewendet werden, daß der eiszeitliche Abstand von Schnee- und Baumgrenze in Mitteleuropa nicht derselbe wie heute gewesen sein müßte, sondern kleiner gewesen sein könnte, so wie z. B. heute im westlichen Patagonien und im südlichen Alaska. Aber abgesehen davon, daß sich vom physiogeographischen Standpunkte aus eine solche Einwendung nicht begründen läßt, da es in Mitteleuropa während der Eiszeit kein so jäh ansteigendes, sich den regenbringenden Winden quer entgegenstellendes Gebirge gegeben hat, wie es in den genannten Gebieten vorhanden ist, so sprechen pflanzengeographische Gründe gegen eine derartige Mutmaßung: längst schon hat man aus der nahen Verwandtschaft zwischen der alpinen und der hochnordischen Flora gefolgert, daß beide während der Eiszeit auf mitteleuropäischem Boden zusammengehangen haben. Und diese Postulat ist durch Beobachtungen bekräftigt

1) Die Forschungsreise S. K. H. des Prinzen Ludwig Amadeus von Savoyen nach dem Eliasberg, Leipzig 1900, p. 183.

2) Flora und Fauna des Quartärs. In GEINITZ, Das Quartär von Nordeuropa, 1904, p. 5.

3) An Expedition through the Yukon district. Nat. geogr. Mag. 1892, Vol. IV, p. 153.

worden. Wir kennen namentlich durch NATHORST<sup>1)</sup> aus den Torfmooren Mitteleuropas die Reste einer arktalpinen Flora, die uns vergewissern, daß das Land, das nach unserer Folgerung über der Baumgrenze gelegen gewesen war, wirklich dem Bereiche der alpinen Region angehörte.

Was vom germanischen Mitteleuropa gilt, gilt vollinhaltlich auch von den angrenzenden Teilen Westeuropas, vom eisfrei gewesenen Süden Englands, vom ganzen nördlichen und mittleren Frankreich; denn hier lag die eiszeitliche Schneegrenze allenthalben sehr tief, im Norden kaum 600 m, im Süden, im französischen Zentralplateau etwa 1000 m hoch. Das sind Höhen der Schneegrenze, welche heute unter sich gar keinen oder nur einen sehr bescheidenen Raum für den Baumwuchs lassen würden; wir haben uns deswegen das atlantische Gestade Europas während der Eiszeit erst etwa von der aquitanischen Küste an bewaldet zu denken, sonst herrschte Tundra. Dagegen haben wir es östlich vom germanischen Mitteleuropa mit einem ziemlich raschen Ansteigen der eiszeitlichen Schneegrenze zu tun. In der Tatra ist sie in 1500 m Höhe, am Ostabfalle der Alpen in mehr als 1500 m, in den östlichen Waldkarpathen auf 1800 m Höhe zu veranschlagen und über dem Ural lag sie so hoch, daß dies Gebirge nach unserer gegenwärtigen Kenntnis unvergletschert gewesen ist. Hiernach ist denkbar, daß das große nordische Inlandeis in Galizien und im mittleren Rußland unterhalb der Baumgrenze geendet hat, selbst wenn man sich diese in etwas größerem Abstände als 800 m unter der Schneegrenze gezogen denkt. Aber es muß sich fragen, ob die anderweitigen klimatischen Verhältnisse auf der sarmatischen Seite der großen nordischen Vereisung dem Baumwuchse günstig waren. Wir müssen in Betracht ziehen, daß jene das Klima ihrer Umgebung notwendigerweise beeinflusste. Nicht nur sperrte sie im Verein mit der alpinen Vereisung den Osten Europas vom Meere ab und fing die von letzterem kommende atmosphärische Feuchtigkeit auf, sondern sie rief auch besondere Winde hervor. Wie dies geschah, können wir nach den Ergebnissen der letzten antarktischen Expeditionen nunmehr mit Sicherheit aussprechen. Sie erwiesen, daß über dem antarktischen Inlandeis eine große Antizyklone lagert, von welcher die Luft konstant abströmt, so daß die vorherrschenden Westwinde der höheren Südbreiten am Saume des Eises von Ostwinden abgelöst werden. Ähnlich müssen die Dinge an dem einige Millionen Quadratkilometer messenden nordischen Inlandeis gelegen gewesen sein: es mußte ein Luftdruckmaximum an sich knüpfen, von dem Luft abfloß, an der sarmatischen Seite in Gestalt nördlicher und östlicher Winde, welche letztere bis in das germanische Mitteleuropa hinein an Stelle der heutigen vorwiegend westlichen Winde geweht haben müssen<sup>2)</sup>. Diese Winde konnten nur trocken und mußten meist kalt sein, sofern sie nicht föhnartigen Charakter annahmen. Man hat danach auf ein steppenartiges Klima auf der Kontinental- und Südseite der nordischen Vergletscherung zu folgern, welches dem Baum-

1) Über den gegenwärtigen Standpunkt unserer Kenntnis von dem Vorkommen fossiler Glazialpflanzen. Bihang till K. Svenska Vet.-Akad. Handl. 1892, Bd. XVI, 3.

2) Solche östliche Winde hat bereits C. A. WEBER am Südrande der nordischen Vereisung angenommen. Über die fossile Flora von Honerdingen. Abhandl. d. naturw. Vereins Bremen 1896, Bd. XIII, p. 413 (452).

wuchse ungünstig war, so wie z. B. heute das Klima des nördlichen Zentralasien. Nun kennen wir im Süden und Osten des nordischen Inlandeises ein eigenartiges Gestein, den Löß, dessen Ursprung und Entstehung viel umstritten ist, welcher aber in neuerer Zeit mehr und mehr als äolisches Produkt aufgefaßt wird, nachdem sich gezeigt hat, daß er nicht das sein kann, als das er anfänglich gedeutet worden ist, nämlich der Überschwemmungsplatz von Flüssen; denn er reicht, wo er auch auftritt, hoch über die Grenzen der Flußanschwemmungen des Eiszeitalters hinaus. Dabei ist aber unverkennbar, daß der Löß an den letzteren in gewisser Beziehung steht; er zeigt in ihrer Nähe seine stattlichste Entfaltung, und alles weist darauf hin, daß er den vom Winde verwehten Hochwasserschlamm darstellt, der zu den pleistozänen Schotter- und Sandablagerungen gehört. In der weiteren Umgebung Wiens läßt sich erkennen, daß er nach Westen hin verweht ist; westlich vom breiten Tullner Felde lappt er in der Gegend von Krems und Langenlois hoch empor am Ostabfalle des böischen Rumpfes. Nur Ostwinde können ihn hierher gebracht haben während einer Zeit, da ein Steppenklima herrschte.

Einige Forscher<sup>1)</sup> haben bereits den Löß Mittel- und Osteuropas als den eiszeitlichen Steppen-Staub von der Kontinental- und Südseite des großen nordischen Inlandeises gedeutet, doch hat sich hier bisher wenigstens nirgends ein stratigraphisch verfolgbarer Konnex zwischen ihm und den Eiszeitbildungen ergeben. Auf der Nordseite der Alpen hat sich allenthalben gezeigt, daß er auf den verwitterten äußeren Moränen aufruhet, während er das Bereich der frischen inneren meidet, und daß an den wenigen Stellen, wo er mit den letzteren in Berührung kommt, er von denselben überlagert wird. Er spielt am Nordfuße der Alpen die Rolle eines Fremdkörpers zwischen Moränen, und erscheint hier nicht als die Ablagerung einer Eiszeit, sondern als die einer zwischen Eiszeiten sich einschaltenden Interglazialzeit. Auf der Südseite der Alpen ist aber in der Gegend von Turin ein viel jüngerer Löß vorhanden, und das Studium der im jüngsten Löß Niederösterreichs auftretenden paläolithischen Funde hat ergeben, daß dieselben mit solchen der Postglazialzeit, nämlich denen des Magdalénien, in so enger Verwandtschaft stehen, daß zwischen beiden unmöglich ein großer Altersunterschied bestehen kann. Hiernach ist anzunehmen, daß die Lößbildung länger angehalten hat, als sich auf Grund der Lagerungsverhältnisse am Nordsaume der Alpen bisher ergeben hat, und nicht ausgeschlossen ist, daß ein Teil des Lösses von Niederösterreich, Mähren und Ungarn, vielleicht auch ein Teil des norddeutschen, des galizischen und russischen Lösses die Steppenablagerung am Kontinental- und Südsaume des großen nordischen Inlandeises darstellt, die wir aus theoretischen Gründen zu gewärtigen haben, während der Löß, der sich bis an die alpinen Moränen heran erstreckt, einer älteren Phase angehört. Klarheit darüber kann erst eine genauere Untersuchung jener Lößablagerungen bringen. Heute läßt sich nur noch sagen, daß die Säugetierfauna des jüngeren Löß die größte Ähnlichkeit mit der rein eiszeitlicher Ablagerungen hat; wir begegnen in ihr einen self-

1) SAUER, Über die äolische Entstehung des Löß am Rande der norddeutschen Tiefebene. Zeitschr. f. Naturwiss. 1889. PAUL TUTKOWSKI, On the origin of the Loess. Scott. Geogr. Mag. 1900, Vol. XVI, p. 171.

samen Gemenge von arktischen, alpinen und kontinentalen Arten, wie es mit der Annahme harmonieren würde, daß die Tundren, welche sich zwischen das nordische Inlandeis und die alpine Vergletscherung einschalteten, nach Osten in ein Steppengebiet unmittelbar übergingen. Noch aber fehlen durchaus die Reste fossiler Pflanzen aus dem osteuropäischen Löß, welche eine eiszeitliche Steppenzeit in ähnlicher Weise erweisen würden, wie die Glazialflora eine eiszeitliche Tundrenzeit.

Begleitete ein Steppensaum den Südrand der großen nordischen Vereisung, so mußte derselbe im Westen direkt an die Tundren des germanischen Mitteleuropa anstoßen, während er im Süden an Waldgebiete grenzte. Es fehlen noch alle Anhaltspunkte dafür, ob man solche im nördlichen Rußland an den lößbedeckten pontischen Gestaden anzunehmen hat, dagegen läßt sich wohl kaum daran zweifeln, daß die Steppen im pannonischen Gebiete durch Waldinseln unterbrochen gewesen sind, welche sich hier, wie auch sonst in Steppenländern an die Gebirge knüpfen. Die niederen Partien des langen Zuges der Karpathen und transsylvanischen Alpen, glauben wir, waren bewaldet, und gleiches dürfte vom Ostfuße der Alpen gelten, wo der Löß bei weitem nicht so bedeutend entfaltet ist, als weiter nördlich.

Wie im mittleren, lag auch im südlichen Europa die eiszeitliche Schneegrenze ganz erheblich tiefer als die heutige. Die Verfolgung der alten Gletscherspuren im nördlichen Mittelmeergebiete hat manches überraschendes einschlägiges Ergebnis geliefert. Ganz auffällig tief lag die Schneegrenze allenthalben an den Westseiten der drei südeuropäischen Halbinseln. Auf den Kämmen der dinarischen Gebirge senkte sie sich längs der Adria stellenweise auf 1200 m Meereshöhe herab; ähnlich tief lag sie über dem nördlichen Apennin und den apuanischen Alpen am Saume des Tyrrhenischen Meeres, endlich am Westgestade der Iberischen Halbinsel auf der Serra da Estrella. Dagegen lag sie im Innern der größeren Halbinseln ganz erheblich höher, auf der Sierra de Guadarama und auf dem Rilagebirge in über 2000 m Meereshöhe. Solche Gegensätze treffen wir allenthalben in Gebirgen, welche sich dem herrschenden Regenwinde entgegenstellen; an ihrer Regenseite sinkt die Schneegrenze tief herab und steigt an ihrem Lee hoch empor. So unterrichtet uns die außergewöhnlich tiefe Lage der Schneegrenze an den Westseiten unserer Halbinseln, daß hier zur Eiszeit kräftige Westwinde wehten, und solches dürfen wir nach der mutmaßlichen Verteilung des Luftdruckes über Europa während der Eiszeit erwarten. Entwickelte sich über dem Bereiche des nordischen Inlandeises ein Luftdruckmaximum, so waren die jetzt von den Luftdruckminimis beliebteren Zugstraßen Nordsee oder Nordmeer-Ostsee (II, III und IV) gesperrt; sie mußten entweder am Westsaum des Inlandeises nordwärts entlang gleiten, also die heutige Zugbahn I benutzen, oder das Inlandeis im Süden umgehen, wobei sie gewiß den Weg über die Wasserflächen ebenso bevorzugten wie heute. Die hier entlang führende Zugstraße V wird während der Eiszeit einen guten Teil der Luftwirbel an sich gezogen haben, die heute auf den Straßen III und IV dahinwandern<sup>1)</sup>.

1) Auf eine starke Benutzung von Zugstraße V während der Eiszeit folgerten auch HARMER (Influence of winds upon climate during the pleistocene epoch. Quart. Journ. Geolog. Soc. 1901, Vol. LVII, p. 405 und E. GEINITZ (Wesen und Ursache der Eiszeit. Archiv d. Ver. d. Freunde d. Naturgesch. in Mecklenburg, 1905, Bd. LIX.)

und häufiger als heute waren im nördlichen Mittelmeergebiet die regenbringenden südlichen und westlichen Winde. So ergibt sich dann für die Gebiete südlich vom nordischen Inlandeise genau dasselbe, was wir heute am antarktischen Inlandeise sehen: die unmittelbar am Eise wehenden Ostwinde wurden weiterhin durch Westwinde abgelöst, und es herrschten an den Westküsten der südeuropäischen Halbinseln während der Eiszeit ähnliche klimatische Verhältnisse wie heute im westlichen Patagonien, in Neuseeland, im südlichen Alaska: außerordentlich tiefe Lage der Schneegrenze infolge großen Niederschlagsreichtums, die Baumgrenze darunter in kleinst möglichem Abstände, und hier dann sofort Einsetzen kräftigen Waldes, welcher allerdings nur bis höchstens 800 m gereicht haben dürfte, während er im Innern der Halbinseln beträchtlich höher, in der Pyrenäen- und Balkanhalbinsel mutmaßlich bis zu 1200 m anstieg. Das Mittelmeergebiet erscheint uns nach diesen Darlegungen als das eiszeitliche Waldland Europas, und wo wir dieses anzunehmen haben, fehlt der Löß. Von der Straße von Calais bis zum Schwarzen Meere südlich der Donaumündung verläuft eine auf der Nordseite der Alpen sich zungenförmig bis nach Vienne unterhalb Lyon ausbuchtende Linie, welche einen lößfreien Südwesten Europas von jenen Gebieten scheidet, wo sich in den Niederungen weite Lößdecken erstrecken, und dieser wird wiederum durch eine von der Straße von Calais zum mittleren Ural sich ziehenden Linie von einem Europa geschieden, wo lediglich Gletscherablagerungen den Boden bilden. Letzteres Europa ist seit der Eiszeit mit Pflanzen neu besiedelt worden: im lößtragenden Europa treffen wir im Osten und Südosten heute noch, wie vielleicht schon zur Eiszeit, Steppen; die Tundren des germanischen Mitteleuropas und gallischen Westeuropas haben sich bewaldet, das Mittelmeergebiet aber teilweise entwaldet, das sind die großen Veränderungen, welche das europäische Pflanzenkleid seit der Eiszeit erfahren hat. Es ist eine Verrückung der einzelnen Vegetationsformationen wesentlich in polarer und in ansteigender Richtung eingetreten; diese allgemeine Bewegung hat sich aber nicht auf das sarmatische Europa erstreckt, wenn hier jenes konstante Anhalten von Steppenzuständen stattgefunden hat, auf die wir mehrfach zu folgern hatten; sie ist jedenfalls durch die Alpen und Pyrenäen erschwert gewesen, welche der Wanderung mancher Arten ein unübersteigbares Hindernis darboten, sie war hingegen von seiten der Balkanhalbinsel her begünstigt, deren Gebirgszüge sich in das pannonische Mitteleuropa hinein fortsetzen.

Diese große postglaziale Wanderung der Pflanzengürtel hat aber nicht konstant stattgefunden; der Rückzug der großen Vergletscherungen geschah nicht kontinuierlich, sondern wurde durch einzelne Halte unterbrochen, welche sich in den Alpen als kleine Vorstöße des Eises offenbaren: die ansteigende Bewegung der Schneegrenze seit der Eiszeit beschrieb in den Alpen wenigstens keine einfach ansteigende Kurve, sondern eine Wellenlinie<sup>1)</sup>, und es findet sich in den Westalpen ein Anhaltspunkt dafür, daß dem letzten Vorstoße des Eises, dem Daunstadium, eine Zeit mit einem Klima milder als dem heutigen, mit etwas höherer Lage der Schneegrenze vorausgegangen ist. Diese postglazialen Klimaänderungen gingen im Norden Europas

1) Vergl. hierzu PENCK und BRÜCKNER, Die Alpen im Eiszeitalter. Leipzig 1901—1906.

Hand in Hand mit bemerkenswerten Veränderungen im Unriss Europa. Dem sich zurückziehenden Eise folgte in Schottland, im südlichen Skandinavien sowie im äußersten Nordosten unseres Erdteiles eine Überflutung durch ein eisiges Meer, das Yoldia-Meer, das aber die baltischen Gebiete bald wieder verließ und im Bereiche der Ostsee durch einen großen Süßwassersee, den Ancylus-See, ersetzt wurde. Aber auch dieser war von kurzem Bestande, und neuerlich fand das Meer hier Eingang, nimmehr aber ein solches mit einer Fauna, die leichte Anklänge an milderes Klima aufweist. Das ist das Litorina-Meer. Noch aber kann diese Geschichte des baltischen Europa nicht mit den einzelnen Vorstößen und Halten der sich zurückziehenden alpinen Vergletscherung in Parallele gebracht werden, wie denn überhaupt zwischen der eiszeitlichen Geschichte des alpinen und nördlichen Europa noch manche Brücke zu schlagen bleibt. Nur die Tatsache, daß an den Ufern des Litorina-Meersee der Mensch im Stadium einer altneolithischen Kultur lebte, gibt einen Anhalt, dasselbe in die wärmere Periode zu verweisen, welche dem letzten Vorstoße der alpinen Gletscher, dem Dannstadium vorausging. Auch die wechselvolle Geschichte der britischen Inseln während der Postglazialzeit bleibt noch aufzuhellen, ebenso wie die des Kaspisees während des gesamten Eiszeitalters. Wir wissen nur, daß er während desselben zeitweilig größer gewesen ist und weit an der Wolga aufwärts gereicht hat. In welchem Abschnitte dies aber geschah, läßt sich nicht sagen, und solcher Abschnitte haben wir viele anzunehmen, wenn wir die Geschichte Europas von der Tertiärperiode bis zur Gegenwart überblicken wollen.

Das Studium der eiszeitlichen Moränen ergibt fast allenthalben in Europa, daß dieselben kein einheitliches Ganzes darstellen. Die äußeren Moränen der alten Gletschergebiete zeigen gewöhnlich nicht mehr die Formen von Moränen, sie haben eine stattliche Erosion erlitten, während die inneren vielfach in überraschender Frische dastehen. Die Zeit, die seit ihrer Ablagerung verstrichen ist, ist nahezu wirkungslos an ihnen vorübergegangen, während die zwischen der Ablagerung der äußeren und inneren Moränen abgelaufene Zeit jene stark mitgenommen hat. Wir schließen daraus auf einen viel größeren Zeitraum zwischen Ablagerung der äußeren und inneren Moränen als seit Bildung der letzteren verlossen ist. Wo sich während jenes größeren Zeitraumes die Gletscher aufgehalten haben, läßt sich durch Verfolgung der älteren Moränen nicht feststellen; sie reichen nur ein kleines Stück weit unter die jüngeren und erscheinen dann durch die stattlichen Erosionswirkungen abgeschnitten, welche die Gletscher auf ihren Untergrund ausgeübt haben. Dagegen läßt sich aus phytopaläontologischen Gründen dartun, daß sich zwischen große Vergletscherungen Zeiten mit einem nicht eiszeitlichen Klima, daß sich zwischen Eiszeiten Interglazialzeiten eingeschaltet haben. Zwischen den Moränen treffen wir an einer Anzahl von Stellen Ablagerungen, welche eine der heutigen ähnliche, manchmal sogar auf ein milderes Klima deutende Flora enthalten. Solche Stellen finden sich sowohl am Rande der alten Gletschergebiete, wie auch in den Alpen, in deren Inneren.

Über die Beweiskraft solcher Funde gehen die Meinungen noch vielfach auseinander. Nicht wenige Forscher, namentlich Geologen, haben darauf verwiesen, daß viele Gletscher, vor allem die Westpatagoniens, der Südinsel Neuseelands und

südlichen Alaska. herunterreichen bis in prächtigen Hochwald, und daß es einer bloßen geringen Gletscherszillation bedürfe, um einen derartigen Fund zu erklären: Der Hochwald folgt dem sich zurückziehenden Gletscher und faßt auf dessen Moränen Fuß, worauf er bei einem neuerlichen Anwachsen des Eises von dessen Moränen begraben wird, so daß wir dann zwischen Moränen die Flora eines durchaus milden Klimas finden. FRITZ FRECH hat ferner darauf verwiesen, daß der große Muir-gletscher in Alaska nicht bloß in den Wald herabreicht, sondern oberflächlich sogar von solchem bedeckt wird, der auf seinen Obermoränen wurzelt, so daß wir hier eine ziemlich üppige Flora über dem Eise treffen. Andererseits ist unter Hinweis auf die außerordentliche Größe der eiszeitlichen Gletscher namentlich von seiten einiger Botaniker betont worden, daß am Saume derartiger Gletscher die Flora eines milden Klimas nicht fortkommen könne. Die neueren physiogeographischen Eiszeitforschungen entscheiden zugunsten der Auffassung der Botaniker. Wenn zur Zeit der Ausdehnung des Rheingletschers bis Schaffhausen die Schneegrenze im benachbarten Schwarzwalde unter 1000 m Meereshöhe herabgesunken war, konnte bei Schaffhausen der Buxbaum nicht in 400 m Meereshöhe vorkommen, um sich während einer Oszillation des Rheingletschers bei Flurlingen im Kalktuffe begraben zu lassen. In einem Abstände von weniger als 500 m unter der Schneegrenze kommt der Buxbaum nicht vor, können nicht Waldbäume existieren, deren Blätter gleichfalls der Tuff von Flurlingen birgt. Seine Flora verlangt für die Zeit seiner Entstehung eine Lage der Höhengürtel, welche mit eiszeitlichen Verhältnissen unvereinbar ist, und wenn er nachweisbar zwischen zwei aufeinanderfolgenden Vergletscherungen der Gegend entstanden ist, so müssen diese durch eine Zeit mit nicht eiszeitlichem Klima voneinander getrennt gewesen sein. Gegenüber den Ergebnissen der physiogeographischer Basis betriebenen Eiszeitforschung erscheint eben, wie bereits ausgeführt, die oft behauptete Bewaldung des germanischen Mitteleuropas zwischen der nordischen und alpinen Vereisung nicht mehr annehmbar: sie liefert einen bestimmten Anhalt für Festlegung der Höhengürtel für die Eiszeit und die einzelnen Stadien des Rückzuges der großen Vergletscherungen; und wenn Ablagerungen, welche sich den glazialen einschalten, auf phytogeographischen Gründen die heutige oder sogar eine höhere Lage der Höhengürtel verlangen, so muß man eben auf eine entsprechende Klimaschwankung schließen und annehmen, daß Eiszeiten mit durchschnittlich 1200 m tieferen Höhengürteln getrennt waren durch Interglazialzeiten mit Höhengürteln, etwas höher als die gegenwärtigen. Zu einer solchen Schlußfolgerung drängen aber nicht bloß Ablagerungen in der Peripherie der alten Gletschergebiete, sondern in den Alpen auch solche aus deren Mitte, wie z. B. die bekannte Höttinger Breccie bei Innsbruck, deren Flora v. WETTSTEIN beschrieben hat, und die Tone von Re im Vigezzotale, deren Flora eben im botanischen Institute der Wiener Universität näher untersucht wird. Die an beiden Örtlichkeiten vorkommenden Moränen würden allerdings an sich genommen eine weit geringere Gletscherentfaltung und damit auch eine geringere Depression der Schneegrenze verlangen, als die an der Peripherie der alten Vergletscherungen gelegenen, aber hier wie da weisen Begleiterscheinungen darauf, daß wir es im Hangenden und im Liegenden der pflanzenführenden Schichten mit Ablagerungen zu tun haben, welche eine eiszeit-

liche Depression der Schneegrenze voraussetzen, während die Flora der ersteren das Gepräge eines milderen Klimas trägt, als gegenwärtig an Ort und Stelle herrscht. So gestalten sich denn die Höttinger Breccie und die Tone von Re zu wichtigen stratigraphischen Beweisen dafür, daß in den Interglazialzeiten die Gletscher sich wirklich bis ins Innere der Alpen zurückgezogen hatten, was phytogeographische Argumente verlangen. Wenn gleichwohl erst kürzlich wieder durch F. FRECH und E. GEINITZ Zweifel am interglazialen Alter der Höttinger Breccie geäußert worden sind, so beruhen diese in erster Linie auf der Voraussetzung, daß die alpinen Gletscher bei ihrem Anwachsen sich in ein bis hoch hinauf reich bewachsenes Inntal erstreckten, was nach den Ergebnissen physiogeographischer Eiszeitforschung unmöglich ist, sowie auf Interpretierungen der Lagerungsverhältnisse, die nicht durch an Ort und Stelle gewonnene Beobachtungen gestützt werden.

Die Zahl der Fundstellen, welche einen Einblick in die interglaziale Flora gewähren, ist noch gering und ermöglicht noch keine weittragenden Folgerungen auf das gleichzeitige Pflanzenkleid Europas. Wir können augenblicklich nur sagen, daß die Alpen während der letzten Interglazialzeit, welche zwischen die Rib- und die Würm-Eiszeit fällt, bis hoch hinauf bewaldet gewesen sein müssen, und daß es namentlich eine Flora mit pontischen Anklängen war, die hier Fuß gefaßt hatte. Bemerkenswerterweise ist die mediterrane Flora, welche jetzt durch den Menschen in die südlichen Alpenthäler gebracht worden ist, auch während der letzten Interglazialzeit dort nicht daheim gewesen; der damalige Wald war auch nahe am Südfuße der Alpen kein immergrüner. Reich bewaldet ist, wie namentlich aus den scharfsinnigen Untersuchungen C. A. WEBERS hervorgeht, Norddeutschland während der letzten, der Rib-Würm-Interglazialzeit gewesen; dagegen können wir nichts von der gleichzeitigen Flora Skandinaviens sagen. Hier hat die letzte Vergletscherung glatt ausgefegt, was an älteren Quartärgebilden vorhanden war; es hat an solchen schützenden Winkeln gefehlt wo sich solche, wie in den Alpen erhalten konnten, und deswegen treffen wir dort auch kein einziges beweiskräftiges interglaziales Profil. Auch über die interglaziale Flora des pontischen Gebietes, wissen wir nichts, und es ist im wesentlichen ein auf die gegenwärtigen Verhältnisse basierter Analogieschluß, wenn wir von der Möglichkeit dortiger interglazialer Steppen sprechen. Endlich mangeln alle auf Beobachtung gegründete Anhaltspunkte für Beurteilung der mediterranen Flora der Interglazialzeit. Es fehlen eben außerhalb der alten Gletschergebiete die Moränen, welche zur stratigraphischen Altersbestimmung einer interglazialen Flora notwendig sind, und wenn man in der Nähe alter Gletschergebiete, wie z. B. in Norddeutschland, von interglazialen Floren auf Grund einer gewissen floristischen Vergesellschaftung sprechen kann, so kann man eine ebensolche Vergesellschaftung eben nicht über größere Gebiete erwarten.

Bemerkenswert ist, daß die interglaziale Flora der Alpen mit der heutigen die überwiegende Zahl ihrer Arten gemein hat. Speziell auf der linken Flanke des Inntales kommen so viele Arten der Höttinger Breccie auch lebend vor, daß v. WETTSTEIN der der letzteren Breccie folgenden Eiszeit keine auch nur annähernd so weitgehende klimatische Änderung und Vergletscherung zuzuschreiben vermochte, als der ihr vorangehenden. Die von physiogeographischem Standpunkte aus betriebenen

Eiszeitforschungen gewähren einer solchen Auffassung keine Stütze. Blieb auch die letzte Vergletscherung allenthalben innerhalb der Grenzen der vorletzten, so setzt sie doch eine nahezu ebenso große Depression der Höhengrenzen voraus; nur um 100 m, höchstens 200 m lag die Schneegrenze der vorletzten, der Riß-Eiszeit tiefer als die der Würm-Eiszeit, von der wir bisher allein gesprochen haben. Wenn wir um Innsbruck heute dieselben Arten finden, wie in der Höttinger Breccie, so ist ganz ausgeschlossen, daß sie noch da sind: es kann nur angenommen werden, daß sie wieder da sind, nachdem sie eine Wanderung zurückgelegt haben, welche eine Herabsetzung der Schneegrenze von über 1200 m und eine darauffolgende Erhebung derselben um den letzteren Betrag verlangt. Das entspricht in horizontaler Entfernung einer Weglänge von 2000—3000 km hin und fast ebensoviel zurück. Nur an zwei Stellen der ganzen Alpenkette vermochten sich größere Partien der interglazialen Flora in ausgedehnterem Umfange zu erhalten: einerseits am Südende des Gebirges in den provençalischen Alpen, wo die eiszeitliche Schneegrenze nur auf 2000 m Höhe herabgedrückt war; hier konnte die Florenregion des entsprechenden Höhenintervalls, also die Flora vom Säntis bis zum Bodensee herab bestehen, ferner im Osten des Gebirges, wo in den kärntnerisch-steirischen Alpen westlich von Graz die eiszeitliche Schneegrenze in etwa 1800 m Höhe, also 1500 m über dem steirischen Hügellande, verlief, und daher die Flora eines Höhenintervalls von 1500 m unterhalb der Schneegrenze, also der oberhalb des Brenners gelegenen, Existenzbedingungen geboten waren. Auch der Südsaum der Alpen bot Raum für Erhaltung der interglazialen Flora. Wohl war die Vergletscherung selbst hier viel geringer als am Nordsaume des Gebirges und beschränkte sich hier auf die größten Täler, aber die Schneegrenze lag doch ziemlich tief, 1400 m im Osten, 1600—1700 m im Westen, also nur 1300 m über der Poebene, und es konnte hier nur die Vegetation eines Höhengürtels, entsprechend demjenigen, welcher sich oberhalb des bekannten Karrersees in den Südtiroler Dolomiten erstreckt, die Eiszeit überdauern; für sie boten die wenig vergletschert gewesenen Bergamasker und Brescianer Alpen ziemlich ausgedehnte unvergletscherte Flächen, deren alten Endemismus ENGLER<sup>1)</sup> besonders hervorhebt. Dagegen kann sich am Nordrande der Alpen zwischen Rhone- und Salzachthal ebensowenig wie im Innern des Gebirges Pflanzenleben seit der Riß-Würm-Interglazialzeit erhalten haben. Die Eisströme reichten hier bis an die Schneegrenze heran.

Die genaue Untersuchung des Alpenvorlandes hat nicht weniger als vier verschiedene Systeme alter Moränen nachweisen können, welche sich in ähnlicher Weise voneinander sondern, wie die Würm-Moränen der letzten und die Riß-Moränen der vorletzten Eiszeit. Aller Wahrscheinlichkeit nach entsprechen diese Systeme vier verschiedenen Eiszeiten. Auch finden sich Ablagerungen, welche älteren Interglazialzeiten zugewiesen werden können. Allein die Überlieferung ist so spärlich, daß sich für die älteren Eiszeiten eine Geschichte der Alpen kaum skizzieren, geschweige denn eine solche für ganz Europa entwerfen läßt. Den Gang der Entwicklung rückwärts

1) Die Pflanzenformationen und die pflanzengeographische Gliederung der Alpenkette. Notizblatt der Königl. Bot. Gartens., 2. Aufl. Berlin 1903, Appendix VII, p. 83.

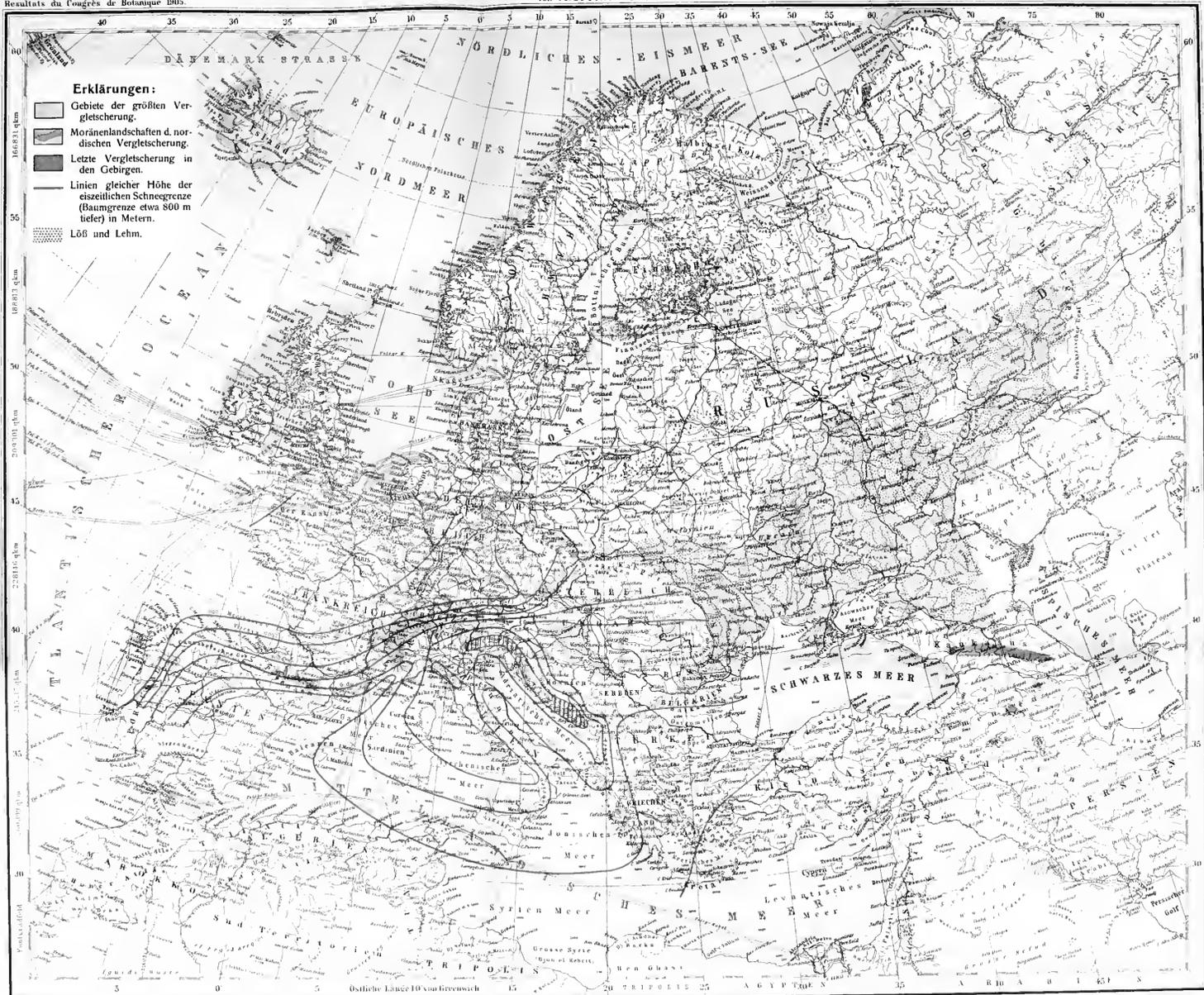
verfolgend, stoßen wir gegenwärtig noch auf so weite Lücken, daß wir die Geschichte Europas während des Eiszeitalters noch nicht an die der jüngsten Tertiärperiode anzuknüpfen vermögen. Heute läßt sich nur eines sagen, daß die Fülle von Klimaschwankungen des Eiszeitalters jünger ist, als die ganze Serie mariner Pliozänablagerungen mit ihrer reichen Flora, welche sich am Nordfuß des Apennin und in der Poebene sowie Rhone aufwärts erstreckt, daß sie ferner jünger ist als die pliozänen Faunen und Floren der Auvergne mit Mastodonarten. Dagegen schließen im Norden die Glazialablagerungen Englands unmittelbar an die des dortigen jüngeren Pliozänmeeres mit seiner der heutigen sich rasch nähernden Fauna unmittelbar an, die aber ihrerseits nicht an die dortigen älteren Pliozängebilde anknüpfen. Nicht wenige Ablagerungen, die von den einen zum Pliozän, von den anderen zum Pleistozän gestellt werden, dürften noch zum Eiszeitalter gehören, aber noch bleibt ihre genauere chronologische Stellung zu ermitteln. Diese muß aber bekannt sein, bevor sie als erdkundliche Grundlagen für die Geschichte Europas benutzt werden können. Pflanzengeographisch so wichtige Tatsachen, ob während der älteren Quartärperiode Landverbindungen zwischen Europa und Afrika bestanden, harren daher noch der Feststellung; doch läßt sich sagen, daß an der Südspitze der Apenninhalbinsel große geographische Veränderungen in den älteren Phasen des Eiszeitalters eingetreten sind. Diese aber deuten weit weniger auf den Einbruch eines früher bestandenen Landes, denn auf die Erhebung eines neuen. Wir haben es mit Calabrien und Sizilien mit sehr bedeutenden quartären Hebungerscheinungen zu tun.

Lückenhaft sind noch die erdkundlichen Grundlagen für die Geschichte Europas seit Schluß der Tertiärperiode. Weite Gebiete, namentlich im Osten und Süden unseres Erdteiles, harren noch der einschlägigen näheren Erforschung, und wenn in seiner Mitte in der großen Hochschule erdkundlicher Forschung, wenn in den Alpen eine Chronologie des Eiszeitalters gewonnen worden ist, so ist auch sie lückenhaft und ist in ihrer Anwendbarkeit auf andere Gebiete noch zu erproben. Aber rüstig schreitet die Forschung fort, belebt durch die Einführung neuer physio-geographischer Betrachtungsweise, die sich zur stratigraphisch-geologischen und paläontologischen gesellt hat, und das Zusammenwirken dieser drei Forschungsrichtungen wird die Zahl der offenen Probleme in Zukunft mindern.

# Übersichtskarte der eiszeitlichen Gletscher- und der Lößgebiete in Europa

von Albrecht Penck.

Resultats du Congrès de Botanique 1905.



Maßstab 1:1500000

GUSTAV FISCHER, JENA.

Maßstab 1:1500000



## 2. Grundzüge der Entwicklung der Flora Europas seit der Tertiärzeit.

Von A. Engler (Berlin).

In keinem Lande Europas treffen so viel Florenprovinzen zusammen, wie in der österreichisch-ungarischen Monarchie, in welcher wir von der hochalpinen Region der Alpen und Karpathen herabsteigend nordwärts in die Provinz der anmutigen europäischen Mittelgebirge und mit den baltischen Fluren in Verbindung stehende sarmatische Provinz, ostwärts in die an die asiatischen Steppen gemahnde pontische Provinz, südwärts in die illyrischen Gebirgsländer und in die gesegneten Gefilde des Mittelerrangetbiets gelangen. Kein Wunder, daß bei allen Stämmen dieses Landes immer ein reges Interesse für die heimische Pflanzenwelt bestanden hat und daß nicht wenige auserlesene Geister, von dem Spezialstudium angeregt, auch ferner liegenden Fragen nahe zu treten suchten, um so mehr, wenn sie nicht bloß mit den so mannigfachen, gegenwärtig Österreichs Vegetation bildenden Formen vertraut wurden, sondern auch Gelegenheit hatten, die in zahlreichen Fundstätten erhaltenen Pflanzenreste längst vergangener Perioden kennen zu lernen. So ist es kein Zufall, daß es zuerst ein Österreicher war, welcher mit größerer Entschiedenheit darauf hinwies, daß die Verbreitung der Pflanzen nicht bloß aus den gegenwärtig bestehenden klimatischen Verhältnissen zu erklären sei, sondern daß die Florengebiete das Resultat vorausgegangener Zustände seien, die in einer fortschreitenden Bildung ihren Grund haben, daß die zwar oft nur ein unvollständiges Trümmerwerk darstellenden Monumente, welche frühere Vegetationen zurückgelassen haben, mit Sorgfalt gesammelt, verglichen und bestimmt, doch einen Überblick der Geschichte der Vegetation verschaffen. Derjenige, der dies aussprach, war der geniale FRANZ UNGER, welcher im Alter von 35 Jahren nach siebenjähriger, an wissenschaftlichem Beobachten und Schaffen reicher Tätigkeit aus der bescheidenen Stellung eines Landarztes in Kitzbühel zum Professor der Botanik an das Johanneum in Graz berufen wurde und 1852 eine „Geschichte der Pflanzenwelt“ veröffentlichte.

Ganz neu war übrigens der Gedanke nicht. Schon im Jahre 1792 hatte der Berliner Botaniker WILLDENOW in seinem verbreiteten Handbuch der Kräuterkunde ein inhaltreiches Kapitel der „Geschichte der Pflanzen“ gewidmet, unter der er nicht bloß den Einfluß des Klimas auf die Vegetation versteht, sondern auch die Veränderungen, welche die Gewächse wahrscheinlich erlitten haben, in der er ferner die Wissenschaft sieht, welche lehrt, wie die Natur für die Erhaltung der Pflanzen sorgt, welche die Wanderungen der Gewächse behandelt und endlich ihre Verbreitung über den Erdball als das Produkt einer allmählichen Entwicklung erkennen läßt. Es ist merkwürdig, daß die entwicklungsgeschichtliche Richtung der Pflanzengeographie in A. v. HUMBOLDTS Ideen zu einer Geographie der Pflanzen weniger zur Geltung kommt und lange Zeit die physikalische Pflanzengeographie die herrschende Richtung war. „Unsere Kenntnis von der Urzeit der physikalischen Weltgeschichte reicht nicht

hoch genug hinauf, um das jetzige Dasein als etwas Werdendes zu schildern“, hatte A. v. HUMBOLDT gesagt; aber daß er andererseits auch an eine allnähliche Entwicklung dachte, geht aus folgendem Satze seiner „Ideen zu einer Geographie der Pflanzen“ hervor: „Die Geographie der Pflanzen untersucht, ob man unter den zahlreichen Gewächsen der Erde gewisse Urformen entdecken und ob man die spezifische Verschiedenheit als Wirkung der Ausartung und als Abweichung von einem Prototypus betrachten kann.“ Dieser Gedanke war bei den meisten Botanikern, welche in der ersten Hälfte des vorigen Jahrhunderts sich mit der Verbreitung der Pflanzen beschäftigten, gänzlich in den Hintergrund getreten. Merkwürdigerweise auch bei GRISEBACH, der noch im Jahre 1872 unter dem Bann der Annahme von Schöpfungszentren stand und den einfachsten entwicklungsgeschichtlichen Anschauungen unzugänglich war. UNGER besaß wohl nicht eine so weitgehende Kenntnis exotischer Pflanzen, wie GRISEBACH; aber er hatte einen Überblick über die europäischen Pflanzenformen der Gegenwart und der Vergangenheit, soweit sie damals bekannt geworden waren, und so enthält sein Buch im wesentlichen eine Darstellung des damaligen Standpunktes der Pflanzenpaläontologie, mit dem 1849 auch von BRONGNIART<sup>1)</sup> gewonnenen Ergebnis, daß die Hauptgruppen des Pflanzenreichs, die Pteridophyten, Gymnospermen und Angiospermen das Maximum ihrer Entwicklung gerade in derselben Zeitfolge erlangten, so wie sie sich untereinander in bezug auf ihren morphologischen Fortschritt verhalten, mit der Erweiterung, daß UNGER glaubte, eine reichere Entwicklung der Thalphyten vor der der Pteridophyten und eine sukzessive größere Entwicklung der „Apetalen, Gamopetalen und Dialypetalen“ von der Kreideperiode an nachweisen zu können. Zwar werden heute die von den älteren Phytopaläontologen gemachten Bestimmungen fossiler Pflanzenreste einer viel schärferen Kritik als früher unterworfen; aber UNGERS Grundgedanken waren richtig, und namentlich verdienen noch seine theoretischen Behauptungen über die Veränderlichkeit der Arten Beachtung. Er gibt eine gewisse Stabilität der Art zu, ist aber der Ansicht, daß diese Stabilität, so wie wir sie erfahrungsgemäß, nicht theoretisch gewonnen haben, sich sehr wohl mit einer genetischen Entwicklung vereinigen läßt; er ist der Ansicht, daß mehrere unserer jetzt angenommenen Arten aus einer verschwundenen Urform entstanden sind, die während des Laufes der Zeiten sich in mehrere verzweigt hat, welche wir gleichwohl als wirkliche Arten betrachten müssen. Die Entstehung neuer Typen ist ihm nur eine partielle Metamorphose, an welcher vielleicht nicht einmal sämtliche Individuen einer Art zu irgend einer Zeit Anteil nehmen, sondern welche wahrscheinlich nur von einer geringeren Anzahl derselben vollzogen wird. In UNGERS Geschichte der Pflanzenwelt vermissen wir noch sehr das spezielle Eingehen auf die gegenwärtige Verbreitung der in den jüngeren Erdperioden auftretenden Gattungen; aber dies geschah später (1870) viel mehr in seiner klassischen Schrift „Geologie der europäischen Waldbäume“. Zwischen 1852, in welchem Jahr die Geschichte der Pflanzenwelt erschien, und 1870 lagen zwei Jahrzehnte, in denen die Grundlagen für die entwicklungs-

1) Exposition chronologique des périodes de végétation et des flores diverses, qui se sont succédé à la face de la terre.

geschichtliche Pflanzengeographie sich erheblich erweitert hatten. Schon 1846 hatte EDWARD FORBES in seinen „Memoirs of the geological survey of Great Britain“ einzelne Erscheinungen der Pflanzenverbreitung durch Heranziehen vergangener geologischer Ereignisse zu deuten gesucht und namentlich darauf hingewiesen, daß während der Eiszeit die Fauna des Meeres um England eine andere war, als in der Tertiärzeit und als in der Gegenwart, daß aber die Annahme einer allgemeinen Vernichtung der Lebewesen und einer nachherigen Neuerschaffung ausgeschlossen sei. Welche bedeutenden Fortschritte die Geologie in der Erforschung der Glazialperiode und der ihr zunächst liegenden Perioden in der zweiten Hälfte des vergangenen Jahrhunderts gemacht hat, ist Ihnen allen genugsam bekannt.

Sehr gefördert wurde die entwicklungsgeschichtliche Methode der Pflanzengeographie von ALPH. DE CANDOLLE in seiner 1855 veröffentlichten „Géographie botanique raisonnée“. Indem er auf zahlreiche Verbreitungserscheinungen aufmerksam machte, zu deren Erklärung physikalische Ursachen nicht ausreichen, weckte er das Interesse für die Entwicklungsgeschichte der Pflanzenverbreitung, mit welcher bald noch die durch DARWIN belebte Lehre von der Entwicklung der Organismen Hand in Hand ging. Das Laienpublikum, welches wir gerade bei diesen Fragen als recht groß und auch einen Teil der Gelehrtenwelt umfassend ansehen müssen, hat diesen Dingen mehr Begeisterung, als wahres Verständnis entgegengebracht, und die Gelehrten selbst haben sich oft von dem an sie herantretenden Verlangen nach sensationellen Resultaten zu Schlüssen verleiten lassen, die noch nicht ausreichend begründet waren. Aber auch nach Ausscheidung der Spreu von dem Weizen werden wir doch finden, daß die entwicklungsgeschichtliche Forschung eine Anzahl unanfechtbarer Resultate von Wert ergeben hat. In der entwicklungsgeschichtlichen Pflanzengeographie treten nun hauptsächlich zwei Forschungsrichtungen hervor.

Die eine geht aus von der Analyse der einzelnen Florengebiete, von der Feststellung der Verbreitung ihrer einzelnen Bestandteile in der Gegenwart und wenn möglich auch in der Vergangenheit auf Grund fossiler Befunde; es ist dies also im wesentlichen eine Entwicklungsgeschichte der Florengebiete, für welche die Erdgeschichte, insbesondere die der jüngeren Epochen die wichtigste Grundlage bietet. Für die Entwicklungsgeschichte der Florengebiete ist es aber ferner von der größten Bedeutung, das Verhältnis der endemischen Formen zu den weiter verbreiteten festzustellen; es ist dann ferner bei dieser Methode darauf zu achten, ob die endemischen Formen anderen Arten desselben Gebietes sehr nahe stehen, oder aber, neben den übrigen Florenbestandteilen völlig isoliert, mit Arten anderer Gebiete oder vergangener Perioden verwandt sind. Für diese entwicklungsgeschichtliche Richtung ist selbstverständlich auch die Verfolgung der Pflanzenwanderungen und die Formationsbiologie eine der ersten Aufgaben; denn als ein Grundsatz der Entwicklungslehre muß angesehen werden, daß die Bedürfnisse der Pflanzen für Wärme und Feuchtigkeit sich am wenigsten ändern, auch wenn sie Veränderungen in Blattgestalt und in den Blütenteilen erleiden, und daß eine Anpassung an neue Lebensverhältnisse oder eine denselben entsprechende Umgestaltung doch immer nur so weit erfolgen kann, als es die ganze Konstitution einer Pflanze gestattet, d. h. es können leicht Pflanzen

eines Gebietes in einem von der Heimat entfernt gelegenen sich weiter entwickeln, sofern in beiden ähnliche Verhältnisse herrschen, und eine Pflanze kann aus einer Region oder Formation in eine andere benachbarte nur dann übergehen, wenn dieselben nicht stark ausgeprägte Gegensätze zeigen. Dieser Umstand erklärt es, daß in wärmeren Ländern die Regionen eine viel größere vertikale Ausdehnung haben, als in denen der gemäßigten Zonen.

Die andere Richtung ist die systematisch-entwicklungsgeschichtliche oder phylogenetische. Hier handelt es sich darum, jede Form oder Art nicht für sich, sondern im Zusammenhang mit ihren Verwandten zu betrachten; hier kommt es vorzugsweise darauf an, auf möglichst breiter Grundlage, durch morphologische und anatomische Untersuchungen festzustellen, wie sich die Areale der einzelnen Arten zu einander verhalten. Beide Richtungen haben ihre Vorteile und Nachteile. Bei der florengeschichtlichen hat man den Vorteil, dadurch, daß man die Verbreitung jeder Art so weit als möglich verfolgt, feststellen zu können, woher die einzelnen Artengruppen gekommen sind, und es ist besonders dann etwas gewonnen, wenn sich ermitteln läßt, daß die eine natürliche Formation ausmachende Artengruppe oder Pflanzengemeinde (Pflanzenverein) einen gemeinsamen Ursprung hat. Es ist aber für einen und denselben Autor schwer, bei denjenigen Florengeländen, welche eine nicht sehr einheitliche und in sich nahezu abgeschlossene Flora besitzen, wie etwa das südwestliche Kapland oder Australien, die Verbreitung aller Arten und ihre Verwandtschaft zu denen anderer Gebiete zu ermitteln; man ist hierbei auf die Urteile der Monographen angewiesen, welche sich am besten über die Verwandtschaft der von ihnen untersuchten Formen zu äußern vermögen; die Entwicklungsgeschichte der Florengelände bedarf also dringend der phylogenetischen Systematik. Der Phylogenetiker wiederum, der die Arten einer über einen ganzen Erdteil oder über einige Erdteile verbreiteten Gattung nach ihrer Verwandtschaft und Entwicklung beurteilen soll, ist bei solchen großen Formenkreisen nicht in der Lage, alle Formen, welche er bespricht, unter ihren natürlichen Verhältnissen kennen zu lernen, während der Florist mit den Existenzbedingungen der in seinem Gebiet vorkommenden Arten leicht bekannt werden und auf Grund seiner Kenntnis der Existenzbedingungen wieder Schlüsse über die Entwicklung der Arten machen kann. Beide Richtungen finden ihre zuverlässigste Stütze in fossilen Befunden, die Entwicklungsgeschichte der Florengelände wird am sichersten festgestellt werden können, wenn die vorangegangenen Floren desselben Gebietes möglichst vollständig im fossilen Zustand der Gegenwart überliefert sind, und die Geschichte einer Gattung wird sich am besten feststellen lassen, wenn die ausgestorbenen Formen recht zahlreich und vollständig erhalten sind. Es ist bekannt, daß sich leider nur in wenigen Fällen derartige Hilfsmittel aus dem Bereich der Pflanzenpaläontologie darbieten und daß es vorzugsweise die Bäume der nördlich-gemäßigten Zone sind, deren fossile Reste wertvolles Material für entwicklungsgeschichtliche Forschungen abgeben.

Derjenige Botaniker, welcher zuerst die Entwicklungsgeschichte einzelner Florengelände darzustellen versuchte und durch seine umfassenden Pflanzenkenntnisse auch in der Lage war, die dabei in Betracht kommenden systematischen Fragen zu

behandeln, war der Nestor der jetzt lebenden Botaniker, Sir JOSEPH HOOKER, der im Jahre 1846 mit Studien über die Flora der Galapagos-Inseln begann, 1859 die Entwicklung der antarktischen Floreengebiete<sup>1</sup> und 1866 die Insellflore behandelte. Die Zahl der Forscher, welche in ähnlicher Weise wie HOOKER die Floreengebiete analysiert haben, ist gering, da zu einer erfolgreichen Tätigkeit auf diesem Gebiet vor allem Kenntnis der Pflanzen selbst und ihrer Existenzbedingungen gehört, und zwar nicht bloß der Pflanzen des zu behandelnden Gebietes, sondern auch der Nachbargebiete; bei den meisten Floristen war vielfach die lang geübte Beschränkung auf ein engeres Florenggebiet, sowie der fehlende Überblick über die Gesamterscheinungen der Pflanzenverbreitung dem Eingehen auf derartige Fragen hinderlich. Dies gilt vorzugsweise für die tropischen und subtropischen Länder; dagegen waren die Fortschritte der physikalischen Geographie in der nördlich gemäßigten und arktischen Zone so bedeutend, daß man sich der Verwertung dieser Errungenschaften für die Entwicklungsgeschichte der Floreengebiete nicht entziehen konnte. Längere Zeit bestanden unrichtige Auffassungen bezüglich des Verhältnisses der alpinen Flora zu der arktischen bei denjenigen, welche vorzugsweise die physiognomische Übereinstimmung alpiner und arktischer Pflanzen und das gleichzeitige Auftreten zahlreicher Arten in den europäischen und arktischen Gebirgen sowie im hohen Norden vor Augen hatten, Anschauungen, vor denen diejenigen bewahrt blieben, welche sich in das spezielle systematische Studium formenreicher arktisch-alpiner Gattungen vertieften. CHARLES MARTIN, CHRIST, ARESCHOUG haben von 1866 – 1871 die Herkunft der Alpenflora und der skandinavischen Flora behandelt und namentlich letzterer und MARTIN würdigten schon sehr den Einfluß der Eiszeit. Alle an das Glazialphänomen in Europa sich knüpfenden Betrachtungen verloren an hypothetischem Charakter immer mehr, als im Jahre 1870 NATHORST im südlichen Schonen in glazialen Süßwasserablagerungen der Moränenlandschaft fossile Glazialpflanzen nachwies und in den folgenden Jahrzehnten größtenteils von ihm, aber auch von einigen anderen Botanikern solche an zahlreichen Fundstätten der die Ostsee umgebenden Länder (G. ANDERSSON, A. BLYTT, A. F. CARLSON, CONWENTZ, v. FISCHER-BENZON, JENTZSCH, KLINGE, SERNANEER, FR. SCHMIDT), im östlichen Schottland und in England (BERNIE, REID, RIDLEY), im nördlichen Vorgelände der Alpen (FRAAS, FLICHE, NATHORST, C. SCHROETER), sowie der Karpathen (STAUB) gemacht wurden.

Diesen Forschungen schließen sich zahlreiche andere Untersuchungen skandinavischer Botaniker an, welche sich auf die allmähliche Besiedelung des durch die Glazialperiode vegetationslos gewordenen Skandinaviens beziehen. Den Grund zu Beobachtungen nach dieser Richtung hin hatte schon JAPETUS STÆNSTRUP im Jahre 1842 (Skormoserne Vidnesdam og Lillemore, in Danske Vid. Selsk. naturw. Afhandl.) durch seine zahlreichen Untersuchungen dänischer Moore gelegt, bei denen er festgestellt hatte, daß die aufeinander folgenden Schichten derselben die Reste verschiedenartiger Waldvegetationen enthalten, welche jede für sich längere Zeit am Rande der Gewässer existiert haben mußten, daß auf *Populus tremula* (Zitterpappel), *Pinus silvestris* (die Föhre), dann *Quercus sessiliflora*, hierauf *Alnus glutinosa* und *Fagus sylvatica* folgten. Neuerdings hat, nachdem VAUPELL, HARTZ, JOH. LANGE, ROSTRUP, SARAUW, OSTENFELD,

O. MÖLLER sich weitere florengeschichtliche Forschungen angelegen sein ließen, WARMING die Entwicklungsgeschichte der Flora Dänemarks in ihren Grundzügen zusammengestellt (Den danske planteverdens historie efter istiden, 1904). Für Norwegen hatte BLYTT an seine Moorforschungen die Theorie geknüpft, daß die verschiedenen Florenelemente Norwegens, das arktische, das ausgebreitete subarktische, das baumreiche und vorwiegend im Tiefland vertretene boreale, das auf das Silurkalkgebiet und den Christianiafjord beschränkte subboreale, das an Littoralpflanzen reiche atlantische und das in den südlichsten Küstenstrichen vertretene subatlantische nacheinander in abwechselnden trockenen und feuchten Perioden nach der Eiszeit eingewandert seien. Schon 1879 konnte ich (in meinem Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt, Bd. I, p. 193, 194) diesen Theorien BLYTTs nur teilweise zustimmen; ich mußte, wenn auch ein Klimawechsel schwer zu leugnen war, mich entschieden gegen BLYTTs Annahme von einer so scharf gesonderten Einwanderung der von ihm unterschiedenen Florenelemente in den verschiedenen Perioden aussprechen. Sehr eingehend und gründlich hat die Geschichte der Vegetation Schwedens GUNNAR ANDERSSON erforscht, später auch seine Untersuchungen auf Finnland ausgedehnt.

Die Untersuchungen der skandinavischen Forscher hatten auch zu einer gründlicheren Erforschung der Moore und anderer quaternärer Bildungen Deutschlands, insbesondere des während der Glazialperiode von Gletschern bedeckten Norddeutschlands und des Alpenvorlandes angeregt. KEILHACKS<sup>1)</sup> Untersuchungen präglazialer Süßwasserbildungen in der Mark Brandenburg und der Provinz Hannover hatten ergeben, daß vor der Eiszeit daselbst die Kiefer, unsere mitteldeutschen Laubgehölze und auch die Walnuß (Homerdingen in Hannover) sowie *Ilex aquifolium* existierten. Die Untersuchungen von FORCHHAMMER, FRIEDL, von FISCHER-BENZON, KUNTH und C. WEBER der holsteinischen Moore haben ergeben, daß in Holstein nach der Glazialperiode die Waldbäume in ähnlicher Folge auftreten wie in Dänemark und Schweden; die Untersuchung der untermeerischen Moore westlich von Sylt ergab, daß Kiefernwald mit Heide nicht bloß Holstein, sondern auch die jetzigen Nordseeinseln bedeckte, daß während der Kieferperiode auch die Fichte in Holstein wie in England existierte, und daß, als von Osten her eine zweite Eisbedeckung vorrückte, eine Senkung der Westküste erfolgte. Dann folgten Eiche und Buche.

Wenn wir die pflanzenpaläontologischen Befunde kritisch durchmustern, so sind wir ebensowenig befriedigt durch die Zahl und Verteilung der Fundstätten, wie durch die geringe Zahl der sicher bestimmbar Resten; es ist nur ein minimaler Teil der jetzt existierenden und ausgestorbenen Pflanzen, über deren Wanderungen uns die fossilen Befunde zuverlässige Aufschlüsse geben. Aber diese wenigen Reste geben uns gute Auskunft über die klimatischen Verhältnisse, welche zu verschiedenen Zeiten in einem Lande geherrscht haben, und wir können an der Hand dieser Ergebnisse diejenigen der systematisch entwicklungsgeschichtlichen Forschung prüfen, vielfach auch die Ergebnisse beider Forschungsmethoden kombinieren. Das will ich

1) KEILHACK, Über präglaziale Süßwasserbildungen im Diluvium. Jahrb. d. Königl. preuß. geolog. Landesanstalt für 1882, p. 133, und Bot. Zentralblatt 1886, Bd. XXVI, p. 53–55.

nun in folgendem für die Entwicklung der Flora Europas versuchen. Wenn ich hierbei nicht zu sehr auf Einzelheiten eingehe, so liegt dies einerseits daran, daß bei der Aufstellung von Hypothesen Beschränkung auf das zunächst liegende vor Fehlschlüssen bewahrt, andererseits daran, daß die folgenden Herren Redner einzelne Gebiete Europas für sich speziell behandeln werden.

Aus den Ablagerungen der Kreide- und Tertiärperiode kennen wir gut erhaltene Reste nur von Waldpflanzen, und zwar vorzugsweise von Bäumen und Sträuchern; wir kennen fast gar keine Reste des Niederwuchses der Wälder, fast gar keine aus den baum- und strachlosen Formationen. Sicher hat es aber auch immer solche gegeben; denn die alten Gebirgsmassen, welche lange vor der allmählichen Hebung der Pyrenäen, der Alpen, der Karpathen, des Kaukasus, des Himalaja, der Anden existierten, waren viel höher, als jetzt, wo wir nur noch die Reste sehen, welche nach einer durch mehrere Erdperioden hindurch fortdauernden Abtragung und Zerstörung der ursprünglichen Gebirge übriggeblieben sind. Gerade in den verhältnismäßig jungen, in der späteren Tertiärperiode allmählich entstandenen vorhin genannten Hochgebirgen finden wir über der Waldregion ausgedehnte, nur aus Staudenvegetation bestehende Regionen, — dagegen nicht mehr oder schwächer, als in den Alpen, in vielen älteren Gebirgen, wie z. B. im Schwarzwald, der böhmischen Gebirgsmasse, den Sudeten, welche als Reste der Hochgebirge anzunehmen sind, die sich seit der permischen Periode vom Zentrum Frankreichs aus durch Mittelddeutschland bis Schlesien hinzogen, oder in den Resten des von Frankreich nach England reichenden armorikanischen Hochgebirges, sowie auch in denen der skandinavisch-russischen Tafel. In diesen alten Gebirgen waren also auch schon die Bedingungen zur Entwicklung von Felsen- und Wiesenpflanzen gegeben. Daß die alpine Hochgebirgsflora eine in der Glazialperiode entstandene Mischlingsflora ist, welche zum Teil von den asiatischen Gebirgen, zum Teil aus dem tertiären arktischen Gebiet stammt, zum Teil aus Elementen besteht, welche in den Alpen selbst sich entwickelt haben, ist ziemlich allgemein anerkannt; in manchen Fällen finden wir die korrespondierenden Arten der alpinen oder hochalpinen in den unteren Regionen des Alpengebietes, in anderen Fällen aber treffen wir erst in den unteren Regionen Ostasiens oder Nordamerikas Pflanzen an, welche als Stammtypen einzelner Hochgebirgsformen angesehen werden können, in noch anderen Fällen jedoch gelingt es uns nicht, irgendwo solche als Stammtypen von Hochgebirgspflanzen anzusprechende Arten aufzuspüren. Dann müssen wir eben daran denken, daß noch vor der Hebung der Alpen in jenen alten nord- und mitteleuropäischen Gebirgssystemen, sowie in den alten sibirischen Gebirgen Hochgebirgsformen entstehen und teilweise ausgetauscht werden, später aber auch auf die nahen Alpen übergehen konnten. Es ist dies ein wichtiges Moment, welches nicht anzuzweifeln ist und über mancherlei Schwierigkeiten hinweghilft. Da die Hebung der Kettengebirge erst im späteren Tertiär erfolgte, seitdem aber viele Arten sich nur wenig verändert haben, so würde man sich die Differenzierung mancher alpiner Gattungen erst seit dieser Zeit schwer erklären können, wenn aber schon seit dem ersten Auftreten der Angiospermen in der Kreide solche auch in den höheren kälteren Regionen sich entwickeln konnten, dann haben wir einen viel längeren Zeitraum für

die Ausbildung der Hochgebirgsgattungen anzunehmen, als wenn wir uns diese nur innerhalb der Kettengebirge entstanden denken. Schon vor beinahe 40 Jahren, als ich mich mit *Saxifraga* zu beschäftigen anfang, konnte ich, obgleich ich alle Wandlungsmöglichkeiten verfolgte, doch nicht umhin, anzunehmen, daß schon in der Tertiärperiode die meisten der in dieser Gattung hervortretenden Sektionen existiert haben mußten. Außerdem ist zu berücksichtigen, daß schon in der Kreideperiode an verschiedenen Stellen der Erde neben den bereits bestehenden Pteridophyten und gymnospermen Siphonogamen auch angiosperme auftraten, und zwar keineswegs überall die gleichen. Es ist ferner als wichtigstes Resultat der systematisch-entwicklungsgeschichtlichen Studien zu beachten, daß zahlreiche Familien und Familiengruppen auf einzelne Teile der Erde beschränkt sind, daß namentlich mehrere nur auf der südlichen Hemisphäre, mehrere sich nur auf der nördlichen Hemisphäre, viele nur in den Tropen, viele nur auf der östlichen Hemisphäre, mehrere nur auf der westlichen Hemisphäre sich entwickelt haben. Es ist klar, daß die Berücksichtigung dieses Nebeneinanderstehens verschiedener Familien und der Gattungen einer Familie, der Sektionen einer Gattung für die Entwicklung derselben eine viel längere Zeitdauer als Spielraum ergibt, als die sukzessive Entwicklung der Familien und Gattungen aneinander. Daß eine solche auch stattgefunden hat, soll nicht bestritten werden; aber ich kann keinen triftigen Grund gegen die andere Annahme finden.

Versuchen wir nun, uns ein Bild von der Vegetation Europas in der Tertiärzeit zu machen, so wird dies der Wahrheit um so näher kommen, je mehr wir die nicht sicher zu bestimmenden fossilen Pflanzenreste ausscheiden.

Nach der Ansicht der Geologen befanden sich in der Kreideperiode an Stelle Europas eine Anzahl größerer Inseln und im Norden ein die Ostseeländer mit umfassender großer skandinavischer Erdteil, der nach Westen sehr dem einen Teil von Nordamerika und Grönland umfassenden nearktischen Kontinent genähert war. In der Tertiärperiode wurde Europa durch Vereinigung der Inseln mehr kontinental, es wurde der Zusammenhang mit Asien, in welchem nördlich des turanischen Hochlandes und des sinoaustralischen Kontinentes der arktische Ozean immer mehr zurücktrat, hergestellt und die Annäherung an Grönland und Amerika gemindert. Wir wissen, daß in der Kreideperiode die Baumwelt Grönlands in ihrem Charakter nicht sehr verschieden war von der des damaligen Mitteleuropas, von der heutigen des extratropischen Ostasiens und Nordamerikas. Wir wissen, daß in der Kreidezeit noch in Grönland ein *Cycas Stenstrupii* Heer existierte, während wir jetzt die nördlichste Art dieser Gattung im südlichen Japan finden. Auch die heute auf Japan beschränkte Gattung *Ginkgo*, ein durchaus eigenartiger Typus der Gymnospermen, seit der permischen Periode auf der nördlichen Hemisphäre reich entwickelt, war im älteren Tertiär noch in Grönland, im jüngeren noch in Italien und Sachalin durch *G. adiantoides* Heer vertreten. Wir wissen, daß dann in der Tertiärperiode in Grönland, ebenso in den nord- und mitteleuropäischen Ländern zahlreiche Nadelhölzer, insbesondere Pinaceen aus den Gruppen der Taxodien und Cupressineen, aber auch einige der Abietineen (Kiefern und Fichten) existierten, welche letzteren das fast einem Edelstein gleichgeschätzte Harz des Samlandes, den Bernstein, lieferten, den wir Natur-

forscher als Erhalter ausgestorbener Pflanzen und Tiere noch ganz besonders hoch schätzen. Diese Kiefern und Fichten waren aber nicht mit den gegenwärtig in den baltischen Ländern wachsenden verwandt, sondern mit dem heutzutage im nördlichen Ostasien vorkommenden. Mit den Mammutbäumen der Sierra Nevada in Kalifornien nahe verwandte Sequoien, Taxodien, welche jetzt auf die südlichen Vereinigten Staaten beschränkt sind, *Glyptostrobus*, welche jetzt nur noch in Ostasien vorkommen, waren damals in Europa häufig; die neben ihnen vorkommenden cypressenähnlichen *Libocedrus* und *Cupressus*, sowie Thujaarten erinnern an die jetzt noch in Ostasien und Nordamerika reichlich vertretenen Cupressineen und die bis in das jüngste Tertiär in dem damaligen ganzen Europa verbreitete *Callitris Brongniartii* Endl., verwandt mit dem im algerischen Bergland häufigen Sandarak, der *Callitris quadrivalvis* Vent., von welcher neuerdings auch einige Exemplare im südlichen Spanien<sup>1)</sup> gefunden wurden.

Fächerpalmen und Fiederpalmen vom Typus der gegenwärtig im Mittelmeergebiet (*Chamaerops*, *Phoenix*), Nordamerika (*Sabal*) und Japan (*Trachycarpus*) ihre Nordgrenze findenden Gattungen waren im Eozän noch bis zum Samland, im späteren Tertiär bis zum Alpengelände verbreitet. Fast die ganze Schar der Laubholzgattungen, welche gegenwärtig in Mittel- und Südeuropa vorkommen, existierten zu Beginn der Tertiärperiode in Grönland, auf Spitzbergen und in Mitteleuropa, Erlen, Birken, Hopfenbuchen (*Ostrya*), Hainbuchen (*Carpinus*), Haselnüsse, Buchen und Edeltannen, Walnußbäume, Pappeln, Weiden, Ulmen, Platanen, Storaxbäume (*Liquidambar*), einzelne Ahorne, eine *Parrotia* und *Diospyros* waren weit nach Norden verbreitet. Fallen in dieser Liste schon einige jetzt nur in Südeuropa und dem Mittelmeergebiet vorkommende Gattungen auf, so wird in unserer Vorstellung von dem arktotertiären Waldcharakter noch besonderen Eindruck machen, daß außer den genannten von Grönland bis Mitteleuropa und weiter südwärts und ostwärts verbreitet waren die Ulmaceengattung *Zelkova*, Tulpenbäume (*Liriodendron*), ein sehr naher Verwandter des Kampferbaums (*Cinnamomum polymorphum* A. Br.), der Sassafrasbaum und Götterbäume (*Ailanthus*), also Vertreter von Gattungen, welche ebenso wie mehrere der vorhergenannten Nadelhölzer jetzt auf Nordamerika oder Ostasien beschränkt sind. In Mitteleuropa existierten ferner zahlreiche Eichen und Ahorne, auch einige Walnüsse, welche zum Teil mit den heutigen ostasiatischen und amerikanischen verwandt sind, auch eine *Koelreuteria* (jetzt nur ostasiatisch), eine *Fothergilla* (jetzt nur nordamerikanisch), eine *Clethra*, deren Verwandte jetzt in Amerika, Ostasien und auf Madeira gedeihen. Sowie die in der Tertiärlandschaft Europas verbreiteten Eichen sich mehr den ostasiatischen und mediterranen Arten nähern, so sind auch von den zahlreichen im Tertiär vorkommenden Weiden die sicher bestimmbareren Arten mit den in Afrika und auf den benachbarten Inseln (Madagaskar, Kanaren) vorkommenden nahe verwandt: dagegen sieht man ebensowenig von unseren jetzigen mitteleuropäischen Eichen, ebensowenig von den jetzt so zahlreichen subarktischen Weiden, wie

1) CH. PAU, Le *Callitris quadrivalvis* Vent. nouveau pour la flora d'Europe. Bull. de l'Acad. internationale de géogr. bot. 1903, T. XII, p. 521, 522. Die Fundorte der einzelnen noch vorhandenen Exemplare sind Coto Alquexias, Barranco de Avinque, Peña de l'Agnila bei Cartagena.

von der jetzt in Europa und Sibirien so weitverbreiteten Fichte. Auch die im jüngeren tertiären Europa weitverbreitete *Populus mutabilis* Heer ist mit keiner europäischen Art verwandt, sondern mit der von Sibirien bis in das tropische Ostafrika (am Tsavo) unter 3° s. Br. reichenden *Populus euphratica* Olivier. Mehrere Gattungen sind bis jetzt nur im tertiären Südeuropa, im Alpengebirge und dem Mittelmeergebiet nachgewiesen worden. Von diesen sind besonders wichtig: *Encephalartos Gorreixii* Sap. auf Kumi in Euböa, als Repräsentant einer jetzt südlich der Sahara noch sehr formenreichen Cycadaceengattung, *Dracaena narbonensis* Sap., wie es scheint, nahestehend der *D. draco* L. der Kanaren, der *D. cinnabari* Balf. f. auf Socotra und der *D. schizantha* Baker an der Somaliküste, *Ocotea* im Tertiär des südlichen Frankreich und Piemonts, nahestehend der *O. foetens* (Spreng) Baill. von den Kanaren, sowie einigen Arten der afrikanischen Gebirge, *Laurus canariensis* Webb. und *Ilex canariensis* Webb. et Berth., also mehrere jetzt noch auf den Kanaren vorkommende Typen, deren ehemalige Verbreitung zum Teil an die von *Erica arborea* L. erinnert, welche heute noch auf den afrikanischen Hochgebirgen, im Mittelmeergebiet und auf den Kanaren häufig ist. Die in der Gegenwart als Bestandteil der mediterranen und tropisch-afrikanischen Gehölzflora auftretenden Gattungen *Smilax*, *Zizyphus*, *Olea*, *Pistacia* (gegenwärtig auch im Somaliland), *Gleditschia*, *Celtis*, *Buxus* waren ebenfalls im Tertiär des südlichen Europa vertreten. An diese Gattungen schließen sich andere des südeuropäischen Tertiär an, welche südlich vom Mittelmeergebiet nicht vorkommen, wie *Punica* (in Afrika nur auf Socotra), *Ceratonia*, *Nerium*, Arten von *Rhus* Sect. *Trichocarpae* vom Typus der *Rh. coriaria*, *Cotinus*, *Vitis* vom Typus der *V. vinifera*, *Coriaria*, *Cercis*, *Fraxinus*, *Laurus nobilis* L. Diese Vorkommnisse, welche sich durch das jüngere Tertiär und südlich der Alpen in die von der Vergletscherung der Alpen wenig beeinflussten Gebiete teilweise auch durch postglaziale Ablagerungen bis in die Gegenwart verfolgen lassen, beweisen das europäische Indigenat für mehrere Arten, welche VICTOR HEHN als asiatische, in Europa durch den Einfluß des Menschen eingeführte Formen ansah. Die Verbindung Europas mit Asien besteht allerdings nicht bloß durch diese früher und gegenwärtig im ganzen Mediterrangebiet verbreiteten Gattungen, sondern auch durch das Vorkommen einiger schon vorher im Tertiär bis Grönland reichenden Gattungen, sowie durch den Nachweis von Acerarten aus der Verwandtschaft der vorder- und ostasiatischen, von *Gymnocladus macrocarpa* Sap. in mediterranen Ablagerungen, durch das Vorkommen von *Magnolia*, von *Cinnamomum*, von *Pentaphylax*, von *Stuartia*, von *Deutzia* und *Cassiope* im Bernstein des Samlandes. Wie schon einzelne der früher genannten Gattungen auch Beziehungen zur gegenwärtig in Nordamerika auftretenden Flora ergeben, so wird eine solche auch durch gut erhaltene Reste von *Robinia* in tertiären Ablagerungen der Schweiz dokumentiert und die im mittel- und südeuropäischen Tertiär vorkommenden *Tilia*, *Cornus*, *Fraxinus* erinnern teils an asiatische, teils an amerikanische Typen.

Nach alledem kann kein Zweifel darüber bestehen, daß die große Übereinstimmung, welche die nordamerikanische, insbesondere die ostamerikanische Baumflora in ihrem allgemeinen Charakter mit der des extratropischen Ostasien aufweist, sich im Tertiär auch auf die Flora Europas, sowie Grönlands erstreckt hat. Es ist

nun jedenfalls keine gewagte Hypothese, wenn wir von der in ihren hauptsächlich Grundzügen vorliegenden Geschichte der Baumgattungen auch auf die der Strauchformen und Stauden schließen, welche in Waldformationen vorkommend gegenwärtig eine ähnliche Verbreitung zeigen, wie die Baumgattungen. Es ist nicht gewagt, wenn wir z. B. die gegenwärtige Verbreitung von *Syringa*, deren fossile Reste uns nicht bekannt sind, von *Forsythia*, welche uns heute in zwei ostasiatischen Arten und der in Albanien vorkommenden *F. europaea* Degen et Baldacci entgegentritt, auf eine stärkere Entwicklung dieser Gattungen in der Tertiärperiode zurückführen, wenn wir das Vorkommen des *Rhododendron ponticum* L. im nördlichen und südlichen Portugal mit dem im kolchischen Becken durch das interglaziale Vorkommen am Comer See, Iseo-See und bei Innsbruck verbindend, an eine weitere Verbreitung dieses *Rhododendron* im tertiären südlichen Alpengebirge glauben, wenn wir für *Prunus laurocerasus* und die ihm verwandten Arten, für *Philadelphus*, für *Buxus*, *Ruscus hypoglossum* und manche andere im Mediterrangebiet jetzt zerstreut vorkommende Art ein reichlicheres Vorkommen und auch ein ausgedehnteres Areal in der Tertiärperiode annehmen. Auch dürfen wir uns vorstellen, daß in der Tertiärperiode die Vorfahren der jetzt auf die Pyrenäen und die Balkanländer beschränkten Gesneraceen (*Ramondia*, inkl. *Jankaea* und *Haberlea*), sowie der in den Pyrenäen und im Kaukasus vorkommenden alpinen *Dioscorea*-Arten existierten.

Am Südfuß der Alpen, welcher sich direkt zu dem damals die heutige Po-Ebene ausfüllenden Adriatischen Meer herabsenkte, ja noch oberhalb desselben, gedieh zuerst ebenso, wie heutzutage am Fuß des Himalaja eine fast tropische Flora. Auch im Osten war das Meer nahe und die Flora eine subtropische. Wir können annehmen, daß auf die tropische und subtropische Flora eine immergrüne vom Charakter der heutigen Mediterranflora, dann eine sogenannte temperierte Flora mit laubwerfenden Gehölzen und endlich eine Hochgebirgsflora folgte. Ob die jetzt in den Hochgebirgen so ausgeprägten Regionen der Koniferen sich schon im Tertiär ausgebildet und später herabgedrängt, nach der Eiszeit wieder aufwärts gestiegen seien, lasse ich unentschieden. Sicher ist, daß in der miozänen und pliozänen Tertiärperiode alle jetzt in Europa vorkommenden Typen der Abietineae in Mitteleuropa nördlich der Alpen existierten, und es ist nach der gegenwärtigen Verbreitung derselben nicht daran zu zweifeln, daß die Gattungen der Abietineen am Ende der Tertiärperiode auch in Zentral- und Ostasien, sowie in Nordamerika existierten; aber es ist zweifelhaft, ob sich in den Gebirgen von Anfang an so ausgedehnte Regionen und im Norden Zonen wie gegenwärtig gebildet haben; es ist wahrscheinlich, daß sich diese Regionen sehr allmählich mit dem Fortschreiten der Hebung der Gebirge und der Differenzierung des Klimas im Norden Eurasiens und Nordamerikas herausbildeten. Finden wir doch auch jetzt noch in den Laubwaldregionen der Gebirge die Koniferen hier und da eingestreut. Die Pflanzen der baumlosen Regionen müssen ihren Ursprung in den Pflanzen der unteren baum- und strauchlosen Formationen haben. In den Ritzen der Felsen der montanen Region und im Geröll haben sich zuerst die Arten entwickelt, welche wenig Humus und wenig Wasser beanspruchen, diese waren geeignet, an ähnlichen Lokalitäten in höhere Regionen aufzusteigen, zum Teil mit kleinen Abänderungen.

Schließlich waren bei fortschreitender Hebung die Konkurrenten, welche höhere Ansprüche an die Nahrungszufuhr aus dem Boden stellten, ausgeschlossen und mehrere der vorher zerstreut vorkommenden Felsen- und Geröllpflanzen konnten nun Formationen bilden. In ähnlicher Weise kann man sich die Entstehung der tropischen und subtropischen Steppenpflanzen vorstellen.

Entsprechend<sup>1)</sup> der größeren Ausdehnung der tertiären Meere und der stärkeren Zerteilung der Landmassen durch Meeresbuchten und Binnenseen waren die klimatischen Differenzen zwischen den von den Pyrenäen bis zum Himalaja reichenden Gebirgsländern keine so großen wie gegenwärtig, und es bestand namentlich in Mitteleuropa, noch lange Zeit bis zum Eintreten der Glazialperiode, eine größere Mannigfaltigkeit der Gehölze als jetzt, ähnlich derjenigen, welche wir heute noch in den Wäldern der Balkanhalbinsel, in den Wäldern der Krim, des Kaukasus, des Himalaja und Ostasiens finden. Die gegenwärtig im nördlichen Teil des Mittelmeergebietes nur an den Küsten auftretenden immergrünen Macchien erstreckten sich jedenfalls nicht bloß längs des ganzen Südabhangs der Alpen, sondern auch wie gegenwärtig im südlichen Griechenland weiter in die Täler hinein. Eine Gehölzflora vom Charakter, wenn auch nicht von der Zusammensetzung der aus allen subtropischen Gebieten zusammengewürfelten borromäischen Inseln, der Isola di Garda, von Gargnano und Miramare muß lange am Südhang der Alpen verbreitet gewesen sein an Stelle der sparsam verteilten submediterranen Buschformationen, die wir heute antreffen.

Es ist eine allgemeine Erfahrung, daß in jedem Hochgebirge, welches vor der Tertiärperiode oder in der älteren Tertiärperiode bereits existierte, in den oberen Regionen den klimatischen Bedingungen derselben angepaßte Arten sich entwickelt haben, welche mit solchen der unteren Regionen verwandt sind, aber nur von einem sehr geringen Bruchteil der in den unteren Regionen verbreiteten Typen ist ein Teil der Nachkommen imstande, in die höheren Regionen aufzusteigen und daselbst etwas modifiziert sich zu erhalten, sich zu vermehren und weiter zu verbreiten. Demzufolge ist in den oberen Hochgebirgsregionen immer noch besiedlungsfähiges Terrain anzutreffen und früher jedenfalls noch mehr vorhanden gewesen. Es haben daher die Hochgebirgspflanzen, welche aus Arten der unteren Regionen auf den erloschenen Gebirgen Mitteleuropas, auf den zahllosen Gebirgsketten Ost- und Zentralasiens, in den einzelnen Teilen des Himalaja, des Kaukasus, der Balkanländer, der Alpen und Pyrenäen entstanden sind, allmählich mehr Terrain gewinnen und auch unter Umständen auf benachbarte Gebirgssysteme übersiedeln können. Hierbei sind folgende Punkte festzuhalten: 1. Es sind verhältnismäßig nur wenige Familien und Gattungen, aus deren montanen Arten Hochgebirgsformen entstanden sind; daher finden wir auf fast allen Hochgebirgen der nördlich gemäßigten Zone, ja auch auf den ganzen Anden von Nord- bis Südamerika in der alpinen Region vorherrschend dieselben Familien und Gattungen. 2. Einzelne mit langdauernder Keimfähigkeit und Transportfähigkeit der

1) Der größte Teil der folgenden Ausführungen findet sich bereits wörtlich in meiner Schrift über die Pflanzenformationen und die pflanzengeographische Gliederung der Alpenkette, im Notizblatt des Königl. bot. Gartens zu Berlin, Appendix VII, 1901.

Samen ausgerüstete Arten verbreiten sich leichter und kommen auch auf solchen Gebirgen zur Entwicklung, in deren unteren Regionen ihre Verwandten nicht existieren. Das sieht man namentlich deutlich an den Hochgebirgen des tropischen Afrika, in welchen sich nur wenige Hochgebirgsformen entwickelt haben und bis zu welchen auch einige Gebirgsarten der europäischen und asiatischen Gebirge vorgedrungen sind. 3. Isolierte vulkanische Berge von geologisch jungem Alter wie der Vesuv, der Ätna, das Kamerungebirge haben entweder gar keine oder nur sehr spärliche Hochgebirgsformen zu erzeugen vermocht. 4. Während von einem Teil der alpinen Hochgebirgsformen sich Verwandte in den unteren Regionen der Alpen selbst oder in der Mittelmeerflora finden, werden von anderen die Verwandten erst in den unteren Regionen Ostasiens und von manchen auch gar keine in unteren Regionen angetroffen. 5. Daraus ergibt sich, daß die Geschichte der Alpenflora nur im Zusammenhang mit der Geschichte der Flora der übrigen eurasiatischen Gebirge oder durch das monographische Studium der einzelnen Gattungen zu verstehen ist. Man darf sich aber dabei nicht der Illusion hingeben, daß man die Entwicklungs- und Verbreitungsgeschichte bis in das kleinste Detail feststellen könne.

Es waren wohl am Ende der Tertiärperiode die meisten Hochgebirge der nördlich gemäßigten Zone bereits vorhanden und hatten jedes ihre eigene Hochgebirgsflora, nur einzelne besonders verbreitungsfähige Arten waren von Gebirge zu Gebirge gewandert. In jener Zeit entwickelten sich Formen, wie die *Ramondia* und *Haberlea* in den Gebirgen der Balkanhalbinsel und den Pyrenäen, *Dioscorea caucasica* im Kaukasus und *D. pyrenaica* in den Pyrenäen; sie haben sich erhalten, während die nächsten Verwandten, aus denen sie hervorgegangen sind, uns nicht mehr bekannt sind. Jedenfalls besaßen am Ende der Tertiärperiode die einzelnen Teile der Alpen schon mehrere ihrer altendemischen Felsenpflanzen, namentlich *Saxifraga*, *Campanula*, *Primula*, *Androsace*, *Veronica*, die *Paederota*, *Wulfenia*, namentlich auch ihre *Rhododendra* und andere, von denen wir heute näherstehende Verwandte im Alpenlande sowohl wie anderwärts in Europa nicht kennen.

Dem ursprünglichen Zustande des Alpenlandes, in welchem dasselbe seine eigene subalpine und alpine Flora über einem subtropischen und tropischen Pflanzengürtel entwickelt hatte, wurde ein Ende gemacht durch das Eintreten der Glazialperiode. Als dieselbe ihren Höhepunkt erreicht hatte, waren die Zentral- und Nordalpen von Firnfeldern und Gletschern bedeckt, welche letzteren teilweise die Seen der Nordalpen einnahmen und sich noch darüber hinaus erstreckten. Auch der größte Teil der Südalpen wurde in gleicher Weise verändert und durch die oberitalienischen Seen reichten ebenfalls Gletscher bis in die heutige Po-Ebene; aber ein Teil des Jura, der westliche Teil der kottischen Alpen und der größte Teil der Seealpen sowie der ligurische Apennin und das illyrische Gebirgssystem, das Karstland, das südwestliche Alpenvorland und der Fuß des östlichen Abfalles der Alpen zeigen nicht die Spuren einer dauernden Bedeckung mit Schnee und Eis; namentlich am Südabhang der Kette ragten zwischen den vorgestreckten Gletscherzungen noch hohe Teile der Alpen, welche jetzt durch starken alten Endemismus ausgezeichnet sind, frei empor und boten an ihren steilen der Sonne zugänglichen Abhängen ausreichenden Platz für Erhaltung

eines großen Teiles der Alpenpflanzen, die sich in den übrigen Teilen der Alpen nicht halten konnten; auch selbst im östlichen Teil der Nordalpen war die Entwicklung der Gletscher keine so starke wie im Westen. Es waren aber auch die Pyrenäen zum größeren Teil, die Karpathen und der Kaukasus in nicht geringer Ausdehnung von Schnee und Eis bedeckt, desgleichen die pontischen Gebirge und der Ararat, der Demawend, der Himalaja namentlich in seinem östlichen Teil, der Tian-shan und Altai. Durch das allseitige Zurückweichen der subtropischen Flora und später der übrigen Gehölzflora wurde für die Pflanzen der höheren Regionen Platz in den niederen Höhen geschaffen, und schließlich konnten gewisse Pflanzen, welche vor dem Höhenbewohner gewesen waren, selbst noch in der Ebene sich ansiedeln, in der Bedingungen herrschten, wie wir sie gegenwärtig im subarktischen Sibirien finden. Diese Verhältnisse wurden in ganz Mitteleuropa noch wesentlich dadurch gefördert, daß in den arktischen und subarktischen Ländern, welche in der Tertiärperiode noch eine reiche Waldflora und über derselben eine (höchstwahrscheinlich) mit der heutigen ostsibirischen verwandte Hochgebirgsflora besaßen, die Vergletscherung einen so hohen Grad erreichte, wie er heutzutage noch in Grönland besteht. Von Nowaja-Semlja erstreckte sich die Eisbedeckung bis Irland, ließ nur das südliche England frei, reichte bis an die Sudeten, bis in die Nähe der Zentralkarpathen, im mittleren Rußland bis ungefähr zum 50° n. Br., stellenweise noch weiter südlich, während in Nordamerika dauernde Schnee- und Eisbedeckung bis unter den 50° n. Br. hinaus nachgewiesen worden ist. Durch all diese Verhältnisse, welche innerhalb sehr langer, Jahrtausende zählender Zeiträume eintraten, wurde sicher ein großer Teil der ehemals existierenden Arten vernichtet, wie sich aus den Befunden der pliozänen Ablagerungen Europas ergibt, welche noch die Reste einer mannigfachen Baumflora einschließen; aber es wurde auch durch die in der Ebene geschaffenen Verhältnisse ein großes Areal frei zur Besiedelung durch die von den Gebirgsländern hinabgedrängten Arten; die Areale der einzelnen Gebirgsfloren dehnten sich nunmehr bedeutend nach allen Richtungen aus und auf dem durch die geänderten Verhältnisse offenen Terrain war den am besten mit Verbreitungsmitteln ausgerüsteten Arten die schönste Gelegenheit zur Ausbreitung gegeben. So entwickelte sich eine glaziale Mischflora aus Pflanzen, welche in verschiedenen Gebirgssystemen entstanden waren. Daß wirklich in dem Tiefland Mitteleuropas Glazialpflanzen gelebt haben, ist jetzt durch zahlreiche fossile Funde am Fuß der Alpenländer und in den Ostseeländern erwiesen.

Auf diese erste glaziale Periode folgte eine wärmere, jedenfalls auch nur allmählich eintretende und als Steppenperiode oder als Interglazialzeit bezeichnete; als Steppenperiode deshalb, weil, wie zuerst NEHRING nachgewiesen hat, während derselben in Mitteleuropa ausgedehnte Steppen an Stelle der tundrenartigen Formationen traten; als Interglazialzeit deshalb, weil auf diese Periode wieder eine kältere, eine zweite Glazialperiode folgte. In diese Steppenperiode wird das Vordringen eurasiatischer xerophytischer Pflanzen nach Mitteleuropa, auch der stark xerophytischen Hochgebirgspflanzen verlegt. Hierzu möchte ich mir die Bemerkung gestatten, daß man dies doch nicht mit voller Entschiedenheit behaupten kann, daß sehr wohl auch schon vorher mehrere der xerophilen oder steppenbewohnenden osteuropäischen und asiatischen

Pflanzen nach dem mittleren Europa und sogar nach Westeuropa gelangt sein können. Zunächst ist zu bedenken, daß heutzutage die Steppengebiete des mittleren Rußland keineswegs bloß blumenreiche Grasfluren tragen, sondern auch von Waldparzellen, von Sümpfen und Flüssen mit Uferfloren durchzogen sind und daß in Waldgebieten sich eben auch trockene, vegetationslose und vegetationsarme Plätze von größerer oder geringerer Ausdehnung finden, auf denen fremde Ankömmlinge sich ansiedeln können. Zweitens ist zu berücksichtigen, daß die Wanderungsfähigkeit einer Pflanze in erster Linie durch die Verbreitungsfähigkeit ihrer Früchte und Samen, sowie durch die Dauer ihrer Keimfähigkeit bedingt wird. Für die Wanderung xerophytischer Gewächse, welche diese Eigenschaften besitzen, war nicht gerade ein ausgesprochenes Steppenklima in Mittel- und Westeuropa erforderlich: es konnten sehr wohl einzelne nach und nach auch unter klimatischen Verhältnissen, wie sie die Gegenwart bietet, von Osten nach Westen vordringen und auf den für sie geeigneten offenen Plätzen sich entwickeln; anderseits ist es aber auch klar, daß mit dem Eintreten eines richtigen Steppenklimas die Zahl der für xerothermische Pflanzen geeigneten Standorte erheblich zunehmen mußte. Mit dem Abschmelzen der Gletscher, welches natürlich an der Südseite rascher und angedehnter erfolgte, als in den Zentralalpen und als im Norden, war den alpinen Pflanzen und der glazialen Mischflora wieder Gelegenheit zum Aufsteigen in die Gebirgssysteme geboten, und von den früher zurückgedrängten Holzgewächsen konnte wieder ein Teil sich am Fuß und in den Tälern der Alpen ansiedeln. Von den Seealpen und der Provence her drangen mit einem Teil der Alpenpflanzen mehrere Pyrenäenpflanzen ein und von Illyrien sowie dem südöstlichen Alpenvorland her eine Anzahl illyrischer Typen neben den alpinen: von Osten her Karpathenpflanzen, von Norden her namentlich die subarktischen und arktischen Typen der glazialen Mischflora, welche ganz besonders in den noch heute bestehenden Gletschergebieten der Zentralalpen sich dauernd ansiedelten. Aber auch in den Hochmooren am Fuß der Alpen haben viele von ihnen eine bleibende Stätte gefunden. Am schnellsten drang jedenfalls die südalpine Flora, welche sich am Fuß der Südalpen gehalten hatte, mit einem Teil der mediterranen wieder vor; aber sie war nunmehr stark dezimiert; denn wir finden in den südwestlichen Seealpen und in dem südöstlichen Alpenvorland mehrere südalpine Arten, welche dazwischen fehlen, ja auch mehrere alpine Arten gleichzeitig im Westen und Osten, aber nicht dazwischen. Doch läßt sich ohne fossile Beweisstücke nicht sagen, ob solche nur in Osten und Westen vorhandene Arten im Zwischengebiet schon zur Zeit der Interglazialperiode verschwunden waren oder erst in der zweiten Glazialperiode der Vernichtung anheimfielen. Es ist dies jedenfalls geschehen bei *Rhododendron ponticum*. Auf diese wärmere Interglazialzeit ist auch vorzugsweise zurückzuführen das Auftreten zahlreicher xerothermischer Arten der submediterranen, illyrischen und pannonischen Florenelemente an Stellen, welche nicht mehr im kontinuierlichen Zusammenhang mit den Hauptarealen dieser Pflanzen stehen, aber durch besonders günstige Exposition zur Erhaltung dieser Pflanzen auch in der folgenden Glazialperiode befähigt waren, so an vielen Süd- und Ostabhängen der Zentral- und Südalpen, auf diese Zeit auch das Vordringen pannonischer Formen am Nordrande der Alpen, das sich aber nach der zweiten Glazialperiode wiederholen

mußte. Eerner ist auf diese Interglazialzeit, welche durch Kohlenschichten zwischen Moränen erwiesen wird, wahrscheinlich auch das vereinzelt Auftreten südlicher Wiesen- und Waldpflanzen in den Nord- und Zentralalpen zurückzuführen, z. B. von *Carex baldensis* und *Astrantia bavarica* in den bayrischen Alpen, von *Paeonia corallina* bei Reichenhall und in Niederösterreich, von *Ruscus hypoglossum* bei Kreisbach, von *Narcissus poeticus* im Traisental in Oberösterreich, von *Buxus sempervirens* und *Philadelphus coronarius* bei Steir in Oberösterreich, von *Ostrya carpinifolia* am Solstein bei Innsbruck.

In der zweiten Glazialperiode und nach derselben wiederholte sich, was in der ersten erfolgt war, und wenn, wie einige Forscher annehmen, mehrere Glazialperioden existiert haben, so würden die stattgehabten Wanderungen sich einigemal wiederholt haben. Jedenfalls wird ein Teil der Vorkommnisse von alpinen Kolonien am Nord- und Südfuß der Alpen außerhalb der Flußbetten, in welchen auch gegenwärtig noch einzelne Arten herabgetragen werden, auf diese zweite Glazialzeit zurückgeführt werden müssen.

Zu beobachten, wie die Besiedelung der abgeschmolzenen Gletscherböden und der Moränen erfolgt, dazu bietet die Gegenwart, in der viele Gletscher recht stark zurückgehen, genügende Gelegenheit. Immer sind es wenige *Cerastium*, *Arabis alpina*, *Hutchinsia alpina*, *Chrysanthemum alpinum*, *Doronicum* Sect. *Aronicum*, *Achillea nana*, *moschata* oder *atrata*, *Epilobium Fleischeri*, *Saxifraga oppositifolia* und *moschata*, *Salix herbacea*, *retusa* und andere, dann einige Gräser, sodann *Oxytropis*, *Astragalus* und andere Papilionaten, welche nacheinander auftreten, fast immer aber in der nächsten Umgebung nachzuweisen sind. In der Waldregion treten zuerst auch Compositen, namentlich *Petasites niveus* und subalpine Weiden, dann Gräser, Birken, *Picea* und *Larix* auf, welche allmählich über die Stauden die Oberhand gewinnen und zu Beständen zusammenschließen. Im wesentlichen erfolgt also die Besiedelung schrittweise, wenn nicht gerade bestimmte Windrichtungen vorherrschen, welche auch auf weitere Strecken hin besiedelnd wirken.

Seit der letzten Glazialperiode sind aber auch in den Alpen, wie auf anderen Hochgebirgen zahlreiche neue Formen entstanden, welche teils fruchtbar gewordene Bastarde sind, wie die Kreuzungsprodukte von *Primula minima* und *glutinosa*, die von *Nigritella nigra* und *Gymnadenia odoratissima* und zahlreiche Hieracien — andererseits aber Varietäten sind, die in verschiedenen Teilen der Alpen aus derselben weiter verbreiteten Art mit minimalen Abweichungen sich entwickelt haben und vielfach als sekundäre Endemismen auftreten. Ihnen stehen in ihrem konstanten, unveränderlichen Verhalten die alten Endemismen schroff gegenüber.

Es darf hier nicht übergangen werden, daß die neuerdings von FRÜH und SCHROETER <sup>1)</sup> veröffentlichten umfangreichen Untersuchungen der Moore der Schweiz ergeben haben, daß in denselben ein auf Klimaschwankungen hindeutender Wechsel von Moostorf- und Stubbenlagen nicht wahrzunehmen ist und daß auch in den älteren

1) FRÜH und SCHROETER, Die Moore der Schweiz mit Berücksichtigung der gesamten Moorfrage, Bern 1904.

fossilen Mooren erloschene Pflanzenarten nicht aufgefunden wurden. Auch haben die Schweizer Moore keine Belege für eine postglaziale xerothermische oder überhaupt für eine wärmere Periode ergeben, ebensowenig Belege für ein successives Einwandern der Birke, Kiefer, Eiche, Buche und Fichte, wie es an den Gestaden der Ostsee nachgewiesen wurde. Nichtsdestoweniger halten auch die genannten Autoren daran fest, daß nach der Eiszeit auf die Tundraperioden, in welcher die Baumgrenze schon bis etwa 300 m ü. M. lag, in welcher neben Zwergstrauchtundra und Moossümpfen an trockenen Abhängen subarktische Steppe herrschte, eine Steppenperiode folgte, in welcher die steppenartigen Flächen zahlreicher wurden, auf den bewässerten Talsohlen aber Erlenbrüche mit Birken und Fichten vordrangen. Auf diese Steppenperiode folgte die ältere Waldperiode, in welcher der Wald und die Moore eine gewisse Ausdehnung gewannen, bis sie durch den Ackerbau und Alpenwirtschaft treibenden Menschen immer mehr verdrängt wurden.

Für Skandinavien dagegen konnte von den früher erwähnten Forschern (p. 29) durch fossile Funde an Quartärablagerungen nachgewiesen werden, daß nach der Tundraflora von Südwesten die Birkenflora mit Vorwiegen der *Betula pubescens* und *Populus tremula* und Beimengung von *Salix caprea*, *S. aurita*, *S. cinerea*, *Juniperus communis*, *Vaccinium myrtillus* einwanderte, daß ein Teil der damals herrschenden Sumpf- und Wasserflora zu derselben Zeit vordrang, daß dann ebenfalls von SW. her die Kiefernflora kam, welche lange Zeit in Skandinavien eine viel ausgedehntere Verbreitung besaß als gegenwärtig; mit *Pinus silvestris* zusammen drangen auch *Pirus aucuparia*, *Prunus padus*, *Rubus idaeus*, *Viburnum opulus*, *Frangula alnus*, *Pteridium* vor; auch waren *Arctostaphylos uva ursi* und *Empetrum* häufig; später folgten noch *Ulmus montana*, *Alnus glutinosa*, *Corylus*, *Tilia europaea*, *Cornus sanguinea* und *Mespilus monogyne*, von Wasserpflanzen erst *Najas flexilis*, dann *Ceratophyllum demersum*, *Najas marina*, *Trapa natans*, welche später aus Schweden verschwand. Nun folgte von SW. her die Eiche und verdrängte in Skåne sowie in den tiefliegenden Teilen Mittelschwedens die Kiefer, gleichzeitig erschienen mit ihr *Acer platanoides*, *Fraxinus excelsior*, *Hedera helix*, *Viscum album*, wahrscheinlich auch *Ilex*, *Digitalis purpurea*, *Hypericum pulchrum* und *Sedum anglicum* an der Westküste, und *Tilia grandifolia*, *Carpinus*, *Acer campestre* im südlichsten Schweden. Zuletzt erfolgte die Einwanderung der Buche. Diesen Einwanderungen von SW. her steht die von O. her erfolgte gegenüber, welche eintrat, nachdem in der postglazialen Periode eine Landverbindung von Skandinavien nach Rußland hergestellt war. Die erste und älteste Einwanderung besteht aus arktischen Gewächsen, die Hauptvertreterin der zweiten ist *Alnus incana*, diejenige der dritten ist die Fichte, *Picea excelsa*, welche durch fossile Funde nachweisbar vor der letzten Eiszeit auf den Britischen Inseln und in Westdeutschland existierte, gegen das Ende der Eiszeit aber ganz nach O. verdrängt worden war, und als Vertreter der vierten ist *Rubus arcticus* anzusehen. Die Feststellung der so wichtigen Einwanderung der Fichte in Skandinavien verdanken wir auch in erster Linie NATHORST, sodann TOLF und SERNANDER.

Einen vortrefflichen Beweis dafür, daß nach der Eiszeit in Schweden eine Zeitlang ein günstigeres Klima als jetzt, ausgezeichnet durch eine um 2,5° C höhere

Mitteltemperatur während der Monate August und September, geherrscht hat, hat G. ANDERSSON geführt, indem er zeigte, daß zu der Zeit, wo die Fichte zwischen 63 und 64° n. Br. noch nicht als waldbildender Baum existierte, die Hasel bis zu 63° 42.3' 40—50 km von der Küste und 120 m über dem Meer verbreitet war, daß sie seitdem von Norden und Westen zurückweichend, mehr als ein Drittel ihres ehemaligen Verbreitungsgebietes eingebüßt hat, daß mit der Hasel auch Birken, Erlen, Espen, Ahlkirschen, Ebereschen, Linden, Ulmen, Ahornbäume, im südlichsten Norrland und in Svealand auch Eichen eine bedeutendere Verbreitung hatten, als gegenwärtig.

Den umfangreichen und erfolgreichen Untersuchungen postglazialer Ablagerungen in Skandinavien stehen bei weitem weniger aus Mitteleuropa<sup>1)</sup> gegenüber; aber dieselben tragen im Verein mit den gegenwärtigen Verbreitungserscheinungen der mitteleuropäischen Flora dazu bei, eine Vorstellung von dem Zustandekommen der letzteren zu gewinnen.

Nicht bloß in Norddeutschland, sondern auch im nördlichen Ungarn war die postglaziale Entwicklung der Waldflora im wesentlichen durch das successive Auftreten von Zitterpappel und Birke, Kiefer, Eiche und Buche bezeichnet; in Holstein trat die Fichte mit der Kiefer auf, in Nordungarn nach der Eiche (STAUB). Die Existenz einer postglazialen Steppenperiode in Mitteleuropa durch fossile Pflanzenfunde zu begründen, ist bis jetzt nicht gelungen, sondern man kann diese Annahme, abgesehen von den aus der gegenwärtigen Verbreitung der Steppenpflanzen gezogenen Schlußfolgerungen, nur durch die von NEHRING seit 1876 nachgewiesenen fossilen Vorkommnisse von wenigstens 12 charakteristischen Steppentieren in Mitteleuropa unterstützen. NEHRING war schließlich zu der Ansicht gelangt, daß die Steppenlandschaften Mitteleuropas während der von ihm angenommenen zweiten Interglazialzeit und nach der dritten Eiszeit wie heute noch in Westsibirien von Waldkomplexen, Seen und Mooren durchsetzt waren. Mit einer derartigen Anschauung vertragen sich auch die bereits erwähnten Funde, welche von KEILHACK, von FISCHER-BENZON und WEBER in den Mooren Nord- und Mitteleuropas gemacht und mit größerer oder geringerer Wahrscheinlichkeit in die Interglazialzeit versetzt wurden. Interessant ist, daß in solchen interglazialen Mooren zwei Sumpf- und Wasserpflanzen auftreten, welche gegenwärtig in Europa nicht mehr vorkommen, wohl aber noch in Nordamerika, nämlich die Nymphaeacee *Brasenia purpurea* Michx. und die Cyperacee *Dulichium spathaceum* Pers., letztere bis jetzt nur in Mooren Dänemarks<sup>1)</sup> nachgewiesen. Es sind dies Seitenstücke zu den früher erwähnten Bäumen des europäischen Tertiärs, welche gegenwärtig noch in Nordamerika lebend existieren, Seitenstücke auch zu einigen noch jetzt lebenden Arten, welche nur Irland und das nordwestliche Norwegen mit Nordamerika gemein haben. Wir haben gesehen, welche reiche Gehölzflora im Mittelmeergebiet noch in der jüngeren Tertiärperiode herrschte, und wir wissen auch,

1) Eine ziemlich vollständige Zusammenstellung der darauf bezüglichen Literatur findet man in ENGLER: Die Entwicklung der Pflanzengeographie in den letzten 100 Jahren, Berlin 1899, p. 214—219.

2) N. HARTZ in Danmarks geol. Undersøgelse, II. R. h. 9, p. 4 u. 75; Geol. Fören in Stock. Förh., Bd. XXII, p. 150; Engl. Bot. Jahrb., Bd. XXXVI, p. 78 ff.

daß im südwestlichen Teil des Alpenlandes die Vergletscherung keine vollständige war. Es waren kurz vor der Eiszeit, vielleicht auch in der Interglazialzeit im Westen Europas mediterrane Typen weiter nach Norden verbreitet, als gegenwärtig. So kommen in den Tuffen von Celle bei Moret (Dep. Seine et Marne), nur wenig südlich von Paris vor: *Ficus carica*, *Laurus nobilis*, *Cercis siliquastrum*, *Buxus*; und etwas weiter östlich, bei Resson, hatte FLICHE in quaternären Tuffen *Juglans regia*, *Buxus* und *Acer opulifolium* nachgewiesen. Ferner hat derselbe Autor mit BLEICHER erheblich nördlicher, bei Perle au Presle im Departement Aisne, nördlich von Reims, Reste der Feige (*Ficus carica*) und des Judasbaumes (*Cercis siliquastrum*) aufgefunden. Einige der genannten Funde sind auch von großer Bedeutung für die Geschichte einzelner Kulturpflanzen. Sie zeigen zweifellos, daß die Feige, der Lorbeer, der Weinstock seit der Tertiärperiode bis in die Gegenwart ununterbrochen in Europa heimisch gewesen sind und daß die entgegengesetzten Vorstellungen VIKTOR HEHNS, welche er in seinem geschätzten Werke „Kulturpflanzen und Haustiere in ihrem Übergang aus Asien“ auf Grund historischer und linguistischer Forschungen zum Ausdruck brachte, zum Teil unrichtig sind, daß eben sehr viel kultivierte Arten der Mittelmeerländer Europas nicht aus Asien eingewandert, namentlich nicht durch den Menschen eingeführt sind. Dies gilt nur für die Heimatsbestimmung der Art; die Kulturrasen derselben können sehr wohl aus Asien eingewandert und für die Herkunft dieser auch die historischen und linguistischen Forschungen von Bedeutung sein; es ist klar, daß in dem Gebiet einer Völkerschaft eine Pflanze längst existiert haben kann, bevor diese Völkerschaft von einer andern die Verwendung der Pflanze kennen lernte; es ist ferner zweifellos, daß eine weniger betriebsame und in der Kultur zurückstehende Völkerschaft auch dann, wenn von einer anderswo durch die Kultur veredelten Pflanze in ihrem eigenen Lande die minderwertige Stammform vorkommt, es doch sehr leicht vorziehen wird, durch Tausch oder Kauf die veredelte Rasse zu erwerben, als selbst aus der heimischen Form eine edle Rasse zu erziehen.

Dies sind im wesentlichen die Grundzüge der Veränderungen in der Vegetationsdecke Europas seit der Tertiärperiode. Sie erscheinen bedeutend, wenn wir die Verschiebungen der Florenelemente und die Entwicklung der Formationen im Auge behalten, wenn wir bedenken, daß ein Teil des Florenelements, welches wir heute auf den makaronesischen Inseln, in Abessinien und anderen Teilen Afrikas finden, ebenso wie ein Teil des jetzt auf Nordamerika und Ostasien beschränkten Florenelements in Europa reichlich vertreten war, wenn wir ferner berücksichtigen, daß ein großer Teil der Hochgebirgsformen von Norden und Osten hergekommen ist. Andererseits erscheinen uns die Veränderungen ziemlich unbedeutend, wenn wir die Pflanzenformen selbst ins Auge fassen; der größte Teil der fossilen Pflanzenreste, deren Erhaltung eine wissenschaftliche Bestimmung gestattet, gehört Formen an, von denen Verwandte heute noch in diesem oder jenem Teile der Erde erhalten sind; minimal erscheinen uns auch die Veränderungen, welche die in der Gegenwart beobachteten Neubildungen zeigen, im Verhältnis zu der großen Mannigfaltigkeit der Pflanzen gestalten. Jedoch sind uns solche leichter verständlich, wenn wir berücksichtigen, daß sehr frühzeitig schon vor der Tertiärperiode die Hauptstämme der zahlreichen

Pflanzenfamilien existierten und die Weiterentwicklung dieser Stämme an sehr vielen Stellen der Erde in zwar oft ähnlicher Weise, aber doch zu verschiedenen Formen führend, vor sich gegangen ist. Ich habe es gänzlich unterlassen, bei der Darstellung der Entwicklung der Flora Europas auf die gewaltigen Veränderungen hinzuweisen, welche nach der Eiszeit der Mensch durch Viehwirtschaft und Ackerbau in der natürlichen Vegetationsdecke hervorgerufen hat. Sie waren gewiß bedeutend; aber immer blieb doch ein gewisser Teil der ursprünglichen Pflanzenvereine an weniger zugänglichen Stellen erhalten. Viel eingreifender und vernichtender wirkten erst seit der zweiten Hälfte des vorigen Jahrhunderts, ganz abgesehen vom Wachstum der Bevölkerung, rationelle Forstkultur und rationelle Landwirtschaft, Entwässerungen, Flußregulierungen, Moorkulturen und Düngungen, vor allem aber die Entwicklung der Eisenbahnen und Elektrizitätswerke. Naturfreunde und Naturforscher sehen teils mit Bedauern, teils mit Entrüstung diese gewaltsamen Veränderungen und Vernichtungen der natürlichen Vegetationsdecke vor sich gehen und bei besonders schmerzlichen Ereignissen dieser Art erwünschen sie manche Errungenschaften der modernen Kultur, von denen sie sonst auch gern Gebrauch machen. Sie werden den Bestrebungen nach einer Verbesserung der Existenzbedingungen der sich vermehrenden Menschheit nicht entgegengetreten wollen und die nicht selten brutale Gewinnsucht nicht so leicht niederzwingen; aber es kann schon sehr viel zur Erhaltung der ursprünglichen Vegetationsformationen geschehen, wenn hie und da gewisse Komplexe derselben als Naturdenkmäler reserviert werden, nicht bloß in Europa, sondern auch in den tropischen und subtropischen Kolonien, wo so häufig Raubbau dauernde Ausnutzung der vorhandenen Naturprodukte schädigt und nicht selten die von europäischen Aktionären vorgeschossenen Gelder in unverständiger Weise verwendet werden, welche nicht bloß die ursprüngliche Vegetation vernichtet, sondern auch die nicht genügend geschützten Pflanzungen zu einer Brutstätte unheilvoller Pflanzenkrankheiten macht, für deren Vertilgung dann wieder bedeutende Summen hergegeben werden müssen. In Nordamerika, wo man wahrlich auch nicht mit den ursprünglichen Pflanzenformationen skrupulös umgeht, hat man doch so viel Einsehen gehabt, daß man einen Teil der Rocky Mountains, dessen Größe der des Königreichs Sachsen wenig nachsteht, zum unantastbaren Nationalpark machte; möge man auch in Europa noch mehr als bisher darauf bedacht sein, solche Pflanzenformationen oder Pflanzenvereine, welche mit ihrem Bestand die Geschichte längst vergangener Epochen repräsentieren, als schätzenswerte Naturdenkmäler der Nachwelt zu erhalten.

### 3. Die Entwicklungsgeschichte der skandinavischen Flora.

Von Dr. Gunnar Andersson<sup>1)</sup> (Stockholm).

Mit 30 Textabbildungen.

Jede Darstellung der Entwicklungsgeschichte der skandinavischen Quartärflora hat mit der Eiszeit zu beginnen. Der kritische Forscher kann, wenn er von den gegenwärtig bekannten Tatsachen ausgeht, nicht den geringsten Zweifel darüber hegen, daß während der größten Verbreitung des Landeises keine einzige höhere Pflanze in Fenno-Scandia lebte. Jede andere Annahme ist, sofern sie sich nicht auf bisher unbekannte Tatsachen stützt, ohne weiteres zu ignorieren.

Auch wenn man diesem Ausgangspunkte zustimmt, stellt sich doch sofort eine neue Frage ein: wie war das Pflanzenleben dieser Länder gestaltet während der interglazialen Zeiten, die in südlicheren Gegenden, meiner Meinung nach, unzweideutig festgestellt sind? Hiermit stoßen wir auf die erste große, bis jetzt ungelöste Frage der skandinavisch-finnischen quartären Pflanzengeographie, der die meisten Autoren bis jetzt aus dem Wege gegangen sind. Die Tatsachen liegen, soweit ich ermitteln konnte, so, wie ich unten zu zeigen versuchen will.

#### A. Skandinavien während der Interglazialzeiten.

Östlich, südlich und westlich von dem baltisch-nordseeischen Becken sowie auch in den Randzonen der Alpen kennen wir an zahlreichen Punkten eine fossile Flora, die uns unzweideutig zeigt, daß Zeiten von gemäßigtem Klima mit anderen von borealem bis arktischem abgewechselt haben. In verschiedenen Gegenden haben gewissenhafte Forscher, die den Tatsachen jahrzehntelang dauernde kritische Untersuchungen gewidmet haben, schon im großen und ganzen übereinstimmende Resultate erlangt, wie eine graphische Zusammenstellung der von PENCK und BRÜCKNER

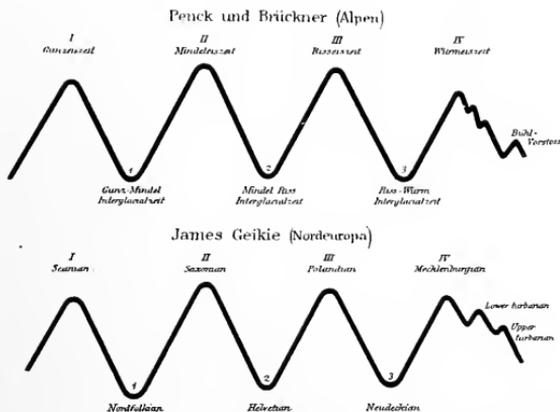


Fig. 1. Schematische Darstellung der Einteilung der Eiszeit nach PENCK u. BRÜCKNER sowie JAMES GEIKIE.

1) Dieser Vortrag wurde in der Sitzung vom 13. Juni in sehr verkürzter Form gehalten.

für die Alpen aufgestellten Einteilung der quartären Ablagerungen und die natürlich wesentlich auf Erfahrungen im westlichsten Europa gegründeten Einteilungsversuche von JAMES GEIKIE zeigen.

In schroffem Gegensatz zu jenen Glazialablagerungen, die zu obiger Auffassung geführt haben, steht die im großen und ganzen ungegliederte und, ich möchte sagen, so gut wie keine fossilführende Ablagerungen enthaltende Moränendecke des skandinavisch-finnischen Zentralgebietes der alten Vereisungsregion von Nordeuropa. Es steht schon tatsächlich fest, daß außerhalb und innerhalb des baltischen Beckens eine durchgreifende Verschiedenheit in der Natur der glazialen Ablagerungen besteht. Man hat dieselbe dadurch zu erklären versucht, daß in Skandinavien die Untersuchungen nicht so genau durchgeführt worden seien, wie in den anderen obengenannten Ländern. Das ist nicht richtig. Der südliche und mittlere Hauptteil Schwedens ist in der Hauptsache geologisch kartiert; die schwedischen Geologen gehören seit langem den leitenden im Gebiet der Quartärforschung an, und es ist nicht die geringste Wahrscheinlichkeit vorhanden, daß interglaziale Ablagerungen nicht ebensogut bei uns beobachtet worden wären, als irgendwo anders.

Man hat auch gesagt, daß in den zentraleren Teilen des Vereisungsgebietes die Wahrscheinlichkeit der Vernichtung der älteren Ablagerungen während der letzten Eiszeit viel größer sei, als in den peripherischen. Diese Behauptung gilt wohl für die wirklich zentralen, aber gewiß nicht für die südlichen Teile Schwedens, wo wir uns gar nicht im Erosionsgebiet, sondern im Ablagerungsgebiet des Inlandeises befinden. Die Moränen sind von großer Mächtigkeit, in denselben liegen hin und wieder mächtige fluvioglaziale Ablagerungen, die nicht wegerodiert sind, eingeschaltet, und es ist gar nicht einzusehen, warum nicht hier fossilführende interglaziale Ablagerungen ebensogut hätten aufbewahrt und entdeckt werden können, wie in südlicheren und westlicheren Gegenden.

Ich meine also, daß wir mit den vorliegenden Tatsachen rechnen müssen, und ebensowenig wie die skandinavischen Forscher das Recht haben, die interglaziale Natur vieler Ablagerungen in den Alpen, auf dem Kontinent und auf den britischen Inseln ohne weiteres zu verleugnen, ebensowenig kann man den Erklärungsversuch billigen, der nur auf kommende Funde in Skandinavien verweist.

Um diese wichtige Frage richtig zu beurteilen, ist es notwendig, die fossilführenden intramoränen Ablagerungen, die aus Skandinavien und Dänemark beschrieben sind, hier etwas näher zu erörtern, besonders deshalb, weil in deutscher Sprache sehr wenig darüber zu finden ist. Zur richtigen Beurteilung der Tatsachen ist es auch nötig, zwei verschiedene Serien von Ablagerungen auseinanderzuhalten, nämlich die Ablagerungen in Südschweden und Ostdänemark und die in Zentralschweden.

1. *Intramoräne Pflanzenfossilien-führende Ablagerungen im peripherischen Teil des skandinavisch-dänischen Vereisungsgebietes.* Wenn man die geographische Lage der als interglazial aufgefaßten Fundorte Nordeuropas im Verhältnis zu der Skandinavischen Halbinsel untersucht, wird man finden, daß im Westen, in den

Gegenden der Lüneburger Heide, unteren Elbe und Jütland dieselben Skandinavien viel näher rücken als im Osten, wo wir erst verhältnismäßig viel weiter entfernt (gegen Süden und Osten) solche Ablagerungen kennen. Aber auf den dänischen Inseln und in den peripherischen Teilen Skandinavien-Finnlands ist kein einziger Fundort mit Pflanzenfossilien in sicherer primärer Lagerung bekannt. Allerdings haben wir eine fossile Flora, die in vielen Hinsichten mit der anderswo als interglazial angesehenen übereinstimmt, aber die Ablagerungen, in welchen dieselbe gefunden wird, wurden in ihrer jetzigen Form tatsächlich während einer Eiszeit gebildet. Diese eigenartigen, im Ausland sehr wenig bekannten Ablagerungen sind besonders auf den dänischen Inseln reich entwickelt. Sie sind von den dänischen Forschern unter dem Namen:

Bernstein- und Zweigschichten beschrieben, und USSING<sup>1)</sup> gibt folgende gute Darstellung von denselben. „Unter diesen Namen werden Sandschichten zusammengefaßt, die reich sind an Bernsteinstücken, halbverkohlten Zweigen, Holz- und Kohlensplintern, besonders von Braunkohle, kleinen Samen und Früchten verschiedener Pflanzen, Teilen von Käferleekflügeln u. a. Im allgemeinen kommen diese Reste nur in schmalen, schwarzen Streifen in dem Sande vor; sie sind offenbar zusammengeschwemmt aus Material sehr verschiedenartigen Ursprungs; was die vielen Bernsteinstücke, Zweige, Pflanzensamen und Kohlensplitter in besondere kleinere Schichten zusammengeführt hat, ist nur die gleiche geringe Schwere. Einige von den Pflanzenresten, unter diesen der Bernstein, stammen aus der Tertiärzeit, andere scheinen in den kohlenführenden Triasablagerungen ihren Ursprung zu haben; aber neben diesen Repräsentanten einer älteren Pflanzenwelt finden sich auch zahlreiche Reste, die sicherlich aus der Quartärzeit stammen (oder aus der allerjüngsten Tertiärzeit). — — — Die Sandmassen, in welchen die Bernstein- und Zweigschichten eingelagert sind, bilden große, isolierte Partien oder lose Blöcke in den Moränenablagerungen; nirgends scheinen sie an ihrem ursprünglichen Ablagerungsplatz beobachtet zu sein.“

Ablagerungen dieser Art findet man teils in den Gegenden (wie Holstein und Jütland), wo auch typisch interglaziale Ablagerungen bekannt sind, teils aber, was besonders auffallend ist, treten sie weiter gegen Osten auf in den Umgebungen von Kopenhagen und auf der Insel Hven im Öresund, in Gegenden, wo letztere gar nicht gefunden worden sind. Durch die eifrigen Bemühungen von H. N. ROSENKJÆR ist die Flora in diesen überhaupt recht fossilarmen Schichten sehr gut bekannt geworden. Sie ist bearbeitet von O. ROSTRUP, aber besonders von G. F. L. SARAUW<sup>2)</sup>. Von mir<sup>3)</sup> und in den letzten Jahren auch von N. HARTZ, von dem eine ausführliche Darstellung dieser Flora zu erwarten ist, sind auch Beiträge geliefert worden.

1) Danmarks Geologi, 2. Auflage. Kopenhagen 1904, p. 211.

2) Cromer-skovlaget i Frihavnen og trælevningerne i de ravførende sandlag ved København. Medd. fra Dansk geolog. Foren. No. 4 (1897). In dieser Arbeit ist die ältere Literatur angeführt.

3) Über das fossile Vorkommen der *Brasenia purpurea* Mich. Bih. t. K. Svenska Vet.-Akad. Handl., Bd. 22 (1896), Afd. III, No. 1. — Das nacheiszeitliche Klima von Schweden. Ber. VIII der Züricher botan. Gesellsch. 1901—1903 (1903), p. 2 in Sep.

Pflanzenfossilien aus den „Bernstein- und Zweigschichten“  
von Seeland und Schonen.

Pflanzennamen	Insel Hven im Öresund	Freihafen von Kopen- hagen	Vallby(W. Kirchhof) in Kopen- hagen	Ordrup 8 km nw. Kopen- hagen
<i>Alnus glutinosa</i> . . . . .			+	+
<i>Cornus sanguinea</i> . . . . .		+		
<i>Carpinus betulus</i> . . . . .	+	+		
<i>Corylus avellana</i> . . . . .		+		
<i>Empetrum nigrum</i> . . . . .	+			
<i>Picea</i> oder <i>Larix</i> . . . . .				+ <sup>1)</sup>
<i>Pinus silvestris</i> . . . . .			+	+
<i>Rubus idaeus</i> . . . . .	+			
<i>Viburnum opulus</i> . . . . .	+			
<i>Ajuga reptans</i> . . . . .		+		
<i>Chenopodium</i> sp. . . . .	+			
<i>Cirsium</i> sp. . . . .		+		
Umhelliferen-Früchte . . . . .		+		
<i>Thalictrum</i> sp. ? . . . . .	+			
<i>Cenococceum geophilum</i> . . . . .	+			
<i>Carex</i> sp. . . . .	+	+		
<i>Cladium mariscus</i> . . . . .	+	+		
<i>Menyanthes trifoliata</i> . . . . .	+	+		+
<i>Ranunculus</i> cfr. <i>flammula</i> . . . . .	+			
„ <i>repens</i> . . . . .	+			
<i>Scirpus</i> sp. . . . .		+		
„ <i>lacustris</i> . . . . .	+			
<i>Ruppia maritima</i> . . . . .	+			
<i>Batrachium</i> sp. . . . .	+	+		
<i>Brasenia purpurea</i> . . . . .	+		+	+
<i>Ceratophyllum demersum</i> . . . . .		+		
„ cfr. <i>submersum</i> . . . . .	+			
<i>Hippuris vulgaris</i> . . . . .	+	+		
<i>Limnanthemum nymphaeoides</i> . . . . .		+		
<i>Myriophyllum spicatum</i> . . . . .	+			+
<i>Najas marina</i> . . . . .	+			+
<i>Potamogeton</i> sp. . . . .	+ <sup>2)</sup>	+		
<i>Selaginella</i> oder <i>Isoëtes</i> . . . . .		+		
<i>Sparganium ramosum</i> . . . . .	+			
<i>Sparganium</i> sp. . . . .	+			
<i>Stratiotes aloides</i> <sup>3)</sup> . . . . .			+	

Es kann meiner Meinung nach keinem Zweifel unterliegen, daß die Hauptmenge der Fossilien quartären Alters ist, und nun von dem allgemeinen Charakter der Flora, die eine an verschiedenen Stellen große Übereinstimmung zeigt, eine Vorstellung zu geben, möge obenstehende Zusammenstellung der bis jetzt publizierten

1) Auch in einem naheliegenden Lokal: Buddinge.

2) Zwei Arten.

3) In einem tonhaltigen Block sind außerdem *Amblystegium giganteum*, *A. fluitans*, *A. scorpioides* gefunden worden.

Fossilienlisten dienen. Aus derselben geht hervor, daß wir Überreste dreier verschiedenen Pflanzengesellschaften<sup>1)</sup> haben: des Waldes, des Sumpfes und des offenen Wassers. — Das reichliche Vorkommen von Überresten der *Pinus silvestris*<sup>2)</sup> bei Ordrup, von Holz der *Picea* oder *Larix* bei Ordrup und Buddinge spricht für ein Nadelwaldgebiet als den ersten Ursprung dieser Ablagerungen, während die Reste von *Alnus glutinosa*, *Carpinus betulus*, *Cornus sanguinea*, *Corylus avellana*, *Rubus idaeus*, *Viburnum opulus* von einem Laub- oder Mischwald zeugen. Die Sumpfpflanzen bieten kein besonderes Interesse und gehören alle den in Skandinavien noch ziemlich verbreiteten Arten an. Die Wasserpflanzen fordern dagegen besondere Aufmerksamkeit. Von denselben sind *Brasenia purpurea* und *Limnathemum nymphaeoides* in unseren Tagen in Dänemark und Skandinavien nicht heimisch und *Stratiotes aloides* setzt keine Früchte an: solche sind auch nicht in den spätquartären Ablagerungen Skandinaviens angetroffen. Besonders der erst- und der letztgenannte sind Leitpflanzen der älteren Quartärablagerungen und zeigen das hohe Alter der betreffenden Flora. Daß eine Mischung von Pflanzenarten aus verschiedenen Schichten und wohl auch Himmelsrichtungen vorliegt, geht aus dem Vorkommen von tertiären Hölzern (*Cypressinoxylon*, *Pinus succinifer*, *Quercus*) und Harzen (Bernstein), neben sicher aus den rätischen Ablagerungen (Schonens?) stammenden Kohlen Splintern usw. hervor.

Das exakte geologische Alter der jetzt kurz beschriebenen Ablagerungen ist wenigstens im Augenblicke zu bestimmen nicht möglich. Man hat gedacht, daß die Quartärfossilien Erosionsreste von präglazialen Ablagerungen seien: aber solange wir nicht sagen können, daß die Moränen, in welchen die großen fossilführenden Sandblöcke eingelagert sind, sicher der ersten Eiszeit angehören, ist natürlich, wie USSING hervorhebt, die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, daß dieselben interglazialen Alters seien. Unter allen Umständen müssen die Pflanzenreste mit fließendem Wasser wahrscheinlich aus südlicheren Gegenden gegen Norden<sup>3)</sup> geführt und in der Nähe des Eisrandes in die fluvioglazialen Sandmassen gemischt worden sein, in denen wir dieselben finden und die später von dem Eise mehr oder weniger bearbeitet worden sind.

Ich habe diese fossile Flora so ausführlich behandelt, um zu zeigen, daß dieselbe gar nicht zu den interglazialen Ablagerungen im eigentlichen Sinne zu rechnen ist. Diese beweisen überhaupt gar nichts in betreff eines Abschmelzens und Wiedervorrückens der Eisdecke in Südschweden und den dänischen Inseln, und andere Spuren davon sind nicht gefunden worden.

1) Das Vorkommen von *Chenopodium* könnte das Vorkommen noch einer Gesellschaft, der des Meeresstrandes (wie das von *Ruppia* auf der Insel Hven), bedeuten.

2) Autornamen sind hier nicht hinzugefügt worden, da dieselben in allen Floren zu finden sind und weil ich meine, daß es keinen Sinn hat, solche anzuführen, wenn man selbst die Richtigkeit der Artenbegrenzung nicht geprüft hat.

3) Sind sie präglazial, dann könnte man annehmen, daß sie aus Ablagerungen auf dem Boden des jetzigen Kattegat und Skagerrak stammen. Das Vorkommen von rätischen Fossilien wäre dann leichter zu erklären.

2. Intramoräne, fossilführende Ablagerungen im zentralsten Teil des schwedischen Vereisungsgebietes. Zu beiden Seiten der Eisscheide, die, wie schon lange festgestellt ist, in Nordskandinavien ungefähr mitten zwischen der Ostsee und der Wasserscheide der schwedischen Hochgebirge lag (vgl. Fig. 3 und 4), hat man intramoräne Ablagerungen gefunden.

Bei der Stadt Östersund auf der Insel Frösön im See Storsjön, ca. 30—40 km westlich von der Eisscheide, hat A. G. HÖGBOM<sup>1)</sup> unter einer bis 7 m mächtigen überlagernden Moräne gebänderte Sand- und Tonbänke von bedeutender Mächtigkeit gefunden. Der Ton enthält Kriechspuren von Mückenlarven (*Chironomus*) und sehr feine Pflanzendetritus von Moosblättern, offenbar sehr weit vom Ufer abgesetzt in dem großen Eisstausee<sup>2)</sup>, der hier den Landeisrest bildete und in dem die Ton- und Sandlager sich abgesetzt haben.

Die Moosflora ist klimatisch ziemlich indifferent; folgende Arten wurden gefunden:

<i>Amblystegium exannulatum</i> ,	<i>Dicranum scoparium?</i> ,
„ <i>fluitans</i> ,	<i>Hylocomium parietinum?</i> ,
„ <i>giganteum</i> ,	<i>Marsilia</i> sp.
<i>Andræa petrophila</i> ,	

Aller Wahrscheinlichkeit nach sind die Lagerungsverhältnisse ungestört, um so mehr, als man dieselben an mehreren Punkten in der Gegend gefunden hat. HÖGBOM hat früher die Meinung ausgesprochen, daß dieselben zu ihrer Erklärung die Annahme einer vollständigen Abschmelzung des skandinavischen Landeises und eine neue Vergletscherung fordern; er<sup>3)</sup> hat aber später die von mir<sup>4)</sup> gegebene Erklärung wahrscheinlicher als seine erste gefunden. Nach derselben stammt die deckende Moräne aus einem am Ende der Eiszeit erfolgten Vorstoß des noch nicht vollständig abgeschmolzenen, an der Eisscheide gelegenen Rückstandes des Landeises. Dieser Vorstoß ist also meiner Meinung nach nicht mit den großen Eiszeiten zu vergleichen, sondern mit irgendwelchen kleineren Vorstößen der Art, die in den Alpen sehr genau studiert und in Schottland von GEIKIE als lower und upper turbarian bezeichnet wurde. Über Beobachtungen, die für einen solchen Vorstoß sprechen, berichtet auch RAMSAY<sup>5)</sup> aus dem Hochgebirge der Halbinsel Kola.

Bei der Stadt Hernösand an der Mündung der Ångermanälf, ca. 150 km östlich von der Eisscheide, hat H. MUNTHE<sup>6)</sup> ein submoränes pflanzenführendes Süßwasserlager entdeckt, dessen Lagerungsverhältnisse jedoch nicht ganz einwandfrei dar-

1) Om interglaciala aflagringar i Jämtland. Geol. Fören. Förh., Bd. 15 (1893), p. 28 u. f.

2) Vgl. GUNNAR ANDERSSON, Den centraljämtska Issjön. Ymer 1897, p. 41. Über die intramoränen Ablagerungen siehe p. 62—63.

3) Geolog. Fören. Förh., Bd. 19 (1897), p. 317 u. 323.

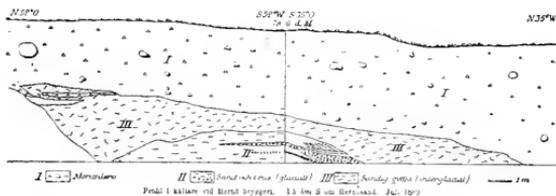
4) Ymer l. c. p. 63.

5) Das Nephelinsyenitgebiet auf der Halbinsel Kola. Fennia, Bd. 11 (1893), No. 2, p. 38—44 und Über die geologische Entwicklung der Halbinsel Kola in der Quartärzeit. Fennia, Bd. 16 (1898), p. 121.

6) Om den submoräna Hernögyttjan och dess ålder. Geol. För. Förh., Bd. 26 (1904), p. 317.

gelegt werden konnten, da das Profil (Fig. 2) nur zufällig, bei der Grundlegung eines Hauses, zum Vorschein kam.

Fig. 2. Profil S. von Hernösand, 62° 37' n. Br. I Moränenen, II Sand und Kies (glazial); III Sandige Gyttya (interglazial); alles nach MUNTHE. Die rechte und die linke Hälfte des Profils sind als einander rechtwinklig zu denken.



Unter einer 2,5—5 m mächtigen Moräne lagert eine sandhaltige Gyttya (0,7—3,0 m), reich an Pflanzen- und Tierfossilien; unter der Gyttya ragen in der einen Ecke des Profils Sand und Kies empor. Die Pflanzenfossilien sind außer 11 Moosarten, die alle in Schweden allgemein verbreitet sind, folgende Arten:

Betula odorata,	Selaginella selaginoides,
„ nana,	—
Botrychium lunaria.	Cenococcum geophilum,
Lycopodium annotinum,	—
„ clavatum,	Carex sp.,
„ complanatum?,	Isoetes echinosporum,
„ selago,	„ lacustre.
Pinus silvestris (nur Pollen),	Potamogeton filiformis,
Pteris aquilina?,	Algen (Botryococcum Braunii), Chry-
	somonadineen, Diatomeen.

Von Tierresten wurden Cladoceren, Süßwasserspongien und Protozoen gefunden, alles jedoch Arten mit großer vertikaler und horizontaler Verbreitung in der Quartärzeit. Das größte Interesse knüpft sich an zwei Deckflügel von Insekten, deren einer von dem verstorbenen Entomologen C. G. THOMSEN als *Galeruca alni* bestimmt, aber später von E. MjöBERG als *Gyrinus sculpturatus* n. sp. beschrieben wurde; auch der andere in derselben Ablagerung gefundene Käferflügel wird von ihm als eine neue Spezies, *Olophrum interglaciale*, aufgefaßt<sup>1)</sup>.

Wie SERNANDER gezeigt hat, kann man kein bestimmtes Urteil über die Klimaverhältnisse, unter welchen diese Flora lebte, fällen, aber die ganze Gesellschaft macht, wie er hervorhebt, auf den Pflanzengeographen den Eindruck, als stammte sie aus einem subalpinen Birkenwald. Der Pinuspollen kann vom Winde aus südlicheren Gegenden in das offene Wasser, wo die Gyttya gebildet wurde, geführt worden sein. MUNTHE sucht, auf die Diatomazeen gestützt, ein wärmeres Klima als das der Birkenregion für die Ablagerungszeit der Gyttya zu vindizieren. Jedermann, der weiß, wie schwierig es ist, selbst mit Hilfe der Verbreitungsverhältnisse der so genau bekannten höheren Pflanzen Schlüsse auf das Klima zu ziehen, kann solchen, die sich

1) Über eine schwedische interglaziale *Gyrinus*-Species. Geol. För. Förh., Bd. 27 (1905), p. 233, und: Über eine schwedische interglaziale Coleopterenspezies. Ibid. Bd. 26 (1904), p. 493.

auf eine so kosmopolitische und im Detail ihrer Artenverbreitung so wenig bekannte Ordnung wie die der Diatomazeen beziehen, keinen höheren wissenschaftlichen Wert beilegen, zumal wenn es auf so feine Differenzen wie hier ankommt.

Mit großem Nachdruck hebt MUNTHE alle Tatsachen hervor, die für ein interglaziales Alter im gewöhnlichen Sinne — d. h. eine vollständige Abschmelzung des Landeises in Skandinavien während der Ablagerungszeit der Gytta — sprechen können. Er legt dabei besonderes Gewicht auf das Vorkommen der nach MjöBERG ausgestorbenen Insektenarten und auf das Auffinden eines Samens einer Konifere (?), der nach den Untersuchungen von LAGERHEIM und SERNANDER weder ein gewöhnlicher Kiefern-, noch Fichten- oder Lärchensamen sein kann. Auch dem von LAGERHEIM hervorgehobenen Fehlen von bestimmbarer Rhizopodenschalen wird ein großes Gewicht beigelegt. Solche sind von ihm in den postglazialen, aber nicht in den südlicheren interglazialen Ablagerungen gefunden worden.

Da die angeführten Forscher nicht mit vollständiger Sicherheit sagen können, ob es überhaupt ein Koniferensamen ist, scheint mir diese Stütze vollkommen wertlos. Für einen Nichtentomologen ist es natürlich schwierig, den Wert der von MjöBERG neu beschriebenen Arten und noch mehr die Wahrscheinlichkeit, dieselben noch lebend zu finden, zu beurteilen. Es wäre jedoch ein eigenartiger Zufall, wenn die beiden — so weit man aus den Beschreibungen ersehen kann — einzigen gefundenen Käferflügel wirklich auch zwei ganz ausgestorbene Arten repräsentieren sollten, während alle sicher bestimmbarer Pflanzenreste noch den in diesen Gegenden lebenden Arten angehören. Der Botaniker, sich erinnernd, wie es den „ausgestorbenen“ Gattungen (*Sclerocarpus*, *Paradoxocarpus*, *Cratopleura*) und Arten, die im Beginne der Erforschung der quartären Flora beschrieben wurden, ergangen ist, verhält sich auch etwas reserviert gegen neue Arten, die sich auf einen einzigen Deckflügel gründen. Die Abwesenheit von Rhizopodenschalen ist jedenfalls bemerkenswert, aber erst wenn es aus anderen Gründen sehr wahrscheinlich wird, daß die Ablagerung interglazial sei, kann dieser negative Beweis eine gewisse Bedeutung erlangen.

Lassen sich also meiner Meinung nach nur sehr schwache paläontologische Stützen vorführen für eine Parallelisierung der submoränen Gytta bei Hernö und der interglazialen Ablagerungen auf dem Kontinent, so ist doch die statigraphische Stellung dieser Ablagerung von größtem Interesse.

Schon HOLST hat darauf aufmerksam gemacht, daß die oberlagernde Moräne eine ausgeglittene Partie sein kann. Was MUNTHE dagegen angeführt hat (l. c. p. 342), scheint mir wenig beweisend. Die Ablagerung liegt zwar auf einer ziemlich flachen Böschung, aber wer die Verhältnisse z. B. von Värdaalen in Norwegen gesehen hat, wo vor einigen Jahren bedeutende Rutschungen stattfanden, oder die weiten Profile der Insel Hven, wo ich<sup>1)</sup> mächtige Moränen auf Uferwällen mit neolithischen Gegenständen gefunden habe, der kann die Möglichkeit gar nicht verleugnen. Aber eine andere Möglichkeit scheint mir nicht unwahrscheinlich. Wenn man das von MUNTHE gegebene Profil betrachtet (Fig. 2), ist es sehr unwahrscheinlich, daß die submoränen

1) Ymer, Bd. 22 (1902), p. 96.



Faktoren, die allgemeine Klimaverbesserung und der Golfstrom, zusammen, um das Abschmelzen der baltischen Eisdecke zu beschleunigen. Hiermit ist auch eine Erklärung des aus verschiedenen Tatsachen hervorgehenden schnellen Abschmelzens des Landeises in Skandinavien gegeben.

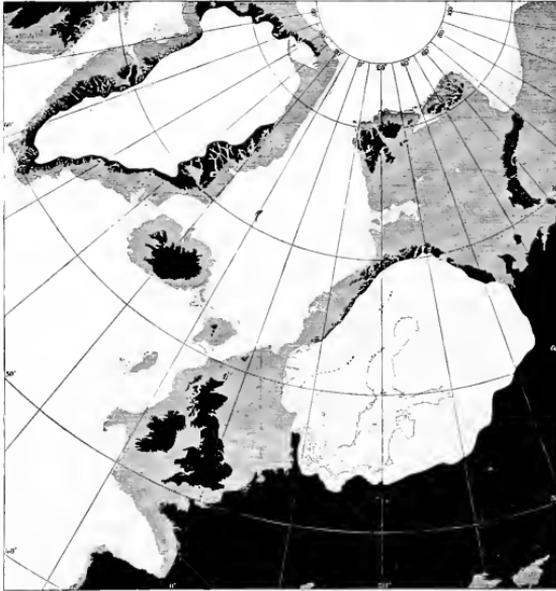


Fig. 3. Karte von Nordwesteuropa, teils die Verbreitung des Eises in der letzten Eiszeit (nach USSING), teils, des Vergleiches wegen, die jetzige Verbreitung des Landeises auf Grönland, teils die Meeresgebiete, die über 400 (gestrichelt) bzw. 600 (punktirt) m Tiefe liegen (nach NANSEN) zeigend. Die gebrochene Linie in Skandinavien bezeichnet die Eisscheide.

Islands zusammen, über welche aber keine Einigung besteht. Die meteorologische Diskussion des Einflusses der Landbrücke in einer Zeit, als das Landeis schon so eingengt war wie in der letzten Eiszeit, ist gewiß nicht leicht, und ein Versuch, dieselbe durchzuführen, ist bis jetzt nicht gemacht<sup>1)</sup>. Heutzutage ist kein Gebiet bekannt, wo ein größeres zusammenhängendes Landeis in einem Flachland endigt. Ob es meteorologisch richtig wäre, sich ein abschmelzendes Landeis in Südschweden gleichzeitig mit Eichenwäldern in Jütland zu denken, ist unter diesen Umständen sehr schwierig zu ermitteln. Der oben aufgestellte Versuch einer Erklärung ist zwar

1) M. VAHL hat aus ganz anderen Gesichtspunkten die meteorologische Bedeutung der altquartären Landbrücke zwischen Europa und Grönland während der größten Verbreitung des Eises in einer sehr interessanten Abhandlung diskutiert. Geografisk Tidsskrift (Kopenhagen) 1902.

Um diese Annahme aus einer losen Hypothese in eine gut begründete Theorie zu verwandeln, ist es natürlich notwendig, teils den geologischen Untersuchungen über die Entstehung des nördlichen Atlantischen Ozeans, teils den botanisch-klimatologischen Voraussetzungen näher zu treten. Es ist jedoch offenbar, daß hier nicht der richtige Platz sein kann, diese Hypothese näher zu begründen. So viel ist jedoch zu sagen, daß keine geologische Tatsache derselben widerspricht, wenn auch keine dieselbe geradezu bestätigt. Die geologische Lösung hängt nämlich sehr nahe mit der Altersbestimmung der untersten Moränen

nur als Arbeitshypothese zu betrachten, doch kann man, wie ich anderswo zu zeigen hoffe, jedenfalls viele Tatsachen für dieselbe ins Feld führen.

\* \* \*

In diesem Zusammenhang sind auch einige Worte zu sagen über die interessanten spätglazialen Ablagerungen mit *Betula odorata*, die an mehreren Stellen in Dänemark (Fünen, Seeland, Bornholm) von HARTZ<sup>1)</sup> entdeckt worden sind. Derselbe Horizont ist auch schon im Jahre 1888 in Snårestads mosse in Schonen als ein von Ton mit arktischen Pflanzen bedeckter Torf (10 cm mächtig), *Betula alba*, *Arctostaphylos uva ursi*, *Myriophyllum* sp., *Carex* sp. enthaltend, von mir<sup>2)</sup> gefunden worden.

Unter den von HARTZ bei Alleröd, Nordseeland — dem beststudierten Fundort — gefundenen Pflanzen seien die wichtigsten hier angeführt:

Nur in Gytja (ältere Birkenzone)	Nur in dem überlagernden Ton (Dryaszone)
<i>Betula intermedia</i> , ( „ <i>verrucosa</i> <sup>3)</sup> ), <i>Hippuris vulgaris</i> , <i>Juniperus communis</i> , <i>Menyanthes trifoliata</i> . <i>Rubus saxatilis</i> .	<i>Betula nana</i> , <i>Callitriche autumnalis</i> , <i>Dryas octopetala</i> , (Salix cfr. <i>phylicifolia</i> <sup>4)</sup> ), „ <i>polaris</i> , „ <i>reticulata</i> , ( <i>Scirpus silvaticus</i> <sup>5)</sup> ).

Wie schon aus den Anmerkungen hervorgeht, bin ich mit HARTZ' ersten Bestimmungen von einigen der wichtigsten Arten nicht ganz einverstanden; er hat mir auch nach einer erneuerten Durchmusterung mitgeteilt, daß ihm dieselben unsicher zu sein scheinen. Es entsteht nun die Frage, ob das lokale Vorrücken des Birkenwaldes notwendig eine allgemeine Klimaverbesserung fordert oder ob vielleicht bis jetzt nicht näher bekannte lokale Veränderungen in der Verbreitung des Meeres oder größerer Gletscher eine solche hervorrufen können. Unter der Voraussetzung, daß diese ältere Birkenzone wirklich ungefähr gleichzeitig ist in dem ganzen Gebiet (ca. 300 km von W. nach O.), wo man ihre Spuren fand, scheint dies ziemlich unwahrscheinlich,

1) Bidrag til Danmarks senglaciale Flora og Fauna. Danmarks geolog. Unders., Ser. II No. 11 (1903), und VICTOR MADSEN, Om den glaciæle, isdækkede Sø ved Steenstrup. Ibid. No. 14 (1902).

2) Studier öfver torfmossar i södra Skåne. Bih. till Kungl. Svenska Vetenskapsakad. Handl., Bd. 15 (1889), Afd. III. No. 3, p. 30. Die fossile Flora wurde erst später (1898) genauer untersucht.

3) Diese Bestimmung ist, wie die abgebildete (l. c. p. 27, Fig. 10) Deckenschuppe zeigt, kaum richtig, denn diese gehört der *Betula intermedia*-Serie an. Andere Deckenschuppen, die zu *B. verrucosa* gehören könnten, sind nach HARTZ' Mitteilung nicht gefunden worden, aber wohl von *B. odorata*.

4) Die l. c. p. 28 abgebildeten Blätter werde ich wenigstens nicht zu dem Formkreis von *Salix phylicifolia* rechnen; die Blätter diese Art sind nämlich in der typischen Form (und andere sind im fossilen Zustande gar nicht zu bestimmen) gezähnt und spitz.

5) Diese Art ist tatsächlich die am meisten wärmefordernde von allen angegebenen Arten. Ein Zusammenleben von *Salix polaris* und *Scirpus silvaticus* in den Ebenen Seelands hat gar keine pflanzengeographische Wahrscheinlichkeit. Wie HARTZ mir freundlichst mitgeteilt hat, ist die Art auch zu streichen.

und dann möchte man die oben berührte Klimaoszillation wohl mit der ersten der von PENCK und BRÜCKNER angenommenen Schwankungen beim Abschmelzen der Würmeisdecke in den Alpen zusammenstellen.

Inzwischen hat A. C. JOHANSEN <sup>1)</sup>, auf der jetzigen Verbreitung der mit den Pflanzen zusammen gefundenen Mollusken fußend, zu zeigen versucht, daß während der Absetzung der Gytjtja das Sommerklima ein gemäßigtes habe gewesen sein müssen. So lebt nach ihm die in der Gytjtja von Alleröd massenhaft vorkommende *Anodonta mutabilis* nur in Gegenden mit einer Julitemperatur von 13—14° C. Allerdings scheint JOHANSEN gute Stützen für seine Anschauungen vorführen zu können, und tatsächlich können alle die oben aus der Gytjtja genannten Pflanzenarten auch in Gegenden mit einer Julitemperatur von 14° C im nördlichen Schweden gefunden werden, aber der allgemeine Charakter der Flora spricht ganz bestimmt eine andere Sprache. Eine erneuerte, von Botanikern und Zoologen zusammen durchgeführte Untersuchung dieser hochinteressanten Ablagerungen und eine gemeinsame Diskussion der biogeographischen Tatsachen sind notwendig, um eine sichere Grundlage für die Beurteilung der bis jetzt widersprechenden Resultate zu gewinnen.

### B. Die skandinavische Flora während der Spätquartärzeit.

Unter allen Umständen steht es fest, daß die Geschichte der jetzigen Flora Skandinaviens und Finnlands in ihren jetzigen Wohnsitzen nur die Epoche der Quartärzeit umfaßt, welche wir in den Alpen als Post-Würmzeit und im Norden als Post-Mecklenburgian bezeichnen könnten, die ich aber am liebsten als Spätquartärzeit bezeichnen möchte.

Die in der skandinavischen Vegetation vorherrschenden Pflanzenvereine sind die des Waldes, und besonders diese sind während der langen Spätquartärzeit steten Veränderungen unterworfen gewesen. Die Beweise hierfür liefern uns die Torfmoore und die Ton- und Kalktuffablagerungen, welche Pflanzenreste aus längst vergangenen Zeiten beherbergen. Die Untersuchungen derselben <sup>2)</sup> haben gelehrt, daß die jetzige Pflanzenwelt von Skandinavien erst in fünf großen Entwicklungsstufen zustande gekommen ist. Die fünf Stufen nennen wir:

1. die Zeit der Dryasflora oder der arktisch-alpinen Flora,
2. „ „ „ Birkenflora,
3. „ „ „ Kiefernflora,
4. „ „ „ Eichenflora und
5. „ „ „ Buchen- und Fichtenflora nebst der der allgemeinen Verbreitung der Kulturpflanzen des Menschen.

Diese Stufen finden ihr Gegenstück in den heutigen Vegetationsregionen von Skandinavien, und die gegenwärtige Verbreitung kann natürlich als das Endresultat

1) Om den fossile kvartære Molluskfauna i Danmark og dens Relationer till Forandringer i Klimaet. Diss. Köbenhavn 1904, p. 71—84.

2) Eine ausführlichere Darstellung mit Literaturverzeichnis bis 1896 findet sich in der vom Verfasser herausgegebenen Geschichte der Vegetation Schwedens. Englers Bot. Jahrb., Bd. XXII (1896). Auch Separat.

der Entwicklung bezeichnet werden. Unter diesen Umständen dürfte es von Interesse sein, einige typische Vegetationsbilder aus den verschiedenen Regionen hier zu zeigen, und zwar um so mehr, als von solchen schwedischen Bildern bis jetzt nur sehr wenige im Auslande veröffentlicht sind.

### Zusammenfassung.

Hauptmomente der Entwicklung des Waldes von Schweden				Hauptmomente der geograph. Veränderungen
Götaland (Südschweden)		Svealand (Mittelschweden)	Norrland (Nordschweden)	Heutige Verhältnisse
Buche	Fichte	Fichte	Fichte	
	Eiche <sup>1)</sup>	Eiche <sup>1)</sup>	Kiefer	Größte Ausdehnung des Litorinaneeres Übergang des Süßwassers im Baltischen Becken in Salzwasser
	Kiefer	Kiefer <sup>2)</sup>	Kiefer	? Größte Ausdehnung des Ancylussees <sup>3)</sup> .
	Birke	Birke <sup>2)</sup>	(Birke ?) <sup>4)</sup> Eis	
	Dryas	Eis	Eis	Übergang des Salzwassers im Baltischen Becken in Süßwasser
	Eis			Höchster Stand des spät-glazialen Meeres

Diese Stufen der Florenentwicklung sind natürlich nicht so zu verstehen, als ob z. B. während der Eichenflora nur Eichenwälder in Schweden existiert hätten, sondern so, daß mit der Einwanderung der Eiche ein neues wichtiges Waldelement hinzugekommen ist, mit dem auch viele andere Arten so ziemlich gleichzeitig eingewandert sind und durch Besetzung geeigneter Standorte der Flora eine reichere Gliederung und größere Vielgestaltigkeit gegeben haben. So besetzte die Eiche zu dieser Zeit in Mittelschweden die fruchtbareren Tonebenen und kalkhaltigen Moränenablagerungen, während die Kiefer auf den benachbarten überall zwischen den kleinen Ebenen ansteigenden steileren Granit- und Gneishöhen noch Waldbildnerin blieb oder wenigstens im Walde noch fortlebte.

1) In großen Gebieten des Smäländischen Hochplateaus und in den höher gelegenen Teilen von Westschweden hat die Eiche jedoch die Kiefer niemals verdrängt.

2) Dieses Entwicklungsstadium hat nur in den Gegenden, die höher als die Grenzen des Ancylussees lagen, existiert.

3) Diese größte Ausdehnung ist in den südlichen und nördlichen Gebieten des baltischen Beckens wahrscheinlich zu verschiedenen Zeiten eingetreten.

4) Es kann sein, daß in den südöstlicheren und nördlichsten Teilen von Norrland ein reiner Birkenwald die ersten Wälder bildete; darüber wissen wir jedoch nichts Sicheres.

*Die Zeit der Dryasflora.* Durch die musterhaften Untersuchungen A. G. NATHORST'S<sup>1)</sup> wurde schon in den siebziger Jahren festgestellt, daß die Flora, die im südbaltischen Gebiet das von Eis verlassene Land in Besitz nahm, aus arktisch-alpinen Pflanzenarten, wie *Dryas octopetala*, verschiedenen *Salices*, wie *S. polaris*, *S. herbacea*, *S. reticulata*, *Betula nana*, *Saxifraga*-Arten, wie *S. oppositifolia*

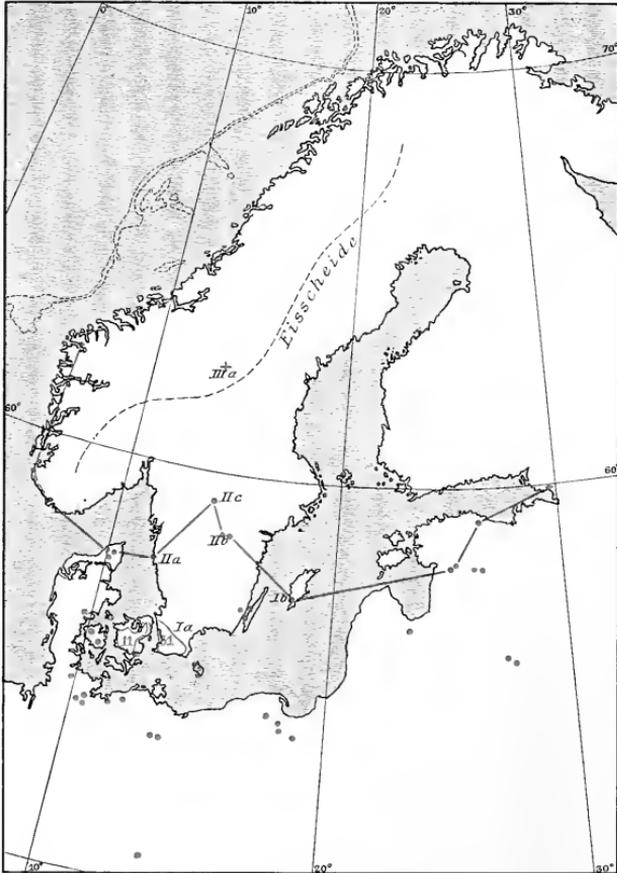


Fig. 4. Kartenskizze der Fundorte einer arktisch-alpinen fossilen Flora im skandinavisch-baltischen Gebiet. Die römischen Ziffern beziehen sich auf die p. 60 und 61 näher erörterten Fundorte. In Schonen sind bis jetzt 31, auf Seeland 11 Lokale der fossilen Dryasflora entdeckt.

1) Eine übersichtliche, vollständige Zusammenstellung der Forschungsergebnisse nebst Literaturverzeichnis bis 1892 ist von ihm geliefert in „Über den gegenwärtigen Standpunkt unserer Kenntnis der Verbreitung fossiler Glazialpflanzen“. Bih. t. K. Svenska Vet. Akad. Handl. 17 (1892) Afd. III, No. 5.

usw. bestand. Dieselbe Flora ist im südbaltischen Randgebiet, in Südkandinavien und in den allerletzten Zeiten auch im westlichsten Norwegen gefunden worden.

Ich rede hier nur von einer pflanzengeographisch wirklich reinen arktisch-alpinen Flora, nicht von solchen Lokalitäten, wo sich arktische Relikten in später eingewanderten Pflanzenvereinen erhalten haben und mit diesen zusammen fossil angetroffen werden, wie in Jämtland in Schweden und Gudbrandsdalen in Norwegen. Es ist aus pflanzengeographischen Gesichtspunkten von größter Wichtigkeit, diesen bis jetzt selten gemachten Unterschied festzuhalten, denn andernfalls bekommt man keine richtige Vorstellung von der allgemeinen Florentwicklung während der ersten Zeiten.

Meine Untersuchungen und Erwägungen der letzten Jahre haben zu Schlüssen geführt, die die alte Auffassung von dem allgemeinen klimatischen Charakter der Zeit der Dryasflora wesentlich verändert haben<sup>1)</sup>. Beim Abschmelzen des baltischen Inlandeises war nämlich das Klima nicht arktisch, wie z. B. heutzutage auf Spitzbergen, Nordgrönland usw., sondern viel wärmer. Dies geht aus dem Umstande hervor, daß immer Samen und andere Teile von Wasserpflanzen, wie *Potamogeton*, *Myriophyllum*, *Batrachium*, und sehr oft auch von Sumpfpflanzen, wie *Menyanthes* und anderen, auch in den alleruntersten (ältesten) Teilen der Dryaszone vorkommen. Da diese Pflanzen eine relativ lange Vegetationsperiode erfordern — wenigstens 4 Monate über 0°C — und eine nicht zu niedrige Sommertemperatur — wenigstens 5—6°C für den Juli — sind wir berechtigt, auf eine verhältnismäßig artenreiche und reichgegliederte erste Flora zu schließen, die in ihrem allgemeinen Charakter mit der Flora der unteren Teile des jetzigen alpinen Gebiets von Skandinavien oder Südgrönland übereinstimmt.

Die Dryasflora zeigt aber nicht im ganzen Gebiet denselben Charakter. Als ich meine Untersuchungen von Schonen, wo ich an zahlreichen Punkten eine sozusagen „normale“ Dryasflora angetroffen hatte, gegen Norden fortführte, war es mir lange unerklärlich, daß ich niemals eine rein arktische Flora auffinden konnte; je mehr ich mich der alten Eisschelde näherte, desto weniger arktisch waren die Pflanzengesellschaften, deren Reste angetroffen wurden. In den ersten Jahren glaubte ich, daß es ein Versehen der Untersucher war, aber alle Umsicht konnte die Resultate nicht ändern, und nun habe ich so viele Lokalitäten gesehen und eine so bedeutende Übung erworben, daß ich, bis etwas anderes gezeigt wird, folgenden Satz aufzustellen wage: Je näher wir den zentralen Teilen des vereisten Gebietes kommen, desto weniger arktisch wird die Flora, die unmittelbar nach dem Rückzug des Eises das Land besetzte. Die Erklärung dieses unerwarteten Umstandes scheint mir darin zu liegen, daß die Verbesserung des Klimas (die Wärmezunahme) zu Beginn der spätquartären Zeit sehr schnell und in akzelerierterem Tempo vor sich gegangen ist. Es brauchte jedoch auch bei heißen Sommern lange Zeit, um die mächtigen Eismassen vollständig zu vernichten, und während dieser Zeit vermischten sich besonders am Süd- und Ostrand des Landeisrestes, wo das Abschmelzen wohl geringer war, die Pflanzengesellschaften immer mehr und mehr. Wenn also in dem peripherischen

1) Etwas ausführlicher ist diese Frage vom Verf. behandelt in: „Das nacheiszeitliche Klima von Schweden“. Bericht VIII der Züricher botan. Gesellsch. 1901—1903 (1903), p. 31—33.

Gebiet (Deutschland, Schonen, Gotland usw.) während der ersten Phasen des Abschmelzens noch eine ausgeprägte zonale Gliederung in arktische Weidentundra, Birkenwald, Kiefernwald zu finden war, so wurde in dem großen Seengebiet Schwedens der Unterschied zwischen den beiden ersten ausgeglichen, und an dem zurückweichenden Eisrand lebte ein an arktischen Pflanzen reicher Birkenwald, in welchem allmählich — und schneller als der Eisrand zurückwich — die Kiefer sich verbreitete. In den zentralsten Teilen Norrlands an der Eisscheide (IIIa unten, Härjedalen) wohnte also ein an mehreren alpinen Pflanzen reicher Kiefernwald dem Abschmelzen des letzten Restes des großen nordischen Landeises bei!

Daß es wirklich so gewesen ist, geht aus einer Zusammenstellung der Pflanzenfunde einiger näher untersuchten, nach allen Richtungen hin typischen Lokalitäten in verschiedenen Teilen des Gebietes hervor. In allen angegebenen Fällen sind es Orte, wo die untersten Sedimente in einem offenen Wasser unmittelbar auf die Moräne abgesetzt sind; die lokalen Verhältnisse sprechen auch überall dafür, daß die respektiven Becken unmittelbar nach Abschmelzen des Eises vom Wasser gefüllt worden sind und damit die Sedimentation begonnen hat. Der Übersichtlichkeit wegen sind die Lokale in im großen und ganzen gleichwertige Gruppen geordnet, und die Pflanzenarten ungefähr nach ihren Wärmebedürfnissen aufgestellt. Nur die Phanerogamen werden hier angeführt. Die Lage der Fundorte ist auf der Kartenskizze (Fig. 4) zu finden.

### I. Moore im südlichsten Schweden (Dryaszone).

a) Moor von Eslöf, Südschonen.	b) Moor von Göstafs (Fröjel), Insel Gotland.
Diapensia lapponica,	Salix polaris,
Salix polaris,	Dryas octopetala,
„ herbacea,	Arctostaphylos alpina,
„ reticulata,	Salix arbuscula,
Dryas octopetala,	Betula nana,
Betula nana,	Empetrum nigrum,
* * *	Myrtillus uliginosa,
Potamogeton filiformis.	* * *
	Potamogeton filiformis,
	Myriophyllum spicatum,
	Hippuris vulgaris.

### II. Moore im mittelschwedischen Depressions- (großen Seen-)Gebiet.

a) Moor von Häle, südlich von Gotenburg, in Westgotland.	b) Moore von Tistorp und Råfsjö, in Ostgotland.	c) Moor von Laxa in Närke (nnw. vom See Vänern).
Salix polaris?,	Dryas octopetala,	Arctostaphylos alpina,
Dryas octopetala,	Salix reticulata?,	Betula nana,
Betula nana,	„ arbuscula?,	„ nana × odorata,
Empetrum nigrum,	„ phyllicifolia,	Salix cfr. phyllicifolia <sup>1)</sup> .
* * *	Betula nana,	Empetrum nigrum,
Potamogeton praelongus,	„ odorata,	Myrtillus uliginosa,
Batrachium confervoides,	* * *	* * *
Menyanthes trifoliata,	Potamogeton filiformis,	Potamogeton filiformis,
Scirpus lacustris.	„ praelongus,	„ praelongus,
	Myriophyllum spicatum.	Batrachium confervoides.

1) Bei der Feldarbeit fand ich ein halbes, später verlorenes Blatt, das wahrscheinlich, aber nicht sicher, von *Salix polaris* stammte.

## III. Nordschwedisches Moor.

a) Gyttja im Moor von Hede in Härjedalen.

*Arctostaphylos alpina*,  
*Betula nana* × *odorata*,  
*Andromeda polifolia*,

*Rubus chamaemorus*,  
*Pinus silvestris*,  
 \* \* \* \*

*Potamogeton natans*,  
*Nymphaea alba*,  
*Nuphar luteum*.



Fig 5. Typisch alpine Landschaft von Schweden. Im Vordergrund Moränenlandschaft mit mattenförmigen Individuen von *Arctostaphylos alpina* und *Azalea procumbens*, im Hintergrund der große Quarzstock Helagsfjället, 1776 m, 62° 53' n. Br. Aufnahme des Verf.

Was oben über die Einwanderung der Dryasflora gesagt wurde, gilt für den südlichen Teil der skandinavischen Halbinsel, aber die Untersuchungen des letzten Jahrzehnts über die geologische Geschichte des nördlichen Teiles haben immer klarer gezeigt, daß auch eine Einwanderung aus Osten und Norden in südwestlicher Richtung der Halbinsel entlang vor sich gegangen ist. Eine Sache ist in diesem Zusammenhange scharf hervorzuheben. Wir sind in keiner Beziehung berechtigt, wie es z. B. ANDR. M. HANSEN <sup>1)</sup> ganz besonders getan hat, aus pflanzengeographischen Gründen etwas über die Abschmelzungsphasen des skandinavischen Landeises zu äußern. Dies ist eine rein geologische Frage, deren Beantwortung nur durch geologische Gründe sicher festgestellt werden kann. Wenn einmal diese Frage endgültig gelöst ist,

1) Hvorledes har Norge faaet sit plantedække? Naturen, Bd. 28 (1904).

dann können die Pflanzengeographen ihre Wissenschaft auf dieser Grundlage weiterbauen. Bis jetzt ist es noch nicht so weit gekommen.

Was ich hier über die inneren Wanderungen auf der Halbinsel mitteilen kann, ist also nur ein erster Versuch, denn die Karten (Fig. 3, 6 und 7) können in ihren



Fig. 6. Kartenskizze von Skandinavien während des höchsten Standes des spätglazialen Eismeeress. Weiß bezeichnet im zentralen Skandinavien das abschmelzende Landeis, gekreuzt ist das damalige Land, das übrige ist Meer. (Nach G. DE GEER.)

Details mit Recht diskutiert werden. Die Sachen sind jedoch so interessant, daß sie nicht ganz übergangen werden können. Die, meiner Meinung nach, bis jetzt beste Karte über die Verbreitung des Landeises während der letzten Eiszeit ist die von USSING<sup>1)</sup> zusammengestellte, die in Fig. 3 wiedergegeben ist. Wie aus dieser hervorgeht, waren während dieser Zeit nicht unbedeutende Teile der Kola-Halbinsel und des nördlichen und nordwestlichen Norwegens eisfrei. Dasselbe war wohl in noch höherem Grade der Fall während der vorausgehenden Interglazialzeit. Es ist jedoch nur dasjenige, was während der letzten Eiszeit eisfrei war, für die Geschichte der jetzigen Flora von Bedeutung und für uns in diesem Augenblicke von Interesse. Sowohl aus den vorher angeführten Gründen (p. 53) wie auch wegen der Eisfreiheit selbst ist es sehr wahrscheinlich, daß ein trockenes, hartes Klima — mit dem jetzigen von Franz Joseph-Land und Nordwestgrönland zu vergleichen — während der letzten

1) Danmarks Geologi. København 1904. — Vgl. auch BRÖGGER, Om de sen-glaciale og post-glaciale nivåforandringer i Kristianiafeltet, Kristiania 1900—1904, dessen Untersuchungen für Norwegen von grundlegender Bedeutung gewesen sind.

Eiszeit hier herrschte. Die Flora ist wohl am besten mit derjenigen von Franz Joseph-Land zu vergleichen. Dieselbe hat heutzutage 23 Phanerogamen und eine recht große Anzahl von Moosen, Flechten und Algen. Keine Wasserpflanzen sind da zu finden. Von den Gräsern sind *Poa*, *Catabrosa*, *Dupontia*, von anderen Familien *Juncus*, *Luzula*, *Cardamine bellidifolia*, *Cochlearia officinalis*, *Draba alpina*, *Cerastium edmonstonii*, *Papaver radicum*, 5 *Saxifraga*-Arten usw. vertreten. Artenarme Polsterfeldformationen von hocharktischen Typus sind es, die im nördlichen Skandinavien die letzte Eiszeit überlebt haben.

Wie das Abschmelzen geschehen ist, deuten die Karten Fig. 6 und 7 an. Sie sind hier mitgenommen, um besonders den mit skandinavischen Verhältnissen nicht Vertrauten eine allgemeine Vorstellung von der Abschmelzungsweise zu geben, und machen keine Ansprüche, in den Details richtig zu sein. Von G. DE GEER<sup>1)</sup> konstruiert, ist aber die letzte von mir insofern verändert, als ich die Verbreitung des Landeises während der letzten Zeit des Spätglazialen Meeres auf die Karte von dem Entstehungsstadium des Ancylussees übertragen habe. Das Vorkommen einer fossilen Glazialflora tief unter dem höchsten Stande des Meeres zeigt nämlich, daß in einem sehr frühen Stadium des Abschmelzens ein bedeutender Teil der Landhebung schon vollendet war.



Fig. 7. Kartenskizze von Skandinavien während der Abspernung des baltischen Beckens (Beginn der Ancyluszeit). Dieselben Bezeichnungen wie in Fig. 6; der Ancylussees und die Eisstauseen der Hochgebirgstäler sind schraffiert. (Wesentlich nach DE GEER, vgl. nebenstehend.)

1) Skandinaviens geografiska utveckling efter istiden. Stockholm 1896.

Diese Karten machen es selbstverständlich, daß die jetzige alpine Flora Skandinaviens an ihren heutigen Standort auf zwei Wegen gekommen ist, teils aus Süden — wohl hauptsächlich über Südschweden, aber wohl auch über das Meer von den Britischen Inseln und Dänemark — teils aus Nordwesten von Rußland her. Diese verschiedenen Einwanderungswege spiegeln sich noch in der Verbreitung unserer Hochgebirgspflanzen ab, indem wir von einer südlichen und einer nördlichen Gruppe reden können.

Eine Vorstellung von der Zusammensetzung der ersten Flora, die das eisfreie Westnorwegen in Besitz nahm, geben einige in den letzten Zeiten gemachte fossile Funde.



Fig. 8. Polstermoor im alpinen Gebiet von Härjedalen (Annåfjällen) ca. 900 m ü. d. M., 62° 37' n. Br. Die Polster von *Sphagna*, dazwischen *Eriophorum*, *Carex* etc.; rechts im Torf Trockenrisse.

Bei Klep und Bröndmyr auf Stangeland im südwestlichsten Teil des Landes hat HOLMBOE<sup>1)</sup> folgende fossile Flora gefunden:

<i>Salix herbacea</i> ,	<i>Myriophyllum spicatum</i> ,
<i>Betula nana</i> ,	<i>Batrachium</i> sp.,
<i>Empetrum nigrum</i> ,	<i>Zanichellia polycarpa</i> ,
*	<i>Menyanthes trifoliata</i> ,
<i>Potamogeton natans</i> ,	<i>Heleocharis</i> sp.

In Rygg bei Gloppen in Nordfjord (zwischen Sogn und Trondhjemsfjord) im Ton mit *Yoldia arctica* und *Mya truncata* fand REKSTAD<sup>2)</sup>:

1) Planterester i norske torvmyrer. Videnskabselskabets Skrifter 1903, p. 100.

2) Iakttagelser paa terrasser og strandlinjer i det vestlige Norge. Bergens Museums Aarbog 1905.

*Salix polaris*,

„ *herbacea?*

„ *phyllicifolia?*

*Betula nana*,

*Juniperus communis*  $\beta$  *alpina*.

Die jetzige alpine Flora der schwedischen Hochgebirge hat nach allem, was oben angeführt ist, offenbar meistens ihre jetzigen Wohnplätze über Norwegen erreicht.

Aber auch auf eine andere Tatsache von größtem Interesse ist hier aufmerksam zu machen. Während der später näher zu besprechenden Periode der Postglazialzeit, die noch wärmer war als die heutige Zeit, lag die Waldgrenze rund ca. 300 m höher als jetzt. Eine ungefähre Vorstellung von der geringen Ausdehnung der alpinen Region zu jener Zeit gibt die Karte (Fig. 21). Auf allen niedrigeren Gebirgen



Fig. 9. Vegetationsbild aus der oberen Birkenregion am Torneträsk (Nuoljafjället) in Nordlappland, 68° 20' n. Br. und ca. 55 m ü. d. M. Phot. H. HESSELMAN.

ging die arktisch-alpine Flora zugrunde und in den letzten Jahrtausenden ist, wie ANDR. M. HANSEN gezeigt hat, eine Neuansiedelung vor sich gegangen, die offenbar eine Flora von ganz anderer Zusammensetzung gab. Die Einförmigkeit und der geringe Artenreichtum von großen Gebieten unserer Hochgebirge steht offenbar hiermit im Zusammenhang.

*Die Zeit der Birkenwälder.* Der seltene und für das nordatlantische Gebiet eigenartige Fall, daß die Birke<sup>1)</sup> die höchst gelegenen und nördlichsten

1) Die Untersuchungen von LINDBERG und HAGLUND haben gezeigt, daß der subalpine Birkenwald Skandinaviens aus drei Arten, *Betula odorata* (Bechst.) Lindb., *Betula subalpina* (Larss.) Lindb. und *Betula tortuosa* (Ledeb.) Lindb., besteht.

„Von diesen ist *Betula odorata* der allgemeinste und bildet hin und wieder reine Bestände, während *Betula subalpina* eingesprengt ist. *Betula tortuosa* kommt am meisten im obersten Teil der Birkenregion, hin und wieder auch als vorgeschobener Posten über dieser vor, wesentlich auf den größeren Hochgebirgsmassiven Skandinaviens. Doch ist dieselbe sehr weit gegen Süden gefunden

Wälder bildet, hat hohes Alter. Überall im südbaltischen Gebiet, wo genaue Untersuchungen durchgeführt wurden, hat man die Birke mehr oder weniger mit Espen (*Populus tremula*) zusammen in den untersten Schichten gefunden. Überall ist die Birkenzone dünn, die Herrscherzeit der Birke ist kurz gewesen! Aber wie schon die fossilen Funde (ca. 30 Arten sind aus der Birkenzone bekannt) zeigen, wurde die Flora jedenfalls während dieser Zeit durch eine große Zahl der jetzt bei uns „allgemeinen“ Pflanzen bereichert. Obwohl die alten Birkenwälder mit den jetzigen



Fig. 10. Winterbild aus der typischen Birkenregion von Norrland am Torneträsk (Abisko),  $68^{\circ} 20'$  und ca. 450 m ü. d. M. Im Hintergrunde die sog. Lappenporte (Lappporten). Phot. O. HALLDIN.

Alpenbirkenwäldern Skandinaviens (Fig. 9, 10 und 11) die größte Ähnlichkeit gehabt zu haben scheinen, so haben doch im südschwedischen Flachland einige Arten in diesen

worden, wie in Älfdalen in Dalekarlien. In Norwegen ist dieselbe beobachtet in Österdalen (Tronfjeld), an den Abhängen des Dovremassivs in Sundalen, Tromsø (von Notö), Lyngen, Kvænangen (von Notö) und Ostfimmarnen. In Schweden wächst dieselbe am Torne Träsk. Über deren Vorkommen in Jämtland sind bis jetzt keine Angaben vorhanden.“ (HAGLUND, E., *Ur de högnordiska vedväxternas ökologi*. Diss. Upsala 1905, p. 52.)

Bei den Untersuchungen der fossilen Birkenreste ist bis jetzt keine Rücksicht auf diese nur vorläufig publizierten Untersuchungen genommen. Nur *Betula odorata* Bechst. und *Betula verrucosa* Ehrh. sind unterschieden. Unbestimmbare Formen sind als *Betula alba* Auct. bezeichnet. Unter den als *Betula odorata*  $\times$  *nana* oder *Betula intermedia* bezeichneten, zwischen *B. odorata* und *nana* stehenden Formen — nur solche sind in der Birkenzone gefunden — kommen wahrscheinlich auch die obengenannten Arten vor. Der hybride Ursprung ist natürlich noch gar nicht sicher gestellt.

ersten Birkenwäldern gelebt (so *Salix caprea*, *S. aurita*, *S. cinerea*), welche nicht in den heutigen Birkenwäldern des hohen Nordens zu finden sind.

Die Wasserflora der Birkenzeit ist nicht reich, und erst am Ende der Fichtenzeit scheinen neue Arten in reichlicherer Zahl eingewandert zu sein. *Nymphaea candida*, Batrachien, Myriophyllen sind die allgemeinsten Arten. Zu beobachten ist, daß die Wasserformationen in Schweden und Finnland eine vergleichsweise viel größere Rolle als in irgend einem anderen europäischen Land gespielt haben und noch spielen.

Auch im Westen der Halbinsel ist durch HOLMBOE<sup>1)</sup> eine Birkenzone nachgewiesen. Er schreibt darüber: „In das südwestliche Norwegen ist die Birke wahrscheinlich um die Zeit des Maximums der spätglazialen Landsenkung gelangt. Die Vegetation hatte in dieser Zeit einen ausgeprägten nordischen Charakter. Die Zwergbirke lebte wenigstens eine Zeitlang fort; dann traf sie mit der gewöhnlichen nordischen Birke zusammen, und Hybriden zwischen beiden entstanden wie heutzutage in den subalpinen Birkenwäldern.“



Fig. 11. Inneres eines subalpinen Birkenwaldes der unteren Birkenregion am Torneträsk (Abisko), 68° 20' n. Br. und ca. 400 m ü. d. M. — Unterwuchs von *Prunus padus*, *Ribes rubrum* und zahlreichen Gräsern und Kräutern. Nach H. HESSELMAN.

1) l. c. p. 203.

Gleichzeitig mit der Birke wanderten mehrere Bäume und Sträucher ein, von denen Blätter teils in den Kalktuffen des Gudbrandsdalen (Blytt), teils in den Ablagerungen der Torfmoore gefunden wurden:

Populus tremula,	Juniperus communis.
Salix caprea,	Vaccinium vitis idaea,
„ glauca,	„ uliginosum.
Prunus padus,	

Im Osten, in Finnland, ist bis jetzt eine Birkenzone nicht gefunden, und es kann sein, daß das Klima dort so kontinental gewesen ist, daß der Nadelwald, wie heutzutage in Nordrußland und Sibirien, direkt in die arktische Tundra (deren Reste von H. LINDBERG in Karelen gefunden wurden; Fig. 4) übergegangen ist.



Fig. 12. Natürlicher Kiefernwald mit Einmischung von Birken im nördlichen Nadelwaldgebiet westlich von Gellivara; 67° n. Br. und ca. 375 m ü. d. M.: Winterbild. Aufnahme d. Verf.

*Die Zeit der Kiefernwälder.* Die gewaltigen Nadelwälder Schwedens sind heute in größter Ausdehnung Mischwälder von Kiefern und Fichten. Früher war es nicht so. Jahrtausende hindurch war die Kiefer die einzige und unbestrittene Herrscherin der Wälder des skandinavischen Nordens. Eine Vorstellung von dem Aussehen der heutigen und wohl auch der früheren Kiefernwälder Schwedens in verschiedenen Breitegraden und Höhen geben die Bilder Fig. 12—15. Im ganzen Gebiet finden wir mächtige Ablagerungen von pflanzenführenden Schichten, in denen keine Spur der Fichte oder irgend eines anderen während jener Zeit im eigentlichen Sinne waldbildenden Baumes zu finden ist. Die Bedeutung der pflanzenpaläontologischen Untersuchungen geht aus diesem Beispiel sehr gut hervor, denn es scheint gar nicht möglich, aus den jetzigen Verbreitungsverhältnissen in Schweden wenigstens, die so ganz verschiedenartige Verbreitungszeit sowie den Verbreitungsweg unserer beiden Nadelbäume herauszufinden. Zu vergleichen sind z. B. die Karten Fig. 16 und 24,

jene die Südgrenze der Kiefer, diese die der Fichte zeigend. Beide stimmen sehr nahe überein, und doch ist, wie die paläontologischen und auch die biologischen Untersuchungen zeigen, jene die Reliktengrenze eines im Verschwinden begriffenen, diese die Vorstoßgrenze eines gegen Süden vorrückenden Baumes.

Die Kiefernwälder waren im Beginn ziemlich artenarme Gesellschaften, in welchen die Bodenbedeckung hauptsächlich aus den jetzt noch allgemein verbreiteten kleinen Halbsträuchern aus der Familie der Ericaceen und verwandter biologischer Typen (*Empetrum*) bestand. Die Rolle der *Calluna vulgaris* ist jedoch noch nicht sichergestellt. Die wenigen und spärlichen Fossilfunde machen es wahrscheinlich, daß diese Pflanze wenigstens im Osten erst im Zusammenhang mit der in größerem Umfange vorgenommenen Ausrodung der Wälder ihre jetzige quantitative Bedeutung in der Pflanzenwelt bekommen hat. Auch im westlichen Norwegen, wo die *Calluna*-heide die herrschende Pflanzenformation ist, scheint dieselbe verhältnismäßig jung und auf Kiefernwälder gefolgt zu sein. HOLMBOE<sup>1)</sup> unterscheidet eine besondere *Calluna*-zone (die oberste in hiesigen Torfmooren) und faßt seine Beobachtungen in den Worten zusammen: „Wenn man die Einzelbeobachtungen zusammenstellt, kommt man zu der Anschauung, daß *Calluna* in Norwegen am ältesten in den südwestlichen Küstengegenden ist und daß die Pflanze sich von hier aus gegen die jetzige Zeit über das übrige Land verbreitet hat“.

Mit dem Besserwerden des Klimas rückten in den Kiefernwald viele neue Arten ein. Es war besonders an den Rändern der vielen Seen, Becken und Flüsse, wo mehr Licht und höherer Grundwasserstand die Lebens- und Konkurrenzmöglichkeiten erleichterten, daß die neuen Arten sich verbreiteten. Hellgrünen, schmalen Bändern gleich durchzieht auch heutzutage diese artenreiche Pflanzengesellschaft belebend den dunklen, artenarmen Nadelwald. Zu jenen Zeiten ist die Hauptmenge der skandinavischen Arten eingewandert und man kann sich einen während mehrerer Jahrtausende kontinuierlichen Einwanderungsstrom denken. Derselbe war jedoch kontinuierlich nur in der Zeit, nicht in der geographischen Verbreitung.

Während der Kiefernperiode war nämlich die geographische Konfiguration des skandinavisch-baltischen Gebietes eine ganz andere als heutzutage. Aus der Karte Fig. 7 geht hervor, daß während der baltischen Binnenseezeit — die *Ancylus*-zeit der skandinavischen Geologen — die ganz gewiß während der ganzen Kiefernzeit dauerte, große Teile der jetzigen Ostsee Land waren und eine breite Landbrücke im westbaltischen Gebiet den Kontinent mit Skandinavien vereinigte. Das Lokalklima war während jener Zeit im ganzen östlichen Teil des Gebietes offenbar ein weit mehr kontinentales als heute. Als gegen das Ende der Kiefernzeit die Wärmesumme des Jahres der heutigen gleichkam und in der Eichenzeit noch höher stieg, entstanden im südbaltischen Gebiet zwei Klimatypen, ein warmer und trockenerer im Osten und ein feuchterer im Westen. Der östliche war in den Kalkgebenden von Gotland, Öland, Östergötland, Uppland und Dalekarlien noch mehr durch die Bodenbeschaffenheit — offene Kalkebenen und Kalkgehänge — verschärft, und hier entstanden ge-

1) l. c. p. 213.

eignete Standorte für teils reine Karstpflanzen, teils kalk- und wärmeliebende Pflanzen mit im allgemeinen südlicher und südöstlicher Verbreitung in unserem Weltteil.

Wir können in Übereinstimmung hiermit von den in der späteren Kieferzeit und danach eingewanderten Pflanzen drei Gruppen unterscheiden. Erstens eine, welche



Fig. 13. Urwald von *Pinus silvestris* in der oberen Nadelwaldregion. An der Westseite des Sees Torrön; Jämtland.  $63^{\circ} 50'$  n. Br. und ca. 450 m ü. d. M. — Die Höhe der Bäume ca. 11 m. Das Bild ist rechtwinklig gegen die herrschende Windrichtung (NW.) aufgenommen. Aufnahme des Verf.

sich ziemlich gleichförmig über die südlicheren und mittleren Teile Skandinaviens verbreitete. Zu dieser gehören die meisten Bäume und Sträucher, deren Überreste wir auch in großer Ausdehnung fossil finden, aber auch viele Kräuter.

Zweitens eine, die eine ausgeprägt östliche Verbreitung bei uns hat und drittens eine, die eine ebenso ausgesprochen westliche besitzt.

Während der letzten Kieferzeit drangen von den zu der ersten Gruppe gehörigen Arten eine nach der anderen über Dänemark durch Schweden nach Norwegen. Wir nennen nur einige Bäume und Sträucher, die in Skandinavien als „südliche“, d. h. mehr wärmebedürftige als die Hauptmasse der Vegetation, zu bezeichnen sind und sicher vor der Eiche eingewandert sind.



Fig. 14. Urwald von *Pinus silvestris* im typischen schwedischen Waldgebiet, Hamra in Dalekarlien,  $61^{\circ} 50'$  n. Br. Die Bäume 200–250 Jahre alt, ca. 20 m Höhe und durchschnittlich 35 cm im Durchmesser. Aufnahme des Verf.

*Acer platanoides*,  
*Alnus glutinosa*,  
*Betula verrucosa*,  
*Cornus sanguinea*,  
*Corylus avellana*,  
*Crataegus monogyna*.

*Rhamnus frangula*,  
*Sorbus scandica*,  
*Tilia europaea*,  
*Ulmus montana*,  
*Viburnum opulus*.

Aus dem während der Ancycluszeit verhältnismäßig kontinentalen Teil des östlichen und südöstlichen Skandinaviens und der gegenüberliegenden Ostseeprovinzen verbreiteten sich von Osten und Südosten in der Kiefern- und Eichenzeit viele Arten, die schon lange die Aufmerksamkeit der skandinavischen Pflanzengeographen auf sich gelenkt haben<sup>1)</sup>. Nach ihrer Verbreitung außerhalb und innerhalb unserer Halbinsel kann man sie in verschiedene Gruppen teilen: eine rein östliche, die im allgemeinen ein höheres Alter in unserer Flora hat und wahrscheinlich während der Kiefernzeit eingezogen ist, und eine südöstliche, deren Arten (meist nur auf Gotland und Öland lebend) ihre weiteste Verbreitung gegen Norden in der ersten Eichenzeit erlangt haben. Von diesen letzteren sind einige, wie gesagt, typische Karstpflanzen.



Fig. 15. Typischer Kiefernbestand auf den Granit- und Gneishügeln in den während der Spätquartärzeit vom Meer freigespülten Küstengegenden Ostschwedens. Aus der Umgegend von Stockholm. Die Bäume 5—6 m hoch ca. 100—125 Jahre alt. 59° 15' n. Br., 20 m ü. d. M.

Zu der ersten Gruppe sind beispielsweise zu rechnen:

<i>Alnus incana</i> ,	<i>Oxytropis campestris</i> ,
<i>Anemone silvestris</i> ,	<i>Pleurospermum austriacum</i> ,
<i>Arabis petraea</i> ,	<i>Potentilla fruticosa</i> ,
<i>Artemisia laciniata</i> ,	<i>Pulsatilla patens</i> ,
„ <i>rupestris</i> ,	<i>Ranunculus cassubicus</i> ,
<i>Fluminia arundinacea</i> ,	<i>Thesium alpinum</i> ,

1) ARESCHOU, F. W. C., Bidrag till den skandinaviska vegetationens historia. Lunds Universitets årsskrift 15 (1866).

Galium rotundifolium,	Tophieldia caliculata,
Lonicera coerulea,	Viola elatior,
Malaxis monophyllos,	„ uliginosa.
Oxytropis pilosa.	

Von der letztgenannten südöstlicheren Gruppe sind zu nennen:

Adonis vernalis,	Linosyris vulgaris,
Asperula tinctoria.	Orchis laxiflora,
Coronilla emerus,	Ranunculus illyricus,
Globularia vulgaris,	Ulmus effusa,
Helianthemum fumana,	Stipa pennata.
„ oelandicum,	

Auf der Westseite des im Osten ziemlich kontinentalen Skandinaviens rückte im warmfeuchten, mildwinterigen Klima eine andere Artengruppe heran, von der man isolierte Spuren jetzt nur in Westschweden und Südwestnorwegen findet. In der jüngsten Zeit haben mehrere Forscher, so R. SERNANDER<sup>1)</sup> und E. WARMING<sup>2)</sup>, mit Schärfe die Bedeutung der zufälligen Verbreitung über weite Räume hervorgehoben und besonders für viele Arten dieses Florenelementes („der Ilexflora“, nach *Ilex aquifolium*) eine Verbreitung direkt aus den Britischen Inseln nach Norwegen wahrscheinlich gemacht. Gewiß können einige Arten „zufällig“ hier hereingekommen sein, aber im Augenblick ist es nicht möglich festzustellen, welche von ihnen direkt aus den Britischen Inseln gekommen sind. Als charakteristische Arten mit extrem westlicher Verbreitung in Skandinavien sind zu nennen:

Asplenium marinum,	Ilex aquifolium,
Bunium flexuosum,	Phyteuma spicatum,
Chrysosplenium oppositifolium,	Sedum anglicum,
Erica cinerea,	Teurium scorodonia,
Hymenophyllum wilsonii,	Vicia orobus.

Alle außer *Sedum anglicum* nur in Norwegen lebend. *Ilex* kam jedoch früher in Bohuslän (Westschweden) vor, wo sie erst nach 1840 an ihrem letzten Fundort (Sotenäs) ausgerottet wurde.

Die meisten von diesen Pflanzen scheinen sich während der Zeit der Eiche nach Skandinavien verbreitet zu haben.

Aus dem Ende der Kiefernzeit stammen jene hochinteressanten Funde, die uns in den letzten Jahren gezeigt haben, daß in Dänemark und im südlichen Skandinavien der Mensch schon zu jener Zeit ansässig war (cfr. p. 92). Die Geräte dieser Menschen zeigen, daß sie vom archäologischen Gesichtspunkt betrachtet aus dem Übergang der paläolithischen in die neolithische Zeit stammen<sup>3)</sup>.

1) Den skandinaviska Vegetationens spridningsbiologi. Uppsala 1901.

2) Den danske Planteverdens historie efter Istiden. Kopenhagen 1904.

3) Vgl. G. SARAUW, En stenalders boplads i Maglemose ved Mullerup, sammenholdt med beslegtede Fund. Aarbøger for Nordisk Oldkyndighed 1903. — Verglichen mit den Untersuchungen

*Die Zeit der Eichenwälder.* Zwischen den Linden, Ahornen, Haselsträuchern und anderen lichtbedürftigen Laubböhlzern in den Wäldern der späteren Kieferzeit keimte eines Tages die erste Eichel. Mehrere kamen nach; es war kein schroffer Übergang, aber nach Jahrtausenden waren die Kiefernwälder Südkanindiens in ausgedehntem Maße in reine Eichenwälder umgewandelt. Nur auf dem schlechtesten, kieselsäurereichsten Boden war noch die Kiefer imstande, einen Mischwald zu bilden oder sich in reinen Beständen zu behaupten.



Fig. 16. Karte der jetzigen Südgrenze (A—A) der spontanen Kiefer in Schweden. In dem mit I bezeichnetem Gebiet findet sich keine spontane Kiefer, in dem schraffierten Gebiet (II) sind nur schwächliche, „degenerierte“ Kiefernwälder zu finden, erst in dem gekreuzt schraffierten (III) leben normale Bestände (nach E. HEMBERG).

In Dänemark und im südlichsten Teile Schwedens verschwand ja die Kiefer so vollständig, daß kaum ein einziges Individuum noch zu finden war, als der Waldbau die Kiefer wieder in die betreffenden Gegenden einführte. Von der jetzigen Südgrenze der Kiefer gibt Fig. 16 eine gute Vorstellung. EUG. HEMBERG<sup>1)</sup>, der diese Frage näher studiert hat, hat auch gezeigt, daß in einer weiten Region am Südrande des Verbreitungsgebietes nur (von forstlichem Gesichtspunkte) „degenerierte“ Kiefern leben.

Der Eiche folgten jedenfalls viele neue Pflanzenarten, und schon können wir aus den Fossilfunden einige nennen, die erst mit den Eichenresten zusammen vorkommen; so von Bäumen und Sträuchern:

<i>Acer campestre</i> ,	<i>Rhamnus cathartica</i> ,
<i>Fraxinus excelsior</i> ,	<i>Sambucus nigra</i> ,
<i>Hedera helix</i> ,	<i>Taxus baccata</i> .

Wie bereits bemerkt wurde, sind viele von den schon genannten Kräutern sicherlich erst während der Eichenzeit eingewandert. Die artenreichen, schönen Eichen-

von WEBER und MESDORF im Kieler Hafen zeigen diese Funde mit Sicherheit, daß Menschen in der Kieferzeit in Seeland lebten. Der pflanzenpaläontologische Teil der im übrigen so schönen Untersuchung SARAUWS scheint mir jedoch etwas zu wenig detailliert.

1) Tallens degenerationszoner i södra och västra Sverige. Skogsvårdsföreningens tidskr. 2 (1904), p. 121 u. 169.



Fig. 17. Eichenwaldähnliche Laubwiesengesellschaft bei Skabersjö in Schonen, 55° 30' n. Br. Bäume: Eiche, Linde, Ulme usw., Unterholz: Hasel, Weißdorn, zahlreiche Kräuter und Gräser. Aufnahme des Verf.

wälder sind in unseren Tagen von den Menschen beinahe ausgerottet worden, und wir kennen nur hier und da vereinzelte Gebiete, die eine schwache Vorstellung von der ursprünglichen Gestaltung jener prachtvollen Pflanzengesellschaften (Fig. 17) geben.

Die Verbreitung der Eiche und der übrigen ein wärmeres Klima erfordernden Laubbölzer und Pflanzen gegen Norden ging in jenen Zeiten weit über die heutige hinaus. Tief im Innern der Nadelwälder Nordschwedens treffen wir heutzutage an geeigneten Lokalen als „lebende Fossilien“ von der drohenden Nachbarschaft der Fichten beinahe unterdrückte, vereinzelte Individuen von dieser Flora. Und noch weiter gegen Norden können wir aus den Mooren die zerstreuten Reste ausgraben. Sie stammen alle aus der Zeit des postglazialen Temperaturmaximums.

Schon in alten Zeiten sind einzelne Funde und Beobachtungen gemacht worden, die uns über „eine wärmere Zeit“ berichten, aber erst den letzten Jahren der skandinavischen Quartärforschung gelang es, dieser Frage näher zu treten. ihren Umfang festzustellen und aus verschiedenen Äußerungen die Bedeutung der ganzen Erscheinung zu würdigen.

Es sind besonders Studien über die jetzige und frühere Verbreitung des Haselstrauches in Schweden<sup>1)</sup> und Arbeiten über die marine fossile Flora im südöstlichen Norwegen<sup>2)</sup>, die uns eine wissenschaftlich feste Grundlage für die Beurteilung des Umfanges und der Natur der Klimaverhältnisse während des postglazialen Wärme-maximums gegeben haben. Wichtige Beiträge haben auch die Studien über das Sinken der Waldgrenze in Norwegen<sup>3)</sup> von REKSTAD, in Schweden von SERNANDER und dem Verf., sowie die von ÖRTENBLAD u. a. über die Verbreitung der Ulme in den Alpentälern Nordschwedens geliefert. Ich kann hier nicht auf Einzeldarstellungen eingehen, sondern will nur auf Fig. 18, welche die bedeutende frühere Verbreitung der Hasel zeigt, hinweisen und auf die große Übereinstimmung der aus verschiedenen Untersuchungsmethoden gewonnenen Resultate.

Die jetzigen Reliktlokale der Ulme deuten auf eine um . . . . .	2,7°	höhere Sommertemperatur
Die frühere Verbreitung des Haselstrauches in Schweden fordert eine um . . . . .	2,4°	„ „
Die Tapesfauna im Kristianiagebiet 2 fordert eine um . . . . .	ca. 2,3° (2 $\frac{1}{4}$ )°	„ Augusttemperatur
Die höhere Waldgrenze in Norwegen spricht für eine um wenigstens . . . . .	1,9—2,2°	„ Jahrestemperatur <sup>4)</sup>

Mit dieser höheren Temperatur, die nach zustimmenden Erwägungen archäologischer, geologischer, botanischer und astronomischer Art vor ca. 8—10 000 Jahren

1) GUNNAR ANDERSSON, Hasseln i Sverige fordom och nu. Sveriges Geologiska Undersökningens Publikationer. Ser. Ca, No. 3. Hier auch die ältere Literatur vollständig zitiert.

2) W. C. BRÖGGER, die p. 62 zit. Arbeit, und Strandlinjens beliggenhed under Stenalderen i det sydöstl. Norge. Norges Geol. Unders. 41 (1905), p. 111.

3) Naturen 1903, p. 65 und Norges geolog. Undersökelses Aarboeg 1905, Nr. 5.

4) Wohl richtiger Sommertemperatur, denn die Jahrestemperatur hat wie bekannt eine sehr geringe Bedeutung.

ihr Maximum erreicht hatte, steht eine Unmenge von Details in der Artenverteilung der jetzigen skandinavischen Flora in intimstem Zusammenhang. Alle Arten, deren Nordgrenze das lange Gebiet überquert, haben dieselbe mit nördlichen Reliktlokalen garniert. In einigen Fällen sind dieselben näher studiert (Fig. 18), aber für die

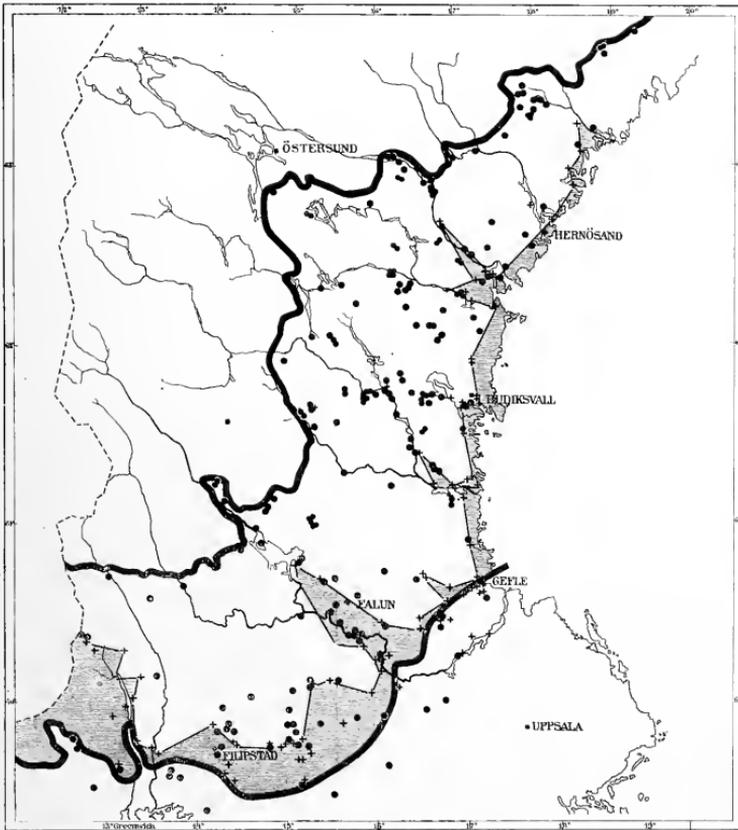


Fig. 18. Karte der jetzigen (die untere schwarze Linie) und der früheren (die obere) Verbreitung des Haselstranuches in Schweden. Die Punkte (•) geben Lokale fossiler Haselnüsse an, die Kreuze (+) Reliktlokale eines bis mehrerer Haselsträucher; das Reliktgebiet ist schraffiert. Von Filipstad im Süden bis zur Nordgrenze der Karte etwa 500 km; das ganze Gebiet, aus dem die Hasel verdrängt ist, umfaßt etwa 84 000 qkm, d. h. das doppelte Areal der Schweiz.

meisten Arten können wir es nur im allgemeinen sagen. Die eigenartige, im übrigen Europa gar nicht wiederzufindende Topographie von Schweden, östlich der Hochgebirge, ist besonders geeignet, dieser aufgelösten Verbreitungsgebiete reich an Reliktlokalen zu machen. In dem stark bewegten Gelände ragen hundert und wieder

hundert Berge mit oft sehr steilen Wänden auf. An den Südseiten dieser Berge, wo die Schutthalden sich an die Steilwand schmiegen, haben immer zahlreiche Pflanzen,

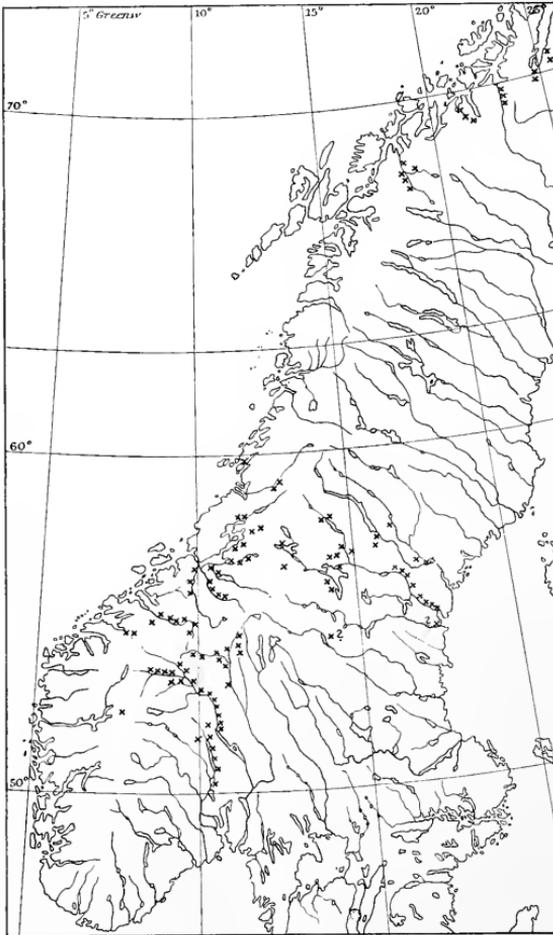


Fig. 19. Karte der beiden Verbreitungsgebiete von *Myricaria germanica* (x) in Skandinavien. In das zentralskandinavische Gebiet hat sich der Strauch wahrscheinlich aus den Gebirgen Norwegens an den Quellengebieten und dem Stromsystem der Ängerman- und der Indalsälk entlang bis an das Mündungsgebiet der letzteren verbreitet; im Nordnorwegischen nur in das Küsten- und Alpengebiet. Das Vorkommen in Norwegen nach ANDR. M. HANSEN.

die nicht in den weiter unten liegenden Nadelwäldern oder in den Laubbaumformationen der Seeufer oder der fließenden Gewässer durchkommen konnten, eine Freistatt gefunden. Wie zerstreut die Verbreitung dadurch sein kann, zeigt die Karte (Fig. 18) der Fundorte des lebenden Haselstrauches in Nordschweden.

Skandinavien wird, wie bekannt, von einem bedeutenden Kettengebirge von hohem geologischen Alter durchzogen. Von den nördlichsten Teilen der Halbinsel bis ca 62° n. Br. folgt dasselbe der politischen Grenze zwischen Schweden und Norwegen, biegt aber von hier in südwestlicher Richtung ab, bis an das Meer. Die alte Gebirgskette ist von zahlreichen, durch Erosion eingeschnittenen Quertälern durchkreuzt. Diese sind für die Pflanzenverbreitung der Halbinsel von der allergrößten Bedeutung gewesen. Ich habe schon (p. 64), wo die Verbreitungswege der arktisch-alpinen Flora be-

sprochen wurden, hervorgehoben, wie von dem früher eisfreien Land im Westen dieselbe sich gegen Osten verbreitet. Diese Verbreitung talaufwärts von der milderen Westküste der Halbinsel aus ist während der ganzen Spätquartärzeit in bedeutendem Umfange weitergegangen, besonders in gewissen Gebieten und während des Temperaturmaximums. Die Pässe lagen teils infolge des wärmeren Klimas, teils wegen der Landsenkung biologisch um rund ca. 300 m niedriger als heutzutage (Fig. 21). Besonders im nördlichen Skandinavien haben wir aus dieser Ursache in unseren Tagen von vielen Pflanzen nicht weniger als drei verschiedene, der Längsaxe der Halbinsel parallel verlaufende Verbreitungsgebiete:

1. eines an der Atlantischen Meeresküste,
2. eines am östlichen Fuße der Gebirgskette und in den Alpentälern,
3. eines an der Bottnischen Meeresküste.

Beispiele von Artenverbreitung dieser Art geben *Ulmus montana*<sup>1)</sup>, *Anemone nemorosa*, *Fragaria vesca*<sup>2)</sup> (Fig. 20) u. a. m. In einigen Fällen, wie *Hippophaë rhamnoides*, kann die Art in einem von den drei Gebieten ganz ausgestorben sein, wird aber fossil gefunden, in anderen, wie *Myricaria germanica* (Fig. 19) in den Flußtälern der Indals- und Ängermanälfs, kommt die Art zerstreut quer durch die ganze Halbinsel vor. Die Erforschung der Pflanzenverbreitung in Skandinavien von Westen nach Osten gibt noch viel interessante Arbeit.

Material wird auch immerfort gesammelt, so von S. BIRGER und von TH. ÖRTENBLAD<sup>3)</sup>, der nach WAHLENBERG zuerst wieder die Aufmerksamkeit auf diesen Einwanderungsweg gelenkt hat.



Fig. 20. Karte der Verbreitung von *Fragaria vesca* im nördlichsten Skandinavien. In rotschraffierten Gebiet sind mehrere der Lage nach mir nicht genau bekannte Lokale. (Wesentlich nach S. BIRGER).

1) Vergl. die Karte in meiner oben zitierten Geschichte der Vegetation Schwedens, p. 490.

2) SELIM BIRGER, Vegetationen och Floran i Pajala socken. Arkiv för Botanik, Bd 3. (1904), No. 4.

3) Har Norrlands skogsso flora erhållit bidrag från Norge? Tidskrift för Skogshushållning 1895.

Ist eine Pflanzenverbreitung von Westen nach Osten auf der Halbinsel zu konstatieren, so ist sicherlich eine noch größere und mächtigere von Osten nach Westen vor sich gegangen. In den Zeiten, als man die wärmere Periode noch nicht kannte und auch in den niedrigeren Pässen unüberwindliche Hindernisse für eine Verbreitung von Pflanzen, die mehr Wärme fordern, an ihre jetzigen Standorte westlich der Gebirgskette sah, mußte man sich eine langwierige Wanderung der norwegischen Küste entlang denken. Um das Vorkommen der „borealen“ Pflanzen im inneren Sognefjord zu erklären, stellte AXEL BLYTT seine vielbekannte Theorie von abwechselnd feuchten und trockenen Perioden auf. Diese bestechende Theorie hat in den ersten Zeiten viel Anklang gefunden, aber eine kritische Prüfung hat ihre Unhaltbarkeit gezeigt und in unseren Tagen sind es wohl nur SERNANDER<sup>1)</sup> und einige seiner Schüler, die dieser Lehre treu geblieben sind. Alle norwegischen Pflanzengeographen, wie N. WILLE, J. HOLMBOE und ANDR. M. HANSEN, haben unter dem Druck der Tatsachen jene verlockende Theorie aufgegeben. HANSEN hat auch jüngst der Lehre die letzte Stütze entzissen<sup>2)</sup>, indem er gezeigt hat, daß die ganze Verbreitung dieser kontinentalen Arten eine solche ist, daß sie sich nicht der Küste entlang haben verbreiten können, sondern während des klimatischen Optimums über die von weicheren Gesteinen gebildeten, damals breiten Pässe (Fig. 21) in gewisse Gebiete — aber nicht in alle (so reichlich in Sogn, sehr wenig in den wärmeren Hardanger) — eingewandert sind. Er faßt diese Arten als „Origanum-Formation“ zusammen. Als Beispiel sollen einige von den 40 von ihm untersuchten Arten hier genannt werden; die Verbreitung dieser Pflanzen auf der Halbinsel ist im großen und ganzen aus der Karte, s. Fig. 21, ersichtlich.

<i>Adoxa moschatellina</i> ,	<i>Orobus niger</i> ,
<i>Agrimonia eupatoria</i> ,	„ <i>vernus</i> ,
<i>Astragalus glycyphyllos</i> ,	<i>Plantago media</i> ,
<i>Campanula cervicaria</i> ,	<i>Primula officinalis</i> ,
<i>Dianthus deltoides</i> ,	<i>Trifolium medium</i> ,
<i>Hypericum hirsutum</i> ,	<i>Verbascum nigrum</i> ,
<i>Impatiens noli me tangere</i> ,	„ <i>thapsus</i> ,
<i>Lathyrus silvestris</i> ,	<i>Viola mirabilis</i> .
<i>Origanum vulgare</i> ,	

Vor und nach diesen südlicheren Arten ist jedenfalls die Flora des westlichen Norwegen (Vestlandet) in großem Umfange durch direkte Einwanderung von Osten her, besonders über Jämtland und den Trondhjemsfjord, rekrutiert worden. Zwei für die norwegische Flora wichtige Arten, für welche dies schon sichergestellt ist, sind *Alnus incana*, die vor dem Wärmeoptimum, und *Picea excelsa*, von der im folgenden die Rede sein wird, die später eingewandert ist.

\*

1) „SERNANDER ist wohl sogar der einzige Botaniker, der sich ihm (BLYTT) angeschlossen hat in der Hypothese von den vielen verschiedenen Zeitperioden“ (WARMING, l. c. p. 63).

2) Hvorledes har Norge faaet sit plantedække? *Naturen* Bd. 28 (1904), p. 147—156.

Die Pflanzengesellschaften des Wassers und der feuchten Standorte haben immer in Schweden, wie schon betont wurde, große Verbreitung gehabt, und zu den ersten höheren Pflanzen, die einwanderten, gehörten auch Wasser- und Sumpfpflanzen (p. 59). Während der langen Entwicklungszeit der Landflora wurde auch diese Flora bereichert. Nach den zwei ersten Phasen, die wir als die Zeit der Potamogetonen (mit der Dryaszeit zusammenfallend) und die Zeit der Nymphaeaceen (mit der Birken- und dem Hauptteil der Kiefernzzeit zusammenfallend), kommt die Zeit der Trapa natans (mit dem Ende der Kiefernz- und der Eichenzeit zusammenfallend).



Fig. 21. Kartenskizze der ungefähren Verbreitungswege der „Origanum-Formation“ (p. 80) in Skandinavien; rote Striche (II). Auf der Karte ist auch die etwaige Ausdehnung der alpinen Region während der wärmsten postglazialen Periode (p. 76) durch schwarz punktierte Partien angedeutet. In Ostschweden ist die Grenze des Litorinaemeeres (p. 83) angegeben. Nach ANDR. M. HANSEN. — In Einzelheiten kann die Karte unrichtig sein, aber im großen und ganzen gibt dieselbe ein gutes Bild der Tatsachen.

Diese letzte Abteilung ist charakterisiert durch die Verbreitung der jetzt in Skandinavien wieder so gut wie erloschenen<sup>1)</sup> Wassernuß über ganz Südschweden und den südlichsten Teil Finnlands (s. Karte Fig. 22). Das Verschwinden kann kaum anders als durch die Klimaverschlechterung erklärt werden, auch wenn dieselbe an einigen Standorten beim Fischen oder durch Einsammlung für Nahrungszwecke ausgerottet worden sein könnte. Ungefähr dieselbe Einwanderungszeit wie *Trapa* haben wahrscheinlich mehrere andere Wasserpflanzen, wie *Ceratophyllum submersum*, *Hydrocharis morsus ranae*, die beiden letzteren in Schweden nicht fruktifizierend; älter, schon in der Kiefernzeit vorkommend, sind *Ceratophyllum demersum*, *Najas flexilis*, *N. marina* und *Stratiotes aloides*.

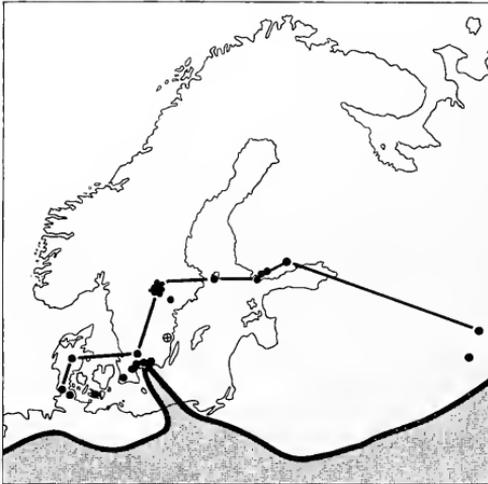


Fig. 22. Kärtchen der früheren postglazialen (die gebrochene Linie; die Punkte geben Fundorte an) und der jetzigen Nordgrenze von *Trapa natans* in Nordeuropa. Im schraffierten Gebiet ist die Art noch an sehr vereinzelt Fundorten lebend zu finden.

also den Pflanzen an, die bei der Klimaverschlechterung gegen Süden verschoben wurden.

Die Gesamtfläche der offenen Gewässer ist während der Spätquartärzeit sehr vermindert worden durch die Ausfüllung der Seen und Teiche durch Torfmoore und Sümpfe. Ungeheure Areale werden in Schweden von den dieselben deckenden Gesellschaften eingenommen<sup>2)</sup>.

Beide Haupttypen derselben — die der Cyperaceen und die der Sphagnaceen — haben ein hohes Alter bei uns, aber viele Arten sind erst in der späteren Kiefern- oder in der Eichenzeit eingewandert.

Mehrere, wie *Carex paludosa*, *C. pseudocyperus*, *Lycopus europaeus* sind auch fossil nördlich von ihrer jetzigen Nordgrenze getroffen worden und gehören

1) In dem See Immeln in Schonen wurde die Art 1873 gefunden. Die wenigen dort noch lebenden Individuen sind seit dem 15. Sept. 1905 geschützt. — Über das frühere Vorkommen siehe meine schon zitierte Geschichte der Vegetation Schwedens, p. 469, und meine Studien über Finnlands torfmossar och fossila kvartärflora. Bull. d. l. Commiss. géol. de Finlande Nr. 8 (1898), p. 125.

2) Nach einer halboffiziellen, nicht ganz zuverlässigen Berechnung umfassen die Torfmoore in Schweden ca. 52000 qkm oder 12,6% des ganzen Areals des Reiches, in den nördlichen, wenig kultivierten Distrikten schwankt die Ausdehnung der Moore von 10–16% des Gesamtareals, in den besser kultivierten und reicher bewohnten werden 2–8% angegeben. Jedenfalls sind diese Zahlen zu hoch, da sie allen sumpfigen Boden angehen, aber sie können doch eine zahlenmäßige Vorstellung davon geben, wie sich die Verhältnisse ungefähr gestalten.

Während der Zeit der Eichenwälder unterlagen die physisch-geographischen Verhältnisse grossen Veränderungen. Durch eine Senkung, die die cimbrischen sowie die südbaltischen und in noch größerem Grade gleichzeitig auch die mittel- und nordbaltischen Gebiete traf (Fig. 21), wurde das Binnenbecken des Ancylussees in offene und noch freiere Verbindung als heute mit dem Weltmeer gesetzt. Ein ziemlich starker Arm des Golfstromes brachte salziges und warmes Wasser in die Ostsee (in diesem Stadium gewöhnlich das Litorinameer genannt). Das kontinentale Lokalklima veränderte sich und „atlantische“ Pflanzen, wie *Scolopendrium officinale*, *Lactuca quercina*, *Ranunculus ophioglossifolius* siedelten sich wahrscheinlich während dieser Zeit so weit gegen Osten an, daß wir noch auf Gotland vereinzelte Fundorte finden<sup>1)</sup>.



Fig. 23. Ufer eines schwedischen Flachsees, Hornborgasjön in Westgotland, mit weiten ausgedehnten Beständen von *Scirpus lacustris* und *Phragmites communis* sowie von *Nymphaeaceen*. 58° 20' n. Br. und ca. 38 m ü. d. M.

Auch die ziemlich reiche Meeres- und Salzferflora der Ostsee dürfte seit Beginn des Litorinameeres eingewandert sein. Mehreres von derselben ist auch fossil gefunden worden, wie *Ruppia*, *Zanichellia*, *Cakile* u. m. a.

*Die Zeit der Buchen- und Fichtenflora nebst der allgemeineren Verbreitung der Kulturpflanzen des Menschen.* Die letzte Hauptabteilung der Entwick-

1) Die Bedeutung der großen Wanderstraßen der Zugvögel von Westeuropa nach Finnland über Gotland für das Entstehen dieser vorgeschobenen Posten ist schon von SERANDER (Studier öfver den gotländska vegetationens utvecklingshistoria. Diss. Uppsala 1894) hervorgehoben worden. Existierte dieser Weg schon während der Ancyluszeit?

lungsgeschichte der skandinavisch-finnischen Flora zeichnet sich weniger durch Bereicherung der Flora mit neuen, spontan eingewanderten Arten, als durch eine innere Verschiebung der Pflanzengesellschaften und ihrer Arten aus. Doch sind zwei hochwichtige neue Arten: die Fichte aus Nordosten und die Buche aus Südwesten eingewandert. Beide haben ihre endgültige Verbreitung auf der skandinavischen Halbinsel noch nicht erreicht; beide haben in großem Maße umgestaltend auf die früheren Pflanzengesellschaften gewirkt.



Fig. 24. Karte der Südgrenze der Fichte in Schweden. Nach den demnächst erscheinenden Untersuchungen von G. SCHOTTE und H. HESSELMAN.

Die Fichte, wie so viele andere Arten, von denen schon einige als Beispiele genannt wurden (p. 72), kam von Osten nach Schweden. Genauer über die Verbreitungsmittel und Verbreitungswege dieses östlichen Einwanderungsstromes ist zurzeit nicht möglich zu sagen, denn die quartäre Geschichte der östlichen und nördlichen

Teile des baltischen Beckens vom Ende der Spätglazialzeit (Fig. 6) bis zur Zeit des höchsten Standes des Litorinameeres (p. 83) ist im großen und ganzen unbekannt: wir wissen nur, daß dasselbe von dem süßen Ancyclusmeer erfüllt war (Fig. 7) und daß bedeutende Höhengschwankungen der Meeresoberfläche stattfanden. Deshalb können wir auch nichts Näheres über die Verbreitungswege z. B. der Fichte sagen. Ist sie über die Alandsinseln, über den Kvarken, oder nördlich von dem Bottnischen Meerbusen, oder auf allen diesen Wegen eingewandert? Oder ist sie direkt auch über die breiteren Teile des Baltischen Meeres verbreitet? Nur so viel können wir sagen, daß die finnischen Torfmoore in ziemlich bedeutender Tiefe sehr reich an Fichtenresten sind <sup>1)</sup>, daß eine Fichtenzone vom 0,5—1,5 m Mächtigkeit auch im mittleren Norrland zu finden ist.



Fig. 25. Typisches, mit Fichten und Birken (*Betula odorata*) bewachsenes Flachgebirge in südalpiner Region; eine sehr schmale, auf dem Bilde nicht hervortretende Birkenregion geht allmählich in die sehr birkenreiche Fichtenregion über, die hier die Nadelwaldgrenze bildet. Winterbild vom Verf. aufgenommen.

daß dieselbe gegen Norden, Westen und Süden immer dünner wird und daß im westlichsten Norwegen und südlichsten Schweden Fichtenreste gänzlich fehlen. In diesen Gegenden lebt auch die Fichte nicht als spontan; vgl. die Karte, Fig. 24<sup>2)</sup>.

1) Vgl. GUNNAR ANDERSSON, Studier öfver Finlands torfmossar och fossila kvartärflora. Bull. de la Comm. géolog. de Finlande, No. 8, p. 111. Ich sage hier: „Wenige Arten sind reichlicher und allgemeiner in den finnischen Torfmooren zu finden.“

2) Für Norwegen vergleiche die Karte in: Die Geschichte der Vegetat. Schwedens, p. 486.

Über das Alter der Fichte in Skandinavien ist viel gestritten worden, ich glaube aber, daß alle darin einig waren und es noch sind, daß dieser Baum bei uns verhältnismäßig jung ist und noch nicht seine klimatische Grenze auf der Halbinsel erreicht hat. Im mittleren Norrland, wo sie sicherlich am ältesten ist, sind die ältesten Funde bedeutend jünger als der höchste Stand des Litorinameeres. Aber allem Anschein nach hat andererseits die Fichte schon zu jener Zeit die Pässe, die von Schweden nach dem Trondhjem- und dem Ranen-Fjord führen, überschritten, da das Klima noch etwas günstiger war als heute. Die verkrüppelten Fichtenindividuen, welche dort die Nadelbaumgrenze bilden (vergl. Fig. 25 und 26), kann man sich sicherlich jedes für sich dadurch entstanden erklären, daß Samen über die klimatische Fichtengrenze gelangten, weshalb, als diese einmal keimten, die von ihnen stammenden Bäume nur ein elendes Fortkommen fristen und daher jene kümmerliche Gestalt annehmen. Überschaute man aber das gesamte Vorkommen, so ist es wahrscheinlicher, daß die Fichtengrenze in zentralen Jämtland einmal etwas höher lag. Das Alter der Fichte im mittleren Skandinavien scheint, wenn man alles zusammenstellt, nur 5000 bis 6000 Jahre zu sein. Während dieser Zeit hat der Stamm sich stark in alle Wald-



Fig. 26. Die obersten Fichten in exponierter Lage dem auf Saxvallsklumpen in Jämtland,  $63^{\circ} 33'$  n. Br. und ca. 600 m ü. d. M. An der linken Seite (Nordseite), von wo die kalten, trockeneren Nordwestwinde stürmen, sind sämtliche Äste abgestorben. Winterbild, 1902 vom Verf. aufgenommen.

auch mit der noch in den letzten Jahrzehnten gewöhnlichen Bevorzugung der Kiefer von seiten der Industrie, insofern man bei Plentorbetrieb die Fichte immer stehen ließ. Mit der Entwicklung der Holzindustrie und besonders mit der Entstehung der modernen Holzpapierindustrie ist dies jedoch in jüngster Zeit ganz anders geworden.

Durch die Verbreitung der Fichte und unter dem Einfluß der Klimaverschlechterung sind besonders in Norrland bedeutende Veränderungen in der Zusammensetzung der Vegetation vor sich gegangen. Dieselben treten zumal in der Einschränkung der

gesellschaften, die auf einem mäßig feuchten bis sauren Boden leben, eingemischt und große Gebiete, besonders an den Nordseiten der Höhenrücken, besetzt. In Gebirgstälern (besonders auf Silur, wie in Jämtland) ist derselbe auf weiten Flächen Alleinherrscher geworden. Das auffallende Vorherrschen der Fichte in vielen Wäldern Schwedens steht gewiß nicht nur im nächsten Zusammenhange mit ihren biologischen Eigenschaften, sondern

Laubwaldformationen und in der Verbreitung vieler alpinen und subalpinen Pflanzen im Nadelwaldgebiet hervor.

Zur Verbreitung von gewissen Pflanzen in den letzten Jahrhunderten (oder Jahrtausenden?) hat gewiß auch in bedeutendem Umfang indirekt Menschenarbeit beigetragen, und große Vorsicht ist notwendig, um nicht der jetzigen Verbreitung derselben zu große Tragweite beizumessen. Die Lichtungen, die immer mit den Ansiedelungen



Fig. 27. Urwald von Fichten im typisch schwedischen Waldgebiet. Der Boden wie die großen Findlinge von Moosen und *Vaccinium vitis idaea* bedeckt. Dalekarlien, Hamra 61° 50' n. Br. Die Bäume ca. 150—200 Jahre alt, durchschnittlich ca. 30 cm im Durchm. Aufnahme des Verfassers.

des ackerbautreibenden Menschen entstehen, bieten eine in den dichten Urwaldgebieten vorher gar nicht oder nur sehr wenig vorhandene Gelegenheit für die Verbreitung jener Pflanzen, die, wie die alpinen Arten, unbedingt Licht und Raum erfordern. Die Vegetation der verschiedenartigen Wiesen und besonders die Plätze der „Kulturränder“ (Gräben, Wegeränder, Höfe usw.) ist auch ganz besonders durch Artenreichtum und Mischung der Florenelemente ausgezeichnet. Nur einige Beispiele sind hier zu nennen. *Rubus arcticus* ist eine Pflanze, deren Verbreitungszentrum in Nordwesteuropa sich in Finnland und dicht an der Westseite des Bottnischen Meerbusens befindet. Gegen

Westen und Süden tritt sie in einem weiten Gebiet überall auf, wo „freie Erde“ zufällig entsteht, aber bildet in keiner geschlossenen Gesellschaft einen konstanten Bestandteil. Sie wird vom Volke oft „die Fußtapfen des Lappen“ genannt. — An mehreren Örtlichkeiten habe ich an den Rändern neugebauter Wege so ausgespro-



Fig. 28. Die Verteilung der Steinzeitgräber (+) in Südschweden. Nach OSC. MONTELAUS.

chene Gebirgspflanzen wie *Gentiana nivalis* und *Astragalus alpinus* getroffen, 100 km oder mehr von den Gebirgen entfernt und zwar da, wo in den umgebenden Pflanzengesellschaften keine Spur derselben zu finden ist. — Auf den Wiesen der Sennhütten des großen Waldgebietes leben zahlreiche subalpine Arten, die in weiter Entfernung nur in diesen Kulturformationen zu finden sind. Und noch mehr: über gewisse Gegenden, die während der wärmeren Periode vom Meer bedeckt waren,

breiten sich heute an lokalklimatisch kalten Standorten, wie Mooren, Pflanzen von nördlicherem Charakter als die herrschende Vegetation aus. Solche Pioniere des Nordens sind *Betula nana* und *Salix lapponum* an vielen Stellen des Mälargebietes.

Die hier angedeuteten Verhältnisse sind von allergrößtem pflanzengeographischen Interesse und können nur in Gebieten, die, wie Nordskandinavien, nicht allzusehr durch die Kultur verändert worden sind, mit guter Ausbeute studiert werden. Gewiß harren die meisten dieser Probleme noch einer genaueren Bearbeitung, aber die heranwachsenden jungen nordischen Naturforscher werden dieselben sicher nicht unbeachtet lassen.

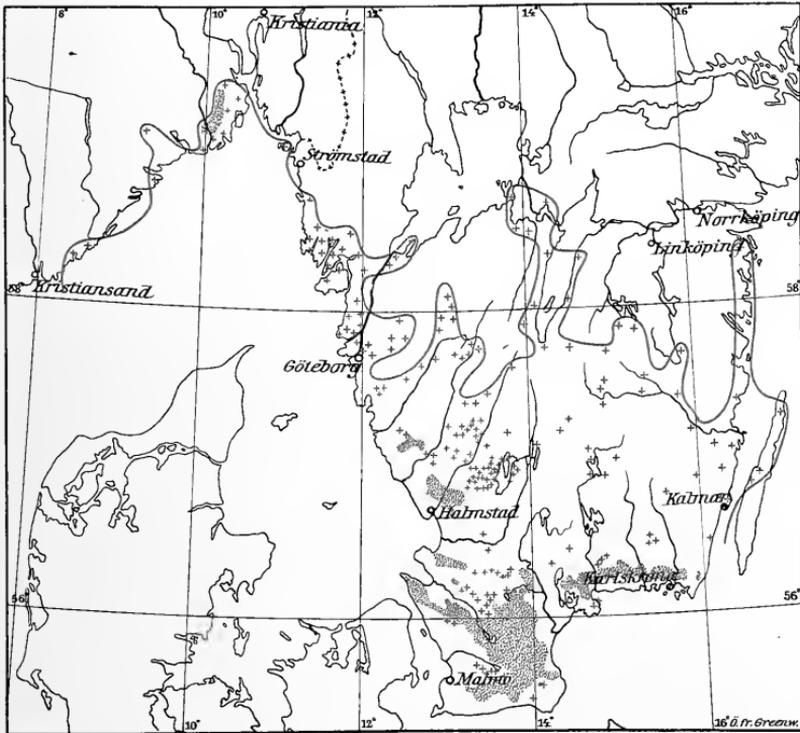


Fig. 29. Die Verbreitung der Buche in Schweden und Südnorwegen. In den punktierten Gebieten finden sich Buchenwälder allgemein verbreitet. In übrigen Teilen findet man, wo Kreuze (+) stehen, entweder kleinere Buchenwäldchen oder mehr oder weniger zahlreiche Buchen in den Wald eingemischt.

Die Buche ist wie die Kiefer und die Eiche von Süden gekommen, aber ehe wir näher auf die Geschichte dieses Baumes in Skandinavien eingehen, wollen wir uns erst ein wenig mit der frühesten Geschichte des Menschen bei uns beschäftigen.

Schon habe ich erwähnt, daß sich der Mensch in der späteren Kieferzeit in Dänemark und Südschweden fand. Aus verschiedenen Gründen können wir sagen, daß diese Zeit mehr als 10000 Jahre von heute zurückliegt. Vor etwa sieben- bis achttausend Jahren lebte in den Küstengegenden Dänemarks und Südschwedens eine ziemlich zahlreiche Bevölkerung, die beinahe sicher der germanischen Rasse angehörte<sup>1)</sup>. Das Volk der Steinzeit stand auf der Kulturstufe der Neolithenzeit, baute die berühmten Riesengräber meiner Heimat (cf. Karte, Fig. 28), kultivierte schon Weizen, Gerste und Hirse, und besaß unsere wichtigsten Haustiere. In allen den seit jener Zeit vergangenen Jahrtausenden hat dieser sich immer vergrößernde und verbreitende Menschenstamm einen energischen Kampf mit dem Walde geführt. Wo früher Eichen- und Nadelwälder und in späteren Zeiten Buchenwälder standen, pflügt nun der Ackerbauer oder weidet sein Vieh. Die alten Eichenwälder (p. 76) sind so ausgerottet, daß ich in ganz Schweden auch nicht ein einziges, auch noch so kleines Gebiet kenne, von welchem ich sicher sagen könnte, daß es das ursprüngliche Bild dieser Wälder zeigt.

Es unterliegt gar keinem Zweifel, daß der Mensch in Skandinavien viel älter ist als die Buche<sup>2)</sup>, wenigstens älter denn diese als Waldbildnerin. Allerdings haben E. CHR. HANSEN, N. HARTZ und A. JESSEN in einigen Torfmooren Dänemarks in bedeutender Tiefe und aus einer Zeit, die die Existenz der Buche vor der Zeit des Maximums der Litorinasenkung beweist, Buchenblätter gefunden, aber das Fehlen von Buchenüberresten in Hunderten von pflanzenführenden Ablagerungen zeigt, daß die Buche in jenen ersten Zeiten ein sehr seltener Baum gewesen sein muß. Dasselbe zeigt die Abwesenheit von Buchenkohle in allen bis jetzt untersuchten, holzkohlenreichen Überresten der Steinzeit in Schweden<sup>3)</sup>. Sehr interessant ist auch ein Vergleich der Karten über die Verbreitung der Steinzeitgräber während der allgemeineren Verbreitung der Buche in Schonen und benachbarten Provinzen (Fig. 28 und 29), aus welchen hervorgeht, daß die Buchenwälder Südschwedens heutzutage in größerem Umfang nur in den Gegenden bestehen, wo keine Gräber aus der Steinzeit zu finden sind. Dies kann seine Ursache nur darin haben, daß die Küstengegenden schon während der Verbreitung der Buche Kulturland waren, in welchen die Buche am Keimen verhindert wurde.

Die Buche befindet sich, wie ALB. NILSSON<sup>4)</sup> in einer sehr sorgfältig ausgeführten Studie über die nördlichen Buchenkolonien Schwedens gezeigt hat, noch im Vorrücken gegen Norden. Auch in Norwegen kommt die Buche im südöst-

1) G. RETZIUS, *Crania Suecia antiqua*, Stockholm 1899.

2) Nach E. WARMING (l. c. p. 5) hat E. ROSTRUP Buchenkohlen in den jüngsten Gräbern der Steinzeit in Seeland und Møen (Dänemark) gefunden.

3) Im Sommer 1905 hat OSC. MONTELIUS in einem Steinzeitgrab bei Kulla Gunnarstorp in NW-Schonen, das aus der Mitte des zweiten Jahrtausends vor Beginn unserer Zeitrechnung stammt, mehrere Bucheckern gefunden. Das ist der älteste schwedische Fund und zeigt, daß die Buche in der Umgegend des Öresunds 3500 Jahre alt ist. (Cfr. Ymer 1905, p. 340.)

4) Om bokens utbredning och förekomst i Sverige. *Tidskrift för Skogshushållning* 1902.

lichen Teil vor. Daß sie auch hier jung ist, ist festgestellt durch eine Untersuchung von in Buchenhainen gelegenen Torfmooren, die HOLMBOE<sup>1)</sup> nenlich publiziert hat.

Weiter gegen Norden, am Säim, 40 km nördlich von Bergen, findet sich eine vereinzelte Buchenkolonie (60° 38') auf einer 12 ha großen Fläche, über deren Herkunft viel geschrieben worden. Diejenigen, welche die Meeresströmungen und Vögel als Verbreitungsmittel anzunehmen lieben, meinen, daß die ersten Früchte durch eines dieser Mittel von den Britischen Inseln hierher gekommen seien; andere meinen, daß dieselben in diese schon in uralten Zeiten bewohnten Gegenden von dem Menschen gebracht wären. Beide können recht haben.

Solcher Arten, welche ungefähr gleichzeitig mit der Buche einwanderten, kennen wir nicht sehr viele. Jedenfalls scheint die Hainbuche (*Carpinus betulus*) ungefähr gleichaltrig zu sein, und auch einige von den Kräutern des Buchenwaldes, wie *Galeobdolon luteum*, stammen wohl aus dieser Zeit.

Die meisten pflanzengeographischen Darstellungen enden an dem Punkt, wo ich nun in der Entwicklungsgeschichte der skandinavischen Flora stehe, am Ende der spontanen Einwanderung. Es unterliegt jedoch keinem Zweifel, daß die Veränderungen, die unter dem direkten und indirekten Einfluß des Menschen erfolgt sind, ebenso tiefgreifend und ebenso interessant sind wie die früheren.

Die Wahrheit dieser Auffassung geht aus vielen Tatsachen hervor. Die Artenzahl der schwedischen Flora beträgt ungefähr 1415 „gute“ Arten. Von dieser



Fig. 30. Teil des nördlichsten spontanen Buchenwaldes von Schweden auf Sårön im See Vänern, Westgotland. Nach N. SYLVÉN.

1) Nyt Magasin for Naturvidenskab, Bd. 43 (1905), Heft 1.

berechnet TH. FRIES, der sich besonders mit diesen Dingen beschäftigt hat, daß 250 direkt oder indirekt durch den Menschen eingeführt sind: also 18%, ein bedeutender Teil.

Von dem ganzen Areal des Reiches, zu 411 195 qkm<sup>1)</sup> berechnet, sind:

Kultivierter Boden (Acker und Wiese) . . . . .	35 575 qkm oder 8,6 %
Natürliche Wiesen (vom Menschen bedeutend umgewandelt)	14 605 „ „ 3,6 %
Wald (meistens vom Menschen bedeutend umgewandelt) .	207 071 „ „ 50,4 %
„Anderer Boden“ (Hochgebirge. Moore. Unland usw.) . .	153 944 „ „ 37,4 %

Wie verschiedenartig der Einfluß des Menschen in den verschiedenen Teilen Schwedens gewesen ist, geht aus folgenden Ziffern (qkm und %) hervor:

Distrikt	Kultivierter Boden		Natürliche Wiesen		Wald		Anderer Boden	
	qkm	%	qkm	%	qkm	%	qkm	%
Malmöhus län (reichster und südlichster Distrikt Schwedens)	3 495	73,9	237	5,0	650	13,8	347	7,3
Kronobergs län (ärmster Distrikt Südschwedens)	868	9,7	1 113	12,5	2 517	28,3	4 409	49,5
Östergötlands län (reicher Distrikt auf Silurboden, Östschweden)	2 429	24,4	624	6,2	6 176	62,0	740	7,4
Uppsala län (reicher Distrikt nördl. von Stockholm)	1 483	29,0	383	7,5	2 793	54,5	462	9,0
Kopparbergs län (Dalekarlien, meistens großes Waldland)	1 015	3,6	960	3,4	20 724	73,6	5 451	19,4
Jämtlands län (Silurgebiet mit dem südlichsten Hochgebirge Schwedens)	521	1,1	409	0,9	29 480	62,0	17 102	36,0
Norrbottnens län (N.-Lappland, Wald, arktische Tundra und Hochgebirge)	359	0,4	1 717	1,7	29 243	29,5	67 847	68,4

Um eine genauere Vorstellung von dem Einfluß des Menschen auf die Pflanzenwelt zu verschiedenen Zeiten seines Daseins in Skandinavien zu gewinnen, müssen wir etwas näher auf die aus dem so erfolgreichen Zusammenwirken von skandinavischen Archäologen, Geologen und Pflanzengeographen im letzten Jahrzehnt hervorgegangenen Resultate eingehen.

Oben ist schon angedeutet worden, daß der Mensch sicher im südlichsten Skandinavien seit dem Übergang der paläolithischen in die neolithische Zeit, d. h. seit der Kiefernzeit<sup>2)</sup>, nachweisbar ist. Die meisten älteren Wohnplätze, die Kjökkenmøddinger, mit ihren reichen Mahlzeitresten stammen jedoch aus der älteren neolithischen Periode (der Eichenzeit) und zeigen uns eine Jäger- und Fischerbevölkerung, die keine Kulturpflanzen baute und von Haustieren nur den Hund besaß. Dieselbe war eine ausgesprochene Küstenbevölkerung, und noch nach Jahrtausenden war nur eine schmale Küstenregion von wenigen Kilometern Breite bewohnt (cfr. Fig. 28).

1) Diese Ziffern stammen aus der für die Kenntnis von Schweden hochwichtigen offiziellen Arbeit: „Sweden, its People and its Industry“. Stockholm 1904, p. 521.

2) Aus Dänemark sind drei Äxte aus Renttierstangen und ein Renttiergeweih mit Einschnitten bekannt. Diese Gegenstände stammen nach SARAUV (l. c., 1904) aus der letzten Abteilung der paläolithischen Zeit (La Madelaine-Periode). Näheres über diese Gegenstände bei V. NORDMANN, Danmarks Patedyr, Danmarks Geolog. Unders. Ser. III, No. 5 (1905), p. 64.

Diese erste Bevölkerung übte gewiß keinen größeren Einfluß auf die Vegetation, obgleich sie eines der wichtigsten umgestaltenden Mittel, das Feuer, zu ihrer Verfügung hatte. Erst als sie ansässig und ackerbauend wurde, begann der ruhige, aber tiefgehende Einfluß, der die Vegetation im Laufe der Jahrhunderte und Jahrtausende gründlich umgestaltete. Wir müssen daher versuchen, die Dauer dieses Einflusses etwas näher kennen zu lernen.

In Mittelschweden und Südnorwegen hat im letzten Abschnitt der Spätquartärzeit eine bedeutende Niveauschwankung stattgefunden. Auf eine Landsenkung (höchster Stand des Litorinameeres, p. 85) folgte eine Hebung, die in Südnorwegen bis 75 m (Umgegend von Kristiania) betrug.

Während der ganzen Hebungsperiode ist der Mensch hier ansässig gewesen, und an der Hand zahlreicher Funde ist es möglich geworden, die verschiedenen Kulturstufen mit den einzelnen Hebungsstadien zu verknüpfen. Die in allen Richtungen genauesten der bis jetzt vorgenommenen Untersuchungen sind vor kurzen von W. C. BRÖGGER veröffentlicht worden<sup>1)</sup>. Nach ihm kann man in den Umgebungen des Kristianiafjords und im nordwestlichen Küstenland von Schweden folgende Perioden unterscheiden, deren Dauer, Landhebung usw. aus untenstehender Tabelle ersichtlich sind.

	Absolute Zeit	Dauer in Jahren	Niveau bei Kristiania	Die absolute Hebung in m	Hebung pro Jahrhundert in m
Mittlere neolithische Steinzeit . . . .	4900—3900 v. Chr.	ca. 1000	ca. 67—55	ca. 12	ca. 1,20
Jüngere „ „ älterer Teil	3900—3400 „ „	„ 500	„ 55—44	„ 11	„ 2,20
„ „ „ jüngerer „	3400—2400 „ „	„ 1000	„ 44—23	„ 21	„ 2,10
Jüngste Steinzeit (Kupferzeit) . . . .	2400—1900 „ „	„ 500	„ 23—14	„ 9	„ 1,80
Bronzezeit . . . . .	1900—500 „ „	„ 1400	„ 14—0	„ 14	„ 1,00
Eisenzeit und geschichtliche Zeit . . . .	500 bis heute	„ 2400	—	—	—
		ca. 6800		ca. 67	

Die detaillierten Untersuchungen BRÖGGERs stimmen in der Hauptsache mit dem, was man von anderen Gegenden gefunden hat, überein.

Die ältesten Spuren einer Ackerbau und Viehzucht treibenden Bevölkerung findet man in Dänemark und im ganzen südlichen Skandinavien bei Beginn der jüngeren Steinzeit, also nach BRÖGGERs Bestimmungen vor 5800 Jahren oder, da dieselben im Süden wahrscheinlich etwas älter sind, vor rund 6000 Jahren. Aber zu jener Zeit finden wir mit einem Male die wichtigsten Arten, auf denen noch heute die Landwirtschaft fußt. Von Tieren: Rind, Schwein und Schaf, von Pflanzen wenigstens Weizen, Gerste und auch Hirse. Wenn man das, was wir über die ganze Kultur der jüngeren Steinzeit und der älteren Bronzezeit<sup>2)</sup> — sagen

1) Strandliniens beliggenhed under stenalderen i det sydostlige Norge. Norges Geolog. Undersög., 41 (1905). — Der Bericht über die Untersuchungen BRÖGGERs ist während des Druckes hinzugefügt.

2) Eine übersichtliche Zusammenfassung unserer Kenntnis findet man in OSCAR MONTELIUS, Les temps préhistoriques en Suède et dans les autres pays scandinaves. Paris 1895.

wir also eine Zeit von rund 3000 Jahren — kennen, zu überblicken versucht, bekommt man den Eindruck, daß jene fernen Perioden eine Blütezeit in materieller und kultureller Hinsicht waren, auf die allmählich ein Rückschritt folgte, dessen tiefster Stand in das Mittelalter fällt<sup>1)</sup> und der erst im neunzehnten Jahrhundert tatsächlich einer neuen Blüteperiode gewichen ist.

Erst von diesem Gesichtspunkte aus werden die Veränderungen, die die Vegetation durch den Einfluß des Menschen erlitten hat, verständlich. Dieselben bestehen teils in der Umgestaltung oder Flächenverminderung verschiedener Pflanzengesellschaften sowie Neuentstehung anderer, teils in der Einschränkung der Verbreitung oder gar Ausrottung einzelner Arten sowie Einführung anderer.

Es ist sehr schwierig, den Einfluß zu beurteilen, den der Mensch während der ersten grundlegenden Kulturperiode auf die Verbreitung der einzelnen spontanen Arten gehabt haben kann. Aber wir dürfen nicht vergessen, daß in jener klimatisch günstigen Zeit jedenfalls zahlreiche Pflanzen, die ihre kompakte Verbreitung in Mitteleuropa hatten, ihre Vorposten nach Südkandinavien vorgeschoben haben. Als dann der Mensch die besten Teile für sich in Anspruch nahm, sind sicherlich viele seltene Pflanzen schon in jenen entlegenen Zeiten eingeeht, ja vielleicht sogar ganz ausgerottet worden. Wir kennen auch durch die Untersuchungen von CONWENTZ über die Verwendung der Eibe (*Taxus baccata*) zu Nutzgegenständen in vorgeschichtlicher Zeit ein direktes Beispiel von dem Einfluß des Menschen in der angedeuteten Richtung. In den an Holzgegenständen sehr reichen Vorräten des Kopenhagener Nationalmuseums wählte er 26 verschiedene Gegenstände aus, und die mikroskopische Untersuchung ergab, daß sie durchweg aus der Eibe gefertigt waren. Die betreffenden Fundorte verteilen sich auf Jütland, Seeland, Fünen und Bornholm. Die Stücke stammten aus verschiedenen Zeiten, vom 8. oder 7. Jahrhundert v. Chr. bis zum 9. Jahrhundert n. Chr., d. h. sie erstreckten sich über einen Zeitraum von etwa 1600 Jahren<sup>2)</sup>. Ähnliche Beobachtungen wurden in Schweden und Norwegen gemacht (in Kristiania stammten 18 von 23 von der Eibe). Vergleicht man hiermit die Tatsache, daß die Eibe in unseren Tagen urwüchsig nur an einer einzigen Lokalität in Dänemark bekannt ist, muß man zugeben, daß die Verbreitung dieses Baumes schon in vorgeschichtlicher Zeit wesentlich eingeschränkt sein mußte. Sind aus denselben Gründen z. B. zwei andere, in Südkandinavien sehr seltene Bäume, *Acer campestre* und *Tilia grandifolia*, eingeeht worden? Darüber wissen wir nichts.

1) Sehr interessant in dieser Richtung ist, was NORDMANN über die Geschichte der landwirtschaftlich wichtigen Haustiere in Dänemark (l. c. p. 105) sagt: „Das Schwein und das Rind waren dagegen (im Gegensatz zum Hunde, zum Schafe und zum Pferde) weit größer und mehr entwickelt in der Steinzeit, als in den jüngeren Abschnitten der prähistorischen Zeit. Das Rind der Eisenzeit ist durchgehends um mehreres kleiner als das der Steinzeit, und das des Mittelalters ist noch kleiner als das der Eisenzeit. Wahrscheinlich wegen Vernachlässigung schrumpft es zu einer wahren Zwergrasse zusammen. Erst in den letzten Zeiten, sozusagen in unseren eigenen Tagen, ist wieder etwas aus diesen Haustieren geworden, aber diese Entwicklung hat eine solche Richtung genommen, daß man diese Geschöpfe eher lebendige Maschinen nennen möchte.“

2) Die Eibe in der Vorzeit der skandinavischen Länder. Separatdruck der Danziger Zeitung, 22 935 (1897).

Sicher ist, daß schon während der jüngeren Steinzeit bedeutende Gebiete des Küstenlandes von der Kultur in Besitz genommen wurden (vgl. die Verbreitung der Steinzeitgräber und der Buche in Schonen, p. 90) und über weite Gebiete eine früher unbekannte Pflanzengesellschaft, die der Äcker, eingeführt worden ist. Über die Kulturpflanzen derselben habe ich schon etwas gesagt, aber ein eben so wichtiger Teil ist die der Unkräuter. Wenn man die biologischen Eigenschaften der verschiedenen Pflanzenformationen des Ackerbaues untersucht, findet man, daß sich die einzelnen Arten sehr genau einander angepaßt haben und mit wenigen Ausnahmen immer wieder allgemein verbreitet in derselben Gesellschaft vorkommen; alles deutet daher auf ein hohes Alter, nicht auf zufälliges Zusammentreffen. Auch die paläontologischen Funde in den extraskandinavischen Teilen von Europa reden dieselbe Sprache<sup>1)</sup> Von 68 Arten, die A. LYTRKENS<sup>2)</sup> von praktisch-ökonomischem Gesichtspunkte aus als „lästige Unkräuter“ in Schweden erklärt, sind schon 20 oder ca. 30% von NEUWEILER aus mitteleuropäischen Stein- (ca. 15) und Bronzezeitfunden angeführt. Von diesen 68 Arten meine ich, daß ca. 40 bestimmt vom Menschen eingeführt sind, ca. 22 sind in Schweden, aber nicht immer in den gleichen Formen<sup>3)</sup>, auch in ursprünglichen Pflanzengesellschaften zu finden, von den übrigen 6 kann ich nichts Sicheres sagen. Unter diesen Voraussetzungen ist es gewiß nicht zu kühn, anzunehmen, daß die meisten Arten schon während der prähistorischen Zeit hereingekommen sind und daß die Pflanzengesellschaften der Weizen- und Gerstenäcker<sup>4)</sup> schon seit mehreren Jahrtausenden in der Hauptsache bei uns dasselbe Aussehen wie in den Tagen LINNÉs gehabt haben. Erst die Bestrebungen der allerletzten Jahrzehnte haben Veränderungen mitgebracht, aber wohl meistens in negativer Richtung durch Verminderung des Unkrauts. Die vielen neuen, erst neuerdings in den Kulturformationen angesiedelten Arten haben sich hauptsächlich in den Formationen der Klee- und Futtergräser niedergelassen. Es darf jedoch nicht vergessen werden, daß dieselben eben ein Produkt der neuen landwirtschaftlichen Methoden des vergangenen Jahrhunderts und daher noch im Werden sind. Auch die Pflanzengesellschaften der Kulturgrenzen, d. h. die der Wegeraine, Löcher, Rudera und Ballastplätze usw. sind in den letzten Jahrzehnten außerordentlich bereichert worden. Dies ist auch leicht verständlich, wenn man den großartigen Aufschwung der Verkehrsmittel mit ihren neugeschaffenen Eisenbahndämmen, Straßenrändern usw. von vielen tausend Kilometern Länge bedenkt. Wie schnell sich diese Pflanzen verbreiten können, zeigen z. B. *Berteroa incana*, *Matricaria discoidea* (um 1850 eingeführt), die

1) Vergl. hierüber E. NEUWEILER, Die prähistorischen Pflanzenreste Mitteleuropas. Botan. Exkurs. und pflanzengeographische Studien in der Schweiz, herausgegeben von C. Schröter, H. 6. Zürich 1905. — In Schweden liegen bis jetzt leider keine derartigen Studien vor. Die einzigen Funde sind *Camelina sativa* mit Roggen zusammen aus dem 3. bis 4. Jahrh. v. Chr. aus Gotland (SARAUW l. c. p. 295) und *Chenopodium* (cfr. *album*) aus der Eisenzeit in Uppland (Björkö).

2) Om svenska ogräs, Norrköping 1885, p. 7.

3) Es scheint mir wahrscheinlich, daß solche Arten, wie *Sonchus arvensis*, *Cirsium arvense* usw., teils in ihren Meeresstrandformen spontan eingewandert sind, teils in ihren Ackerformen eingeführt sind.

4) Roggen und Hafer wurden später eingeführt.

sich in den letzten Jahrzehnten über große Gebiete von Skandinavien verbreitet haben<sup>1)</sup>. Die letztere findet man schon massenhaft an den neugebauten Straßen von Lappland.

Von Wasserpflanzen scheint *Elodea canadensis* die einzige neu eingeführte zu sein. Seit 1873 hat dieselbe sich nach hunderten von Lokalitäten in Süd- und Mittelskandinavien verbreitet. In Dänemark ist auch *Linnanthemum nymphaeoides* eingeführt worden.

Scheint es also, als wären die Unkrantgesellschaften des Ackerbanes wesentlich in den ersten und letzten Zeiten der Landwirtschaft bereichert, so ist das entgegengesetzte der Fall bei den vielen, auch den halbverwilderten, Pflanzen der Gärten. Für diese Gartengesellschaften war das Mittelalter die günstigste Zeit. Hinter den geschützten Mauern der Klöster zog man Obst, schöne Blumen und Arzneipflanzen. Der nordische Garten stammt aus jener Zeit, und viele von diesen Pflanzen haben sich in den seitdem vergangenen fünfhundert Jahren das schwedische Bürgerrecht erworben. Als Beispiele sind folgende zu nennen:

<i>Acorus calamus,</i>	<i>Myrrhis odorata,</i>
<i>Aquilegia vulgaris,</i>	<i>Pastinaca sativa.</i>
<i>Angelica archangelica,</i>	<i>Petasites officinalis,</i>
<i>Artemisia absinthium,</i>	<i>Ribes grossularia,</i>
<i>Berberis vulgaris,</i>	<i>Saponaria officinalis.</i>
<i>Fritillaria meleagris,</i>	<i>Symphytum officinale,</i>
<i>Inula helenium,</i>	<i>Tulipa silvestris.</i>
<i>Malva moschata,</i>	

Vollständiges Verschwinden seltenerer Pflanzen scheint dagegen in nennenswertem Maßstab nicht stattgefunden zu haben. So sagt TH. FRIES, daß unter allen den von Linné 1745 in die *Flora suecica* aufgenommenen Arten nur 4—5 ganz verschwunden sind, und zu demselben Schluß gelangte (1859) M. T. LANGE, was Dänemark seit 1688 betrifft. Nur drei Pflanzen waren hier ausgegangen. In den letzten fünfzig Jahren sind jedoch viele durch pflanzensammelnde Botaniker gefährdet.

Eine Pflanzengruppe von ganz besonderem Interesse ist die sich in den angepflanzten Nadelwäldern Dänemarks und Schonens ansiedelnde Flora. Der Mensch hat in weiten Gebieten die Fichte, die während interglazialer Zeit in Dänemark

1) Vgl. J. HOLMBOE, Nogle ugræsplanters indvandring i Norge, *Nyt Mag. f. Naturv.* 38 (1900). Vor kurzem hat auch derselbe Forscher in *Studien over norske planters historie III*, *Nyt Mag. f. Naturvid.* 44 (1906), p. 29, seine Untersuchungen der Pflanzenreste des 1903 gefundenen Wikingerschiffes bei Oseberg in Südnorwegen, das aus „der ersten Hälfte des 9. Jahrh. nach Chr.“ stammt, veröffentlicht. Die gefundenen Pflanzen sind:

<i>Avena sativa,</i>	<i>Polygonum convolvulus,</i>
<i>Triticum vulgare,</i>	<i>Chenopodium album,</i>
( <i>Juglans regia</i> ),	<i>Stellaria media,</i>
<i>Corylus avellana,</i>	<i>Urtica urens,</i>
<i>Lepidium sativum,</i>	<i>Capsella bursa pastoris,</i>
<i>Isatis tinctoria,</i>	<i>Lamium</i> cfr. <i>purpureum.</i>
<i>Pyrus malus,</i>	

lebte, ebenso die Kiefer, die, wie schon dargelegt, während einer langen Periode in spätquartärer Zeit der Waldbildner in Südkandinavien war, wiederum zum physiognomisch und ökonomisch wichtigen Teilnehmer der Vegetation gemacht. Aber in den neuen Nadelwäldern haben, wie WARMING betont (l. c. p. 15), sich neben den schon befindlichen Pflanzen mehrere nordische in den höchstens 100—150 Jahre alten Wäldern angesiedelt. Er hebt besonders folgende hervor:

Linnaea borealis,	Pyrola umbellata,
Goodyera repens,	„ chlorantha,
Pyrola uniflora,	„ media.

Also wahre Insassen der nordischen Nadelwälder.

Gehen wir nun zu den Veränderungen über, die der Mensch da hervorgeführt hat, wo die ursprünglichen Pflanzenformationen noch den Boden besitzen.

„In alten Zeiten“, sagt VAUPELL 1863, „wurde das Holz nicht als das Hauptprodukt des Waldes angesehen, sondern die Eicheln und Eckern.“ Diese Worte sagen viel von dem Einfluß des Menschen und ihrer Haustiere über die Laubwälder von Südkandinavien. Wegen der für den Brennholzwald vorgenommenen Lichtung konnte ein sehr reichlicher Unterholzwuchs entstehen, aber durch das Weiden des Viehes wurde das Unterholz vernichtet und die quantitativen Verhältnisse der Arten verschoben. Die meisten heutigen Eichenwälder Skandinaviens besitzen denn auch nur wenige Sträucher und eine zwar grasreiche, aber durchaus nicht so artenreiche Bodenbedeckung, wie die ursprünglichen.

Die Zusammensetzung der Nadelwälder und ihrer Vegetation hat der Mensch jedenfalls viel weniger beeinflußt als die der Laubwälder. Daß er jedoch die Fichte noch in den letzten Jahrzehnten begünstigt, ist schon oben (p. 86) erwähnt. Aber der Nadelwaldtypus ist so einförmig und so genau an das nordische Klima angepaßt, daß er, wenn er hie und da gestört wird, nach einiger Zeit sein ursprüngliches Aussehen wiedererlangt. Erst wenn, wie in südlicheren Gebieten von Skandinavien, die Störungen andauern, entstehen neue Formen. In den ausgedehnten Weidewäldern („Hagar“), wo das Vieh den ganzen Sommer hindurch graszt, erstrebt man reichlicheren Graswuchs, macht kleine Lichtungen, und es entsteht ein lichter, sehr birkenreicher Wald mit Gebüsch von *Salix caprea*, *S. cinerea*, *S. aurita*, *Populus tremula*, *Sorbus aucuparia*, *Rhamnus frangula* usw.

Auf den obenstehenden Seiten habe ich nur in großen Zügen, durch einige Beispiele beleuchtet, angeben können, was wir von der Entwicklungsgeschichte der skandinavischen Flora kennen. Es ist auch hier, wie es immer der Fall ist: neue Entdeckungen wecken neue Fragen. Einige von diesen sind auch hier schon gestreift worden. Die Ausarbeitung und Lösung derselben gehören der Zukunft. Ich beabsichtigte auch nur einen Eindruck von den leitenden Ideen zu geben, nach denen die nordische pflanzengeographische Forschung arbeitet. Wir haben alle versucht, von allen Seiten her so viele Tatsachen wie möglich zu sammeln, um ein Bild rekonstruieren zu können, das der Wahrheit immer näher käme.

## 4. Die Geschichte der Pflanzenwelt des norddeutschen Tieflandes seit der Tertiärzeit.

Von C. A. Weber (Bremen).

Für die Feststellung der Entwicklungsgeschichte der Flora eines Landes, soweit sie sich nicht auf menschliche Zeugnisse<sup>1)</sup> zu stützen vermag, sind zwei Methoden in Anwendung, die ich kurz als die pflanzengeographische und die paläontologische bezeichnen will.

Die geographische Methode sucht aus der heutigen Verbreitung der Pflanzen einen Rückschluß auf die geschichtliche Entwicklung der Flora zu machen. Sie ist die bequemere von beiden und läßt sich, wenn eine hinreichend große Zahl von kritischen Standortsbeobachtungen vorliegt, im Studierzimmer erledigen. Sie stellt ein System der Entwicklungsgeschichte auf, das eine gewisse Wahrscheinlichkeit für sich hat. Seine Übereinstimmung mit der Wirklichkeit muß aber erst durch paläontologische Funde bewiesen werden, und dies ist um so mehr geboten, je enger begrenzt das Gebiet ist, auf das sich die Forschung erstreckt.

Die paläontologische Methode ist mühevoller und daher noch wenig gepflegt. Sie setzt nicht bloß eingehende und umfassende botanische, sondern auch ebensolche geologische Kenntnisse voraus. Sie vermag ferner nur über den Teil der Flora Aufschluß zu geben, der einer solchen fossilen Aufbewahrung fähig ist, daß man die Reste mit Sicherheit zu identifizieren vermag. Diese Beschränkung kann und darf natürlich kein Grund sein, die paläontologische Methode als minderwertig zu betrachten oder gar sie unberücksichtigt zu lassen. Wir werden nur daraus schließen, daß man bei einem mehr oder minder großen Teil der Pflanzenwelt hinsichtlich seiner geologischen Geschichte niemals mehr als etwas Wahrscheinliches mit Hilfe der pflanzengeographischen Methode wird ermitteln können.

Die Hauptfehler der paläontologischen Methode kommen durch unrichtige Identifizierungen der fossilen Reste und durch falsche Altersbestimmungen der Fundstätten zustande<sup>2)</sup>. Fehler der ersten Art werden um so mehr vermieden werden, je mehr unter anderen kritischen Maßnahmen auch die Anatomie der fossilen Reste bei der Bestimmung zu Rate gezogen wird<sup>3)</sup> und je mehr Erfahrungen über die Art

1) Z. B. auf archäologische, archivalische, literarische, toponomatische und sprachwissenschaftliche Zeugnisse, wie sie namentlich von O. HEER, V. HEHN, A. DE CANDOLLE, E. H. L. KRAUSE, v. FISCHER-BENZON, WITTMACK, BUSCHAN, SOLMS-LAUBACH, GRADMANN, J. HOOPS u. a. m. für gewisse Abschnitte der jüngern Phytoliteratur angewandt worden sind.

2) Abgesehen von den Fehlern, die durch ungenügende Übung in der sachgemäßen Entnahme der zu untersuchenden Schichtproben oder durch Verschleppung mit den Grab- und Bohreräten entstehen.

3) So sind, um nur ein Beispiel zu nennen, die Bestimmungen von *Pinus montana* in tertiären wie quartären Fundstätten samt und sonders unsicher, soweit sie sich allein auf Samen, Zapfen und die äußere Gestalt der Nadeln stützen. Erst die Untersuchung des Baus der Epidermis und des Zentralstrangs gut erhalten gebliebener Nadeln ermöglicht ein sicheres Urteil.

der Erhaltung der einzelnen Pflanzenteile unter den verschiedenen äußeren Aufbewahrungsverhältnissen gesammelt werden. Die größte Schwierigkeit liegt bei der Anwendung der paläontologischen Methode auf die Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt seit der Tertiärzeit in der richtigen Altersbestimmung der Fundstätten. Ganz besonders gilt dies für Norddeutschland, insofern als gerade hier über das Alter vieler posttertiärer Fundstätten noch wenig Einheit des Urteils besteht; und wo eine solche vorhanden ist, kann man sich des Zweifels nicht erwehren, ob sie von Dauer sein wird. Wenn man aber erwägt, daß wir uns in Norddeutschland seit kaum länger als fünfzehn Jahren eingehender mit den pflanzlichen Resten dieser Fundstätten beschäftigt haben und daß den betreffenden Lagerstätten von seiten der Geologen zu meist erst in den allerletzten Jahren ein lebhafteres Interesse gewidmet wird, so wird man sich mit mir der Hoffnung hingeben, daß sich auch hier endlich ein sichererer Kern als bisher für die Pflanzengeschichte herauschälen wird.

Bei meinen phytohistorischen Studien im norddeutschen Tieflande habe ich mich in erster Linie der paläontologischen Methode bedient, die Ergebnisse derselben aber stets an der Hand der pflanzengeographischen zu prüfen und vorsichtig zu erweitern gesucht. Da aber die Ergebnisse der zweiten Methode keineswegs immer eindeutig, oft mehrdeutig sind, so sind trotzdem Fehler keineswegs ausgeschlossen.

Ich bin daher auch nicht sicher, daß selbst die äußeren Umrisse des Bildes, die ich hier nur vorzuführen vermag, in allen Einzelheiten der Wahrheit entsprechen und nicht früher oder später eine Berichtigung erfahren werden. Ich bekenne, daß mich derartige Erwägungen zögern ließen, den gewünschten Bericht zu übernehmen. Wenn ich mich dennoch entschlossen habe, der Aufforderung dazu Folge zu leisten, so geschah es in der Hoffnung, dadurch, daß ich Ihnen dieses Bild, so wie es sich mir zurzeit darstellt, vorführe, und durch die Erörterungen, die ich daran knüpfte, eine Anregung zu weiteren Forschungen zu geben.

Denn das norddeutsche Tiefland bietet wie nur wenige andere Länder durch seine Fülle von fossilienführenden älteren und jüngeren quartären Ablagerungen, insbesondere durch seine zahlreichen und gewaltigen Moorbildungen, eine hervorragende Gelegenheit, nicht nur wichtige Fragen der Entwicklungsgeschichte der Pflanzen- und Tierwelt, sondern auch solche der Geologie der jüngsten Erdperiode zu lösen. Dem Forscher, der geneigt und in der Lage ist, für diese Probleme seine volle wissenschaftliche Kraft einzusetzen, winkt dort ein reiches und dankbares Arbeitsfeld. Bisher konnte erst ein unverhältnismäßig kleines Bruchstück desselben in Angriff genommen werden. Was sich dabei mit Hinblick auf die uns hier beschäftigende Frage ergeben hat, ist in Kürze folgendes.

### 1. Vordiluviales Zeitalter.

Das norddeutsche Tiefland hat während der jüngern geologischen Vergangenheit sehr wechselnde Schicksale erfahren, die wiederholt zu einer völligen Vernichtung des Pflanzenlebens und ebenso oft wiederholten Neueinwanderung desselben geführt haben.

In der ersten Hälfte der Oligozänzeit war unser Gebiet zum größten Teil Land und mit einer subtropischen Vegetation bekleidet. Dann versank es im Meere,

blieb so während der ganzen Miozänzeit und tauchte erst in einem späten Abschnitte der Pliozänzeit wieder aus den Fluten empor.

Innerhalb der Grenzen des Deutschen Reiches sind uns im Tieflande aus dieser frühesten Übergangszeit zwischen Tertiär- und Quartärsystem bislang keine Funde von Pflanzen bekannt geworden. Aber in Holland ist neuerdings von EUGEN DUBOIS eine Fundstätte aus diesem Zeitalter beschrieben worden. Sie liegt bei Tegelen, unweit der Maas, ungefähr in der Mitte der Provinz Limburg. In tonigen Schichten, die sich im Liegenden von fluvioglazialen Kiesen und Sanden der ersten Eiszeit befinden, sind neben den Resten von *Trogontherium Cuvieri*, *Hippopotamus amphibius*, *Rhinozeros etruscus* usw. zahlreiche Pflanzenreste gefunden worden, von denen ich nur *Abies pectinata*, *Juglans tephrodes*, *Staphylaea pinnata*, *Trapa natans*, *Cornus mas* und *Vitis vinifera* erwähnen will <sup>1)</sup>.

Die älteste prädiluviale Fundstelle diesseits der holländischen Grenze dürfte die bei Bremen ca. 99 m unter der Oberfläche, 91 m unter N. N. erbohrte sein. Hier fand sich unter einer etwa 94 m mächtigen diluvialen Aufschüttung eine 4 dm mächtige Torfschicht unmittelbar über dem Miozän. Sie bestand zum größten Teile aus den Resten von *Alnus glutinosa*. Daneben zeigten sich die Reste einer Föhre, einer Birke, eines Farns, einiger Cyperaceen und von *Rubus cf. idaeus* <sup>2)</sup>.

Reicher war die Ausbeute in dem Anschluß der fröhdiluvialen Schichten um Lüneburg <sup>3)</sup>. Es handelt sich dort um ein ehemaliges Hochmoor, dessen Schichten durch gewaltigen Druck, dem es ausgesetzt gewesen sein muß, auf 1,10 m zusammengepreßt waren. Die Oberkante des Sphagnuntorfes war auffallend verwittert, darüber war eine 90 cm starke Sandschicht mit Resten subglazialer und glazialer Pflanzen abgelagert und wiederum mit 6—7 Metern fossilfreier diluvialer Sandschichten überdeckt. Die Oberkante des Torfllözes lag 30 m über dem Meere (N.N.). Das Liegende besteht aus Sanden, die für solche tertiären Alters gehalten werden.

Von den hier gefundenen Pflanzen nenne ich nur die massenhaft vorhandene *Picea omorikoides*, die ich nur für eine an mehr alpine Verhältnisse angepaßte kleinere Form der *Picea omorika* Panč. halte. ferner *Pinus montana* var. *pumilio* und eine Heidelbeere, von der mehrere Blätter so gut erhalten waren, daß ich ihren innern anatomischen Bau zwecks näherer Bestimmung untersuchen konnte. Es zeigte sich, daß sie mit keiner jetzt in Europa lebenden *Vaccinium*-Art übereinstimmt, sondern ostasiatischen und nordamerikanischen Formen nahe steht, aber auch mit keiner der bis jetzt von dort bekannten identifiziert werden kann. Sie wurde als *Vaccinium priscum* bezeichnet.

1) EUG. DUBOIS, Over een equivalent van het Cromer Forest-Bed in Nederland. Versl. v. d. kgl. Akad. v. Wet. te Amsterdam, Afd. Wis. en Naturk. Verg. 24. Sept. 1904, p. 243—251.

2) HÄPKE, Über Tiefbohrungen, insbesondere über die Tiefbohrung auf dem Bremer Schlachthofe. Abh. Naturw. Ver. Bremen 1898, Bd. XIV, p. 392 f. — WEBER, Untersuchung der Moor- und einiger anderer Schichtproben aus dem Bohrloche des Bremer Schlachthofes Ebenda, p. 475. — JORDAN, Die organischen Reste in den Bohrproben von der Tiefbohrung auf dem Schlachthofe. Ebenda 1903, Bd. XVII, p. 523.

3) MÜLLER u. WEBER, Über eine fröhdiluviale und vorglaziale Flora bei Lüneburg. Abh. d. Kgl. preuß. geol. Landesanstalt 1904, Neue Folge, Heft 40.

In der Oberkante des Torfflozes und der sandigen Schicht unmittelbar darüber erschien *Betula nana* in ungeheurer Menge neben den genannten; unmittelbar unter den fossilienfreien Diluvialsanden des Hangenden wurden auch reichlich die Reste kriechender Weidenarten, leider in schlechter Erhaltung, gefunden, wahrscheinlich von *Salix herbacea* und vielleicht auch von *S. lapponum* oder *S. helvetica* herrührend.

Die letzte als prädiluvial und frühglazial angesehene, besser wohl als hochglazial zu bezeichnende Ablagerung, die ich erwähnen möchte, liegt schon jenseits der Grenze des Tieflandes, aber doch dieser sehr nahe, bei Bad Oeynhaus. Unter 8,5 m moränischen Materials lag dort über pliozänen Flußschottern eine dünne Moostorfschicht, ungefähr 67,5 m über dem Meere. Sie bestand überwiegend aus *Hypnum turgescens*. Daneben war ziemlich reichlich *Hypnum revolvens* und mehr untergeordnet *Hypnum stellatum* var. *squarrosus* vorhanden, letzteres eine von Jensen in Grönland lebend beobachtete Form. Außer spärlichen Resten einer oder zweier *Carex*-Arten waren keine Spuren höherer Pflanzen aufzufinden<sup>1)</sup>.

Ist nun das Zeitalter der vier genannten Örtlichkeiten richtig bestimmt, und habe ich sie in der der Wirklichkeit entsprechenden Reihenfolge genannt, so gewähren sie uns in großen Zügen ein deutliches Bild der Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt unseres Gebietes zu Beginn der Quartärzeit. Diese Entwicklung kann im allgemeinen als eine rückschreitende bezeichnet werden. Wir haben zuerst eine reiche, bunte Flora vor uns, die dem kühleren Teile des heutigen Mittelmeergebietes entspricht. Sie weicht allmählich einer düstern arktisch-alpinen und diese geht endlich in eine armselige baum- und strauchlose glaziale Moostundra über.

## 2. Diluviales Zeitalter.

Damit leiten die paläophytologischen Befunde schrittweise zu jenem Ereignis hinüber, das sich nunmehr vollendete, nämlich der Bedeckung Norddeutschlands mit dem nordischen Landeise, das unser ganzes Gebiet lange Zeiträume hindurch zu einer pflanzenleeren Einöde machte.

Die Mehrzahl der norddeutschen Geologen ist gegenwärtig der Ansicht, daß Norddeutschland wiederholt vom Landeise bedeckt gewesen ist, und daß zwischen diesen Eiszeiten wärmere Interglazialzeiten lagen. Wieviel solcher Interglazialzeiten in dem in Rede stehenden Gebiete stattgefunden haben, ob nur eine oder, wie man gewöhnlich annimmt, zwei, will ich hier nicht näher erörtern. Jedenfalls zwingen, wie mir scheint, die paläophytologischen Befunde zu der Annahme, mindestens einer Interglazialzeit mit einer Vegetation mildern Klimas. Auf den Widerspruch, der von einigen Geologen dagegen erhoben wird, möchte ich nachher einige Worte verwenden, nachdem ich Ihnen eine solcher interglazialen Fundstätten in Kürze vorgeführt habe. Ich wähle dazu die von Honerdingen bei Walsrode auf der westlichen Abdachung der Lüneburger Heide.

1) MÜLLER u. WEBER, Über ältere Flußschotter bei Bad Oeynhaus und Alfeld und eine über ihnen abgelagerte Vegetationsschicht. Jahrb. d. Kgl. preuß. Geol. Landesanstalt für 1902, Bd. XXIII, Heft 3, 1903.

Die fossilienführenden Schichten bestehen daselbst aus Sanden. Süßwassermergeln, Lebertorf und anderen Torfarten. Im Liegenden des Nordflügels des Lagers, wo allein die älteste fossilienführende Schicht aufgeschlossen wurde, fand sich ein Sand mit reichlichen Resten der Zwergbirke. Ob in dem tiefsten Teile des Lagers in der Mitte der Mulde, die es ausfüllt, auch eine glaziale Vegetation vorhanden ist, blieb ungewiß, da er nicht zugänglich gemacht werden konnte. Über dem Sande mit der subglazialen Vegetation folgt Süßwasserkalk, in dessen tieferm Teile *Pinus silvestris* vorherrscht, höher hinauf *Picea excelsa*, und in dem mittlern Horizonte neben jenen eine reiche Flora von Laubbäumen, wie *Quercus sessiliflora*, *Fagus silvatica*, *Carpinus betulus*, *Corylus avellana*, *Alnus glutinosa*, *Juglans* sp. (vielleicht *J. tephrodes*), *Ilex aquifolium*, *Tilia platyphyllos*, nach F. KURTZ auch *Platanus* sp.; ferner wurde *Taxus baccata* mehrfach angetroffen. Schließlich gesellte sich dazu *Abies pectinata* und scheint sehr bald die Vorherrschaft erlangt zu haben.

Weiter nach oben verschwinden die genannten Laubbäume, dann *Abies pectinata*, und auch *Picea excelsa* vermindert sich so stark, daß schließlich fast nur noch Birken und Waldföhren übrig bleiben. Über die Veränderungen der Flora, welche der Überdeckung mit glazialen Materiale — 6,5 m fluvioglazialen Sande und 1,2—1,5 m Geschiebesand — unmittelbar vorausgingen, war nichts näheres zu ermitteln, da die mittleren Teile des Lagers nicht zugänglich waren und jetzt durch einen Bahnbau dauernd verdeckt sind.

Welcher Altersstufe des Diluviums die fossilienführenden Schichten dieser Ablagerung angehören, hängt von dem Alter ab, das man dem Geschiebesande im Hangenden beilegt. So lange man glaubte, daß das letzte Landeis in Norddeutschland nur bis zu den Küstengebieten der Ostsee gelangt wäre, lag es nahe, die fraglichen Schichten der ersten Interglazialzeit zuzuzählen. Indessen mehren sich die Anzeichen, daß auch das letzte Landeis die Elbe weit nach Westen überschritten hat; und es ist nicht unwahrscheinlich, daß es vorübergehend sogar bis über die Weser hinaus westwärts vorgedrungen ist. Trifft auch nur das erste zu, so wird man dazu neigen, die Torf- und Mergelschichten von Honerdingen eher der zweiten als der ersten Interglazialzeit einzuordnen. Ob das richtig ist, kann man aber doch nicht durchans sicher behaupten. Denn wir wissen jetzt, daß auch bei uns auf den höheren Teilen des Landes zwischen Elbe und Weser das letzte Landeis mit den Rückständen der früheren Vergletscherungen oft so gründlich aufgeräumt hat, daß nur noch eine dünne diluviale Decke über den tertiären Bildungen liegt. Es wäre nicht ausgeschlossen, daß eine ähnliche Zerstörung die älteren Diluvialschichten im Hangenden bei Honerdingen betroffen hat, so daß die in Rede stehenden Schichten trotz des Anscheins der ersten Interglazialzeit beizurechnen wären. Vielleicht vermag eine an dieser Stelle ausgeführte Tiefbohrung nähere Aufschlüsse hierüber zu erbringen.

Kürzlich hat HOLST, einer der Hauptvertreter der monoglazialistischen Hypothese, die nur eine einzige Eiszeit annimmt, Honerdingen für eine verhältnismäßig

---

1) WEBER, Über die fossile Flora von Honerdingen und das nordwestdeutsche Diluvium. Abh. Naturw. Ver. Bremen 1896, Bd. XIII, p. 413.

junge postglaziale, in die Litorinazeit fallende Bildung erklärt. Sein Hauptargument ist, daß er es als wahrscheinlich betrachtet, unsere gegenwärtigen nordwestdeutschen Moore besäßen am Grunde eine glaziale Vegetation und zeigten in ihrem Aufbau keine erneute glaziale Unterbrechung. Beides ist zuzugeben. Daraus folgt aber meines Erachtens nur, daß auch Nordwestdeutschland, wenigstens bis zum Dümmersee während der letzten Eiszeit mit glaziale Materiale überschüttet worden ist, sei es durch die Schmelzwässer dieser Vereisung oder dadurch, daß das letzte Landeis selber über den größeren Teil dieses Abschnitts des Tieflandes fortgeschritten ist. Man kann aber nicht daraus schließen, daß die in Betracht kommenden Schichten von Honerdingen der Litorinazeit angehören müßten.

Ähnlich wie in dieser Fundstätte zeigt sich die Vegetation der Interglazialzeiten an anderen Stellen in Norddeutschland zusammengesetzt. Von der Edeltanne fanden sich aber bisher nur in der von Ober-Ohe auf der Ostabdachung der Lüneburger Heide die Spuren. Fichtenwälder bestanden damals überall im Tieflande, weit über das gegenwärtige spontane Vorkommen der *Picea excelsa* hinaus. *Ilex aquifolium* war in einer der Interglazialzeiten viel weiter nach Osten verbreitet als jetzt. Bemerkenswert ist, daß sich an mehreren dieser Orte *Brasenia purpurea* fand, eine schon in der Tertiärzeit in Europa verbreitet gewesene Nymphaeacee, die jetzt bekanntlich diesem Weltteile fehlt, aber in Afrika, Asien, Australien und Nordamerika in wenigen und beschränkten Gebieten lebt. *Dulichium spathaceum*, eine nordamerikanische Cyperacee, die N. HARTZ in mehreren interglazialen Ablagerungen des südlichen Jütlands entdeckt hat<sup>1)</sup>, ist nach einer Mitteilung, die er mir freundlichst zukommen ließ, kürzlich auch in dem Interglazialmoore vom Kuhgrund bei Lauenburg an der Elbe festgestellt worden. Bei Lütjen-Bornholt in Holstein wurde das reichliche Vorkommen von *Betula nana* auch in der obersten Lage des interglazialen Torflagers beobachtet. Wo in allen diesen Fundstätten eine entsprechende Untersuchung ausgeführt werden konnte, hat sich ein ähnliches Auftreten und Verschwinden der einzelnen Baumarten wie das von Honerdingen erwähnte feststellen lassen.

Die beträchtliche Mächtigkeit, in der uns mehrere interglaziale Ablagerungen erhalten geblieben sind — die meisten sind teilweise wieder zerstört worden — weist m. E. darauf hin, daß sie mehrere Jahrtausende zu ihrer Entstehung gebraucht haben.

Die hier als interglazial bezeichnete Vegetation muß nun der Monoglazialismus, der keine Interglazialzeiten anerkennt, anders zu erklären suchen. Am meisten macht sich das Bestreben geltend, die Lagerstätten, die im Hangenden und Liegenden von primären Schichten moränischen oder fluvio-glazialen Materials eingeschlossen sind, selber als glazial aufzufassen, d. h. sie sollen nach dieser Auffassung zu derselben Zeit entstanden sein, als einerseits der gesamte Norden Europas einschließlich des Nord- und Ostseegebiets und andererseits das ganze Alpengebiet je mit einem

1) N. O. HOLST, Kvartär-Studier i Danmark och norra Tyskland. Geol. Fören. Förhandl., No. 229, Hef 5, p. 433. Stockholm 1905.

2) N. HARTZ, *Dulichium spathaceum* Pers., en nordamerikansk Cyperacé, i dansk interglaciale Moser. Meddel. fra Dansk geol. Foren., Bd. 10. Kopenhagen 1904. — Derselbe in ENGLERS Bot. Jahrb. 1903, Bd. XXXVI, p. 78.

mächtigen Eisschilde bedeckt war. GEINITZ<sup>1)</sup> stellt sich die Sache so vor, daß zwar das Landeis mit einem Saume arktischer Pflanzen umgeben war, daß aber in einigem Abstände vom Eisrande die eben geschilderte Vegetation lebte und ab und an durch Schwankungen des Eisrandes mit moränischem Materiale verschüttet wurde. Dabei wird auf das Verhalten der gegenwärtigen Gletscher verwiesen, die zuweilen bis in die Baumregion vorstoßen, insbesondere auf die Verhältnisse des Malaspina-Gletschers am Mt. Elias in Alaska.

Es ist zuzugeben, daß die dichten Urwälder von *Picea sitchensis*, die sich auf der Moränendecke des Eises am untern Ende dieses gewaltigen Gletschers in weiter Ausdehnung angesiedelt haben, beim ersten, flüchtigen Anblick etwas Bestechendes haben und einem den Gedanken nahelegen können, daß ähnliche Verhältnisse auch am Rande des europäischen Landeises zur Diluvialzeit geherrscht haben mögen. Aber bereits NATHORST hat vor 14 Jahren nachdrücklich darauf hingewiesen, daß die Bedingungen, unter denen alle diese Gletscher bestehen, in keiner Weise mit denen des Landeises der Diluvialzeit in Europa verglichen werden können<sup>2)</sup>. Was insbesondere den Malaspina-Gletscher anlangt mit den Wäldern von *Picea sitchensis*, *Tsuga Mertensiana* und ihrer Gefolgschaft auf seinem angeblich totem Saume, so liegt er an der Südküste des Landes, die gegen die raue Nordluft durch das Eliagebirge geschützt ist, während die Küste selbst von der warmen pacifischen Drift bespült wird und unter dem vorherrschenden Einflusse feuchter Seewinde steht. Mit seinen überaus hohen Niederschlägen, kühlen Sommern, milden und schneereichen Wintern bietet dieses ganze Küstenland in klimatischer Hinsicht die größte Ähnlichkeit mit der heutigen Westküste Norwegens dar<sup>3)</sup>. Der Nachweis, daß ähnliche Verhältnisse auf irgend einer Stufe der Eiszeit in Mitteleuropa geherrscht haben, ist nirgends erbracht worden.

Daß der abkühlende Einfluß dieser verhältnismäßig kleinen Gletscher — der Malaspina-Gletscher dürfte höchstens einige 100 qkm bedecken — auf ihre Umgebung nur gering ist, lehren die Tatsachen. Ob aber ein so gewaltiges Eisfeld wie das skandinavische einen ebenso geringen oder nur wenig größeren abkühlenden Einfluß auf die Umgebung geäußert hat, ist aus physikalischen Gründen allermindestens sehr zweifelhaft. HOLST steht auch nicht an, die Vereisung der Alpen, des Kaukasus und der Pyrenäen als dadurch hervorgerufen zu betrachten, daß das große nördliche Landeis bis dahin seinen abkühlenden Einfluß erstreckte<sup>4)</sup>. Ja, WOLFF, ein anderer Vertreter des Monoglazialismus, hält es nicht für ausgeschlossen, daß die Gletscherspuren am

1) EUG. GEINITZ, Die Einheitlichkeit der quartären Eiszeit. Neues Jahrbuch für Mineralogie etc. 1902, Bd. XVI, p. 1—98, Beil. — Derselbe, Wesen und Ursache der Eiszeit. Archiv d. Ver. d. Freunde d. Naturgesch. in Mecklenburg 1905, 59. Jahrg.

2) NATHORST, Bemerkungen über Prof. O. DRUDES Aufsatz: Betrachtungen über die hypothetischen vegetationslosen Einöden im temperierten Klima der nördlichen Hemisphäre zur Eiszeit. ENGLERS Bot. Jahrb. 1891, Bd. XIII, p. 53.

3) F. KURTZ, Die Flora des Chilkatgebietes etc. ENGLERS Bot. Jahrb. 1895, Bd. XIX, p. 329.

4) N. O. HOLST, The Glacial Period and Oscillation of the Land. Geolog. Magazine, n. s., Decade IV, Vol. VIII, p. 215.

Kilimandscharo und auf Neuseeland auf die gleiche Ursache zurückzuführen seien<sup>1)</sup>. Wenn sich der abkühlende Einfluß des nordischen Landeises wirklich so weit erstreckt hat, wie sollte er nicht in viel stärkerem Maße in Mitteleuropa zur Geltung gekommen sein? Oder soll man etwa annehmen, daß ohne sein Vorhandensein dort um diese Zeit noch tropische oder subtropische Verhältnisse geherrscht hätten?

Es ist nicht zu zweifeln, daß sich über dem nordischen Eisfelde wenigstens im Sommer ein ausgedehntes Gebiet mit hohem Luftdruck ausbilden mußte, das über Mitteleuropa trockene, antizyklonale Ost- und Nordostwinde zur Folge hatte. Zugleich mußte sich infolge der Abkühlung, die das Landeis und seine Schmelzwässer auf den nördlichen Teil des Atlantischen Ozeans ausübten, das barometrische Minimum, das jetzt im Winter bei Island liegt, beträchtlich weiter südwärts verschieben und auch während dieser Jahreszeit vorherrschend ausdörrende Südostwinde über Europa hervorrufen<sup>2)</sup>.

Dementsprechend ergibt sich als Folgeerscheinung des Landeises für die nicht-vereisten Teile West- und Mitteleuropas ein trockenes Klima mit überwiegend heiterm Himmel. Seine Winter müssen sehr kalt gewesen sein. Im Frühjahr werden sich unter dem auflockerndem Einfluß der Insolation in diesem Gebiete vorübergehend barometrische Minima entwickelt haben, die diese Jahreszeit verhältnismäßig niederschlagsreich machten. Nachtfröste kamen vermutlich bis weit in den Sommer hinein vor. Mit der steigenden Temperatur verminderte sich die relative Luftfeuchtigkeit, zugleich wuchsen die barometrischen Gradienten in der Richtung nach dem Landeis, und heftige Staubstürme, die Ursache der mitteleuropäischen Lößablagerungen, waren die Folge<sup>3)</sup>.

Alles das sind die Kennzeichen des Steppenklimas. Und dieser Abschnitt der Diluvialzeit ist es, wo wir in Mittel- und Westeuropa die von NEHRING so überzeugend nachgewiesenen Steppen zu suchen haben: auf dem Höhepunkte der Eiszeit glaziale (arktische) oder Tundren mit Lemmingen und Eisfüchsen; beim Rückzuge des Eises die jenen nachfolgende subarktische Steppe mit Pferdespringern, Zieseln, Bobak, Pfeifhasen, Saiga usw.

Aber nach alledem, was wir über die klimatischen Anforderungen von *Ilex aquifolium*, *Fagus silvatica*, *Tilia patyphyllos* usw. wissen, ist es ausgeschlossen, daß diese Pflanzen sich unter einem solchen Klima anzusiedeln und spontan auszubreiten vermochten.

Dagegen ist die Möglichkeit zuzugeben, daß Föhren- und Fichtenwälder auch unter solchen Verhältnissen, selbst in nächster Nähe des Eisrandes bestanden haben.

1) W. WOLFF, Zur Kritik der Interglazialhypothese. Naturw. Wochenschr. 1903, Neue Folge, Bd. II (p. 7 des Sonderabdruckes).

2) A. G. NATHORST, Die Entdeckung einer fossilen Glazialflora am äußersten Rande des nordischen Diluviums. Öfversigt af Kgl. Vetensk.-Akad. Förhändl. 1894, No. 10, p. 542.

WEBER, Zur Kritik interglazialer Pflanzenablagerungen. Abh. Naturw. Ver. Bremen 1896, Bd. XII, p. 483.

M. VAHL, De kvartäre Stepper i Mellemevropa. Geograf. Tidsskr., V—VI, Hef. p. 173—183. Kopenhagen 1902.

3) M. VAHL a. a. O. p. 179.

Wissen wir doch, daß beide Baumarten noch heute im äußersten Norden Europas bis zur Baumgrenze gehen. Die Frage ist nur, ob es wirklich der Fall gewesen ist.

Darüber können pflanzengeographische und biologische Erwägungen nichts entscheiden, sondern einzig und allein die Pflanzenreste aus den Ablagerungen, die zweifellos am Rande des Landeises und aus dessen Absätzen entstanden sind <sup>1)</sup>.

Solche sind nun durch die Bemühungen NATHORSTS und zufolge seiner Anregung auch durch die anderer Forscher in beträchtlicher Zahl aus Skandinavien, Dänemark, Rußland, Deutschland, der Schweiz, England usw. bekannt geworden. Sie sind durch das Vorkommen von *Dryas octopetala* und gewöhnlich auch von *Salix polaris* gekennzeichnet. Es werden aber in keinem Falle aus dem eigentlichen Dryashorizonte Mitteleuropas Reste der Föhre oder der Fichte erwähnt. Ich selber habe in den letzten Jahren mehrfach Gelegenheit gehabt, Material der Dryasschichten Norddeutschlands eingehender und gerade mit Rücksicht auf diese Frage zu untersuchen; es ist mir nicht ein einziges Mal gelungen, in ihnen auch nur das Vorkommen von Pollenkörnern der Föhre oder der Fichte, geschweige denn der Eiche, der Erle oder der Linde <sup>2)</sup> festzustellen <sup>3)</sup>. Man kann demnach mit Sicherheit behaupten, daß selbst in einem Abstände von vielen Kilometern keine ausgedehnten Wälder anemophiler Bäume zur Zeit der Ablagerung der Dryastone bei uns vorkamen.

Es ergibt sich mithin als zweifellos, daß Verhältnisse, die mit denen am Malaspinagletscher in Alaska beobachteten auch nur eine ganz entfernte Ähnlichkeit hätten, bei uns am Rande des Landeises nicht geherrscht haben und daß die ganze Argumentation, die sich auf dieser oder einer analogen Voraussetzung aufbaut, jeder Stütze entbehrt. Vielmehr ist im allgemeinen NATHORST beizupflichten, der mit der Entdeckung einer fossilen, hochnordischen Flora bei Deuben in Sachsen <sup>4)</sup>, in der Seehöhe von etwa 220 m, auf eine sehr starke Depression der Baumgrenze und eine entsprechend starke Temperatureniedrigung in den eisfrei gebliebenen Teilen Mitteleuropas während des Höhepunktes der Vereisung schließt. Es ist meines Erachtens eine physikalische Unmöglichkeit, daß in einer verhältnismäßig schmalen Randzone des Landeises ein Klima, ähnlich wie jetzt auf Spitzbergen geherrscht habe, während einige Kilometer davon ein Klima bestanden haben soll, das mindestens ebenso milde gewesen ist, wie das gegenwärtig in diesem Gebiet herrschende, zeitweilig sogar noch milder.

Hier ist der Ort noch eines anderen Umstandes zu gedenken, der gegen die monoglazialistische Auffassung, wie mir scheint, spricht. Ich meine das Auftreten von

1) NATHORST, ENGLERS Bot. Jahrb. 1891, Bd. XIII, p. 59.

2) Die Linde ist zwar nicht windblütig, allein ihre abfallenden Staubblätter, denen gewöhnlich noch reichlich Pollen anhaften, werden vom Winde weit fortgeführt und finden sich nicht selten einige hundert Meter von dem Standorte der Bäume.

3) Auch NEUWEILER vermochte in dem Dryastone von Krutzelried keinen Pollen von Waldbäumen festzustellen. (Beiträge z. Kenntn. schweizerischer Torfmoore. Vierteljahrsschr. d. nat. Ges. Zürich, Bd. XLVI, Jahrg. 1901.)

Auch in der glazialen Moosschicht von Oeynhaus (vgl. p. 96) waren keine Pollen von Bäumen oder Sträuchern anzufinden.

4) Öfvers. af Kgl. Vetensk.-Akad. Förh. 1894, No. 10.

*Picea omorika* var. und *Pinus montana* an einem so weit nach Norden vorgeschobenen Standorte wie Lüneburg zu Beginn der Diluvialzeit. Hätte nämlich nur eine Eiszeit stattgefunden, so wäre es kaum zu erklären, warum das Krummholz jetzt nicht auf dem Oberharze wächst, warum es nicht wie andere alpine Pflanzen samt der Omorikafichte dem endlich zurückweichenden Landeise nach Skandinaviens Hochlanden gefolgt ist und nicht samt dieser einen Bestandteil der jetzt dort lebenden Pflanzenwelt bildet.

Dagegen ist es vom Standpunkte des Polyglazialismus wohl verständlich, daß, nachdem sich zur Zeit der stärksten Ausbreitung des Landeises während der ersten Glazialperiode in dem Gebiete zwischen dem nordischen und dem alpinen Eisfelde eine Mischung der arktischen und der alpinen Flora vollzogen hatte, sich in der nächsten Interglazialzeit Skandinaviens Hochgebirge mit Wäldern von Omorikafichten und Bergföhren unkränzten und daß sich während der letzten Eiszeit die Verhältnisse für das Gedeihen beider Holzarten, wie mancher anderer Alpenpflanzen, die wir in Skandinavien jetzt vermissen, in Norddeutschland so ungünstig gestalteten, daß sie sich dort nicht wieder anzusiedeln vermochten, sondern bei der Rückwanderung aus dem Norden ohne Zuzug aus dem Süden zugrunde gingen.

Zu beachten ist dabei, daß das Auftreten der Omorikafichte bei Lüneburg nicht vereinzelt dasteht. Sie ist auch bei Aue im Erzgebirge in einer ebenfalls für prädiluvial gehaltenen Ablagerung festgestellt worden<sup>1)</sup>.

### 3. Nachdiluviales Zeitalter.

Ich wende mich nunmehr den Vorgängen zu, die seit dem Rückzuge des letzten Landeises in der Flora des Norddeutschen Tieflandes stattgefunden haben.

Sie wickelten sich im allgemeinen in ähnlicher Weise wie in Schweden und in Dänemark ab, so daß wir auch hier die einzelnen Zeitabschnitte wie dort nach den charakteristischsten, nacheinander einwandernden Pflanzenarten als die Dryas-, die Birken-, die Föhren-, die Eichen- und die Buchenzeit benennen können.

Wir erinnern uns dabei der Beobachtung über das nacheinander erfolgende Einwandern und Zurücktreten der Baumarten in den Interglazialzeiten. In der Tat liegt hier eine Wiederholung des ersten Teils dieser Erscheinung vor und läßt trotz einzelner nicht unerheblicher Abweichungen auf gleiche oder ähnliche Ursachen schließen. Wenn es auch wahrscheinlich ist, daß unter diesen dem Gang der Temperatur in den betreffenden Abschnitten der Quartärzeit eine Rolle zukommt, besonders bei dem succedaneen Verschwinden der Bäume in den Schlußabschnitten der Interglazialzeiten, so würde doch die Beobachtung NEUWEILERS<sup>2)</sup>, daß die in Rede stehende Zuwanderungserscheinung sich in der Postdiluvialzeit der Schweiz nicht deutlich erkennen lasse, wofern sie sich in ihrem ganzen Umfange bestätigen sollte, darauf hinweisen, daß noch andere Faktoren bei ihrem Zustandekommen mitgewirkt haben.

1) WEBER, Über eine omorikaartige Fichte aus einer dem ältern Quartär Sachsens angehörenden Moorbildung. ENGLERS Bot. Jahrb. 1898, Bd. XXIV.

2) E. NEUWEILER, Beiträge zur Kenntnis schweizerischer Torfmoore. Vierteljahrsschr. d. nat. Gesellsch. Zürich 1901, 46. Jahrg.

Als den bedeutsamsten derselben betrachte ich das weite Zurückdrängen zumal der Eiche, der Fichte, der Buche während der letzten Eiszeit nach dem nördlichen Mediterrangebiet. Es ist klar, daß diese Bäume von dort aus rasch das vom Eise frei werdende Alpengebiet wieder besiedeln konnten, sobald es ihnen die Wärmezunahme gestattete, daß aber die rascher wandernden oder vielleicht minder weit zurückgedrängten, wie die Eiche, vor den anderen, zumal der Buche, einen um so größeren Vorsprung gewinnen mußten, je weiter ihr Weg sie nach Norden führte.

Man wird leicht einsehen, daß es dem Monoglazialismus, nach dem ja alle diese Bäume während der Eiszeit in dem Gebiete zwischen dem alpinen und dem norddeutschen Landeise zusammenlebten, bei dem gegenwärtigen Stande unserer Kenntnis nur mit Hilfe gewagter Hypothesen oder Interpretationen gelingen wird, sich mit dieser Erscheinung abzufinden, deren Erklärung dem Polyglazialismus keine Schwierigkeit bereitet.

Im einzelnen ist folgendes über die aufeinander folgenden Abschnitte der Postdiluvialzeit in Norddeutschland zu bemerken.

Was die Dryaszeit anlangt, die nach dem vorhin Dargelegten der Tundrazzeit entspricht, so darf man nicht erwarten, daß die klimatischen Verhältnisse während ihrer bei uns durchaus denen entsprachen, die heute im hohen Norden herrschen. Das verbietet schon die niedrigere geographische Breite mit ihrer abweichenden Tageslänge und den stärkeren Licht- und Wärmewirkungen der Sonnenstrahlen. In der Tat läßt sich erkennen, daß die Flora jener Zeit bei uns keineswegs mit der des hohen Nordens z. B. Spitzbergens übereinstimmt.

G. ANDERSSON hat nämlich darauf aufmerksam gemacht, daß die Wasserpflanzen, welche in den Dryasablagerungen stets angetroffen werden — bei uns treten als solche z. B. *Potamogeton natans*, *P. alpinus*, *P. compressus*, *Myriophyllum spicatum*, *Chara* etc. auf — gar nicht im hocharktischen Gebiete leben<sup>1)</sup>. Ihr Vorhandensein in den Ablagerungen der Eiszeit bei uns ist zweifellos auf den genannten Grund zurückzuführen. Mit Recht beanstandet es daher ANDERSSON, die Vegetation des Dryashorizontes als hocharktisch zu bezeichnen; man wird dafür besser den Ausdruck glazial (frühglazial, hochglazial, spätglazial) gebrauchen.

Die reine Birkenzeit scheint im norddeutschen Tieflande nicht so ausgeprägt gewesen zu sein, wie in Dänemark und auf der skandinavischen Halbinsel. Vielmehr scheint sich die Waldföhre (*Pinus silvestris*) sehr frühzeitig eingestellt zu haben. Die Möglichkeit ist daher zuzugeben, daß diese Baumart während des Höhepunktes der letzten Eiszeit sich samt der Weißbirke in den mittleren Teilen Deutschlands hier und da reichlich erhalten hatte.

Ebenso scheint nach meinen bisherigen Wahrnehmungen bei uns die reine Föhrenzeit nicht jene lange Dauer wie in Skandinavien gehabt zu haben und die Eiche entsprechend früher erschienen zu sein<sup>2)</sup>. Während dieser Zeit ist die kleinblättrige Linde (*Tilia parvifolia*) bei uns eingewandert.

1) G. ANDERSSON, Das nacheiszeitliche Klima von Schweden und seine Beziehungen zur Florenentwicklung. S. Bericht der Züricher botan. Gesellschaft. Heft XIII d. Berichte d. Schweiz. bot. Gesellschaft. Bern 1903.

2) WEBER, Über die Vegetation und Entstehung des Hochmoores von Augstmal. 1902, p. 241.

Die durch die Herrschaft der Stieleiche (*Quercus pedunculata*) gekennzeichnete Periode umfaßt dagegen, soweit meine bisherigen Untersuchungen erkennen lassen, den größten Raum des postdiluvialen Zeitalters in unserm Lande. Während dieser Zeit ging das große süße Gewässer, das die Ostsee während des größten Teils derselben darstellte — der Ancylussee — wieder in ein salziges Gewässer, das Litorinameer, über. Ob die Schwarzerle (*Alnus glutinosa*), wie es vorläufig scheint, erst während der frühen Eichenzeit im östlichen Holstein einwanderte, müssen weitere Untersuchungen noch klarlegen. Hasel und Wildapfel waren daselbst zur Zeit des Höhepunktes der Periode vorhanden. Die Fichte (*Picea excelsa*) wanderte um dieselbe Zeit in den südlichen Teil der Lüneburger Heide ein. In der letzten Hälfte der Eichenperiode lebten die Frühneolithiker an der untern Trave<sup>1)</sup> und am Ufer der Süßwasserseen, die damals die jetzige Kieler Fördrde erfüllten. Sie mußten ihre Wohnstätten infolge des Sinkens des Bodens und der dadurch bewirkten Überflutung verlassen<sup>2)</sup>. Diese Senkung betraf das ganze südliche Ostseebecken und begleitete den Übergang von dem Ancylussee in das Litorinameer.

Das Klima war während des größten Teils der Eichenzeit im norddeutschen Tieflande milde und feucht. Ausgedehnte Sphagneta bildeten sich aus und verursachten die Entstehung großer Hochmoore. Am Ende der Eichenperiode wurde das Klima trockener, die Sphagneta verkümmerten infolgedessen oder gingen zugrunde, und die Hochmoore bedeckten sich statt ihrer mit Wollgräsern und Strauchheiden, stellenweise mit kümmerlichen Nadel- und Birkenwäldern oder mit Waldgebüsch.

Erst nach dem Schlusse dieses trockenen Zeitalters ist die Buche eingewandert, kurz vor der Zeit, als das Litorinameer seinen höchsten Stand und größten Salzgehalt erreicht hatte, der größer war als der gegenwärtige Salzgehalt der Ostsee. Das Klima wurde wieder niederschlagsreich. Von neuem entstanden weitausgedehnte Sphagneta, teils an denselben Orten wie zur Eichenzeit, teils an anderen, und lagerten mächtige Hochmoore ab. Ob erst in dieser Zeit die meisten Vertreter der atlantischen Assoziation, die unsere gegenwärtige Flora enthält, eingewandert sind, ist zweifelhaft. Sicher ist *Erica tetralix* schon während des feuchten Abschnitts der Eichenzeit in Ostfriesland und südlich davon häufig gewesen. Ebensowenig sind wir darüber unterrichtet, ob in unserm Gebiete wie in Schweden während dieses Zeitalters die Jahrestemperatur eine Zeitlang einen höhern Grad angenommen hatte als in der Gegenwart<sup>3)</sup>.

Während des ersten Abschnittes der Buchenzeit wohnen Weizen und Gerste bauende Spätneolithiker an den Küsten des östlichen Holsteins und hinterlassen als Reste ihrer Mahlzeiten Abfallhaufen mit den Schalen der Auster, die jetzt nicht mehr in diesem Teile der Ostsee wegen seines zu geringen Salzgehaltes zu leben vermag.

1) FRIEDRICH u. HEIDEN, Die Lübeckischen Litorinabildungen. Mitt. d. geograph. Gesellschaft u. d. Naturh. Museums in Lübeck 1905, Heft 20, p. 42.

2) WEBER, Über Litorina- und Prälorinabildungen der Kieler Fördrde. ENGLERS Bot. Jahrb. 1904, Bd. XXXV.

3) Ebensowenig ist es bekannt, ob diese Wärmeperiode in der Buchenzeit zu suchen ist, wie hier angenommen wird, oder ob sie nicht vielmehr mit der Trockenperiode gegen Ende der Eichenzeit zusammenfällt.

Weite Strecken der deutschen Ost- und Nordseeküste versinken während der Ausbildung der Litorinasee unter den Fluten des Meeres und heben sich auch in der folgenden Zeit nicht oder nur unbedeutend wieder über ihnen empor, während in der Folge eine Hebung das südliche Skandinavien und die dänischen Inseln ergreift, die Ostsee wieder stärker vom Ozean scheidet und die Verminderung ihres Salzgehaltes veranlaßt.

Die Waldföhre zieht sich währenddes in einem gewissen Abstände von den Küsten der Nordsee zurück, eine Erscheinung, die noch nicht genügend aufgeklärt ist<sup>1)</sup>. Im weitem Verlauf der Buchenzeit greift der Mensch mit seiner zunehmenden Kultur immer stärker in die natürlichen Vegetationsverhältnisse ein. Mit dem Garten- und Ackerbau und mit dem zunehmenden Verkehr wandern zahlreiche neue Elemente unserer Flora ein, andere erlangen gegen früher eine gewaltige Ausdehnung. Die Wälder lichten sich mehr und mehr<sup>2)</sup>. Die Calluna-Heiden breiten sich im nord-westlichen Deutschland aus, weithin das alte Waldgelände in Besitz nehmend. Auf den Niedermooren werden nach der Beseitigung der natürlichen moorbildenden Pflanzenvereine und der Entwässerung Niederseggen- und Graswiesen erzeugt. Zuletzt wird auch dem Wachstum der Sphagneten auf den Hochmooren durch Torfgräberei und planmäßige Entwässerung ein Ende bereitet, und selbst die Heiden und Seggenwiesen müssen den Anforderungen weichen, die die Zunahme der Bevölkerungsdichte an den Ertrag des Bodens stellt. Wohnplätze mit weiten Garten- und Parkanlagen, Fabriken, Ackerfelder, Kunstwiesen, Viehweiden, Kunstforsten, Fischteiche, Kanäle und die Wasserbecken der Talsperren beschränken das Gebiet der ursprünglichen Vegetation mehr und mehr, überliefern einzelne Elemente wie ganze Gruppen derselben der dauernden Vernichtung, nötigen vielfach den Rest der Flora zu neuen Gruppierungen und verändern dadurch die Physiognomie unseres Landes in zunehmendem Maße.

1) Man vergleiche die Karte der ursprünglichen Verbreitung der Waldföhre in Deutschland für das gegenwärtige Zeitalter bei DENGLER: Die Horizontalverbreitung der Kiefer (*Pinus silvestris* L.). Neudamm 1904.

DENGLER neigt dazu, für die oben erwähnte Erscheinung die starken und häufigen Seewinde verantwortlich zu machen, was mir indessen aus Gründen, deren Erörterung hier zu weit führen würde, nicht hinreichend feststeht.

2) Wenn GRADMANN (Pflanzenleben der Schwäbischen Alb. 1900, Bd. I) meint, daß sich unter dem Einflusse der menschlichen Kultur weite Gebiete Mitteleuropas seit der Steppenzeit — ich möchte lieber sagen: seit dem Schlusse der Diluvialzeit — beständig waldfrei erhalten hätten, so ist trotz einigem Zweifel an der Richtigkeit dieser Ansicht doch ihre Möglichkeit für einzelne Teile des norddeutschen Tieflandes zuzugeben. Aber irgend ein Beweis fehlt bislang. Es scheint vielmehr, daß an den meisten Stellen unseres Landes in dem Auftreten und Verschwinden, dem Sich-ausbreiten und Wiederzurückgehen der Wälder ein wiederholter Wechsel stattgefunden hat, der mit den Bewegungen der Völker, ihren Siedelungs- und Agrarverhältnissen, ihren wechselnden politischen Schicksalen, ihrer wechselnden wirtschaftlichen Lage im engsten Zusammenhange stand. Bis in die Gegenwart wird durch solche Umstände und ihre sekundären Folgen im nordwestdeutschen Tieflande das gegenseitige Verhältnis von Wald und Heide hauptsächlich bestimmt, nicht durch das unaufhaltsame Walten von außermenschlichen Naturkräften, wie GRAEBNER (Die Heide Norddeutschlands. 1901) meint. Und ein gleiches gilt überhaupt von dem Flächenverhältnis zwischen den natürlichen und den Kunstformationen.

Noch sind in ihm die alten, autochthonen Pflanzenvereine vorhanden, wenn auch ihre Areale durch menschlichen Einfluß verändert und verschoben, wenn auch viele nur als zerstreute, immer kleiner und seltener werdende Inseln zwischen den Kulturformationen. Ob die neuerlichen Bestrebungen, durch Gründung von Naturschutzbezirken hier und da einen Rest des ursprünglichen Bildes dauernd festzuhalten, im norddeutschen Tieflande von Erfolg gekrönt sein werden, bleibt abzuwarten<sup>1)</sup>.

Es erscheint mir nicht unangemessen, diese Skizze der Entwicklungsgeschichte unserer Flora durch die Besprechung der Einwanderung der pontischen und boreal-alpinen Elemente derselben zu vervollständigen und zwar etwas ausführlicher, da gerade diese Frage wiederholt Phytohistoriker beschäftigt hat.

Was zunächst die Steppenpflanzen anlangt, so liegt es nahe, ihre Einwanderung mit der Trockenperiode in Beziehung zu setzen, die gegen das Ende der Eichenperiode bei uns stattgefunden hat.

Hier ist indes zu bemerken, daß nach meinen Befunden jene Trockenperiode nicht so ausgeprägt gewesen sein kann, um einen Steppencharakter des Landes zu bedingen. Immerhin hat sie wahrscheinlich eine größere Zahl trockener Standorte erzeugt und es ist daher möglich, daß damals die Vertreter der pontischen Assoziation eingewandert sind. In diesem Falle darf man sie natürlich nicht als Steppenrelikte bezeichnen, wie gewöhnlich geschieht.

Nun steht es zwar fest, daß wenigstens der südliche Teil des norddeutschen Tieflandes in einem ältern Abschnitte der Quartärzeit einen entschiedenen Steppencharakter getragen hat, und man hat nicht verfehlt, die betreffenden Pflanzen als Relikte gerade jener Zeit zu betrachten.

Aber seitdem wir wissen, daß sich zwischen diese Zeit, die nach meiner vorhin dargelegten Überzeugung in den Schlußabschnitt der letzten Eiszeit fällt, und die Gegenwart zwei niederschlagsreiche Perioden einschieben, die höchst wahrscheinlich eine stärkere Ausbreitung des Waldwuchses begünstigten, hat jene Ansicht stark an Wahrscheinlichkeit eingebüßt. Träfe sie zu, so müßte überdies die heutige Verbreitung der pontischen Pflanzen bei uns auf eine Einwanderung aus Süden deuten, während bereits LOEW bemerkt hat<sup>2)</sup>, daß diese vielmehr der Hauptsache nach auf eine Einwanderung aus Osten hinweist. Ich für mein Teil halte es nicht für ausgeschlossen, daß manche Kolonien der pontischen Assoziation erst in der Zeit nach der Beseitigung der Wälder durch die Kultur entstanden sind. Die Gelegenheit zu ihrer Einschleppung ist ja z. B. durch die von Zeit zu Zeit wiederkehrenden Massenvorstöße der Steppenhühner in unser Gebiet sowie durch den menschlichen Verkehr in Krieg und Frieden gegeben. Ihre Erhaltung an den mir bekannten Standorten des Tieflandes ist m. E. lediglich dem Umstande zuzuschreiben, daß geschlossener, unterholzreicher Waldwuchs durch menschlichen Einfluß ferngehalten wird. Doch will ich nicht bestreiten, daß bei ungebändigtem Wirken der Ströme auch unter natürlichen Verhältnissen auf neuen

1) WEBER, Über die Erhaltung von Mooren und Heiden im Naturzustande etc. Abh. Naturw. Ver. Bremen 1901, Bd. XV.

2) E. LOEW, Über Perioden und Wege ehemaliger Pflanzenwanderungen im norddeutschen Tieflande. *Linnaea* 1878 u. 1879, Neue Folge, Bd. VIII.

Uferabstürzen vorübergehend Standorte für manche von ihnen immer wieder entstehen würden.

Entschiedener vermag ich mich über den Charakter der Vertreter der boreal-alpinen Assoziation Norddeutschlands zu äußern, die nach der herrschenden Auffassung ebenfalls als Relikte und zwar als solche der Glazialperiode oder Tundrenperiode gelten, trotz der Bedenken, die von verschiedenen Seiten<sup>1)</sup> dagegen geäußert sind.

Nämlich alle diejenigen dieser Pflanzen, die gegenwärtig auf Niedermooren vorkommen, wachsen auf einem Boden, der ganz unzweifelhaft ursprünglich mit Erlenbruchwald, mit dichten Röhrichtern oder ebensolchen Hochseggenbeständen besetzt war. Vereinen, in denen sie nicht zu gedeihen vermögen. Erst die Kultur hat durch Beseitigung der ursprünglichen Vegetation und zum Teil durch Entwässerung des Geländes zumeist die Bedingungen geschaffen, unter denen sie sich anzusiedeln vermochten.

Ebensowenig wuchsen diejenigen Arten der boreal-alpinen Assoziation, die wir in den Sphagneten auf unseren Hochmooren antreffen, beständig seit der Eiszeit an den Orten, wo sie sich heute finden. Denn die überwiegende Mehrzahl der Hochmoore unseres Gebietes hat sich über Bruchwaldtorf oder Schilftorf und limnischen Torfarten gebildet d. h. es gab eine Zeit, wo auch hier das Gelände Pflanzenvereine bedeckten, welche es den in Rede stehenden Arten unmöglich machten, auf ihm zu wachsen. Mir ist bislang kein einziges Hochmoor im norddeutschen Tieflande bekannt geworden, dessen Sphagnumtorfschicht, d. h. die Schicht, welche das Sphagnetum im Laufe langer Zeiträume aus seinen Resten unter sich anhäufte, bis in die Glazialzeit hinabreicht. Vielmehr zeigte sich da, wo es gelang ein Hochmoor der baltischen Endmoränenlandschaft zu untersuchen, in dessen Liegendem sich die Vegetation der Dryaszeit fand, daß zwischen diesem Horizonte und dem Sphagnumtorf im Hangenden, wo von neuem Vertreter der boreal-alpinen Assoziation ihre Reste hinterlassen haben, eine weite Lücke klafft, die durch mächtige Rückstände von limnetischen Pflanzenvereinen, von Röhrichtern und Bruchwäldern ausgefüllt wird.

Ein gleiches Bedenken gegen den Reliktencharakter der in Rede stehenden Pflanzen, wie es die paläontologische Untersuchung ergibt, erhebt sich, wenn wir die heutige geographische Verbreitung ins Auge fassen.

Nämlich LOEW, der diese sorgfältig studiert hat, kommt zu dem Ergebnis, daß die Vertreter dieser Assoziation im norddeutschen Tieflande südwestliche, südliche und westliche Vegetationsgrenzen besitzen. Die Anwendung der von demselben Forscher aufgestellten Prinzipien läßt demgemäß auf eine Einwanderung von Norden und Nordosten schließen<sup>2)</sup>. LOEW, der zur Zeit der Abfassung der betreffenden Arbeit noch auf der jetzt als unhaltbar erwiesenen Drifthypothese fußte, verlegte die

1) Z. B. von W. O. FOCKE, Abh. Naturw. Ver. Bremen 1890, Bd. XI, p. 423. — A. G. NATHORST, Botaniska Notiser 1895, p. 29. — E. H. L. KRAUSE, Bot. Zentralbl. 1900, Bd. LXXXI, p. 233.

2) LOEW faßte die Vegetationsgrenzen der boreal-alpinen Elemente der norddeutschen Flora freilich als Rückzugslinien auf. Hier liegt einer der Fälle vor, in denen die Mehrdeutigkeit der pflanzengeographischen Befunde für die Verwertung der Geschichte der Flora zutage tritt, auf die ich in der Anleitung anspiele.

Einwanderung, die also zum größten Teile von Schweden her in unser Land erfolgt sein muß, in die Zeit nach dem Zurückweichen des Diluvialmeeres, das nach jener Hypothese zur Diluvialzeit das norddeutsche Tiefland bedeckte. Wir wissen aber heute, daß am Schlusse der Eiszeit die umgekehrte Wanderung erfolgte: die boreal-alpinen Pflanzen waren eher im norddeutschen Tieflande vorhanden, als an seinen nördlichen Grenzen und folgten von unserm Gebiete aus dem zurückweichenden Landeise nach Dänemark und Schweden. Es ergibt sich, daß die Wanderung, auf die sich ihre heutige Verbreitung im norddeutschen Tieflande zurückführen läßt, in einer spätern Zeit stattgefunden haben muß, daß die betreffenden Pflanzen erst in verhältnismäßig jüngeren Abschnitten des postdiluvialen Zeitalters von Skandinavien zu uns übersiedelt sind und nicht als Relikte der Eiszeit betrachtet werden dürfen, wenigstens nicht ohne weiteres bloß deshalb, weil sie der boreal-alpinen Assoziation angehören.

Ja, wir können nicht einmal mit Sicherheit behaupten, daß dieser oder jener Vertreter dieser Gruppe, wenn er auch nicht mehr an der Stelle wächst, die er zu Ende der Eiszeit inne hatte, sich doch unter einem wiederholten Wechsel des Standorts seit jener Zeit in unserm Lande erhalten hätte, daß die heute hier lebenden Individuen Nachkömmlinge jener wären, die seit der spätern Glazialzeit in Norddeutschland wohnten. Wir können sie also nicht einmal mit Sicherheit als Relikte im weitern Sinne auffassen.

Eine besondere Bestätigung des hier Dargelegten hat mir die Untersuchung von *Betula nana* ergeben. Diese Art ist neuerdings an zwei Stellen im norddeutschen Tieflande lebendig aufgefunden worden, nämlich bei Neulinum in Westpreußen und bei Bodenteich in der Lüneburger Heide<sup>1)</sup>.

Bei Bodenteich wächst sie auf einem Niedermoor<sup>2)</sup>. Ich habe den Boden desselben im Sommer 1904 eingehend stratigraphisch untersucht und bin nach Prüfung aller Umstände zu der Überzeugung gelangt, daß die Pflanze bis vor kurzem nicht an dieser Stelle lebte und auch gar nicht zu leben vermochte. Vielmehr ist es sehr wahrscheinlich, daß die Zeit ihrer Ansiedelung nicht weiter als etwa 30 Jahre zurückliegt.

Ihr nächster Standort ist ein Hochmoor auf dem Brocken nahe bei Torfhaus, und es liegt nahe anzunehmen, daß ihre Keime von da durch Vögel nach Bodenteich verschleppt worden sind, nachdem das Gelände dort unter dem Einflusse der Entwässerung und extensiver Kultur eine ihrem Gedeihen günstige Beschaffenheit angenommen hatte. Aber auch bei Torfhaus habe ich in den etwas tieferen Lagen des Sphagnumtorfs vergeblich nach den so leicht erkennbaren und unter den dortigen Verhältnissen sich gut herauschaffen lassenden Resten dieser Pflanze gesucht, so daß auch dieser Standort ein verhältnismäßig junges Alter zu haben scheint.

1) H. CONWENTZ, *Betula nana* lebend in Westpreußen. Naturw. Wochenschr. 1901, Heft 1.  
FR. PLETTKE, Bot. Skizzen vom Quellgebiet d. Ilmenau usw. Abh. Naturw. Ver. Bremen

1903, Bd. XVII.

2) Im agrikulturnchemischen Sinne ist es mehr ein Übergangsmoor. Es war nämlich ursprünglich morphologisch größtenteils ein Flachmoor, das erst infolge einer mit der Entwässerung verbundenen Senkung die hohle Gestalt eines Niedermoores angenommen hat, auf dessen hochliegendem Rande sich an einer Stelle das Zwergbirkengebüsch angesiedelt hat.

Bei Neulinum wächst die Zwergbirke auf einem Teile eines kleinen Hochmoores. Obschon ich nicht in der Lage gewesen bin, diesen Standort zu untersuchen, so ist es doch nach dem, was ich vorhin über die Entwicklungsgeschichte der norddeutschen Hochmoore sagte, vollkommen unwahrscheinlich, daß die Pflanze sich an dieser Stelle seit der Eiszeit erhalten haben sollte. Nach alledem kann man *Betula nana* im norddeutschen Tieflande nicht als Relikt dieser Zeit ansehen.

Wie vorsichtig man überhaupt darin sein muß, Pflanzen als Relikte zu erklären und an diese Erklärung weitere Schlüsse zu knüpfen, mag ein anderes Beispiel lehren.

Auf den Hochmooren des nordwestdeutschen und teilweise auch des nordostdeutschen Tieflandes finden sich u. a. *Holcus mollis*, *Corydalis claviculata*, *Senecio silvaticus*, *Epilobium angustifolium* und *Vaccinium vitis idaea* in Menge an Wegrändern und unbebauten Plätzen auch fern von Gebüsch und Hecken, und die ersten vier oft als ungemein lästige Ackerunkräuter. Da alle diese Pflanzen in den Wäldern des West- und teilweise auch des Ostelbingerlandes verbreitet sind, so könnte man geneigt sein, sie auf den Hochmooren als Waldrelikte aufzufassen und auf eine ehemalige Bedeckung dieses Bodens mit Wald zu schließen. Nun zeigt der Aufbau dieser Moore in der Tat, daß sich ehemals an ihrer Stelle meist Wälder befunden haben, in denen jene Pflanzen gelebt haben mögen, und z. T. nachweislich gelebt haben. Allein eine Untersuchung der über den Waldtorfschichten lagernden 2—5 Meter Sphagnumtorf, der den Ackerboden der Hochmoore darstellt, führt zu der Einsicht, daß sich in dieser obern Schicht ihre Reste niemals vorfinden. Vielmehr sind diese Pflanzen ganz junge Ansiedler, die sich nicht eher ausbreiten, als bis das Moor entwässert und in Kultur genommen ist<sup>1)</sup>.

Es läßt sich nicht verhehlen, daß man durch ähnliche Deduktionen in der Geschichte der Pflanzenwelt hier und da zu Schlüssen gelangt ist, deren Berechtigung mindestens zweifelhaft ist. Wenn wir von wenigen Ausnahmen absehen, so kennen wir die spezielle Physiologie und Biologie der Pflanzenwelt Europas viel zu wenig, um im voraus sagen zu können, wie sich die einzelnen Arten bei einer Veränderung ihrer Standortsbedingungen, bei der Schaffung ganz neuer Standorte oder unter nicht allzu schroffen und starken Änderungen des Klimas und der übrigen Daseinsbedingungen verhalten werden. Wenn wir auch sagen können, daß Wasser- und Sumpfpflanzen im allgemeinen bei einer Trockenlegung verschwinden, so ließen sich doch auch Beobachtungen genug anführen, wonach einzelne Arten der zweiten Kategorie sich mit

1) Anscheinend liegen auf den Hochmooren ähnliche Ursachen vor, wie die, welche das Auftreten gewisser Bodenpflanzen des Waldes auf den ostfriesischen Inseln ermöglicht haben, Pflanzen, die ebensowenig als Waldrelikte aufgefaßt werden dürfen. Welches diese Ursachen sein mögen, ist z. Z. schwer zu sagen. Man wird unter andern an den verhältnismäßig hohen Wasserdampfgehalt wenigstens der Luftschicht unmittelbar über dem Boden zu denken haben. Es sei daran erinnert, daß manche Pflanzen, wie *Calluna vulgaris*, *Aira flexuosa* u. a. m., die auf minerogenen Bodenarten, insbesondere Sandböden des nordwestdeutschen Tieflandes im freien Lande Bestände bilden, in den lufttrockenen, niederschlagsärmeren Teilen des nordöstlichen Gebietes unter gleichen Bodenverhältnissen offensichtlich den Schutz des Waldes suchen.

trockeneren Verhältnissen recht wohl abzufinden vermögen, und nur durch den Kampf ums Dasein mit einer für die neuen Bedingungen besser ausgerüsteten Vegetation früher oder später zurückgedrängt werden. Bei den Bewohnern des trockenen Bodens aber ist die Beurteilung des fraglichen Verhaltens in den meisten Fällen noch weit schwieriger. Dementsprechend sind auch die Schlüsse, die aus der Art des Auftretens und der Neugesellschaftung einer Art auf ihr Indigenat und ihre Geschichte gezogen werden, meist äußerst unsicher, und eine noch weit größere Unsicherheit entsteht, wenn aus der heutigen Verbreitung der Pflanzen in einem gegebenen Gebiete gar Rückschlüsse auf die geologischen und klimatologischen Prozesse der Vergangenheit gezogen werden.

Nun ist es zwar keinem Forscher zu verdenken, wenn er über das bloße Registrieren der Erscheinungen hinausgehend sich über ihre Ursachen auch mit unzulänglichen Mitteln eine Vorstellung zu machen versucht. Allein man hat allzu häufig, zumal in den Nachbarwissenschaften, vergessen, daß es sich hier nur um Arbeits-hypothesen handelt, die nicht mit sicher bewiesenen Tatsachen verwechselt werden dürfen. In einer Zeit, wo sich mehr und mehr das Bedürfnis herausstellt, die verschiedenen Wissensgebiete wieder einander zu nähern und die auf jedem getrennt gewonnenen Erfahrungen miteinander zu vergleichen und zu verknüpfen, ist es wohl angebracht, vor Übereilungen solcher Art zu warnen.

Nach alledem wird der Phytohistoriker in erster Linie gut tun, den Begriff Relikt schärfer als bisher zu fassen. Bemühungen in dieser Hinsicht liegen von C. SCHRÖTER und EUG. WARMING vor. Darnach sind Relikte lebendige Überreste „von Pflanzen, die unter der Herrschaft anderer Besiedelungsbedingungen ihre Ausbreitung erreicht haben“<sup>1)</sup> und „noch an ihren ursprünglichen, alten Standorten hier und da leben“<sup>2)</sup> „Ein Relikt muß eine seltene Art sein“ — „daß eine Art sich nur an einer einzigen Stelle [sc. eines Landes] findet, genügt noch nicht, sie zum Relikt zu stempeln. Vereinzelt Vorkommen an einzelnen Stellen kennzeichnet ja auch neue Einwanderer.“ Ebenso wenig entscheidet der Mangel reifender Früchte über die Reliktnatur, und selbst die Bemerkung, daß Relikte in geschlossenen Formationen oder in alten Kolonien, Ankömmlinge in neugebildeten Kolonien und jungen Formationen auftreten, vermag keine zuverlässige Entscheidung zu liefern, da es an durchaus sicheren und in allen Fällen zutreffenden Kennzeichen des Alters eines Pflanzenvereins fehlt. Der besprochene Fall der *Betula nana* lehrt überdies, daß auch hier der Schein trügen kann, daß selbst das Auftreten in einem geschlossenen alten und stabilen Vereine nichts sicher beweist.

„Es bedarf einer Reihe übereinstimmender Merkmale, um eine Pflanze oder einen Pflanzenverein als Relikt zu erklären.“ — — „Man muß in seinen Urteilen sehr vorsichtig sein, so lange man nicht bewiesen hat, daß die Verbreitungsmittel der Gegenwart die Einwanderung an die betreffende Stelle nicht ermöglichen. Beweise sind dafür beizubringen, daß der Boden, wo die fragliche Pflanze wächst, wirklich

1) FRÜH u. SCHRÖTER, Die Moore der Schweiz. Bern 1904, p. 385.

2) EUG. WARMING, Den danske Planteverdens Historie efter Istiden. Kopenhagen 1904, p. 71 ff. — Dieses und die folgenden Zitate in möglichst wörtlicher Übersetzung nach diesem Autor.

alt ist<sup>1)</sup>, daß die Art ehemals gewöhnlicher war, und daß seitdem keine Zeit stattgefunden hat, in der sie durch klimatische Verhältnisse daselbst mußte vernichtet werden. Es ist darzulegen, daß die Art gegenwärtig in dem Lande ungünstige Daseinsbedingungen hat, so daß sie anstatt sich auszubreiten vielmehr ständig zurückgeht. Besonders aber ist der paläontologische Nachweis einer ehemaligen weitern Verbreitung wichtig<sup>2)</sup> sowie der Nachweis, daß sich seit jener Zeit das Areal bis zur Gegenwart kontinuierlich verringert hat, so daß die vorhandenen Standorte auch wirklich Überbleibsel des ehemals zusammenhängenden Wohngebietes sind.

Gelingen die Nachweise nur zum Teil, so wird man der Reliktnatur der in Frage kommenden Art höchstens hypothetische Geltung einzuräumen vermögen und dies bei weiteren Schlüssen nicht aus dem Auge lassen dürfen. —

Zuletzt ist es im hohen Maße zu wünschen, daß der speziellen Physiologie und Biologie der einheimischen Pflanzenwelt eine weit größere und mehr systematische Aufmerksamkeit gewidmet werde als bisher. Es unterliegt keinem Zweifel, daß die Ergebnisse einer streng wissenschaftlichen und experimentellen Forschung auf diesem Gebiete der Botanik auch der pflanzengeographischen Methode für die Erforschung der Geschichte der Vegetation zumal in der Quartärzeit zugute kommen und ihr einen höhern Wert verleihen werden. Und ebenso darf man überzeugt sein, daß eine auf derartiger Einsicht gegründete Erklärung des Erfolgs oder Mißerfolgs der Pflanzenarten und ihrer Variationen in dem Kampfe mit anderen Arten um die Besetzung eines größern oder kleinern Areals auch den Paläontologen in die Lage bringen wird, gewisse seiner Schlüsse mit mehr Schärfe und mehr Aussicht auf ein Ergebnis als bisher hinsichtlich ihrer Berechtigung zu prüfen — ganz abgesehen von der hohen praktischen Bedeutung derartiger spezieller biologischer und physiologischer Studien für die Land- und Forstwirtschaft, auf die ich mir nicht versagen kann nebenbei hinzuweisen.

1) Ich würde lieber sagen: biologisch unverändert seit der Zeit geblieben ist, in der die fragliche Pflanze in dem Lande weit verbreitet war.

2) WARMING a. a. O. p. 74.

## 5. Entwicklung der Flora des mitteleutschen Gebirgs- und Hügellandes.

Von Prof. Dr. O. Drude (Dresden).

Das Gebiet, welches hier in kurzer Zusammenfassung besprochen werden soll, erstreckt sich vom Alpenvorlande bis zum äußersten Nordsaume der den Mittelgebirgen vorgelagerten Hügelketten aus anstehenden, paläo- oder mesozoischen festen Gesteinen, vom Quellgebiet der Oder und Weichsel im Osten bis zu den Ardennen im Westen. — Das ganze Gebiet ist nicht pflanzenarm, viel artenreicher als Norddeutschland<sup>1)</sup>; etwa 1800 Arten Blütenpflanzen sind im Hügellande unterhalb 400 m Höhe in sehr verschiedenartiger Verbreitung zu finden und etwa 400 weitere Arten kommen in der Bergregion, welche durch Bestände von *Calamagrostis Halleriana*, *Melampyrum silvaticum*, *Athyrium alpestre* und *Hypnum Crista castrensis* ausgezeichnet ist, noch dazu; ja die Sudeten haben schon einen hübschen Anteil an der über der Waldgrenze sich ausbreitenden „alpinen“, d. h. Hochgebirgsflora. Aber dieser Gesamtreichtum an Arten kommt auf weite Strecken nicht zur Geltung, ist im Osten und Westen von ungleicher Verteilung und umfaßt nicht ganz wenige Arten, welche überhaupt nur sehr spärlich an einzelnen wenigen Fundstellen leben, Arten der verschiedensten Verbreitungskategorien wie *Hymenophyllum tunbridgense*, *Daphne Cneorum*, *Linnaea borealis*. Diese Zerstreuung so sehr verschiedener Verbreitungsformen, bunt durcheinandergewürfelt in den Gauen, Formationen und Gebirgshöhen, läßt von vornherein auf eine kontrastreiche Vorgeschichte der heutigen Flora schließen und viele isolierte Standorte als „Relikte“ betrachten<sup>2)</sup>.

Reiche Gauen in diesem Gebiete bilden nur das nördliche Böhmen, das Muschelkalkland von Franken und Thüringen, bevorzugte Stellen im Rheinlande und dann im Bereich des Ostalpen- und des Juravorlandes die mannigfaltigen Einmischungen südöstlicher und südwestlicher Arten in Österreich und Schwaben. Floristisch ist das Gebiet überdies dadurch ausgezeichnet, daß in ihm gewisse nordische Elemente (als Relikte) vorkommen, zerstreut oder selten, welche der ganzen Alpenkette fehlen. Als Beispiele seien *Saxifraga decipiens*, *Woodsia ilvensis* und aus der sudetisch-hercynischen Gebirgsflora *Pedicularis sudetica* und *Carex rigida* genannt. Hierdurch kennzeichnet sich unser Gebiet als eine deutliche Einwanderungsbrücke von Nord zu Süd in

1) Vgl. die Zählungen in „Deutschlands Pflanzengeographie“, Bd. I, p. 272.

2) Den Begriff des „Reliktenstandortes“ fasse ich dabei in einem weiten Sinne auf, als einen durch äußere Umstände günstiger Erhaltung veranlaßten Zufluchtsort für Arten, welche vordem eine zusammenhängende Verbreitung besaßen und im allgemeinen andere klimatisch-ökologische Anforderungen an ihr Areal stellen, als sie unter der Herrschaft des jetzigen Klimas finden. Es ist dabei nicht nötig, anzunehmen, daß seit Jahrtausenden jener Standort in unverändertem Gepräge festgehalten wurde; wir erschweren uns die Definitionen nur durch Annahmen und Forderungen, deren Tragweite wir fast niemals bei solchen entwicklungsgeschichtlichen Fragen zu durchschauen imstande sind.

kälteren Perioden, und daraus, daß in ihm Arten gen Süden Halt machen, die unzweifelhaft in den Nordalpen vielerlei Standorte hätten finden können, läßt sich der Rückschluß machen, daß andere arktisch-alpine Arten von weitergehender Verbreitung die deutschen Mittelgebirge als Verbindungsstandorte ihrer südlichen Arealausdehnung benutzt haben werden; ich denke dabei an Arten wie *Empetrum*, *Andromeda*, *Trichophorum caespitosum*, *Linnaea* — wie ja *Betula nana* mit ihrer spärlichen Besiedelung einiger nordalpin-jurassischer Bergmoore eine solche gen Süden gerichtete Verbreitungsgrenze über Harz, Erzgebirge und Böhmerwald hinweg deutlich zeigt.

Die Erwähnung dieses letzteren wichtigen (Glazialreliktes zwingt mich zu einer Bemerkung gegenüber der von Herrn Dr. C. WEBER in seinem vorangehenden Vortrage gemachten Äußerung, daß das Vorkommen der Zwergbirke, sowohl an ihrem erst kürzlich am Ostrande der Lüneburger Heide entdeckten Standorte als auch am Brocken, überhaupt nicht „relikt“, sondern auf junge Ansiedelung zurückzuführen sei. Demgegenüber ist zu betonen, daß trotz der (z. B. von R. SERNANDER in seiner schwedischen Verbreitungsbiologie ausgezeichnet klargelegten) ungemainen Verbreitungsfähigkeit vieler Arten, trotz ihrer Wanderungsmöglichkeit im Samenzustande über Hunderte von Kilometern, die Ausübung solcher Verbreitung im geschlossenen Formationszustande nie auf weite Strecken und erst recht nicht in ein weniger günstiges Klima hinein beobachtet worden ist. Seit genaueren Florenaufnahmen während eines Jahrhunderts haben sich die Standortsplätze von Seltenheiten merkwürdig beständig gezeigt, die Ansiedelung eines neuen Formationsbürgers in der Regel nur als durch menschliche Einführung veranlaßt. Und auch hier oft erst dann, wenn — wie v. KERNER im Jahre 1872 so lehrreich am Auswandern der *Rudbeckia laciniata* im österreichischen Mühlviertel zeigte — die Art eines fremden Florenreichs durch Jahrzehnte währende Gartenkultur akklimatisiert war und so den Wettbewerb mit altangesessenen Arten vom nächsten Standorte aus erfolgreich aufnehmen konnte. — Nach diesem Gegensatz zwischen sehr weiter und rascher Verbreitungsmöglichkeit und sehr enger Verbreitungstätigkeit im geschlossenen Rahmen ökologisch ausgeglichener Formationen halte ich an der Zuverlässigkeit von Reliktenstandorten in bezug auf Alter und Deutung fest; bei gegenteiliger Meinung könnte man überhaupt eine entwicklungsgeschichtliche Florendiskussion nur auf fossile Bestimmungsstücke im Vergleich mit der Gegenwart gründen.

Die Fossilien aus und nach der Eiszeit sind aber gerade in unserem Gebiete sehr spärlich und weder mit den aus Schweden, noch aus Norddeutschland oder den schweizerischen Mooren hergeleiteten Feststellungen zu vergleichen. Ein glazialer Fundort (Deuben) liegt noch nahe Dresden am Nordhange des Erzgebirges, sonst ist zwischen den norddeutschen Funden und denen im Alpenvorlande eine weite Lücke, gerade wie auch die übrigen geologischen Forschungen über die Eiszeit und ihre Folgen am wenigsten Material im mitteldeutschen Hügellande gewinnen konnten. Zwar im Berglande haben die Vergleiche, zu denen die Niveaus der äußersten Südränder des letzten großen (baltischen) Landeises gegenüber dem Riesengebirgskamm und die eigene Vergletscherung der Gipfel mit den Bestimmungen der Höhe der damaligen Firnlinie Veranlassung geben, eines der bedeutungsvollsten Momente zur Beurteilung

des Klimas der Eiszeit geliefert, und außerdem ist nicht zu unterschätzen, was die Höhlenfunde sowohl in Mähren als am Nordrande des Harzes von Quecklinburg bis Braunschweig und auch an anderen Orten durch Hinweis auf große Pflanzenfresser und Steppentiere ergeben haben, deren Gegenwart Rückschlüsse auf gewisse, direkt in keinen Spuren erhalten gebliebene Pflanzenbestände erlaubt.

Aber bedauerlicher Weise besteht bislang kein fester Zusammenhang zwischen den geologischen Zeitberechnungen aus diesen Höhlenfunden und den in den Hochmooren der mitteldeutschen Gebirge durch deren Fossilreste und Schichtenwechsel abzuleitenden Rückschlüssen; ja es sind von diesen interessanten Torflagern bisher nur Bruchstücke genauer untersucht, über die des Oberharzes existieren nur ganz allgemeine Angaben.

So spielen denn für Beurteilung der Florengeschichte die Arealfragen der den heutigen Bestand mitteldeutscher Flora bildenden Arten eine unentbehrliche, in den verschiedensten Hinsichten an der Grundlage mit aufbauende Rolle. Die jüngsten Wanderungen werden sich noch an der Form ihrer Vegetationslinien und an ihrer verhältnismäßigen Geschlossenheit des Auftretens erkennen lassen, während in den Reliktenstandorten aus älteren, durch klimatische Umwälzungen überdeckten Perioden die Zerstretheit mehr zufälliger Art vorherrscht, bei der man das Ausschlaggebende darin erkennt, daß die auffällige, seltene Erhaltung an besonderen Orte durch eine besondere, glückliche Lage des Zusammentreffens klimatisch-ökologischer Sonderbedingungen sich erklären läßt; dazu kommt eine gewisse eigenartige Anpassung der betreffenden Arten an neue örtliche Verhältnisse, die mit der Länge der inzwischen verstrichenen Periode im Zusammenhange steht<sup>1)</sup>. Diese ganze pflanzengeographische Diskussion aber, auf deren Grundlage ich selbst die mitteldeutsche Florentwicklung seit der Eiszeit unter Anpassung an die große allgemeine Grundlage geologischer Periodenrechnung aufbaue, würde ihr Rückgrat verlieren, wenn man die zahlreich bei uns vorhandenen „sporadischen Standorte“ sowohl von Glazial- als von Steppenpflanzen ohne zwingende Gründe als herstammend aus Verschlagungen in jüngster Zeit von Skandinavien oder den russischen Steppenländern her ansehen wollte.

Die allgemeine geologische Grundlage der Eiszeitverhältnisse ist in ALBR. PENCK'S Vorträge so vortrefflich dargelegt, daß ich auch für Mitteldeutschland direkt daran anknüpfe. Die besonderen hier in betracht kommenden Angaben und Berechnungen für das Riesengebirge und andere mitteldeutsche Gebirgsländer sind sehr erschöpfend von JOS. PARTSCH auf der breslauer Naturforscherversammlung 1904 in Fortsetzung seiner Arbeit in den „Forschungen zur deutschen Landes- und Volkskunde“ (Bd. VIII. 2 mit Karte) behandelt, auf die ich der Kürze wegen hier verweise. Ich folge der Annahme, daß der Höhepunkt eiszeitlicher Vergletscherung auch in den Sudeten der letzten baltischen Eiszeit vorausging, und daß die stärkste Vergletscherung durch eine warme Interglazialzeit abgelöst war, ehe die baltische Eiszeit begann. Im Anschluß an die Arbeiten über die Vergletscherung der Alpen glaube ich auch dies Resultat

1) Beispiel: Vorkommen von *Salix hastata* in Buchenwäldern der warmen Hügelregion am Südhaz; vgl. DRUDE, Herzyn. Florenbezirk, in Veg. d. Erde, Bd. VI, p. 518.

auf die übrigen höheren Mittelgebirge, Böhmer Wald, Erzgebirge, Harz, Schwarzwald und Vogesen, ausdehnen zu dürfen, daß deren Relikterscheinungen pflanzlich-lebender Natur nicht auf den höchsten Stand der ganzen Eiszeit, sondern auf die letzte (baltische), etwas verringerte Ausdehnung der Vereisung zurückzuführen sind, weil die letzte warme Interglazialzeit die Wirkungen der ihr vorhergehenden höchsten Gletscherausdehnung aufgehoben hatte.

Es handelt sich daher zunächst um die wichtige Frage, ob nach der letzten wärmeren Interglazialzeit alles Pflanzenleben außer den glazialen Pflanzformationen mit *Dryas* und Zwergbirke durch diese letzte baltische Eiszeit auch auf dem eisfreien Boden Mittel- und Süddeutschlands vernichtet werden mußte, oder ob neben dem Tundrencharakter auch Wald, Grasland und dem präalpinen Charakter entsprechende, mit einzelnen Gehölzen (*Amelanchier*, *Sorbus Aria*, Lärchen und Birken) gemischte Schotterformationen sich hier ausbreiten konnten. Dies letztere nehme ich an und glaube sogar einige wenige Pflanzenarten nennen zu können, welche seit der letzten Interglazialzeit ihren Standort (im weiteren Sinne) durch die baltische Eiszeit hindurch festgehalten haben.

Nördlich vom Riesengebirge endete das baltische Landeis im Niveau der Vorhöhen; im Innern des Gebirges war kein zusammenhängendes Inlandeis, sondern wenige Talgletscher vom alpinen Typus: die Firnlinie lag um 1300 m Höhe. Hiernach kann man, unter Übertragung der Regionsgrenzen der Gegenwart auf die Vergangenheit, eine Höhenstufe von 200–500 m für Ausbreitung des subalpinen Waldlandes in Abwechslung mit Borstgrasmatten, Bergheiden und tundrenartigen Mooren im Gebiete der Sudeten, des Lausitzer Berglandes und Elbsandsteingebirges ansetzen, von 500–800 m eine alpine Strauchregion entsprechend der jetzigen Ausbreitung von *Pinus montana* oberhalb der Baumgrenze.

Ähnliche Zahlen darf man für die westlich der Elbe gelegenen Bergländer gelten lassen, wonach das ganze Muschelkalkland Thüringens in die präalpine Region mit den oben genannten Sträuchern entfällt. Berechnet nach der Firnlinie der alpinen Gletscher im Vergleich mit der Gegenwart entfällt für den Südwesten, also für Schwarzwald und Schwäbische Alb, die Höhe von 700–1000 m auf Krummholzgesträuche, 500–700 m auf den obersten subalpinen Wald, während die warmen Talgehänge die Einnischung der Buche und des Bergahorns gestattet haben können. Die Festsetzungen werden andere, wenn man für die Eiszeitperioden eine andere mittlere Jahrestemperatur an der Firnlinie annimmt; denn wo die jährliche Wärmeschwankung bei sehr reichlichen Niederschlägen (Schnee) gering ist, steigt die Jahrestemperatur an der Schneegrenze auf einen bis einige Grade über Null.

Diesen Berechnungen entsprechen z. B. die Vorkommnisse von *Streptopus* und *Viola biflora* bei 200–400 m Höhe im Elbsandsteingebirge, von *Erica carnea* 500 m hoch im Elster- und Egerlande, von *Pleurospermum austriacum* 300–500 m hoch in Thüringen und an der Rhön, die Verbreitung von *Amelanchier* und *Sorbus Aria* als präalpiner Gesträuche nur auf den Kalken von der Alb bis zum Südharz, die präalpinen und alpinen *Saxifraga*-, *Arabis*-, *Polygala*-Arten auf der schwäbischen Alb und am Südharz, auch *Salix hastata* daselbst.

Es ist bei diesen Vergleichen zu berücksichtigen, daß in Breiten von 48° bis 51° N. und in weit gedehnten, flachen oder welligen Hügelländern nicht Vergleiche mit den heutigen, im Gebirgsklima liegenden Grenzgebieten von Wald, Krummholz und Gratflora zu ziehen sind, sondern eher solche aus den nördlichen Wald- und Tundrengebieten Lapplands, Rußlands, am Obj; selbst das südlichste Grönland entbehrt nicht üppigen Pflanzenwuchses mit höheren Birken, und was damals im eiszeitlichen Mitteleuropa die Abschmelzmassen des Eises an sommerlicher Wärme verschlangen, mußte durch die längere und intensivere Bestrahlung der Sonne aufgewogen werden. So möchte ich auch den damaligen Grenzwald in 200—500 m Höhe gegen das Gebirgsland mit Schnee und Eis mehr dem nordischen gemischten Nadelholz- und Kiefern-, bezw. Birkenwalde für ähnlich zusammengesetzt halten, als dem heutigen mitteldeutschen Fichtenwalde, obwohl die Fichte ihre damalige Grenze zwischen den Alpengletschern und dem baltischen Landeise gehabt haben wird. —

Für eine der seltenen Pflanzen, welche von der letzten Interglazialperiode an die letzte Eiszeit überdauerten und auch hernach die klimatischen Schwankungen in demselben Berglande aushalten konnten, halte ich *Hymenophyllum tunbridgense* in seinen getrennten Standorten von Luxemburg und einigen tiefen Schluchten des Elbsandsteingebirges, wenig über 200 m hoch gelegen. Ich halte es für ganz ausgeschlossen, daß in die letzteren, mir genau bekannten Standorte, enge Felsspalten, deren senkrechte Wände durch Bergwald überdeckt und deren Austrocknung durch kleine Wasserrinsale verhindert waren, jemals Sporen von den weit entfernten westlicheren Standorten hineingelangen und dort keimen konnten. Dagegen schließt sich die Annahme des interglazialen Überdauerns an Ort und Stelle recht natürlich an die Existenz eines subarktischen Waldes im Elbsandsteingebirge während der baltischen Gletscherperiode an.

Ich habe kein eigenes Urteil über die Stärke der spezifischen Trennung von *Hymenophyllum peltatum* (= *Wilsoni*) und *tunbridgense*; vielleicht sind es erst postglazial entwickelte Lokaltypen eines gemeinsamen Artstammes. Das erstere ist aber eine gemeine Art der Färöer, wo es mit Moosen auf Basaltschotter und in Ravinen der südlichen Inseln 200—300 m hoch während des ganzen Sommers mit Sporangien gefunden wird (Botany of the Faeröes, I, 97). Dieses *Hymenophyllum* stellt also anscheinend keine anderen klimatischen Anforderungen, als wie sie die Hypothese einer subarktischen Waldregion während der baltischen Eiszeit in der Lausitz gewähren würde.

Mit nicht der gleichen Beweiskraft bezüglich so hohen Alters von Besiedelung wie *Hymenophyllum* steht eine Gruppe von Cleveideen-Lebermoosen am Südharz da, vornehmlich *Clevea hyalina* mit *Grimaldia fragrans* und *Frimbriaria fragrans*, über deren Standorte und Areal wir SOLMS-LAUBACH eine eingehende Arbeit verdanken<sup>1)</sup>; dieselbe Genossenschaft findet sich auch bei Sitten im Wallis. Auf der Insel Öland ist die gleiche *Clevea* mit *Preissia* u. a. Marchantiaceen verbreitet und würde darnach mehr auf ein postglaziales Einwandern in einer wärmeren Periode hindeuten.

1) Bot. Ztg. 1899, I. Abt., Heft 2, p. 15—37. Vgl. DRUDE, Der Hercyn. Florenbezirk in Veg. d. Erde, Bd. VI, p. 518.

Aber wiederum dieselbe Grimaldia mit mediterranen Riccia- und Barbulaceen-Arten, verstärkt durch ein Farn auf den Serpentinien des Gurhofgrabens: *Nothochlaena Marantae*, ist in neuester Zeit durch die hiesige Lokalforschung von BAUMGARTNER, HEEG, ZAHLBRUCKNER zwischen Melk, Krems, Aggsbach, Schwallenbach und St. Michael im unteren Donaugebiet aufgedeckt worden<sup>1)</sup>, und unser um die Erforschung der niederösterreichischen Pflanzengeographie unermüdlich verdienter Kollege, Prof. G. v. BECK, hat die sich an solche kryptogamische Genossenschaft anknüpfenden Folgerungen in einem Vortrage über „die Wachau“ i. J. 1898 anziehend besprochen. Es sei nebenbei bemerkt, daß an diesen Standorten ganz ähnlich wie am Südharz sich gleichfalls ein auffallendes Gemisch von Hochgebirgspflanzen in niedersten Höhen (*Erica carnea* und besonders das Gletschermoos der Zentralalpen: *Angstroemia longipes*) wiederfindet, daß östliche Steppenpflanzen sich hier angesiedelt haben, alles umrahmt von der warmen „mitteleuropäischen“ Hügelflora.

Auch G. v. BECK faßt diese südlichen, bisher nur in der Wachau aufgefundenen Laub- und Lebermoose nebst Flechten und dem Farn *Nothochlaena* „als Relikte einer schon vor der Glacialzeit bestandenen Flora“ auf und, wenn ich seine Meinung darin richtig verstehe, neigt er nicht einmal der Annahme zu, daß dieselben erst in der warmen Interglazialzeit eingewandert wären, sondern nimmt ein Überdauern derselben im Donautal überhaupt an, da weder Niederösterreich völlig, noch der Ostrand des tertiären Alpenlandes gegen Ungarn zu jemals vergletschert oder vereist gewesen sei. Es scheint ihm wahrscheinlich, daß auch in diesem Alpenvorlande zur Glacialzeit der Baumwuchs doch nicht vollkommen vernichtet wurde.

Unter Annahmen solcher Art erscheint demnach die Artenliste von solchen Pflanzen, welche wenigstens von der letzten Interglazialperiode bis zum Abschluß der letzten (kleineren) Eiszeit auf dem mitteldeutschen Boden der niederen Hügel und Vorberge ausharren konnten, nicht so klein. Sie umfaßte die borealen Bürger, welche die Ausdehnung des baltischen Landeises nach Süden trieb, und unter ihnen gewiß den Hauptstock der alten skandinavischen Landflora, von der man vielleicht nicht mit Unrecht einen alten Reichtum an ganz anderen Montanpflanzen voraussetzen kann, als die Alpen mit ihrem, dem alten Mediterrangebiet mehr entsprechenden Gebirgscharakter besaßen. Aber diese altskandinavische Flora ist uns unbekannt und zerstreut. Sie umfaßte ferner die präalpinen Fels- und Schotterpflanzen, welche von den alpinen Inlandgletschern verdrängt nordwärts der Donau, besonders auf den Kalkbergen in Schwaben, Franken und Thüringen, außerdem auch im Rheintal und im böhmischen Mittelgebirge auf Tuffen und Basalten sich ansiedeln konnten. Sie umfaßt dann die Pflanzen der heutigen obersten Waldregion, wie wir sie vielleicht oberhalb 1000 m von den bayrischen Alpen bis zum Erzgebirge finden, und eine Menge gemeiner Sumpf-, Wasser- und Wiesenpflanzen, wie sie z. B. die Flora der Färöer, von Island, Lappland, Nord-Sibirien usw. bevölkern, also Arten wie *Nardus*, *Ranunculus Flammula*, *Carex vesicaria*, *rostrata*, *leporina*, dazu auch solche, die wie *Archangelica* jetzt bei uns selten geworden sind. Und dazu kommt dann ein kleinerer Bestandteil

1) Verh. d. zool. bot. Ges. Wien 1891 (Bd. LXI, p. 769) und 1893 (Bd. XLIII, p. 548 ff.).

echter Alpenpflanzen, wie *Pulsatilla alpina*, die sich mit borealen Arten wie *Saxifraga decipiens* mischten.

Hinsichtlich der Standorte muß nun seit jener alten Periode eine zwifache Umordnung stattgefunden haben. Ein großer Teil jener alten Bürger der baltischen Eiszeit hatte damals unstreitig viel tiefere Regionen inne als heute und folgte wahrscheinlich dem Schneefrei-Werden auf die Gebirge: so die *Pulsatilla alpina*, *Linnaea* und *Carex sparsiflora* auf die Brockenhöhe, *Sweetia* und *Schenchzeria* auf den Kamm des Erzgebirges. Diesen Arten diente also erst die Postglazialzeit zur Erlangung ihrer heutigen Standorte, sie sind „wandernde Reliktarten“ geworden. Andere Arten können im Verfolg der hier besprochenen Annahmen seit der Eiszeit nicht wesentlich von ihren damals eingenommenen Plätzen gewichen sein, so das *Hymenophyllum* der Elbsandsteinschluchten, die *Marchantiaceen-Cleviden* des Südharzes und der Wachau, die *Nothochlaena*, die *Salix hastata* des Alten Stollbergs bei Ifeld. Von diesen Arten ist dann, wenn sie zur arktisch-alpinen Florengenosenschaft gehören, das Ausharren an so tiefen Plätzen zur Jetztzeit bemerkenswert; ihrem Ausharren steht umgekehrt das Verweilen mediterraner Artgenossenschaften im eiszeitlichen Klima, oft am gleichen Standorte, gegenüber. Diese Reliktarten können wir demnach als „klimatisch-angepaßte“ bezeichnen. Es ist in hohem Grade wichtig zu sehen, daß Plätze, an denen Pflanzen von entgegengesetzter klimatischer Anpassung sich zusammengefunden haben, nur auf dysgeogenem Gestein bekannt geworden sind, besonders auf Kalk.

Es ist nicht unwahrscheinlich, daß der allgemein klimatische Verlauf der Interglazialzeiten ein ähnlicher gewesen sei, wie der Anfang der heutigen postglazialen Periode, zumal bei Beginn des Rückganges der großen Eis- und Schneemassen, der doch wohl auf der Wiederkehr analoger Verhältnisse beruhte. Diese Voraussetzung ist aus dem Grunde wichtig, weil wir aus den Interglaziallagern mancherlei wissen, was zur Ergänzung unserer Kenntnisse der Postglazialzeit beitragen kann, und besonders weil bei der geologischen Unsicherheit in der Altersbestimmung vieler Höhlenfunde wenigstens deren Allgemeincharakter in ganzer Tragweite zur Benutzung herangezogen werden kann.

Solche Höhlenfunde sprechen aber dafür, daß die Eiszeiten sich nicht in feuchtkühle Waldzeiten, sondern in trocknere Perioden mit kaltem Winter und heißem Sommer zunächst umgesetzt haben; denn sie zeigen direkt den Übergang von arktischen Tierresten (wie Lemming und Schneehuhn) in solche von Steppentierern (wie Ziesel, Springmaus und Pfeifhase); lößartige Böden mit solchen Resten sind ebenso interglazial als postglazial gebildet, und nach den Untersuchungen sowohl von A. NEHRING am Nordrande des Harzes, als nach den neueren von MARTIN KRİZ aus Mähren<sup>1)</sup> erscheinen die Schichten diluvialer Höhlen gegliedert nur in einen präglazialen, einen glazialen und einen postglazialen Abschnitt. Diesen letzteren nennen wir Steppenzeit; ich bediene mich zu seiner schärferen Bezeichnung und um eine

1) Beiträge zur Kenntnis der Quartärzeit in Mähren, Steinitz 1903 (p. 19, 183; 80—81).

innere Übereinstimmung mit den pflanzengeographischen Untersuchungen BRIQUETS aus den Westalpen und Jura anzuzeigen, des Ausdrucks „xerothermische Periode“.

Noch postglazialen Alters sind in den obersten Lößschichten der von KRİZ untersuchten Höhlen die letzten Reste der Mammutte aufgefunden, welche auch von NEHRING bei Thiede (Braunschweig) im obersten Horizont über den letzten Lemmingresten mit Springmaus, Pferd und Riesenhirsch entdeckt worden waren. Nach der Gegenwart dieser Tiere muß der Formationscharakter der die Umgebung beherrschenden Pflanzenwelt beurteilt werden, von der bekanntlich xerophytische Arten höchst selten in Fossilager übergehen. Denn nach GUNNAR ANDERSSONS Zählungen aus den schwedischen Mooren ist die skandinavische Baumflora unter den Fossilresten mit 63 Proz. der Arten, die Kräuterflora nur mit 6 Proz. der so viel zahlreicheren Arten vertreten, Pflanzen trockener Standorte aber überhaupt nur mit wenigen zufälligen Funden.

Wenn wir also annehmen dürfen, daß in Mitteldeutschland zur letzten baltischen Eiszeit ein Klima geherrscht habe, welches je nach Lage und Höhe etwa dem heute in Skandinavien von Gotland bis Lappland herrschenden entsprach, so würde dann mit der xerothermischen Periode ein Klima, vergleichbar dem unter 55° N. an der Wolga bei Kasan und Simbirsk heute herrschenden, eingesetzt haben mit 5—6 Monat Frostdauer, 4—5 Monat Wärme, 1—2 Monat Hitze über 20° C, und dementsprechendem Rückgang der Niederschläge.

So mußte dieser erste Abschnitt nach der letzten Eiszeit, mit der Aufhebung der Vorherrschaft von kalt — oder von feuchtkühl — klimatisierten Formationen, den Zuzug der östlichen Steppenpflanzen aus dem Herzen Rußlands bez. von Südosten her die Einwanderung des sogenannten westpontischen Florenelementes aus dem nördlichen Balkangebiet zur Folge haben; Arten der Gattungen Astragalus, Stipa, Lactuca, ferner solche wie Adonis vernalis und Seseli Hippomarathrum erhielten zusammenhängende Wohngebiete.

In Mitteldeutschland sind diese noch jetzt deutlich umschrieben und stellen noch einzelne breitere Landflächen dar, welche teils aus dem Verbande gerissen, teils in schmalen Gürteln zusammenhängend geblieben sind; daß diese Areale in die arktisch-borealen Genossenschaften eindringen und sie aufröllten, gibt sich aus dem disjunkten Areal der letzteren gut zu erkennen. Das größte zusammenhängende Gebiet xerothermischer Genossenschaften ist westpontisch und erstreckt sich von der Leitha vor den Toren Wiens über Mähren nach der Elbe bei Leitmeritz. Ein reiches Gebiet pontischer und westpontischer Arten, aber schon ohne die Gattung Cytisus, breitet sich im Thüringer Becken von der Saale bei Halle und Naumburg über den Kyffhäuser bis nach Gotha und Arnstadt aus: nur ein schmaler Verbindungsgürtel, ärmer an Arten, verbindet durch das Elbtal in Sachsen hindurch Nordböhmen mit diesem Thüringer Gebiet. Denn letzteres stand auch mit dem von der Weichsel in Preußen herkommenden Wanderungswege mittlrussischer Steppenpflanzen während des Abschmelzens des baltischen Landeises in einer breiten, bis Magdeburg hin sich erstreckenden offenen Stromtal-Verbindung, und wie diese aus den verschiedenen, von KEILHACK festgelegten Stillstandslinien des nordischen Gletschereises in ihrer Wirkung

zu beurteilen sei, habe ich im herzynischen Florenbezirk besprochen<sup>1)</sup>. Danach hatte Thüringen den Vorzug, von der pannonischen und sarmatischen Besiedellingslinie zugleich oder nacheinander getroffen zu werden. während für das sächsische Elbtal nur die pannonische Linie über Böhmen in Betracht kam, zu der *Cytisus biflorus* und *nigricans* gehören.

Aber die Ausbreitung der Steppenpflanzen in jener xerothermischen Periode, beurteilt sowohl nach den fossilisierten Resten von Tieren als auch nach den disjunkten Arealflecken an ihrer heutigen Westgrenze ging viel weiter, besonders umfaßte sie noch das Rheintal. Die Benennungen *Peucedanum alsaticum* für eine schon in Thüringen äußerst seltene Dolde, und *Centaurea rhenana* für die in Sachsen noch sehr gemeine *Centaurea paniculata* oder *maculosa* zeigen solche Steppenpflanzen in dieser westlichen Absprengung, welche in den losen Sandformationen bei Mainz eine besonders reiche und in der Literatur durch JÄNNICKE ausführlicher bekannt gemachte Standortgruppe besitzt und welche heute durch einen breiteren Gürtel Landes im Gebiete der Fulda und fränkischen Saale von dem an Steppenpflanzen nächstreichen Hügellande an der Thüringer Saale und am Kyffhäuser abgeschieden ist. Aber auch weit nach Südwesten, in die heißen Täler des Wallis und nach Frankreich hinein, kamen diese östlichen Arten zu einer früheren Interglazial- oder der letzten xerothermischen Periode, was hier auszuführen nicht meine Aufgabe ist. Ihre Areale enden nach Westen staffelförmig hintereinander, wie der Vergleich von *Astragalus austriacus* und *exscapus*, *Lactuca viminea*, *quercina* und *perennis*. *Seseli Hippomarathrum* und *Peucedanum alsaticum*, *Adonis vernalis*, *Stipa pennata* u. a. A. in interessanter Aufeinanderfolge mit jeweilig besonderen Umgestaltungen der Besiedelungsorte und — Wege zu erkennen gibt.

Für das mitteldeutsche Hügelland aber mußte in dieser xerothermischen Periode, nach dem Freiwerden der sonnigen Hügelregion von den Einwirkungen von Schnee und Eis an den Ost- und Westrändern der Alpenkette, noch ein ganz anderer Besiedelungsweg vom Südost und Südwest her eröffnet werden: derjenige der untersten Höhenstufe des präalpinen Florenelementes, ich meine damit Arten wie *Teucrium montanum* und *Chamaedrys*, *Globularia*, *Coronilla montana* und *vaginalis*, *Daphne Cneorum*.

Arten dieser ökologischen Gruppe mußten um so mehr Boden gewinnen, je mehr die höhere präalpine Gruppe mit Arten wie *Saxifraga aizoon* und *Aster alpinus* sich auf die höheren Gebirgsgegenden zurückzog; ein Teil von ihnen hat noch heute im westlichen Deutschland vom Jura bis zu den Muschelkalkhöhen des südlichen Hannovers ein ziemlich geschlossenes Areal, ein anderer Teil hat nur sehr zerstreut liegende Einzelfundorte. Und da auch die Existenzbedingungen vieler „Gratpflanzen“ ebenso durch Steppenklima wie durch Bergklima auf trockenem Gestein gewährleistet werden, da bei beiden die Kürze der eigentlichen Vegetationsperiode mit hohem Licht, starker Insolationwärme und dadurch bewirktem extremen Temperaturgange die wesentlichsten ökologischen Faktoren sind, so kann man sich nicht darüber

1) Veg. d. Erde, Bd. VI, p. 633.

wundern, daß präalpine und Steppenarten auf gleichem Boden sich zusammenfinden konnten, wiederum auf dysgeogenen Felsen des warmen Hügellandes meist von 300—500 m Höhe, daß also beispielsweise die Bestände von *Sesleria coerulea* (varia) auf denselben Thüringer Kalken stehen, wie die dortigen Horste von *Stipa capillata* und Fleckchen von *S. pennata*. Gerade diese Zusammenfassung verschiedenartiger Florenelemente zu einer neuen Einheit, wie sich in der glazialen Periode das Arktische und Hochalpine zusammenfand, macht hier den besonderen Namen der „xerothermischen Periode“ bedeutungsvoll, um die pannonischen und sarmatischen und präalpinen Arten gemeinsam zu umschließen. —

Es folgt nun die große Schlußperiode der Haupt-Waldzeiten, in der die verschiedenartigen Waldformationen von Eiche, Hainbuche, Birke mit Espe und Kiefer, Buche mit Tanne, endlich die Fichte, sich in eine von unten nach oben ablösende Stufenfolge von Regionen einordneten, die Erlen mit Moorbirken und Moorkiefern sich ebenso in das versumpfte Gelände teilten, soweit es dem Baumwuchs zugänglich ist, und in welcher Wald, Wiese, Moor, Sumpf und Felshöhen mit Schotterbeständen sich allmählich mit ihren Artbeständen so abgrenzten, wie unsere Vorfahren das Land gefunden haben werden.

Die hier sich bietenden Fragen betreffen hauptsächlich eine periodische Folge der Waldbäume entsprechend den seit lange bekannten, aus den Moorfunden hergeleiteten nordischen Perioden, ferner klimatische Oszillationen und insbesondere die Frage eines vormaligen höheren Anstiegens der anspruchsvolleren Baumarten in den Gebirgen; aber keine dieser Fragen kann jetzt schon irgendwie Anspruch auf ein tieferes Eindringen an der Hand genügend festgelegter Tatsachen erheben.

Zweifelsohne ist die Rolle der Kiefer zu Beginn der Postglazialzeit größer gewesen, mindestens größer im Gebirge, als heute im Vergleich zur Fichte. Die tiefsten Baumreste derjenigen von 700—1000 m Höhe im Fichtel- und Erzgebirge gelegenen Hochmoore, die wir als postglazial entstanden ansehen und die jetzt in einem Kranz von Fichtenwäldern liegen, zeigen die Wurzelhölzer der Kiefer in ansehnlicher Größe, dazu meist die von Espe und Birke; Fichtenzapfen, wo sie gefunden sind, pflegen erst in höheren Schichten aufzutreten. Noch heute zeigt die Kiefer das Verhalten eines Baumes, der in weitgehendster Anpassung sehr verschiedene Formationen zu beherrschen oder zu begleiten gelernt hat: auf lockerem Sand und harten Granit wie Muschelkalk der Begleiter xerophiler Arten, bald mit der Birke, bald mit der Eiche und bald mit der Fichte im kräftigen Bestande auf humosen Böden, die Moore nicht scheuend (in Norddeutschland: *Ledum*-Moore!), in schwachen Resten noch heute den Versuch der Besiedelung von Gebirgshochmooren machend. Wenn Fichte und Kiefer vielleicht gemeinsam (wie in Sibirien und Nordeuropa) in der Glazialperiode den Wald zwischen Tundren bildeten, so werden Kiefer, Birke und Espe in der xerothermischen Periode die mächtigste Ausbreitung erlangt und ihre Vorherrschaft erst später und allmählich an die anderen Waldbäume abgegeben haben.

Die weiteren Fragen über veränderte Regionsverteilung der Waldbäume hängen besonders mit der Beurteilung von klimatischen Oszillationen nach der Eiszeit im Sinne von AXEL BLYTT, aber mit entsprechenden Umänderungen von dessen Theorie,

eng zusammen. Gab es eine Alternanz trockener und feuchterer, bzw. wärmerer und kühlerer Perioden? Das von BLYTT als beweiskräftig angeführte Moment bildete die abwechselnd aus Torflagern und Waldresten, bzw. Sumpflvegetation hervorgegangene Schichtung vieler Torfmoore der Gegenwart, und diese besteht auch in den mitteldeutschen Gebirgen. GUNNAR ANDERSSON hat der Beweiskraft für Skandinavien widersprochen; aber wenn auch A. BLYTT viel zu weitgehende Folgerungen auf seiner Grundlage aufbaut, so vermag ich doch nicht einzusehen, wie ohne eine Veränderung äußerer Art ein, durch die Höhe seines Torflagers oberflächlich trockener gewordenes und mit Waldbäumen besiedeltes Moor aus sich selbst wiederum die Waldflora vernichten und über ihr eine neue Sumpflmooslage schaffen könne. Entweder sind die Veränderungen äußerer Art lokal, d. h. ein Teil des Moores versumpft wieder durch relative Senkung unter die Umgebung, oder sie liegen in einer allgemeinen Zunahme von Regenfällen begründet. Für jedes Hochmoor gibt es besondere lokale Schwankungen, ohne Zweifel, aber für ganze Distrikte könnte nur ein klimatischer Wechsel bestimmend sein. Es ist aber fraglich, ob man die Gleichzeitigkeit des Wechsels von Torflager und Waldschicht für ganze Gebirgssysteme, ja für das ganze mitteleuropäische Florengebiet jemals wird feststellen können, ob z. B. das von NEUWEILER beschriebene Hochmoor der nördlichen Schweiz, dasjenige vom früheren Fichtelsee (s. V. d. E. VI. 553), und irgend ein mecklenburgisches und skandinavisches Moor unter Berücksichtigung des ganz verschiedenzeitlichen Anfanges ihrer Bildung zu irgend einer einigermaßen befriedigenden Identifizierung führen werden. Bei uns fehlt es noch durchaus an monographischer Behandlung des Gegenstandes.

Es wird von den Torfgräbern im Erz- und Fichtelgebirge häufig angegeben, daß sie Haselnüsse in bestimmten Schichten gefunden hätten; aber ich habe trotzdem noch keinen sicheren Fund derselben erlangen können. Gerade an die Verbreitung des Haselstrauchs knüpft sich aber in Schweden die Annahme einer noch nicht zu lange vergangenen wärmeren Periode<sup>1)</sup>, und die Annahme liegt alsdann nahe, daß auch in Mittelddeutschland die anspruchsvolleren Holzpflanzen periodisch auf größere Höhen hinaufgerückt gewesen seien. Hiermit könnten die Angaben zusammenhängen, daß in den Mooren des Oberharzes Eichenhölzer gefunden seien, während die Eiche jetzt vom Harz bis Erzgebirge 600 m in Beständen, 800 m in Einzelbäumen nicht übersteigt.

Eine vorurteilsfreie Betrachtung der arktisch-borealen und alpinen Genossenschaften auf ihren Fundplätzen in der Höhe der mitteldeutschen Gebirge kann der Annahme einer verschwundenen wärmeren Periode nur günstig sein; aber dieselbe Betrachtung zwingt dazu, den damaligen höheren Temperaturschlag nicht als sehr bedeutend anzusehen.

Zunächst ist es nämlich auffallend, daß die mitteldeutschen Gebirge so wenige Fundplätze mit solchen reicheren Genossenschaften aufweisen, obwohl sie sowohl als nordstidliche wie auch als sidnordliche Übergangslinie in den inter- und postglazialen Perioden gedient haben müssen. Nur die arktisch-boreale Genossenschaft hat in Arten wie *Empetrum*, *Carex*

1) GUNNAR ANDERSSON, Hazelen i Sverige (1903), Karte!

pauciflora, *Andromeda*, eine gewisse Häufigkeit ihrer Standorte behalten. Vergleicht man nun den Reichtum an subalpinen Arten, den die Vorberge der nördlichen Kalkalpen in ihren Bergwiesen und obersten Nadelwäldungen schon in Höhen von 1000—1300 m aufzuweisen haben, wo Arten wie *Pulsatilla alpina* und *Ranunculus alpestris*, *montanus*, *Veratrum*, *Viola biflora* eine bedeutende Rolle spielen, so liegt der Gedanke nahe, daß die heutige Armut der obersten Mittelgebirgswiesen durch eine Periode bedingt sei, in der dieselben kräftigerem Baumwuchs wichen und einen Teil ihrer früheren Glazialrelikte verloren; klimatisch scheint mehr erlaubt.

Andererseits haben sich doch nach unserer grundsätzlichen Annahme boreal-alpine Arten wie *Betula nana*, *Hieracium alpinum* und *nigrescens*, *Carex rigida* und *sparsiflora*, an Standorten außerhalb des Riesengebirges gehalten, die auch heute in den höchsten Mulden, Sümpfen oder zwischen der blockreichen Bergheide der Gipfel selbst liegen und von wo es niemals höher gelegene Zufluchtsorte gegeben hat; so scheint es nicht wahrscheinlich, daß sie sich an diesen Stellen unter wesentlich anderen klimatischen Bedingungen als den heutigen hätten erhalten können, wenigstens nicht nach der Seite der Temperaturerhöhung hin.

Den xerothermischen Genossenschaften, die ich oben besprach, steht in ihren äußeren Ansprüchen am schärfsten gegenüber eine andere Gruppe, die man „hygrotherische“ nennen kann, weil die ihr angehörnden Arten in feuchten Sommern ohne trockne Sonnenhitze am besten gedeihen. Sie hat ihr europäisches Hauptwohngebiet von den Azoren—Bretagne bis zur norwegischen Südküste und wird demnach als *nordatlantisch* bezeichnet. Ihr gehören *Myrica Gale*, *Erica Tetralix*, *Hydrocotyle*, *Drosera intermedia* als Leitarten an, von denen die erstere in unser Gebiet gar nicht eintritt, während die drei anderen von NW. her bis zur sächsischen Lausitz die nördlichen Hügel umsäumen, in Niederungen mit Teichen und Sümpfen eindringen, ja sogar auf das niedere Bergland übergehen (*E. Tetralix* im Weserbergland: s. V. d. E., Bd. VI, p. 289; *Hydrocotyle* in der Lausitz auf Moorwiesen 3—400 m hoch). Diese Genossenschaft ist von allen bisher besprochenen jedenfalls die letzteingewanderte gewesen, und es bleibt nun zweifelhaft, ob diese Zeit mit dem hypothetischen höchsten Stande der Sommerwärme im Berglande zusammenfiel, ob sie ihr vorherging oder nachfolgte. Diese Fragen können leichter gestellt als beantwortet werden, und es scheint der Forschung wirklich nichts damit gedient, wenn solche entwicklungsgeschichtliche Skizzen voreilig zu einem umfangreichen Gebäude auf ganz schwachen Füßen ausgebaut werden.

Doch soll sich unsere Aufmerksamkeit noch auf eine besondere Gruppe von Montanpflanzen lenken. Es ist erklärlich bei der Verschiedenheit im Artbestande von Ost- und Westalpen, daß daran bei nordwärts verbreiteten Arten auch die deutschen Mittelgebirge Teil nehmen. Nur der Böhmerwald hat *Doronicum austriacum*, der Schwarzwald teilt sich mit den Hochvogesen in den Besitz des westalpinen *Mulgedium Plumieri*; *Senecio crispatus* ist von den Karpathen und Ostalpen bis Böhmerwald, Riesengebirge, Erzgebirge und Thüringer Wald (sehr selten! V. d. E., Bd. VI, p. 524) verbreitet.

Es gibt aber auch Montanarten von ganz anderer Verbreitung, die nämlich die westeuropäischen Gebirge mit dem Harz über das rheinische Schiefergebirge hin-

weg verbinden und dann auch in den schlesisch-böhmischen Gebirgen fehlen, so besonders *Meum athamanticum* und *Digitalis purpurea*. *Meum* fehlt, wie es scheint, vom Jura an der ganzen Alpenkette im Bereich ihrer alten Vergletscherung, hat seinen wahrscheinlichen präglazialen Ursprung in den Pyrenäen. Ebenso der rote Fingerhut. Ob diese westlich-montanen Arten, die weiter nordwärts vordringen, eine gleichartige Verbreitungszeit besaßen, wie die vorhergenannten „nordatlantischen“, oder ob sie schon weit früher einwanderten, als die Nordhänge von Jura und Alpen noch vom Gletschereis erfüllt waren, ist eine sich mit der vorigen verbindende Frage.

Die besonderen Entwicklungsverhältnisse seit der Eiszeit haben bei uns, wie auch in noch weit nördlicher gelegenen Ländern, die Herausbildung eines schwachen Endemismus zur Folge gehabt, der sich hauptsächlich in Lokalarten polymorpher Gattungen (*Hieracium*, *Rosa*, *Rubus*) zeigte. Die wichtigsten Formen davon bilden die *Hieracien* des Riesengebirges und Gesenkes, eine (*Hieracium nigrescens* \**bructerum*) gehört auch dem Harz an: dieselben werden insgesamt nicht besser und nicht schlechter in bezug auf ihre Artcharaktere sein als die *Hieracien* der Faröer, die sämtlich dort jüngst als eigene Arten aufgestellt wurden.

In der neueren Zeit hat man ja diesen schwachen Arten polymorpher Formenkreise besondere Beachtung geschenkt, und wenn dies im Sinne der geographisch-biologischen Methode unseres Kongreßpräsidenten RICH. v. WETTSTEIN geschieht, so ist dies mit Freude zu begrüßen, ja es ist eine innere Notwendigkeit für den selbstverständlichen Ausbau unserer Wissenschaft. Nur möchte man sich dabei bewußt bleiben, daß gerade in bezug auf entwicklungsgeschichtliche Fragen die Abstammung der Arten und ihr verwandtschaftliches Verhältnis zueinander von größerer Bedeutung ist, als die Feststellung einer abweichenden Form für sich an einem besonderen Orte. Das verwandtschaftliche Verhältnis aber bleibt besser aufgedeckt durch Einfügung der Lokalformen in größere, polymorph gewordene Sammelarten, wodurch man zu einer trinominalen Subspezies-Bezeichnung gedrängt wird. Die Bezeichnung *Hieracium bructerum* (Fries) besagt nur den endemischen Charakter der Brockenform, *Hieracium nigrescens* \**bructerum* weist zugleich auf die Verwandten in den Sudeten, Norwegen etc. hin, von denen sie ja nur ein eingehenderes Beschäftigen mit systematischer Vertiefung genügend zu trennen vermag.

In dieser Hinsicht, nicht in der Aufstellung und Beschreibung besonderer Formen allein sondern in Erörterung ihres verwandtschaftlichen Zusammenhanges und ihrer Arealbeziehung, sind die ausführlichen Arbeiten erst noch zu erwarten und für die Entwicklungsgeschichte zu verwerten. Diese Richtung mag noch dadurch gewinnen, daß die besonderen Formationen, denen die jungen Arten angehören, mit ihren besonderen ökologischen Bedingungen zum Gegenstande der Beobachtungen gemacht werden.

Wenn hier zum Schluß vielfach auf noch ungelöste Aufgaben hingewiesen wurde, zu denen die mitteldeutsche Florenentwicklung einladet, so möchte auch die noch genannt werden, zu entscheiden, inwieweit noch heute allen starken Ver-

breitungs-Einrichtungen zum Trotz unausgeglichene Areal-Tensionen bestehen, welche noch nicht zu abgeschlossenen Vegetationslinien geführt haben; ferner welche Verhältnisse isolierte Standorte von Arten in ihrer Isoliertheit erhalten auch dann, wenn anscheinend die Möglichkeit viel breiterer Ausdehnung gegeben wäre? Es würde sich also darum handeln, KORSHINSKY'S Anschauungen über die vitale Aktivität der Einzelpezies, welche selbständig über die Verhältnisse in einem bestimmten Gelände entscheidet, in dem mit mannigfaltiger Verschiedenheit ausgerüsteten deutschen Berg- und Hügellande praktisch zum Ausdruck zu bringen.

## 6. Le développement des Flores dans les Alpes occidentales, avec aperçu sur les Alpes en général.

Par **John Briquet** (Genève).

(Avec 8 figures dans la texte.)

Sommaire: 1. Les origines tertiaires des flores alpines. — 2. Les conséquences des glaciations quaternaires sur la composition des flores alpines. — 3. L'influence des phases glaciaires et interglaciaires sur la distribution des flores alpines. — 4. La dernière extension glaciaire point de départ de la phytogéographie alpine actuelle; méthode de reconstitution de l'odyssée floristique postglaciaire. — 5. Aperçu des grandes lignes de l'immigration postglaciaire des flores dans les Alpes occidentales. — 6. Quelques problèmes spéciaux de l'histoire des flores dans les Alpes occidentales. — 7. La période xérothermique.

### 1. Les origines tertiaires des flores alpines.

Lorsqu'on essaie de percer les voiles du passé pour éclairer l'histoire des flores alpines, on est amené à remonter aux temps miocènes, époque à laquelle les Alpes ont acquis pour la première fois un relief voisin de celui qu'elles possèdent actuellement. Un examen, même superficiel, de la géologie alpine ne permet plus en effet, de s'arrêter encore aux anciennes hypothèses de KERNER, et surtout de J. BALL, qui croyaient pouvoir attribuer les origines des flores altitudinaires dans les Alpes à des périodes beaucoup plus reculées.

Tout en étant moins anciennes que les auteurs précités ne le supposaient, les origines des flores alpines n'en sont pas moins suffisamment éloignées pour être enveloppées de beaucoup d'obscurité.

La paléontologie des molasses qui entourent tout le pourtour occidental et septentrional de la chaîne des Alpes — ainsi que leur hémicycle intérieur, quoiqu'à un degré bien moindre — cette paléontologie est pour nous la source exclusive de

renseignements floristiques sur laquelle nous puissions tabler. Or, elle ne nous renseigne que sur la végétation planitiaire, et celle-ci était subtropicale.

La molasse d'eau douce du classique lac d'Oeningen présente des camphriers, des Diospyros, un Sapindus, des lauriers, des liquidambars, à côté de types moins thermophiles tels que des peupliers, des noyers, des saules et des ormeaux. Heer en a conclu, avec raison, que le climat du lac d'Oeningen pouvait être comparé à celui qui règne actuellement à Madère. De cette flore à celle moins riche en types sub-tropicaux des temps mio-pliocènes et à celle des dépôts franchement pliocènes, on constate toutes les dégradations successives qui accompagnent un changement de climat dans un sens péjoratif.

C'est une nécessité logique que de faire dériver les plantes spécifiquement alpines et montagnardes des types planitiaux qui se sont succédés depuis les temps miocènes dans les plaines. Ceux-ci, nés successivement dans les régions circumpolaires — comme le montre le dépouillement des dépôts tertiaires groenlandais — ont graduellement reflué vers le sud au fur et à mesure que le climat se détériorait, et ont dû fournir dans la suite les éléments constitutifs des flores alpines<sup>1)</sup>.

Mais ce n'est là qu'une donnée générale. Et dans l'état actuel de nos connaissances, il est impossible de préciser les détails du processus sans entrer dans un domaine très hypothétique. On peut, il est vrai, se représenter avec M. SCHROETER<sup>2)</sup>, que, à l'époque où les palmiers croissaient à Lausanne et les camphriers au bord du lac de Constance, les rhododendrons fleurissaient déjà dans les Alpes comme descendants d'un type primitif subtropical venu de l'Arctide. On peut même envisager, avec ce savant, la sensibilité que les rosages manifestent à l'égard du froid, comme un héritage de leur écologie tertiaire. Mais, si plausible que paraisse l'explication, aucun fait paléontologique ne la confirme. Nous ne possédons aucune relique fossile qui nous renseigne sur la flore orophile des temps mio-pliocènes.

Sans vouloir prophétiser en ce qui concerne l'avenir, il faut convenir que les conditions dans lesquelles des dépôts de végétaux fossiles auraient pu se former dans les Alpes sont d'une réalisation si exceptionnelle que l'on ne peut guère s'attendre à beaucoup de lumières de ce côté là dans le futur.

Pour longtemps, sans doute, la phylogénie et l'histoire des aires des plantes alpines ressortiront des déductions tirées des études de systématique monographique. Plus il s'agira de types jeunes, plus ces conclusions serreront de près la réalité, plus il s'agira de types tranchés et anciens, moins il faudra leur attacher d'importance.

## 2. Les conséquences des glaciations quaternaires sur la composition des flores alpines.

Si nous admettons que l'origine, dans les Alpes, des plantes alpines est pour la plus grande partie préglaciaire — abstraction faite des formes dont la filiation récente

1) ENGLER, Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt seit der Tertiärperiode, Bd. I, p. 89, ann. 1879.

2) SCHROETER, Das Pflanzenleben der Alpen, p. 125, ann. 1904.

avec des types actuels, orophiles ou planitaires, dans les genres dits „critiques“ ne peut faire l'objet de doutes sérieux — on ne peut affirmer la même chose pour toutes les espèces alpines.

La flore alpine renferme en effet des éléments communs avec une série de massifs européens indépendants (Sierra Nevada, Pyrénées, Massif central, Corse, Sudètes, Carpathes, Alpes Scandinaves, etc.), extraeuropéens (Caucase, Altaï, Alpes du Turkestan, Himalaya, Thibet, Amérique du Nord, etc.), et avec l'Arctide.

Quelles sont les causes de ces rapports? Quand, dans quelles conditions se sont-ils établis?

C'est ici qu'interviennent les effets des glaciations quaternaires dans les Alpes.

Il serait inutile de refaire à cette place l'histoire des nombreuses théories qui ont été successivement développées pour fixer à l'époque des glaciations quaternaires l'origine de ces rapports. Cette histoire vient d'être exposée d'une façon parfaitement claire et complète par M<sup>me</sup> BROCKMANN-JEROSCH <sup>1)</sup>, à l'exposé de détail de laquelle nous nous bornons à renvoyer. Les théories peuvent être groupées en deux catégories principales.

I. Dans la théorie que nous appelée en 1890 la théorie classique <sup>2)</sup>, on part de ce point de vue que les espèces ne peuvent prendre naissance qu'en un seul point, à partir duquel elles rayonnent tant que les conditions du milieu le permettent. Il suit de là que lorsqu'une aire est actuellement morcelée en plusieurs fragments géographiquement éloignés, un des fragments est considéré comme le centre de développement de l'espèce considérée. Celle-ci n'a pu parvenir dans les autres fragments d'aire que par voie de migration. Et quand les conditions actuelles du milieu s'opposent à une semblable migration, il faut rechercher dans le passé une époque, ou des époques, dans lesquelles cette migration a pu s'effectuer avec facilité.

Or, ce cas est celui qui est réalisé pour les plantes de haute montagne a aire répartie entre les divers massifs de l'Eurasie, de l'Amérique du Nord et de l'Arctide.

Pour les partisans exclusifs de la théorie classique, la clé du problème est fournie par les conséquences des glaciations quaternaires dans les hautes montagnes. Lors de la plus grande intensité de la glaciation quaternaire, les moraines terminales des glaciers alpins n'étaient séparées que par des territoires relativement étroits: à l'ouest des petits glaciers des Cévennes et du Plateau central, au nord des glaciers des Vosges et de la Forêt Noire, par exemple. Ceux-ci, à leur tour, étaient très rapprochés des petits glaciers des montagnes de l'Allemagne centrale (Taunus, Odenwald, Erzgebirge etc.), touchant presque eux-mêmes au glacier Scandinave. Rien de plus simple, dès lors, que d'admettre, pendant les temps glaciaires des mélanges de flores entre ces différents massifs, dans les intervalles desquels toutes les formations orophiles ont dû se réfugier.

1) JEROSCH, Geschichte und Herkunft der schweizerischen Alpenflora. Leipzig 1903.

2) BRIQUET, Recherches sur la flore du district savoisien et du district jurassique franco-suisse, p. 19, ann. 1890 (ENGLER's Jahrb., Tome XIII, publié seulement en 1891).

Telles sont les lignes générales de l'explication, mais il va sans dire que les détails en varient beaucoup suivant les auteurs<sup>1</sup>). Ainsi, les rapports entre les Alpes et l'Altaï s'expliquent par des migrations glaciaires provenant de l'Altaï (CHRIST). ENGLER précise en disant que ces migrations se sont effectuées entre les 50° et 45° de latitude N, en passant au S. de l'Oural, plus rarement par la même voie mais en sens inverse; parfois cette migration s'est même effectuée par des chemins plus compliqués: Altaï — Arctide — Alpes, ou même: Alpes — Scandinavie — Groenland — Amérique du Nord — Sibirie orientale — Altaï! Pour la plupart des auteurs, les rapports entre les flores arctiques et alpines proprement dites s'effectuent directement entre les Alpes et l'Europe septentrionale, mais rien n'est plus variable que la patrie attribuée aux éléments communs à ces deux flores: Scandinavie (HOOKER, MARTINS), l'Arctide entière (HEER, POKORNY etc.), l'Arctide américaine principalement (CHODAT, SCHULZ etc.), les Alpes principalement (KERNER, WETTSTEIN), principalement les montagnes du Nord de l'Asie (CHRIST) etc. etc.

Il est à remarquer que c'est en général le maximum de fréquence actuelle qui a dirigé les auteurs pour déterminer la patrie d'origine. Parfois aussi, on insiste sur la distribution des espèces voisines et les questions d'affinités entrent en ligne de compte.

Mais la fréquence à l'intérieur de l'aire actuelle ne peut pas former la conviction sur ces questions. La paléontologie le démontre à l'évidence. Il y a déjà longtemps que M. ENGLER<sup>2</sup>) a insisté sur l'exemple bien connu du genre Ginkgo, cantonné, de nos jours au Japon, et du genre Sequoia en Californie. On tirerait des conclusions absolument fausses en spéculant dans le passé sur la localisation actuelle de ces genres, attendu qu'ils étaient largement répandus dans l'hémisphère boréal pendant les temps miocènes. Le *Rhododendron ponticum* est aujourd'hui localisé dans les montagnes pontiques et au Caucase (sous sa forme typique), mais a été retrouvé à l'état fossile dans la brèche interglaciaire de Hoettingen et dans la craie interglaciaire de Pianico Sellere (lac d'Iseo). D'autre part, le refoulement graduel vers le sud d'une foule de types subtropicaux répandus dans l'Arctide pendant la première partie des temps tertiaires est un nouvel exemple des écarts énormes que l'on ferait si l'on spéculait sur la distribution actuelle des types génériques auxquels ils appartiennent pour déterminer leur patrie d'origine. Ce sont là des leçons qui devraient enseigner aux phytogéographes une prudence dont ils n'ont pas toujours fait preuve.

Quant aux spéculations basées sur la distribution des espèces voisines et sur les affinités, elles ont déjà un intérêt plus puissant, au moins quand il s'agit de ces groupes relativement jeunes, appelés «petites espèces». Mais cet intérêt va en décroissant à mesure que l'on s'adresse à des types plus tranchés et plus anciens. — En raisonnant sur la dérivation de types altitudinaux au dépens d'une espèce mère planitiaire largement répandue, rien n'est plus probable que l'inégale production d'espèces

1) Voy. JEROSCH, l. c. p. 94—129.

2) ENGLER, *Entwicklungsgeschichte l. c.*, Bd. II, p. 48, ann. 1879.

dérivées dans des massifs éloignés. Si, par exemple, nous assistons à un épanouissement extraordinaire des genres *Androsace*, *Primula*, *Rhododendron*, *Pedicularis* et autres, dans l'Himalaya et le sud-ouest de la Chine, cela ne signifie pas nécessairement que les types européens doivent être originellement rattachés à ce foyer de production. Cela peut simplement signifier que les espèces mères dont les types altitudinaux sont dérivés ont été plus féconds en espèces-filles en Asie qu'en Europe.

C'est avec raison que KERNER<sup>1)</sup>, parlant des patries successives qui ont été attribuées aux espèces altitudinales à aire morcelée dans l'hémisphère boréal, a déclaré que cette question d'origine ne pouvait, dans l'état actuel de nos connaissances, être tranchée avec certitude: les solutions se meuvent dans un cercle, une hypothèse pouvant aussi bien être défendue qu'une autre<sup>2)</sup>.

\* 2. Une deuxième théorie envisage l'apparition d'une variation ou d'une mutation, aboutissant à une espèce dérivée au dépens d'une espèce mère, comme pouvant se produire simultanément sur plusieurs points de l'aire de cette espèce mère. L'origine d'une même forme dérivée peut donc être monotopique ou polytopique. Par conséquent, lorsque des difficultés se présentent pour expliquer les causes efficaces d'une aire morcelée, il faut tenir compte, non seulement de migrations possibles dans des conditions de milieu antérieures favorables, mais encore de la production possible de la même forme en des points différents et éloignés (WETTERHAN, MUCH, BONNIER, SAPORTA et MARION, FALSAN, NÄGELI et PETER, BRIQUET, F. E. CLEMENTS etc.).

Nous n'avons pas l'intention d'entrer ici dans la discussion détaillée de cette explication qui doit, selon nous, toujours entrer en ligne de compte lorsqu'il s'agit de résoudre des questions de ce genre. Il faudrait pour cela disposer de plus d'espace que le sujet ici traité n'en comporte. La possibilité, et même la certitude, de l'existence du processus de développement polytopique (qu'il faut se garder de confondre avec un développement polyphylétique) s'impose au botaniste qui étudie un groupe critique quelconque; elle est entrée dans le domaine des possibilités expérimentales depuis que les faits de mutation ont reçu de DE VRIES<sup>3)</sup> et d'autre chercheurs

1) KERNER, Pflanzenleben, Bd. II, p. 838, ann. 1891.

2) M<sup>me</sup> BROCKMANN-JEROSCH, qui se place exclusivement sur le terrain de la théorie classique (op. cit. p. 12—18), après avoir consciencieusement énuméré et classé la série bigarrée des hypothèses sur l'origine des éléments boréaux-alpins (op. 126), conclut en disant que dans beaucoup de cas «on n'arrivera jamais à des connaissances certaines et qu'il faudra se contenter de conclusions par analogie» (l. c. p. 129). Il est intéressant de rapprocher ce résultat peu brillant d'un autre passage dans lequel l'auteur dit merveille des résultats féconds issus de l'application de la théorie classique (op. cit. p. 115). Jusqu'à présent cette fécondité s'est surtout manifestée par le nombre des hypothèses contradictoires; c'est là ce qui ressort le plus nettement de l'exposé de l'auteur.

3) DE VRIES, Die Mutationstheorie. 2 vols. in 8. Leipzig 1901 et 1903. — Au moment où nous terminions le manuscrit de nos Recherches sur la flore des montagnes de la Corse et ses origines (1901) — dans lesquelles nous avons cherché à montrer le rôle que le polytopisme a pu jouer dans le développement de diverses espèces — nous ne connaissions encore de M. DE VRIES que sa communication préliminaire faite à Hambourg (Die Mutationen und die Mutationsperioden bei der Entstehung der Arten, 1901). Nous ne pouvions, d'après cette communication préliminaire, saisir toute la portée des faits très sommairement décrits par l'auteur, ce qui explique que nous n'ayons pas alors envisagé ce côté de la question.

toute l'attention qu'ils méritent<sup>1)</sup>. Sans doute la vérification d'un développement polytopique dans un cas donné suppose une préparation antérieure dans ce genre d'études que seule une pratique sérieuse de la systématique de détail peut donner. Il ne suffit pas, pour éliminer cette explication de poser de vagues questions générales du genre de celles que M<sup>me</sup> BROCKMANN-JEROSCH a présentées dans sa «critique» de la «théorie» polytopique<sup>2)</sup>. Il faut prendre, les uns après les autres, les exemples précis de développement polytopique qui ont été cités et démontrer d'une façon péremptoire qu'ils reposent sur des erreurs d'observation ou qu'ils ont été mal interprétés. La critique de M. JEROSCH ne contient pas même les éléments d'une semblable réfutation: elle laisse la question intacte<sup>3)</sup>.

SAPORTA et MARION<sup>4)</sup> estiment que le lentisque, le myrte et une foule d'autres plantes méditerranéennes, n'auraient jamais pu se maintenir en Provence, si on admet pendant les temps quaternaires un abaissement de température du genre de celui qui aurait permis à la région alpine des Alpes et des Pyrénées d'emprunter directement des éléments floraux à l'extrême nord. Ils reconnaissent bien que, surtout à la faveur des tourbières, des relations ont pu s'établir entre le nord de l'Europe et les Alpes. Mais ils pensent que les espèces signalées jusqu'à présent dans les tourbes fossiles, en nombre restreint, ne suffisent pas pour généraliser ce mode de migration, ni pour expliquer tous les rapports. Pour eux, les types arctico-alpins représentent cette partie de la végétation psychrophile tertiaire qui a occupé d'abord les massifs montagneux avant l'apparition des neiges permanentes, soit autour du pôle, soit à l'intérieur de la zone boréale. — Nous même<sup>5)</sup>, nous avons ajouté d'autres objections: insuffisance du climat glaciaire pour expliquer des échanges avec le Taurus de Cilicie, qui n'offre aucune trace de glaciation, avec les chaînes arméniennes, celles du sud de la Perse, etc. Nous en avons conclu que les deux processus (monotopique avec migration; polytopique sans migration nécessaire) avaient probablement été à l'oeuvre ajoutant que l'on doit discuter dans chaque cas particulier laquelle de ces deux alternatives est la plus vraisemblable, mais que

1) Voy. sur le polytopisme expérimental des Oenothères le récent travail de MAC DOUGAL, VAIL, SHULL et SMALL, Mutants and hybrids of the Oenotheras (Carnegie Institution of Washington, publ. N° 24, Washington 1905).

2) JEROSCH, op. cit. p. 12—18.

3) Bien qu'ayant mentionné au commencement de son livre les premiers auteurs de la théorie polytopique, M<sup>me</sup> BROCKMANN-JEROSCH nous fait ensuite l'honneur de nous citer comme seul auteur de l'application du processus polytopique au problème de l'origine de certaines espèces boréales-alpines. En réalité la priorité en revient principalement à Saporta et Marion, dont l'ouvrage ne figure même pas dans la bibliographie de l'auteur. Nous aurons d'autres exemples à citer des lacunes présentées par le livre de M<sup>me</sup> BROCKMANN-JEROSCH en ce qui concerne les auteurs de langue française, ou des cas fréquents dans lesquels leurs idées (les nôtres en particulier) sont présentées sous une forme tout à fait inexacte. Nous ne pouvons nous expliquer ces déficits, dans un travail d'ailleurs de très grand mérite, que par une connaissance insuffisante de la langue française.

4) SAPORTA et MARION, L'Evolution du règne végétal, Tome II, p. 208—214, ann. 1885.

5) BRIQUET, Recherches etc. p. 21—24, ann. 1890.

dans l'état actuel de la science, on ne peut dans la plupart des cas donner le résultat de cette discussion que comme une probabilité <sup>1)</sup>.

Cette conclusion est encore la nôtre aujourd' hui. Nous envisageons le problème de l'origine géographique des éléments arctico-alpins et des éléments altitudinaux à aire morcelée entre les massifs montagneux de l'Eurasie en général, comme appartenant à la préhistoire des flores alpines, et non pas à l'histoire proprement dite parcequ'elle n'est pas actuellement susceptible d'une solution certaine.

### 3. L'influence des phases glaciaires et interglaciaires sur la distribution des flores alpines.

Dans l'introduction au beau livre „Die Alpen im Eiszeitalter“ de PENCK et BRÜCKNER, M. PENCK écrit ceci: „Il ya dix-huit ans, la doctrine de la répétition des glaciations n'avait que peu d'adhérents“ <sup>2)</sup>. On peut dire que, en ce qui concerne les Alpes occidentales, les progrès de la doctrine des glaciations distinctes sont encore plus récents que cela. En effet, le glaciériste français le plus documenté et le plus zélé, FALSAN, a resumé en 1889 ses recherches, ainsi que celles de CHANTRE, de BENOÎT, de LORY, d'APLH. FAYRE et d'autres, dans un livre classique qui conclut à l'unité de la période glaciaire dans le bassin du Rhône <sup>3)</sup>. Les alluvions et les lignites interglaciaires étaient envisagés par lui comme dûs à des oscillations ou phases de recul et d'avance successives du glacier rhodanien. Et il faut avouer que la distinction entre une phase interglaciaire et une simple oscillation est bien difficile, surtout dans les Alpes occidentales. Il ne faut rien moins que l'expérience consommée dans des régions où cette distinction est plus aisée, par des géologues comme MM. PENCK et BRÜCKNER, pour pouvoir s'attaquer avec succès à l'analyse stratigraphique du quaternaire dans des régions qui ont dépisté l'habileté d'une série de chercheurs locaux <sup>4)</sup>.

La flore et la faune décelées par l'étude des dépôts interglaciaires ne représentent pour FALSAN et son école que celles développées en aval des glaciers et fossilisées au cours d'une oscillation de ce dernier. Elles peuvent donc servir à caractériser le climat qui régnait en aval des régions atteintes par la glaciation.

1) BRIQUET, l. c. p. 26. — M<sup>me</sup> BROCKMANN-JEROSCH (op. cit. p. 126) nous attribue l'opinion suivante: „Verwandtschaft der nordischen und alpinen Floren nur zum kleinen Teil historisch-genetisch begründet, sondern hauptsächlich auf polytope Entstehung begründet.“ Nous n'avons rien dit de semblable en 1890, ayant renoncé à ce moment à faire pour les Alpes une séparation entre les types immigrés et les types non immigrés. Nous déclinons donc toute responsabilité pour les mots soulignés ci-dessus, lesquels supposent une statistique que nous avions alors estimée impossible. En 1901 (Recherches sur la flore des montagnes de la Corse et ses origines p. 72 et suiv., ann. 1901), nous avons proposé l'hypothèse d'une origine polytopique pour 24 espèces boréales-alpines (sur environ 160 espèces communes aux Alpes, aux régions boréales-arctiques et aux montagnes du nord de l'Asie).

2) PENCK u. BRÜCKNER, Die Alpen im Eiszeitalter, p. 3, ann. 1901.

3) FALSAN, La période glaciaire, p. 244, ann. 1889.

4) Actuellement encore, plusieurs géologues français continuent à considérer l'ensemble des dépôts alluviaux ou lignitifères intercalés dans l'erratique comme provenant de phases d'oscillations pendant la progression ou la régression du glacier rhodanien (voy. PENCK u. BRÜCKNER, op. cit. p. 700).

En 1890, quelques mois après l'apparition du livre de FALSAN, nous résumions nos études sur une partie des Alpes occidentales et nous n'avions alors aucune raison pour ne pas adopter les conclusions unitaires du standard work du premier glaciariste de la région <sup>1)</sup>. Nous faisons d'ailleurs d'expresses réserves <sup>2)</sup> en ce qui concerne les autres parties des Alpes <sup>3)</sup>.

Aujourd' hui, nos idées se sont notablement modifiées, non seulement par suite des publications qui se sont succédées et des faits nouveaux qu'elles ont apportés, mais encore par suite d'un examen personnel de plusieurs localités traitées d'une façon peut être trop sommaire par FALSAN.

Actuellement, MM. PENCK et BRÜCKNER distinguent quatre périodes glaciaires successives, appelées périodes günzienne, mindélienne, rissienne et würmienne <sup>4)</sup>. Ces quatre périodes glaciaires, comportant des phases de grande extension des glaciers sont séparées par des périodes interglaciaires correspondant à un recul assez puissant et assez prolongé des glaciers pour avoir permis le dépôt, entre les terrains erratiques et jusque dans l'intérieur des Alpes, d'alluvions, de lignites, de loess etc. Ces géologues reconnaissent que la distinction de ces diverses périodes est excessivement difficile dans le quaternaire rhodanien, dont le développement, depuis le Haut-Valais jusqu' à Lyon, est pourtant énorme. Ces difficultés sont si grandes que M. BRÜCKNER lui-même n'a pas attribué d'une façon positive à une période déterminée plusieurs dépôts interglaciaires. Il se borne, par exemple, à dire que les conglomérats interglaciaires des gorges de Bioge (Drance) sont très anciens <sup>5)</sup>. Nous même, nous avons examiné ces conglomérats très souvent et sur toute leur étendue accessible: nous ne sommes jamais arrivé à nous faire une opinion certaine même sur la question de savoir s'il s'agissait là d'un phénomène local, produit pendant une phase de recul et d'avance du glacier, ou d'un dépôt témoin d'une longue période alluviale interglaciaire.

Les trois périodes de Günz, de Mindel et de Riss, forment dans les Alpes occidentales un ensemble quasi-inextricable. Nous voulons bien admettre l'équivalence de cet ensemble avec les périodes plus distinctement stratigraphiées sur le versant N. des Alpes, mais sans oser entrer, provisoirement, dans le détail des parallélismes.

Il en est tout autrement de la dernière période glaciaire, la période würmienne. Celle-ci est séparée de la masse des terrains erratiques plus anciens par une phase

1) BRIQUET, Recherches sur la flore du district savoisien etc., p. 30.

2) BRIQUET, l. c.

3) Sur ce point encore Mme BROCKMANN-JEROSCH (op. cit. p. 107—109) nous fait à tort l'honneur de nous attribuer la paternité de données que nous avons toutes empruntées aux glaciaristes français, et en particulier à Falsan, dont les écrits ne sont même pas mentionnés dans sa bibliographie. Selon l'auteur, nous occupons une situation isolée parmi les naturalistes par les idées singulières que nous avons développées en 1890 sur le climat, la flore et la faune des temps quaternaires dans les Alpes occidentales. Cette affirmation ne pourra que paraître bizarre à ceux qui, connaissant les écrits de Falsan, ont retrouvé dans notre mémoire la plupart de ses conclusions. Nous avons pourtant pris soin de toujours citer nos sources.

4) PENCK u. BRÜCKNER, Die Alpen im Eiszeitalter, p. 109—111, ann. 1901.

5) PENCK u. BRÜCKNER, op. cit. p. 563.

interglaciaire (argiles, sables, loess etc.) représentée par diverses formations dont la plus intéressante est la terrasse alluviale de Villefranche (Rhinoceros Mercki, Elephas antiquus, auxquels se mêlent les Rhinoceros tichorhinus, Elephas primigenius et Cervus tarandus<sup>1</sup>). Le loess rhodanien, que nous avons jadis envisagé comme postglaciaire<sup>2</sup>, paraît bien avoir été aussi interglaciaire. M. PENCK donne comme argument important à l'appui de cette thèse, le fait que le loess évite les moraines de la dernière période glaciaire (Würm) et repose seulement sur l'erratique plus ancien (Riss). Le profil de Bianne le montre intercalé entre les deux erratiques<sup>3</sup>. S'il en est toujours ainsi, le loess rhodanien doit correspondre à la phase la plus continentale de la dernière période interglaciaire, à cause des caractères éoliens de cette formation et aussi à cause de l'abondante faune de mollusques terrestres qu'elle renferme.

D'autre part, les limites des deux périodes d'extension des glaciers sont généralement déterminées: pour la dernière période glaciaire par des alluvions formant des basses-terrasses, pour la période antérieure (celle d'extension glaciaire maximale) par des hautes-terrasses.

Cette orientation préliminaire était nécessaire pour aborder les questions qui sont capitales pour le botaniste, lorsque celui-ci cherche à reconstituer l'histoire des mouvements floristiques, et qui ont abouti à la phytogéographie actuellement réalisée dans les Alpes occidentales.

Ces questions sont les suivantes:

1<sup>o</sup>. Quelle a pu être l'influence des périodes interglaciaires sur la distribution actuelle des flores dans les Alpes occidentales?

2<sup>o</sup>. Quelles ont été les limites d'extension maximale de la dernière glaciation? A quelle hauteur se sont trouvées à cette époque les lignes les plus inférieures des neiges permanentes dans nos divers massifs?

En ce qui concerne la première question, nous répondons, aujourd'hui comme en 1890<sup>4</sup>), que l'influence des périodes interglaciaires sur la distribution actuelle des flores dans les Alpes occidentales a été pour ainsi dire nulle.

On peut d'abord passer sous silence les périodes interglaciaires qui ont séparé les périodes glaciaires 1, 2 et 3 (Günz, Mindel et Riss). Nous ignorons, en effet, de la façon la plus complète quelle végétation occupait les vallées à ces époques dans les Alpes occidentales, faute de fossiles. Nous ne savons rien sur l'extension de cette végétation. Enfin, et c'est là le point essentiel, cette végétation a été balayée des territoires qu'elle occupait par la grande extension des glaciers de la troisième période (Riss). On ne saurait admettre qu'il en soit resté quelque chose lors de l'extension maximale des glaciers. En effet, le glacier rhodanien déposait à cette

1) GULLARD, Sur l'âge des graviers quaternaires de Villefranche (Rhône) (Comptes rend. Ac. Sc. Paris, 31, 1, ann. 1898). — SAVOYE, Le Beaujolais préhistorique, ann. 1899. — PENCK u. BRÜCKNER, op. cit. p. 669—671, ann. 1901.

2) BRIQUET, Recherches sur la flore du district savoisien etc., p. 46, ann. 1890.

3) DU PASQUIER et PENCK, Sur le loess préalpin. (Bull. soc. sc. nat. de Neuchâtel, Tome XXIII, ann. 1895.)

4) BRIQUET, Recherches sur la flore du district savoisien etc., p. 31.

époque des moraines terminales sur le pourtour d'un arc de cercle immense qui touchait à Bourg, Lyon et Vienne. Plus au sud, un rameau s'avancé à l'ouest de Voiron et couvrait le plateau de Bièvre. La glace s'élevait à 1200 mètres au passage de la deuxième chaîne du Jura. Les vallées du Jura méridional (Valserine, Ain etc.) portaient des glaciers locaux. Les blocs erratiques rhodaniens atteignaient encore 1100 mètres au Mollard-de-Don, sommet qui ne dépassait la surface du glacier que de 119 mètres. Enfin, près d'Ambérieu, le glacier atteignait encore l'altitude de 700 mètres. Il résulte de cela que toute la végétation interglaciaire des vallées a été refoulée en aval de l'hémicycle Bourg-Lyon-Vienne, et que les flores alpines n'ont pu se maintenir que dans la région de bordure de cet hémicycle.

Il en a été de même sur le versant italien. La Doria Riparia poussait ses moraines terminales jusqu'à Rivoli: le glacier de la Doire Baltée, dépassant Ivree, n'était plus séparé que d'une quinzaine de kilomètres de Turin. — Des faits analogues, plus prononcés encore, caractérisent toute la région insubrienne.

Les faits ont été un peu différents en ce qui concerne les glaciers plus méridionaux des Alpes provençales et maritimes. Ceux-ci — nous reviendrons sur ce point — n'ont jamais pris un développement pareil. Leurs variations, correspondant aux différentes phases climatiques, ont été accompagnées de déplacements bien moins marqués dans les limites occupées par la végétation.

Nous arrivons à l'examen de la dernière période interglaciaire. Sur celle-ci aussi les documents sont extrêmement maigres dans les Alpes occidentales. M. KILLIAN a signalé à Entraignes, non loin de S<sup>t</sup> Jean de Maurienne, au cœur de la Savoie, des tufs interglaciaires de cette époque, qui montrent une flore arborescente très semblable à celle qui y existe encore aujourd'hui<sup>1)</sup>. Seuls, selon M. DE WETTSTEIN<sup>2)</sup>, les *Carpinus Betulus* et *Mespilus germanica* indiqueraient un climat un peu plus clément qu'actuellement. Et encore, la différence n'est elle pas grande: ces deux espèces atteignent actuellement l'altitude de 1000 mètres dans le Jura savoisien (M<sup>t</sup> Grelle!). Tout ce que l'on peut tirer de ces renseignements, c'est que la flore interglaciaire des vallées dans les Alpes occidentales, ne différerait pas sensiblement de celle qui y existe aujourd'hui. Mais en eût-elle différé plus nettement — nous faisons ici allusion au *Rhododendron ponticum* de la brèche de Hoettingen et du lac d'Iseo — que son influence sur la distribution actuelle des flores n'aurait pas encore été bien grande.

En effet, la dernière période glaciaire a de nouveau poussé les glaciers sur la presque totalité du territoire glacié antérieurement. Ainsi pour le glacier rhodanien, les moraines frontales se sont arrêtées autour du plateau de Crémieux, d'où elles descendent rejoindre celles de l'Isère à la chaîne de Tullins. C'est dire que toutes les chaînes jurassiques les plus méridionales étaient glaciées, l'abaissement de la ligne moyenne des neiges persistantes étant d'environ 1200 mètres. — Les moraines frontales du glacier de la Durance, au lieu d'atteindre Sisteron s'arrêtaient à une

1) KILLIAN et FLICHE, dans PENCK u. BRÜCKNER, Die Alpen im Eiszeitalter, p. 692.

2) R. VON WETTSTEIN, ap. PENCK u. BRÜCKNER, op. cit. p. 693.

douzaine de kilomètres plus haut dans la vallée. Des différences analogues se retrouvaient pour les glaciers qui descendaient des Alpes cottiennes et maritimes vers la plaine du Piémont, sans la toucher d'ailleurs. Quant aux glaciers provençaux et à ceux des Alpes maritimes, les distances qui séparent les hautes des basses terrasses sont peu considérables. Enfin, tous les glaciers du versant S. des Alpes en Piémont et en Lombardie se sont de nouveau étalés en éventail dans la plaine pendant la dernière période glaciaire.

Dans ces conditions, et les vallées sur lesquelles la dernière période interglaciaire a exercé le plus d'influence (bassin du Rhône) ayant été de nouveau complètement couvertes par la glace de la dernière extension glaciaire, nous nous trouvons à la fin de cette dernière période au même point que lors des glaciations précédentes. Toute la végétation alpine est localisée sur le périmètre du champ glaciaire.

Dans les massifs où la glaciation a été beaucoup moins intense (Alpes provençales et maritimes), les périodes interglaciaires ont essentiellement correspondu à des oscillations dans les limites supérieures des forêts et à des déplacements correspondants ou des localisations plus grandes dans les zones inférieures. Elles n'ont donc pu exercer une influence appréciable.

Nous concluons donc, que les périodes interglaciaires, intéressantes pour déterminer les variations climatologiques des temps quaternaires, présentent un intérêt très restreint pour le phytogéographe. L'influence qu'elles auraient pu exercer sur la distribution actuelle des flores dans les Alpes a été annihilée par la dernière extension glaciaire.

#### 4. La dernière extension glaciaire point de départ de la phytogéographie alpine actuelle: méthode de reconstitution de l'odyssée floristique postglaciaire.

On vient de voir par ce qui précède que, au point de vue de leur influence sur la phytogéographie alpine actuelle, les temps glaciaires peuvent être envisagés comme une unité<sup>1)</sup>, abstraction faite des phases interglaciaires. C'est donc la dernière période glaciaire qui constitue le point de départ de l'histoire floristique des Alpes, pour autant que l'on cherche à expliquer les faits de distribution actuels. Aussi est-il nécessaire, avant d'aller plus loin, de se faire une idée de la distribution des flores à cette époque et du climat qui régnait alors dans les Alpes occidentales. Cette dernière restriction a son importance, car il est possible que dans les différentes parties des Alpes les conditions climatiques aient notablement différé.

Nous avons été pris vivement à partie par M<sup>me</sup> BROCKMANN-JEROSCH pour avoir utilisé les lignites interglaciaires comme moyen de savoir quelles étaient la végétation et la climatologie en aval des glaciers. On nous a objecté que ces dépôts de lignites s'étaient effectués dans des conditions de climat très différentes de celles des périodes glaciaires<sup>2)</sup>.

1) C'était déjà le point de vue auquel nous nous étions placé en 1890 alors que l'existence de phases glaciaires distinctes dans le bassin du Rhône n'était par encore étayé sur des documents convaincants.

2) JEROSCH, op. cit. p. 107 et suiv.

Ce dernier point n'est pas contestable. Mais nous soutenons encore aujourd'hui que les différences de climat entre les périodes interglaciaires et les périodes glaciaires ont — pour autant qu'il s'agit de la température — surtout coïncidé avec des déplacements verticaux dans les limites supérieures des forêts. Celles-ci à leur tour ont naturellement été plus abondantes ou moins abondantes, selon que le climat était plus sec ou plus humide.

Lorsque nous examinâmes cette question en 1890, nous ne connaissions pas encore un dépôt glaciaire très remarquable, que nous avons examiné depuis, et sur lequel nous nous réservons de revenir dans un travail détaillé. Il s'agit des lignites de Voglans près de Chambéry<sup>1)</sup>. Ce dépôt de lignites est attribué par M. PENCK<sup>2)</sup>, non pas à la dernière période interglaciaire, mais à une phase d'oscillation (entre le Gschnitzstadium et le Zaunstadium) du glacier rhodanien de la dernière période glaciaire. Les arguments donnés par M. Penck en faveur de cette interprétation sont: l'étendue relativement petite du dépôt, l'épaisseur de 2—3 mètres entre deux couches morainiques, l'absence de caractères alluviaux etc. Ces dépôts sont à 300 mètres d'altitude, les moraines susjacentes correspondent à une altitude des neiges permanentes de 1500 à 1600 mètres, soit environ 1200 mètres plus bas qu'à l'époque actuelle. Les bois qui ont formé les lignites ont été enlisés dans un marécage et rapidement recouverts à l'état frais par la moraine: les nombreux cônes de Conifères, feuilles, élytres d'insectes etc. en témoignent sûrement. Les espèces qui végétaient à Voglans à cette époque sont celles des vallées moyennes de la Savoie à l'époque actuelle, p. ex: *Betula verrucosa*, *Pinus silvestris*, *Abies excelsa*, *Salix cinerea*. M. GRAND-EURY<sup>3)</sup> y a ajouté quelques espèces plus thermophiles, en particulier le *Buxus sempervirens*. Les associations de ce genre, pour n'être pas fréquentes, n'en existent pas moins à l'heure actuelle même à des altitudes relativement basses. À la cascade d'Arpennaz (vallée de l'Arve), le buis croit en contact immédiat avec le Pin sylvestre, le hêtre, l'épicéa et le sapin blanc (alt. 550 m). Au dessus de St<sup>e</sup> Pierre-de-Génébroz, sur la côte qui descend du M<sup>t</sup> Beauvon vers les Echelles (Jura savoisien), le buis forme avec le Pin sylvestre et l'épicéa une association mixte qui recouvre une surface considérable (alt. 500—600 m). La limite supérieure du buis dans le Jura savoisien est actuellement à 900 mètres, et vers cette limite les groupements analogues sont assez fréquents. On voit donc par le dépôt de Voglans que pendant la dernière période glaciaire comme maintenant, les forêts suivaient la ligne des neiges permanentes à une distance verticale que l'on peut estimer pour les Alpes occidentales à environ 700—800 mètres. On remarquera de plus qu'à cette époque aussi, des espèces plus thermophiles, telles que le buis, avaient pu se maintenir dans les localités appropriées, jouant dans la végétation d'alors un rôle analogue aux colonies xéothermiques dans nos flores actuelles.

1) DEPÉRET et RÉVIL, Lignites interglaciaires de Chambéry. (Bull. soc. géol. Fr., XXIV, p. 90, ann. 1896.)

2) PENCK u. BRÜCKNER, op. cit. p. 688 et 689.

3) GRAND-EURY, in Comptes rendus mensuels de la Société de l'industrie minérale, Décembre 1898.

C'est, à notre avis, une grave erreur, que de se représenter les régions planitiaires en aval des glaciers comme couvertes d'une végétation exclusivement arctico-alpine, parce que l'étude des tourbières relate la présence d'espèces alpines en aval des glaciers pendant les temps glaciaires. Sans doute, la phase à Dryas dans les niveaux profonds des tourbières planitiaires indique par sa généralité un climat turfique bien plus extrême que dans nos tourbières actuelles. Mais il y a une grande différence entre le milieu spécial de la tourbière et les conditions qui règnent parfois à quelques mètres d'elle. Lorsqu'on récolte les *Viola palustris*, *Sweetia perennis* et *Saxifraga Hirculus* dans les tourbières bassement situées de la zone des forêts du Jura méridional, personne ne s'étonne d'observer à très peu de distance des espèces aussi thermophiles que les *Arabis auriculata*, *Centranthus angustifolius*, *Hutchinsia petraea*, *Scrophularia canina*, *Plantago Cynops* etc. Ce sont là des exemples de juxtaposition en grand. A quelles conclusions n'arriverait-on pas sur le climat actuel si on devait en juger par la seule étude des tourbières, abstraction faite des autres formations!

Un deuxième point de repère pour se rendre compte de ce qu'était la végétation en aval des glaciers pendant la dernière période glaciaire nous est fourni par les tufs du Lautaret, découverts par M. KILLIAN<sup>1)</sup>. Ces tufs, dont la formation correspond aussi à une phase d'oscillation du glacier en retrait lors de la dernière extension glaciaire, sont situés à 1300 m d'altitude. La position des moraines correspond, d'après M. PENCK, à une ligne des neiges permanentes située à 2700 m., soit 400 mètres plus bas qu'actuellement. M. FLICHE y a reconnu une flore alpine-subalpine avec *Rhododendron ferrugineum*, *Salix nigricans*, *S. Myrsinites*, *S. arbuscula*, *S. reticulata*; puis une flore silvatique avec *Salix pentandra*, *S. grandifolia*, *Pinus montana*, *Sorbus aucuparia* etc. Comme aujourd'hui, les arbrisseaux alpins et subalpins, puis les essences forestières suivaient pas à pas le glacier dans sa retraite.

Conclusion: les faits positifs recueillis sur la végétation en aval des glaciers pendant la dernière période glaciaire sont tout à fait contraires à l'opinion que les régions en aval possédaient une flore arctico-alpine sur de vastes surfaces. Les forêts suivaient normalement les glaciers au fur et à mesure que ceux-ci se retiraient.

Cette conclusion ne s'applique, cela va sans dire, qu'aux Alpes occidentales. Rien, dans un domaine comme celui-ci, n'est plus dangereux que les généralisations hâtives. Il est clair que si, par ailleurs, les basses régions dans lesquelles aboutissaient les glaciers étaient dépourvues de forêts, celles-ci n'auraient pas pu suivre les glaciers lors de leur retrait. Sur les versant N. des Alpes, les »poches« à lignites intercalées dans l'erratique würmien nous font admettre que des forêts existaient aussi en aval des glaciers, et cette opinion est partagée par M. PENCK, pour lequel les forêts ont suivi de près la retraite des glaciers dans les bassins de l'Inn, de l'Enns, de la

1) KILLIAN, Sur les tufs calcaires du col du Lautaret (Hautes Alpes). (Comptes rendus Acad. Sc. Paris, 1. Oct. 1894 et Trav. du lab. de géol. Grenoble III, p. 299, 1894/95.) — KILLIAN et FLICHE ap. PENCK u. BRÜCKNER, op. cit. p. 732 et 733.

Traun, etc.<sup>1)</sup>). Mais même pendant la phase rissienne, lors du maximum de glaciation, il nous paraît extrêmement improbable que les essences ligneuses aient entièrement disparu de l'Europe au nord des Alpes, ce qui soulèverait des problèmes difficiles relativement à l'origine de la riche végétation forestière des phases interglaciaires sur le versant N. des Alpes. Si les tourbières, et peut-être même les formations tundriques, ont pris à cette époque un grand développement, si les arbres, réduits dans leur fréquence et dans leur développement, ont eu à souffrir des courants éoliens froids qui balayaient l'Europe entre les Alpes et les glaces du Nord, on peut cependant fort bien admettre qu'ils y ont persisté en formations analogues à celles des tundras du nord-est de la Russie où, au de là du 66° de latitude N., SCHRENK<sup>2)</sup> a décrit des oasis de forêts de Conifères parfaitement développées, côtoyant une tundra arctique typique (*Armeria alpina*, *Empetrum nigrum*, *Polemonium humile*, *Arctostaphylos alpina*, *Dryas octopetala* etc.). Alors, comme de nos jours dans les régions tundriques, c'était sans doute le voisinage des cours d'eau (et ceux-ci ne manquaient certes pas) qui favorisait le développement non seulement des oseraies (*Salix hastata*, *arbuscula* etc.) et des aulnaies (*Betula nana* etc.), mais aussi des bois de Conifères. Les idées que l'on se fait couramment des paysages tundriques sont si exagérées, que nous ne pouvons, après NEHRING<sup>3)</sup>, qu'insister encore sur les observations faites par les naturalistes qui ont eu l'occasion d'étudier ces formations sur place. — Il est donc nécessaire de multiplier les recherches sur les lignites et les tufs, surtout quand leur formation peut être attribuée aux phases glaciaires proprement dites; le dépeuplement de ces dépôts pourra seul donner des renseignements précis sur la végétation en aval des glaciers et ouvrir aussi un aperçu sur le climat qui l'accompagnait.

En résumé, le caractère principal de la dernière extension glaciaire (würmienne), dans le territoire que nous étudions, a consisté dans un abaissement des limites supérieures des forêts, un refoulement de la végétation des vallées en aval des glaciers et une localisation des flores alpines dans le périmètre des régions glacées, entre les forêts et la ligne des neiges permanentes.

On a soulevé à plusieurs reprises la question de la persistance des plantes alpines pendant les phases glaciaires dans les Alpes au dessus de la limite des neiges permanentes<sup>4)</sup>. Cette persistance a dû être insignifiante sur les bords des champs glaciaires et nulle à l'intérieur. Que l'on réfléchisse, en effet, au fait que dans le Jura suisse la ligne des neiges permanentes était à environ 1000 mètres d'altitude, que le Risoux (1379 m) envoyait encore un glacier local à l'altitude de 500 m dans la vallée de l'Ain. Ce glacier suppose l'existence d'une couverture de névés permanents qui devait occuper toute la région dont ce sommet est le centre, ne laissant plus de place pour la végétation. S'il en était ainsi pour des basses montagnes, à combien plus

1) PENCK u. BRÜCKNER, Die Alpen im Eiszeitalter, p. 379.

2) SCHRENK, Reise in den Nordosten des europäischen Rußlands durch die Tundren der Samojeden. Dorpat, ann. 1848—1854.

3) NEHRING, Über Tundren und Steppen der Jetzt- und Vorzeit, p. 10—19. Berlin 1890.

4) Voy. le résumé donné par M<sup>me</sup> BROCKMANN-JEROSCH, op. cit. p. 39—43.



pour cela des emplacements successifs des moraines (tâche stratigraphique) et des documents fournis par l'analyse de la flore et des formations de la région (tâche floristique), et en s'aidant des anomalies floristiques apparentes (reliques glaciaires).

4°. Relever avec soin les faits de distribution qui restent inexpliqués en appliquant les procédés précédents et les grouper rationnellement. Ce travail, à la fois biologique et floristique, amènera à envisager en particulier la question des variations climatologiques postglaciaires (période xérothermique) pour lesquelles on ne doit pas négliger les faits stratigraphiques (loess postglaciaire) et paléontologiques (faune steppique postglaciaire).

Nous avons en 1890 donné à cette méthode le nom de *méthode historique*<sup>1)</sup>, parcequ'elle s'efforce d'une façon synthétique, en s'aidant de tous les faits anciens et actuels, de retracer l'histoire récente des flores dans les Alpes. Sans aucun doute, elle exige des études prolongées sur le terrain, une connaissance sérieuse, détaillée, des divers domaines géographique, stratigraphique, écologique, floristique et systématique. Elle est moins facile à pratiquer, par exemple, que des spéculations hardies sur l'origine des rapports des flores du Nord ou des grands massifs de l'Eurasie avec celle des Alpes. En revanche, ses résultats, pour être plus modestes, n'en sont que plus certains. Nous ne nions pas l'intérêt et le rôle utile des grandes hypothèses, à l'attrait desquelles nous ne nous sommes pas défendu de céder à plusieurs reprises, mais il ne faut pas oublier que la vraie science se construit le plus souvent lentement en accumulant des faits positifs<sup>2)</sup>.

## 5. Aperçu sur les grandes lignes de la réimmigration postglaciaire des flores dans les Alpes occidentales.

1. **Bassin du Rhône.** — La ligne frontale des moraines part de Lagnieu (Ambérieu) pour aboutir près de Voiron, en décrivant autour du plateau de Crémieu un arc de cercle irrégulier. Toute la végétation valléculaire du bassin du Rhône a

1) BRIQUET, Recherches sur le district savoisien etc., p. 31—46.

2) M<sup>me</sup> BROCKMANN-JEROSCH, op. cit. p. 107, s'est complètement méprise sur le sens de cette expression *méthode historique* employée d'abord dans notre exposé de 1890. Nous avons en soin de séparer alors dans des chapitres distincts: 1° tout ce qui concerne les théories destinées à expliquer les rapports entre la flore des Alpes et celles du Nord ou d'autres massifs eurasiatiques, en spéculant sur des migrations ou d'autres processus hypothétiques; 2° tout ce qui concerne l'histoire récente de la flore du bassin du Rhône, histoire qui est susceptible d'une exposition infiniment plus précise parcequ'elle est basée sur une masse imposante de faits positifs. Nous n'avons employé les mots «*méthode historique*» qu'en parlant de cette seconde partie. M<sup>me</sup> BROCKMANN-JEROSCH l'applique exclusivement à la première et part de là pour disqualifier l'emploi que nous faisons des mots «*méthode*» et «*historique*» (op. cit. p. 109). Quant à la seconde partie de notre exposé, basé sur de longues et patientes recherches personnelles, M<sup>me</sup> BROCKMANN-JEROSCH la passe complètement sous silence. — Nous sommes mal placé pour insister sur les résultats que nous avons obtenu déjà en 1890, lorsqu'il s'agissait d'expliquer historiquement les rapports du Jura méridional et des Alpes savoisiennes, du Jura septentrional et des Alpes suisses extérieures etc. Il nous sera pourtant permis d'ajouter que le jugement porté sur cette partie de notre travail par des botanistes impartiaux et connaissant à fond la question est bien différent de celui de M<sup>me</sup> BROCKMANN. Voy. par ex.: AUBERT, La Flore de la Vallée de Joux, p. 608. Lausanne 1901.



il en résulte que toute la plaine en aval des glaciers était immédiatement disponible pour la végétation forestière (altitude du Rhône à Lagnieu: 193 m). Les conditions dans lesquelles s'est trouvée la flore alpine du bassin du Rhône étaient défavorables. Il n'y avait guère, au voisinage du périmètre de glaciation, de massifs montagneux dépourvus de glaces. Les emplacements de refuge sont compris entre la limite des neiges permanentes 1000—1200 m. et la surface du glacier dans le Bugey, le Jura savoisien et autour du massif de la G<sup>de</sup> Chartreuse. On peut y ajouter la lisière morainique périphérique. Ces conditions fâcheuses sont certainement pour beaucoup dans la pauvreté relative des flores rhodaniennes lorsqu'on les compare à celles de la Savoie méridionale et du Dauphiné par exemple. On ne peut guère citer, en effet, abstraction faite des espèces de second ordre d'origine vraisemblablement plus récente, qu'un seul type endémique, le *Pedicularis Barrelieri*<sup>1)</sup>. En revanche, les types secondaires endémiques sont fréquents et contribuent à caractériser les divers secteurs floristiques qui dépendent du bassin rhodanien. Citons dans le Jura les *Heracleum alpinum* et *Knautia Godeti*, dans le district savoisien les *Geranium Lemanianum*, *Knautia Sixtina* etc.

La réimmigration s'est opérée d'abord par les vallées, cluses et trouées du Jura méridional entre Bourg et Voiron, ensuite: voie valléculaire du Rhône dans la direction du Léman; voie accessoire plus accidentée: la trouée qui sépare les Alpes septentrionales extérieures des Alpes granitiques de Montmélian à Sallanches. A gauche en remontant la voie principale se trouve le district jurassique franco-suisse, à droite le district savoisien. La zone granitique savoisienne (M<sup>t</sup> Blanc, Aiguilles Rouges etc.) occupe le fond des voies valléculaires supérieures. Le Valais n'a été tributaire de la voie d'immigration rhodanienne que pour une faible partie de sa flore actuelle.

La disposition symétrique des districts jurassique et savoisien par rapport à la voie d'immigration principale est très remarquable. Elle a eu des conséquences floristiques importantes, dont la plus saillante est que, à conditions de milieu comparables (hauteur, exposition, terrain etc.), le fond des flores du district jurassique et du district savoisien est le même. Nous renvoyons le lecteur pour le détail des lois de distribution qui découlent du mode de réimmigration dans cette région à notre mémoire plus détaillé<sup>2)</sup>.

**2. Bassins de l'Isère, de l'Arc et du Drac.** — Les grandes voies valléculaires de l'Isère, de l'Arc et du Drac ont alimenté les Alpes Grées de Savoie (Tarentaise, Maurienne) et tout le Dauphiné septentrional. Cette flore extrêmement riche renferme il est vrai un nombre très restreint de types strictement endémiques de premier ordre (p. ex. *Carduus aurosicus* Vill. dans le sous-district du Dévoluy), mais une foule d'espèces remarquables qu'elle possède en commun soit avec les Alpes du Valais, soit avec celles d'Aoste, de Suze ou les massifs plus méridionaux.

La grande richesse de cette flore suppose a priori pendant la dernière extension glaciaire, l'existence de massifs de refuge étendus. Ceux-ci ont effectivement existé.

1) Les localités en dehors du district savoisien sont rares, peu nombreuses et peu éloignées de ce dernier.

2) BRIQUET, Recherches sur la flore du district savoisien etc., p. 31—46.

Tout le versant W. des massifs du Vercors et du Diois étaient presque dépourvus de glaces. Au sud de Grenoble, la limite moyenne des neiges permanentes se surélevait subitement à 1400 mètres; les langues glaciaires extrêmes descendaient seulement à 1000 mètres; toutes les cimes inférieures à 1600 mètres étaient dépourvues de glaciers. Le Vercors, et surtout le Diois ont donc pu fournir à la réimmigration dans les bassins précités une base étendue et très variée. Un examen attentif de cette partie des Alpes décèle à l'époque actuelle des flores bien différentes. D'un côté les préalpes dauphinoises du Vercors et du Diois, puis le Dévoluy, essentiellement calcaires, présentent déjà toute une série des types calcicoles endémiques dans les Alpes occidentales (*Berardia subacaulis*, *Heracleum minimum*, *Campanula Allionii*, *Eryngium Spina-alba*, *Galium megalospermum* etc.). D'autre part ce sont les massifs cristallins de Belledonne et du Pelvoux à flore sans doute plus variée que les massifs granitiques plus septentrionaux, mais monotones à cause de l'uniformité cristalline du sous-sol (types saillants: *Eritrichium nanum*, *Saussurea discolor* etc.). Enfin, la Tarentaise et la Maurienne offrent une flore qui a de nombreuses analogies avec les Alpes du Valais et de la Vallée d'Aoste (*Senecio uniflorus*, *Potentilla pennsylvanica*, *Saponaria lutea*, *Cortusa Matthioli*, *Crepis jubata*, *Scirpus alpinus* etc.).

La différenciation actuelle de ces territoires floristiques naturels a été une oeuvre de longue haleine. On peut dire d'une façon générale que le Vercors et le Diois correspondent aux colonisations les plus anciennes, que la végétation des massifs de Belledonne et du Pelvoux consiste essentiellement en formations calcifuges dérivées des massifs de refuge. Quant aux voies valléculaires de l'Isère et de l'Arc, plus difficilement accessibles, leur richesse actuelle doit être attribuée à une immigration plus récente venue des vallées d'Aoste et de Suze, opinion qui a été défendue par M. CHODAT<sup>1)</sup> et qui s'impose inéluctablement à l'observateur.

3. Bassin de la Durance. — Ici, les massifs de refuge comprennent les vastes surfaces du Diois et des basses alpes provençales, avec les conditions biologiques les plus variées (calcaires, molasses (grès) alpines, etc.). Déjà dans le bassin de la Durance, les glaciations successives ont commencé à ne produire que des oscillations dans les limites supérieures des forêts, sans entraîner de très grands déplacements de flores. La limite des neiges permanentes a oscillé autour de 1800 mètres dans l'intérieur et de 2000 mètres vers l'extérieur. On ne saurait s'étonner d'après cela si les flores qui dépendent de ce bassin atteignent un degré de richesse extraordinaire. En procédant de l'extérieur à l'intérieur, dépendent de cette voie valléculaire: a) les préalpes provençales (M<sup>t</sup> Ventoux, Montagne de Lure etc.) laissées intactes par la glaciation; b) le Champsaur et le Gapençais (au moins en partie); c) le Briançonnais; d) les hautes alpes de Provence (en partie). Les massifs qui dépendent de ce bassin d'immigration contiennent la presque totalité des endémismes des Alpes occidentales; leur richesse n'est guère dépassée que par celle des Alpes maritimes. Les parties

1) CHODAT, Remarques de géographie botanique etc., p. CCXCIX—CCCI (Bull. soc. bot. Fr. t. XLI, publ. en 1896); CHODAT et PAMPANINI, Sur la distribution des plantes des Alpes austro-orientales etc., p. 50 (Le Globe, t. XLI, ann. 1902).

supérieures qui sont dans la dépendance de ce bassin ont été aussi, comme celles de la Savoie, manifestement influencées ultérieurement par les Alpes Grées italiennes

(*Astragalus alopecuroides*, *Potentilla multifida* etc.).

#### 4. Alpes provençales et maritimes, versant S. —

Les caractères mentionnés pour le bassin précédent sont ici beaucoup plus prononcés. La limite des neiges persistantes, vu le rapprochement de la mer, est ici de 2000 à 1800 mètres.

De même, à l'époque actuelle la limite des neiges persistantes est un peu moins élevée dans les Alpes maritimes que dans les hautes alpes provençales, et elle descend de l'ouest à l'est. Toute la flore alpine a pu se maintenir pendant les

temps glaciaires. Il existe en effet une zone de re-

fuge extrêmement large entre la grande chaîne et la mer, zone qui n'a jamais été glacée; seules les parties supérieures des vallées de la Bléone, du Verdon, du Var, de la Tinée, de la Vésubie, de la Roja etc., contenaient des langues glaciaires. Les

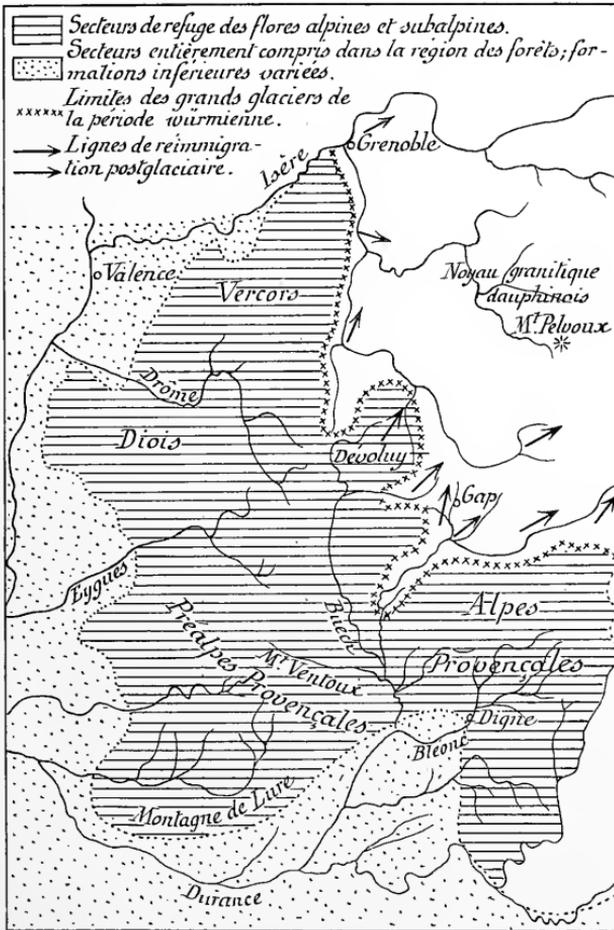


Fig. 2. Carte du terrain de réimmigration postglaciaire des flores alpines à partir des massifs de refuge du Sud-ouest (Vercors, Diois, préalpes et alpes Provençales).

conséquences de ces faits ont une très grande portée, ils font comprendre l'extrême richesse des Alpes maritimes, qui renferment non seulement la plus grande partie des espèces endémiques des Alpes occidentales, mais encore une belle série d'endémismes spéciaux. Un point très saillant de la phytogéographie des Alpes maritimes, c'est la forte proportion des endémismes silicicoles localisés. Ailleurs dans les Alpes occidentales, les silicicoles endémiques sont largement répandus. Les superbes *Saxifraga florulenta*, *Potentilla valderia*, *Sempervivum Allionii*, *Galium Tendae*, *Viola valderia*, *Oreochloa pedemontana* etc. sont des silicicoles prononcés. Plusieurs des ces espèces ont pu résister pendant les temps glaciaires sans sortir de du noyau cristallin central; toutes ont pu trouver sur le grès des chaînes extérieures d'excellentes conditions d'existence.

5. **Alpes maritimes, versant N.** — Sur ce versant, la ligne des neiges persistantes peut être fixée à 1800 mètres pendant la dernière extension glaciaire. Cependant les glaciers descendaient plus bas et poussaient leurs moraines pour le Tanaro à 800 m., le val Pesio à 998 m. et la Stura même à 684 m. A l'extrémité du secteur, le cirque de Revelli compris entre le Pizzo d'Ormea, le Pizzo di Conollia et la Cima Revelli portait un superbe glacier dont nous avons relevé les traces jusque vers 900 mètres d'altitude dans la vallée de la Corsaglia, sans avoir atteint les moraines terminales. Les différences par rapport au versant S. tiennent probablement en partie à l'abondance et à l'extension plus grande des névés nourriciers sur le versant N. Les Alpes descendent très abruptement sur la plaine. Malgré l'absence d'un véritable «Alpenvorland», la surface de refuge n'a pas laissé que d'être étendue vu l'altitude relativement grande des neiges persistantes. Le repeuplement a pu d'ailleurs s'opérer sur une échelle plus grande qu'ailleurs par les cols à partir du versant S., sans pour cela effacer les différences très nettes qui séparent les deux versants. Au total, confirmation des faits géologiques, le versant N. des Alpes maritimes est notablement plus pauvre en endémismes que le versant S.; il y manque en particulier: *Potentilla Saxifraga*, *Asperula hexaphylla*, *Saxifraga cochlearis* etc.

6. **Alpes Cottiennes.** — Ces Alpes présentent de très grandes analogies avec les versants N. des Alpes maritimes. La ligne des neiges persistantes est descendue entre 1800 et 1900 mètres. Ici aussi, l'«Alpenvorland» est peu développé, mais comme les glaciers n'atteignaient pas la plaine et formaient seulement dans les vallées principales des langues dont les moraines terminales descendaient de 800 à 600 mètres, la surface de refuge est restée considérable. Le terrain presque uniformément cristallin offre des conditions de sous-sol relativement peu variées. Au total, la flore des Alpes Cottiennes est, sur le versant oriental de ces dernières, notablement moins riche que sur le versant occidental et que dans les Alpes maritimes.

7. **Alpes Grées italiennes.** — Ce secteur important était encadré par les deux grands glaciers de la Doria Riparia et de la Doria Baltea qui tous deux s'épalaient largement dans la plaine piémontaise, le premier poussant ses moraines jusqu'à Rivoli, le second s'arrondissant entre Turin, Vercelles et Ivrée. La limite moyenne des neiges persistantes peut être fixée à 1500—1700 m. Malgré l'analogie dans la disposition orographique qui ce massif présente par rapport au précédent, et

des conditions glaciaires plutôt moins favorables, sa richesse floristique serait plutôt plus grande (endémisme plus marqué: *Aethionema Thomasianum*). La réimmigration de la flore alpine refoulée vers l'est a pu s'opérer facilement par les voies valléculaires des deux Doires. On comprend plus aisément la richesse floristique relativement grande de ce massif si l'on réfléchit que les glaciers des petites vallées comprises entre les Doires (les trois Stura, la vallée de Locano, etc.) sont restés confinés dans les montagnes, laissant ainsi un terrain libre considérable.

8. **Alpes pennines, versant S.** — Tous les versants de ces alpes qui dominent la vallée d'Aoste rentrent dans le bassin d'immigration précédent. Il reste donc principalement à envisager la petite vallée de Biella, et la large voie valléculaire du val Sesia. L'analogie de la flore de ces massifs avec les Alpes Grées est très marquée. Très grandes aussi sont les analogies dans le mode de réimmigration des flores. La ligne des neiges a oscillé entre 1500 et 1700 m, les moraines terminales à 900 et 800 mètres dans les vallées maitresses. La flore alpine a pu utiliser comme retraite les nombreuses chaînes émergées de la bordure et les lisières morainiques. Moins riches que les Alpes Grées, ces montagnes renferment cependant de nombreux éléments intéressants (*Saxifraga pedemontana*, *Saponaria lutea* etc.).

9. **Le Valais.** — L'histoire phytogéographique du Valais ne commence qu'après la dernière extension glaciaire. Ce district ne formait en effet à ce moment là qu'un seul vaste glacier, dont la surface atteignait encore environ 1600 m. à la sortie du défilé de St Maurice. On peut donc admettre que la dernière extension glaciaire a fait table rase de toute la végétation antérieure. La voie valléculaire rhodanienne n'a joué au point de vue du repeuplement du Valais qu'un rôle insignifiant. S'il n'en avait pas été ainsi, la flore du Valais aurait les plus grandes analogies avec celle du bassin rhodanien. Or, ce n'est le cas que dans une très faible proportion. Toutes les affinités de la flore valaisanne sont avec celle de la vallée d'Aoste et le sud-ouest. M. CHRIST avait déjà reconnu ces affinités, mais sans en donner l'explication<sup>1)</sup>. Antérieurement, PARLATORE<sup>2)</sup>, PERRIER et SONGEON<sup>3)</sup>, puis FERROUD<sup>4)</sup> avaient posé les jalons qui établissent la continuité de la flore valaisanne et de la flore des Alpes Grées (piémontaises et savoisiennes) au S. du M<sup>t</sup> Blanc. En 1889, dans une série d'explorations faites sur ces mêmes versants S., nous avons confirmé et étendu ces conclusions. Enfin, l'année suivante, résumant nos études sur le terrain, nous avons pour la première fois énuméré les voies de l'immigration du Piémont en Valais et terminé notre exposé par l'énoncé de ce principe: La richesse de la flore valaisanne est due principalement à une immigration passive de la flore austro-occidentale pendant la période xéothermique par les

1) CHRIST, La flore de la Suisse et ses origines, p. 401 et suiv., et tableau 4.

2) PARLATORE, Viaggio alla catena del Monte Bianco e al Gran San Bernardo, p. 1—75. Torino 1850.

3) PERRIER et SONGEON, Aperçu sur la distribution des espèces végétales dans les Alpes de Savoie (Bull. soc. bot. France, X, ann. 1863).

4) FERROUD, Excursions botaniques dans les Alpes, p. 41—46. Lyon 1881.

passages de la chaîne méridionale<sup>1)</sup>. Cette manière de voir s'impose à tout observateur impartial: elle a été confirmée plus tard par M. CHODAT<sup>2)</sup> — qui l'a étendue avec raison aux hautes vallées de la Savoie méridionale, mais sans faire intervenir la période xéothermique — par MM. HENRI et PAUL JACCARD<sup>3)</sup>, et par M. VACCARI<sup>4)</sup>. Si nous insistons sur ce point, c'est qu'une véritable légende est en

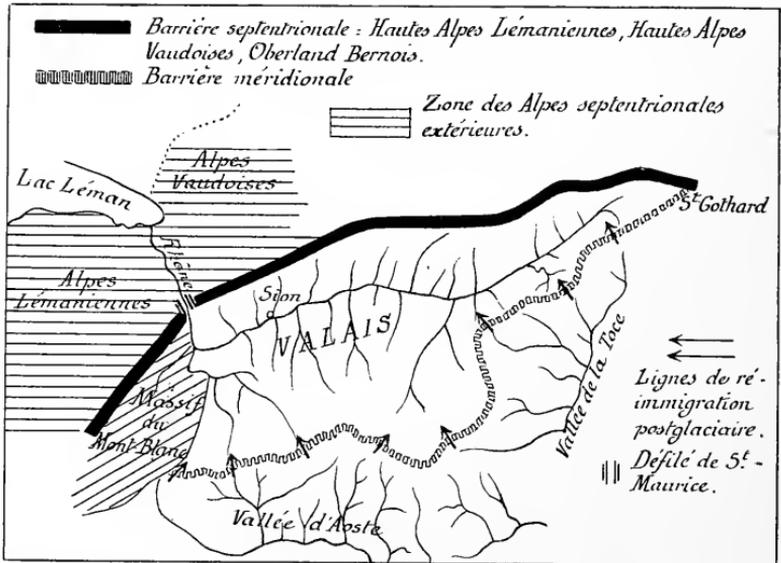


Fig. 3. Carte du terrain de réimmigration postglaciaire dans le Valais par les cols de la barrière méridionale.

train de se créer à ce sujet, légende dans laquelle M<sup>me</sup> BROCKMANN-JEROSCH nous attribue des opinions exactement contraires à celles que nous avons toujours défendues<sup>5)</sup>.

1) BRIQUET, Recherches sur la flore du district savoisien etc., p. 15 et 16; ibidem, p. 51, ann. 1890.

2) CHODAT, Remarques de géographie botanique etc. (Bull. soc. bot. Fr., t. XLI, p. CCXCVII et suiv., ann. 1895); CHODAT et PAMPANINI, Sur la distribution des plantes des Alpes austro-orientales, p. 50 et suiv. (Le Globe, t. XLI, ann. 1902); PAMPANINI, Essai sur la géographie botanique des Alpes, p. 187, ann. 1903.

3) H. JACCARD, Catalogue de la Flore valaisanne, p. XXIX, ann. 1895; P. JACCARD, Etude géo-botanique de la flore du haut bassin de la Sallanche et du Trient, p. 27 (Rev. gén. de Bot., t. X, ann. 1898).

4) VACCARI, La continuità della flora delle alpi Graie intorno al Monte Bianco (Nuov. giorn. bot. ital., nuov. ser., VII, ann. 1900).

5) BROCKMANN-JEROSCH, Geschichte und Herkunft der schweiz. Alpenflora, p. 143 et 144. — »Beschaut BRIQUET die sämtlichen südlichen Typen des Wallis als auf dem Rhonewege zugewandert, so ist CHODAT der ganz entgegengesetzten Meinung... Die süd-

10. **Alpes insubriennes.** — Pendant la dernière période glaciaire ces Alpes ont été le théâtre d'un développement des glaciers extrêmement imposant. Toute la région des lacs insubriens était sous la glace. Les moraines frontales dessinent une ligne sinueuse s'avancant dans la plaine lombarde, et qui s'étend de l'Adda au lac d'Orta. La ligne des neiges persistantes oscillait entre 1400 et 1500 mètres dans le nord de la région. Avec l'écart moyen de 700—800 m. entre la limite supérieure des forêts et la ligne des neiges persistantes, nous obtenons donc une limite supérieure des forêts pour la région insubrienne pendant la dernière extension glaciaire placée vers 600—700 mètres. Ces conditions semblent au premier abord défavorables; elles le sont cependant moins que pour bassin du Rhône. La région insubrienne a en effet possédé un territoire de refuge assez étendu pour sa flore alpine, représenté surtout dans le massif méridional situé entre l'Adda et le Tessin. Ce massif dont les plus hauts sommets ne dépassent pas 2000 mètres était dépourvu de grands glaciers propres. Ses cimes et ses côtes s'élevaient entre les mailles glaciaires et offraient des conditions très variées à la flore alpine (calcaires jurassiques, porphyres, dolomies, schistes cristallins etc.). On comprend dès lors facilement que la région insubrienne ait conservé encore actuellement dans sa région méridionale des types aussi remarquables que les *Androsace Charpentieri*, *Silene Elisabethae*, *Viola Comollia* etc.

La réimmigration des flores alpine et montagnarde du bassin insubrien a dû être assez lente pour les parties supérieures du bassin, vu le développement considérable des glaciers, alimentés même à plusieurs reprises par un apport venu du nord par dessus le S. Gothard. Ce fait est important en ce sens que, joint à l'uniformité du sous-sol (cristallin), il explique dans une large mesure la monotonie de la flore alpine du Tessin septentrional, monotonie qui a d'ailleurs été beaucoup exagérée, faute d'études sur le terrain, ainsi que l'ont montré les recherches récentes de MM. P. CHENEVARD<sup>1)</sup> et KELLER<sup>2)</sup>. Les caractères floristiques du Tessin septentrional sont donc susceptibles d'une explication analogue à celle d'autres massifs, à glaciation prolongée et à sous-sol presque exclusivement siliceux (M<sup>t</sup> Blanc versant N., Pelvoux etc.), point sur lequel nous reviendrons plus loin.

lichen Typen, die alle auf dem Südabhang der Alpen häufig vorkommen, sind über die verbindenden Bergjoche eingedrungen . . . Il suffit de comparer cette phrase avec les citations faites ci-dessus pour comprendre jusqu'à quel point l'auteur s'est méprise sur nos notes relatives au Valais. Sur cette question l'accord est au contraire complet au fond entre M. CHODAT et nous; la seule différence réside dans le fait que l'intervention de la période xérothermique a été pour nous la condition nécessaire à l'immigration, tandisqu'elle ne l'est pas pour M. CHODAT. A la suite de l'erreur de M<sup>me</sup> BROCKMANN, nous sommes obligé de revendiquer encore une fois pour nous la priorité de l'énoncé de ce point de géographie botanique.

1) CHENEVARD, Contributions à la flore du Tessin (Bull. de l'Herb. Boissier, 2<sup>me</sup> sér., t. II, p. 763 et suiv.; t. III, p. 288 et suiv.; t. III, p. 422 et suiv.; t. IV, p. 542 et suiv.; t. V, p. 329 et suiv. et Ann. du Cons. et Jard. bot. de Genève, IX, p. 1—92, ann. 1905). — Idem, Note sur la lacune tessinoise (Bull. soc. ticinoise sc. nat. I, No. 3, ann. 1904).

2) R. KELLER, Beiträge zur Kenntnis des Blenioales (Bull. de l'Herb. Boiss., 2<sup>me</sup> sér. III, p. 371—386 et 461—487, ann. 1903).

11. **Autres massifs orientaux.** — Les Alpes Bergamasques ont présenté des caractères beaucoup plus favorables que ceux des Alpes insubriennes. Ce n'est que pour le bassin du lac d'Iseo que les moraines ont été poussées jusque dans la plaine. Les glaciers des autres vallées s'arrêtaient bien plus haut dans les vallées. Les territoires montagneux qui ont pu servir de refuge aux flores alpines ont donc été étendus.

Il en est de même plus à l'est. Sans doute, les amphithéâtres morainiques du lac de Garde (atteignant Volta!), les moraines du bassin de la Piave (atteignant Feltre et Vittorio), celles du bassin du Tagliamento (à peu de distance au nord d'Udine) font sur le voyageur une impression d'autant plus grande que les ramparts erratiques se dressent isolés sur une plaine uniforme. Mais, en dehors de ces grands bassins, les glaciers s'arrêtaient haut dans les vallées et laissaient un »Alpenvorland« dépourvu de glaces très étendu. Ce caractère est très marqué entre le lac de Garde et Udine (collines Euganéennes, montagnes Bériciennes, montagnes des XIII et des VII Communes etc.)<sup>1)</sup>. Il est certain qu'au point de vue de la conservation des flores alpines pendant les temps glaciaires, toute la lisière méridionale des Alpes à l'est de l'Insubrie, à l'exception des grands bassins mentionnés ci-dessus, a joué un rôle capital au moins comparable, ou peu s'en faut, à celui joué dans les Alpes occidentales par les districts du Vercors et du Diois, et aussi favorable que les territoires de retraite dans les Alpes Grées et Cottiennes du Piémont. La richesse en endémismes des versants S. des Alpes orientales le prouve d'ailleurs surabondamment.

12. **Déplacements des flores alpines en dehors des Alpes.** — On peut se demander si pendant les temps glaciaires les flores alpines n'ont pas pris pied hors du périmètre des Alpes proprement dit; en d'autres termes, si la zone de refuge de ces flores n'a pas englobé des régions avoisinantes.

Les nombreuses trouvailles faites dans l'Europe centrale, soit sous la forme de reliques glaciaires, soit par le dépouillement des anciens niveaux des tourbières, ne laissent aucun doute sur ce point qu'une partie tout au moins de la flore alpine s'est étendue dans les plaines situées au nord des Alpes, où elle a trouvé des conditions d'existence tantôt précaires tantôt favorables suivant l'intensité de la glaciation. Mais cette solution présente surtout de l'intérêt pour les versants Nord de la chaîne des Alpes. La question est plus difficile pour les Alpes occidentales.

Nous sommes arrivés plus haut (voy. p. 142) à la conclusion que, les forêts ayant suivi les glaciers du bassin du Rhône lors de leur retrait, les moraines terminales

1) C'est donc à tort, selon nous, que M<sup>me</sup> BROCKMANN-JEROSCH (op. cit. p. 103) a critiqué MM. CHODAT et PAMPANINI pour avoir voulu trouver des massifs de refuge sur la bordure méridionale des Alpes en leur opposant la forte glaciation du massif du Stelvio et du bassin du lac de Garde pendant la dernière période glaciaire (würmienne). Les auteurs n'ont pas désigné le massif du Stelvio comme un massif de refuge, mais comme une voie de réimmigration secondaire, analogue aux cols de la chaîne méridionale du Valais, en quoi ils ont pleinement raison. Quant aux indications relatives au bassin du lac de Garde, il s'agit sans aucun doute d'après tout l'exposé des auteurs, des chainons non glaciés et du terrain libre relativement considérable situé sur la bordure de la région du lac de Garde en général, et au-dessous de la ligne des neiges. Même si l'application de détail faite par MM. CHODAT et PAMPANINI manquait de précision, ce ne serait pas une raison pour rejeter le principe invoqué par eux, lequel nous paraît juste.

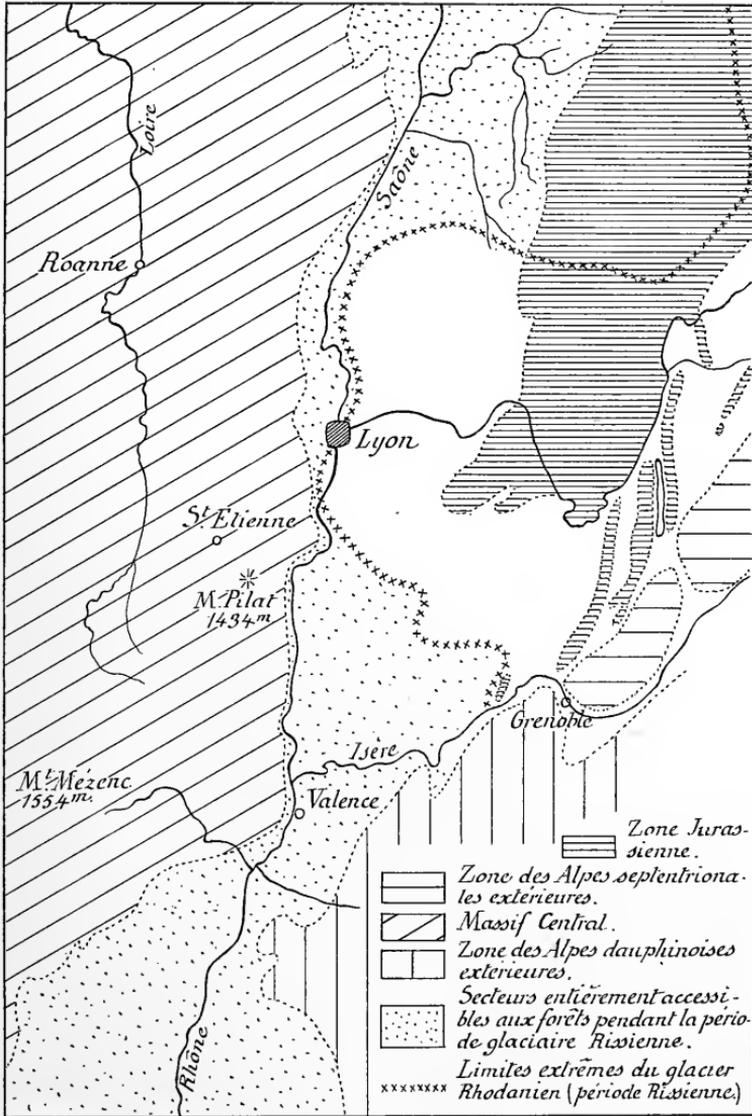


Fig. 4. Carte du terrain sur lequel un mélange des flores a pu s'opérer entre les Alpes occidentales, le Jura et le Massif Central pendant la période glaciaire Rissienne.

de ce dernier aboutissaient dans une région silvatique. Mais il suffit de remonter la vallée du Rhône de Montélimar à Lyon pour se rendre compte que cette lisière silvatique devait être assez étroite. Sur la rive droite de la Saône, puis du Rhône, s'élèvent en effet les sommets des Cévennes septentrionales (monts du Charollais, du Beaujolais, du Lyonnais et du Vivarais). Bien que ces sommets soient très peu élevés dans la partie septentrionale (les plus élevés ne dépassant guère 1000 mètres), on a cependant signalé sur plusieurs d'entre eux des traces de glaciation locale<sup>1)</sup>. En l'absence d'observations personnelles dans cette région, nous éprouvons des doutes sérieux sur l'interprétation qui a été faite de son prétendu terrain erratique. Il n'en reste pas moins que ces basses montagnes étaient assez rapprochées du périmètre du glacier du Rhône pour avoir pu héberger des plantes alpines et être englobées dans le secteur de refuge de ces dernières. La preuve directe est difficile à fournir, car cette région riche actuellement en forêts et en pâturages ne renferme plus guère d'espèces alpines proprement dites. La recherche de plantes alpines à l'état de reliques constituerait une tâche intéressante pour les chercheurs locaux. — Plus au sud, le M<sup>t</sup> Pilat (1434 m) portait des petits glaciers locaux. Ici encore la proximité avec le glacier du Rhône est très grande et l'on peut admettre que plusieurs espèces alpines ont franchi la vallée. Actuellement, on trouve encore au Pilat plusieurs espèces alpines caractérisées (*Trifolium alpinum*, *Potentilla aurea* etc.). Plus au sud encore, des traces de glaciation locale ont été relevées sur les plus hauts points des Cévennes (cirque de la haute vallée de Pallières), mais ces points sont séparés des Alpes par toute la largeur de la Provence et n'ont pu jouer un rôle actif comme massifs de refuge.

Le Plateau Central dans son ensemble possède en commun avec les Alpes occidentales une série considérable de plantes alpines, dont une est même une espèce nivale (*Salix herbacea*). Il n'est donc pas interdit d'admettre qu'une grande partie de ces rapports est due au rapprochement très grand de la flore alpine rhodanienne dans la partie supérieure du bassin du Rhône. Cependant, il subsiste à cet égard bien des obscurités. Comment expliquer par exemple dans la Plateau Central l'absence totale du *Rhododendron ferrugineum*? Cette espèce est une silicicole et humicole des plus caractéristiques pour les Alpes occidentales et sa présence pendant la dernière extension glaciaire y est attestée paléontologiquement (tufs du Lautaret); et les stations qui lui conviendraient sur les hautes cimes du Plateau Central ne manquent pas.

Quant aux rapports que les Pyrénées ont pu avoir avec les Alpes pendant les temps glaciaires, ils nous paraissent absolument obscurs. Les plantes pyrénéennes qui se retrouvent sur le Plateau Central sont peu nombreuses (p. ex. *Astrocarpus sesamoides* et *Silene ciliata*), tandis que très nombreuses sont celles communes aux Alpes et aux Pyrénées qui manquent complètement sur le Plateau Central (*Hypericum nummularium*, *Horminum pyrenaicum*, *Anemone narcissiflora*, *Ranunculus Thora*, *Ranunculus alpestris*, *Ranunculus pyrenaicus*, *Oxytropis campestris*, *Potentilla minima*, *Saxifraga Cotyledon*, *Rhododendron ferrugineum*, etc. etc.).

1) FALSAN, La période glaciaire, p. 319.

Nous avons donné ailleurs des arguments sérieux qui établissent le maintien, sous une forme plus réduite, de la flore méditerranéenne sur les côtes de la Ligurie, de la Provence et du Languedoc<sup>1)</sup> pendant les temps glaciaires. D'autre part le large seuil molassique qui sépare les Cévennes des Corbières n'atteint pas 200 mètres d'altitude et a dû toujours constituer, même pendant les phases glaciaires les plus extrêmes, une barrière très sérieuse aux extensions de la végétation alpine. Si les Pyrénées ont possédé sur leur versant nord, partie centrale, de grands glaciers descendant sur ce versant N. jusqu'au delà de Lourdes, et longs en moyenne de 36 kilomètres<sup>2)</sup>, ils étaient déjà beaucoup plus réduits dans les Pyrénées orientales, où la limite des neiges persistantes ne descendait pas au dessous de 1750 m. au Canigou. Il ya là un hiatus sérieux qui rend les rapports floristiques des Alpes occidentales et des Pyrénées difficiles à expliquer. Ceux-ci appartiennent pour nous encore à la préhistoire des flores alpines.

Pour toutes les Alpes occidentales situées au sud de Grenoble, il n'y a pas lieu, comme nous l'avons vu, de chercher des massifs de refuge ailleurs que dans les Alpes mêmes. Il n'en est pas de même pour la partie italienne. Ici le contact avec les Apennins a été établi d'une façon étroite par l'Apennin ligurien qui fait suite aux Alpes maritimes, à l'est du col de San Bernardo, et qui a pu servir certainement à l'extension de diverses espèces. On pourrait être tenté au premier abord d'attribuer aux Colli Torinesi un rôle analogue à celui des montagnes du Lyonnais et de Beaujolais dans le bassin du Rhône. Ces hauteurs, qui dépassent un peu 700 mètres sont très rapprochées à Turin même de l'amphithéâtre morainique de la Doire Ripaire. D'autre part, elles passent par une région de collines molassiques presque continue, dont Asti occupe le centre, à l'Apennin de Ligurie. Mais l'examen de cette région n'est favorable à cette idée que dans une mesure restreinte. D'un côté, les plus hauts sommets des collines de Turin dépassaient à peine la région silvatique pendant la dernière extension glaciaire, et de l'autre, l'altitude en va encore en décroissant du côté de l'Apennin.

Au delà du plateau molassique piémontais, nous ne trouvons plus que la plaine située entièrement dans la région silvatique. Nous pensons que cette barrière a dû rendre difficiles et rares des rapports entre les Alpes méridionales et l'Apennin, au moins en ce qui concerne les espèces alpines proprement dites.

On voit par cet aperçu que pour les Alpes occidentales les massifs de refuge sont presque entièrement situés dans le périmètre même des Alpes, les seuls points de contact probables ou certains avec des secteurs étrangers se trouvant à l'ouest dans le Lyonnais, au sud-est dans l'Apennin ligurien.

### 13. Déplacements ultérieurs des flores alpines à l'intérieur des Alpes. —

Ces déplacements ont parfois été considérables en dehors des voies d'immigration valléculaires normales déjà étudiées. Nous avons déjà mentionné ceux qui se rapportent à l'immigration de la flore des Alpes piémontaises en Valais par les passages

1) BRIQUET, Recherches sur la flore des montagnes de la Corse et ses origines, p. 45—50, ann. 1901.

2) PENCK, Die Eiszeit in den Pyrenäen. Leipzig 1883.

de la chaîne méridionale et à l'immigration de cette même flore en Tarentaise, en Maurienne et dans le Haut-Dauphiné par les cols de la chaîne des Alpes Grées. Nous reviendrons plus loin sur les mouvements qui ont été provoqués par l'action de la période xéothermique. Mais il est clair que ces faits sont loin d'épuiser la série des vicissitudes de détail subies par les flores alpines. Mentionnons en passant ceux qui se rapportent au rôle des cols, surtout lorsque ceux-ci sont situés d'une façon favorable à l'action régulière d'un transport des graines et des fruits par le vent.

M. CHRIST<sup>1)</sup> a énuméré toute une série de plantes dont les stations dans l'Oberland bernois correspondent à une immigration opérée du Valais par l'intermédiaire des cols. Citons par exemple: pour la Gemmi, *Lychnis alpina*, *Oxytropis lapponica*; pour le Loetschenpass, *Oxytropis lapponica*, *Phyteuma Scheuchzeri*; pour le Grimsel, *Androsace imbricata* etc.

De même, pour la chaîne du M<sup>t</sup> Blanc qui constitue une barrière semblable à celle de l'Oberland bernois, il existe des faits analogues. Le col du Bonhomme a permis par exemple l'établissement sur le versant nord du M<sup>t</sup> Blanc au dessus de la vallée de Montjoie de *Hugueninia tanacetifolia*, qui vient là dans les mêmes conditions que dans les Alpes du Grand S<sup>t</sup> Bernard et de Bagnes.

Ainsi encore, plusieurs espèces se sont introduites secondairement du Valais dans le nord de la Savoie, leur présence tantôt abondante, tantôt sporadique, mais toujours exclusivement au voisinage de l'aire valaisanne, ne laissant guère de doute à cet égard, par ex.: *Salix Myrsinites*, *Achillea atrata*, *Achillea moschata*, *Saxifraga Cotyledon* etc.

Les exemples de ce genre pourraient être multipliés, et cela jusque dans les Alpes maritimes; ils donnent un très grand intérêt au dépouillement floristique de détail des flores alpines.

## 6. Quelques problèmes spéciaux de l'histoire des flores dans les Alpes occidentales.

1. **La pauvreté relative des noyaux granitiques.** — Les explorateurs ont été frappés depuis longtemps de la pauvreté relative de certaines parties des Alpes. M. CHRIST<sup>2)</sup> a longuement insisté sur des régions telles que l'Oberland bernois et les Alpes glaronnaises. On connaît depuis longtemps la pauvreté relative des versants nord du M<sup>t</sup> Blanc et de la chaîne des Aiguilles Rouges et celles du massif de Beaufort en Savoie; celle du massif du Belledonne et du Pelvoux en Dauphiné; enfin la monotonie, relevée il est vrai d'espèces endémiques remarquables, du noyau granitique central des Alpes maritimes.

ALPH. DE CANDOLLE<sup>3)</sup> a le premier indiqué une des causes de cette pauvreté relative: le maintien prolongé de la glaciation depuis les temps glaciaires. Actuellement

1) CHRIST, La flore de la Suisse et ses origines, p. 440 et 441.

2) CHRIST, La flore de la Suisse et ses origines, p. 438 et 443.

3) ALPH. DE CANDOLLE, Sur les causes de l'inégale distribution des plantes rares dans la chaîne des Alpes (Atti del Congresso intern. bot. Firenze, ann. 1876).

encore, pour la plupart de ces massifs les glaciers sont plus développés et descendent bien plus bas dans les vallées que pour les secteurs riches auxquels on les compare (l'Oberland Bernois et les versants N. du M<sup>t</sup> Blanc comparés au Valais ou à la vallée d'Aoste; L'Oisans comparé au Briançonnais). Ces massifs, qui coïncident avec des points culminants, ont seulement été abandonnés par la glace, alors que les régions qui les entourent étaient déjà colonisées.

Mais cette raison n'est pas suffisante, à elle seule. Il s'y ajoute l'accès difficile du côté précisément où l'immigration aurait pu être abondante. L'Oberland bernois a ses voies d'immigration valléculaires tournées vers le nord, à climat défavorable: il ne communique avec le Valais que par des cols élevés sur lesquels la glaciation a duré longtemps. La chaîne du M<sup>t</sup> Blanc a constitué de tout temps une barrière presque insurmontable pour les migrations venant du sud; ses versants nord ne communiquent avec le bassin du Rhône qu'à travers les Alpes extérieures.

Enfin, une cause très importante réside dans l'uniformité des conditions biologiques du sous-sol: la flore est exclusivement calcifuge. Les éléments calcicoles sont ou nuls, ou localisés en petit nombre sur les rares taches calcaires situées à la périphérie des massifs, d'où une grande monotonie dans la végétation. Si, au lieu d'envisager les espèces isolément, on s'attaque aux formations, cette impression de monotonie devient encore bien plus grande.

Ce dernier point nous amène à répondre brièvement aux observations qui nous ont été faites par notre ami M. JACCARD<sup>1)</sup> au sujet de ce qu'il a appelé notre »théorie des filtres« et dont la portée lui a échappé, probablement à cause de cette expression de »filtre« qui nous avait d'abord paru heureuse<sup>2)</sup>, mais qui prête peut-être à l'ambiguïté. Quelques exemples feront mieux comprendre la portée des faits qui l'ont motivée.

Avec le massif du M<sup>t</sup> Blanc (versant N.) et des Aiguilles Rouges, nous nous trouvons en présence d'un noyau à peu près inaccessible du côté S., accessible seulement par les versants N. Mais ces mêmes versants N. n'ont été débarrassés de la glaciation qu'après que les régions avoisinantes eussent déjà été colonisées. La flore du massif n'a donc pu se constituer qu'en empruntant ses éléments à ces régions là. La flore calcifuge du massif du M<sup>t</sup> Blanc provient donc en majeure partie des éléments calcifuges disséminés dans le secteur d'alimentation. Dans le cas particulier, avant de pouvoir s'établir dans le massif du M<sup>t</sup> Blanc glacé, la flore calcifuge de cette région devait se trouver distribuée dans les stations favorables des massifs libres de glaces, c'est à dire sur le flysch des chaînes extérieures, où elle a naturellement aussi persisté partout où les conditions biologiques le permettaient. Or, la pauvreté d'une région est toujours relative; elle ne s'établit que par comparaison avec les régions voisines. Il résulte de là que la plus grande partie de la flore calcifuge du massif du M<sup>t</sup> Blanc se retrouvant dans les chaînes extérieures superposée à la flore calcicole de ces dernières, la richesse de ces mêmes alpes extérieures est bien plus considérable, soit comme nombre d'espèces, soit comme variété de formations.

1) JACCARD, Etude géo-botanique de la flore du haut bassin de la Salanche et du Trient, p. 27 (Revue générale de Botanique, XI, ann. 1899).

2) BRIQUET, Recherches sur la flore du district savoisien etc., p. 42—45.

Il va sans dire que, dans la suite des temps le noyau granitique a pu s'enrichir d'éléments nouveaux, mais sans que ces acquisitions accidentelles modifient beaucoup le résultat initial.

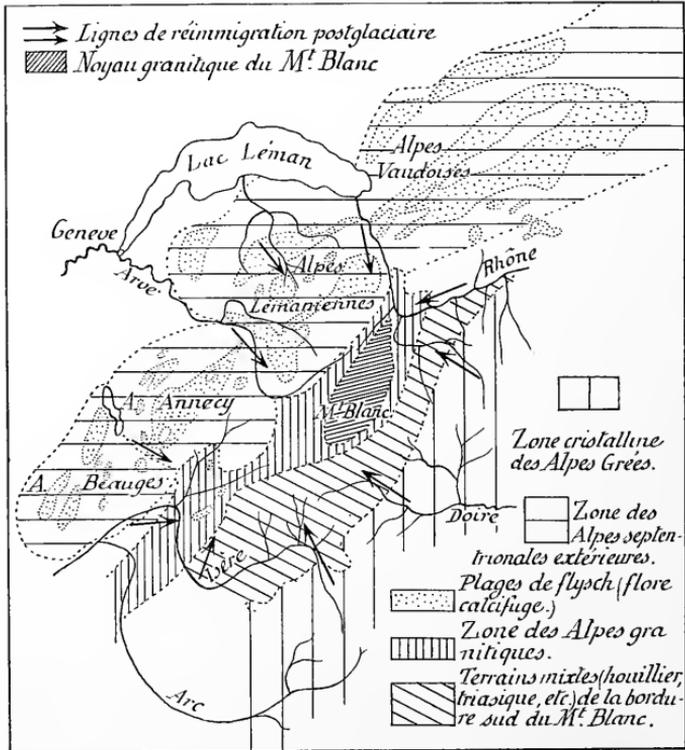


Fig. 5. Carte pour servir à l'intelligence de la réimmigration postglaciaire de la flore alpine dans le massif du Mont-Blanc.

M. JACCARD nous a objecté que les découvertes faites sur le flysch du Désert de Platé étaient isolées et que « la conséquence logique de la théorie du filtre serait la présence sur tous les îlots de flysch qui s'étendent en une bande disloquée des Bauges au Rhône à travers la Haute-Savoie, d'une partie au moins des plantes en question. Or, d'après M. Briquet lui-même, il n'en est rien ».

Cette dernière phrase ne répond toutefois ni à nos écrits, ni à la réalité, parce que l'étude de détail des îlots de flysch dans les chaînes extérieures a été à peine abordée et que nous n'aurions jamais pu faire une pareille affirmation. Ce que l'on sait de la végétation de ces bandes, lorsqu'elles sont placées à l'altitude

voulue, confirme au contraire ce qui précède. On a signalé sur les bandes de flysch des Bauges, les plus mal explorées de toutes, des silicoles qui passaient jadis pour des spécialités des noyaux cristallins (*Senecio incanus!*, *Primula hirsuta!* etc.) malgré l'altitude relativement faible de ces chaînes (point culminant à la P<sup>te</sup> d'Aréalod, 2223 m). Dans les Alpes d'Annecy, les lambeaux de flysch n'atteignent que très rarement la région alpine supérieure et leur exploration laisse encore beaucoup à désirer: eux aussi portent des silicoles que l'on a cru longtemps spéciales à la zone granitique (Loiseleuria procumbens, Sedum annuum, Sisymbrium pinnatifidum etc.).

Dans les pré-alpes Lémanien-nes, nous avons retrouvé sur le flysch en une série de points (chaîne de la Pointe de l'Haut aux Haut-forts par exemple) un grand nombre de ces silicoles (Loiseleuria procumbens, Phyteuma hemisphaericum, Senecio incanus, Juncus trifidus, Luzula lutea etc. etc.).

Dans les pré-alpes Vaudoises, on connaissait depuis longtemps les *Trifolium alpinum*, *Loiseleuria procumbens*, *Artemisia Genipi*, *Phyteuma hemisphaericum*, *Juncus triglumis*. Les explorations plus récentes de M. HENRI JACCARD<sup>1)</sup>, y ont ajouté les *Sedum*

les *Trifolium alpinum*, *Loiseleuria procumbens*, *Artemisia Genipi*, *Phyteuma hemisphaericum*, *Juncus triglumis*. Les explorations plus récentes de M. HENRI JACCARD<sup>1)</sup>, y ont ajouté les *Sedum*

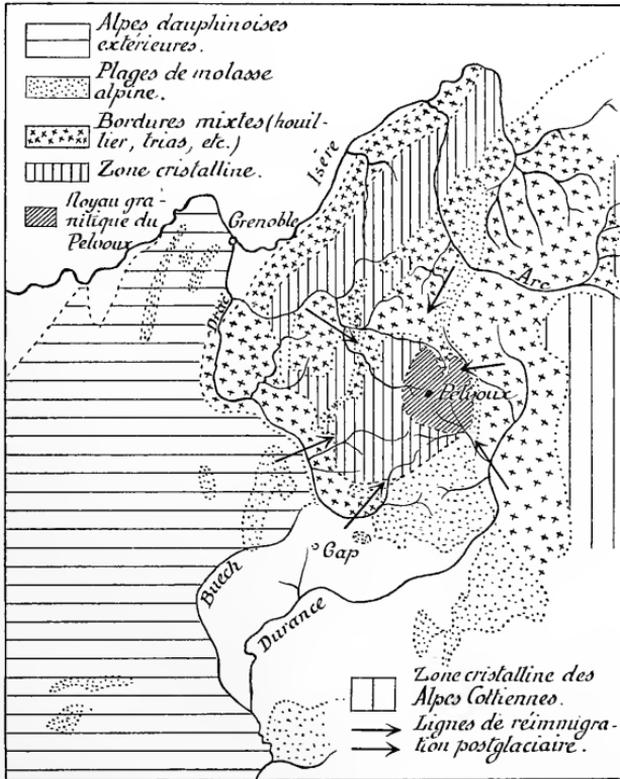


Fig. 6. Carte pour servir à l'intelligence de la réimmigration post-glaciaire de la flore alpine dans le massif du Pelvoux.

les *Trifolium alpinum*, *Loiseleuria procumbens*, *Artemisia Genipi*, *Phyteuma hemisphaericum*, *Juncus triglumis*. Les explorations plus récentes de M. HENRI JACCARD<sup>1)</sup>, y ont ajouté les *Sedum*

1) H. JACCARD, Notes et additions concernant la Flore vaudoise (Bull. Soc. Murith., XXVIII, p. 244—260, ann. 1900).

annuum. *Gentiana brachyphylla*, *Juncus trifidus*, *Trisetum subspicatum*. Cette liste est destinée à s'allonger encore lorsque les lambeaux de flysch auront été soumis à une exploration systématique.

Dans les préalpes Fribourgeoises, M. JAQUET<sup>1)</sup> a relevé sur le flysch des préalpes les *Polygala alpina* et *Juncus Jacquini*, à ajouter à divers types des massifs cristallins qui y étaient déjà connus (*Juncus triglumis*, *Sedum annuum* etc.). Et si l'on poursuit l'examen des lambeaux de flysch tout le long de la chaîne des Alpes septentrionales extérieures, les mêmes observations peuvent être répétées.

Le massif du Pelvoux est un autre exemple très caractéristique. Porteur des plus hauts sommets du Dauphiné (Barre des Ecrins 4103 m) et centre de glaciation le plus important de cette région, il n'a été colonisé par la végétation qu'après les massifs circonvoisins. Il semble accessible presque de tous les côtés à la fois (Hte Durance, Drac et ses affluents de la rive droite, Arc et ses affluents de la rive gauche etc.), mais ses principales vallées sont tournées à l'ouest. Malgré cela, sa végétation est exclusivement silicicole (*Eritrichium nanum*, *Androsace carnea*, *Bupleurum stellatum*, *Rhaponticum scariosum*, *Adenostyles leucophylla* etc.). Toutes ces espèces se retrouvent dans les massifs environnants, accompagnés d'une foule d'autres. Il suffit d'avoir herborisé au Lautaret, dans le Briançonnais ou le Gapençais, pour aborder ensuite l'Oisans: la différence de richesse saute à l'oeil le moins exercé. C'est que les régions environnantes, colonisées avant le massif du Pelvoux, ont offert à la flore silicicole de ce dernier toutes les conditions voulues pour s'y fixer (grès éocènes, cristallin, calcaires décalcifiés) avant de peupler le noyau granitique.

Un troisième exemple fort instructif est fourni par le noyau cristallin des Alpes maritimes. Ce noyau comprend ici aussi les plus hautes cimes de la région (Tinibras 3031 m, Punta d'Argentera 3339 m). Actuellement, ce dernier massif est le seul qui porte encore des glaciers; l'ensemble du noyau a été jadis le principal centre de glaciation des Alpes maritimes. Les recherches poursuivies par M. Burnat depuis plus d'une quarantaine d'années, et par nous-même en collaboration avec ce savant depuis dix ans, nous ont permis de vérifier dans le noyau cristallin les mêmes lois que précédemment. Il y a 10 ans encore, toute une série de silicicoles passaient pour n'exister que dans le noyau (*Viola Thomasiana*, *V. valderia*, *Potentilla valderia*, *Galium Tendae*, *Sempervivum Allionii*, *Eritrichium nanum*, *Oreochloa pedemontana*). L'exploration des grès dans les chaînes extérieures (Pizzo d'Ormea, massif du Tournaret, massifs des Trois Hommes et de Fort Carra etc.) nous a fait retrouver toutes ces espèces, avec une série d'autres silicicoles dont la présence hors du noyau cristallin était peu fréquente, rare ou douteuse (*Pedicularis rostrata*, *Veronica Allionii*, *Achillea Herba-Rota* etc.). On peut presque dire que chaque année a vu diminuer le nombre des espèces spéciales au noyau central si bien que ce nombre est actuellement très restreint. Le phénomène est ici le même que pour les noyaux précédemment examinés. Le grès des chaînes extérieures (massifs de

1) JAQUET, Quelques plantes nouvelles, rares ou critiques du Canton de Fribourg (Bull. Soc. frib. sc. nat., VII, p. 209—224, ann. 1899).

refuge) a hébergé la flore silicicole pendant les temps glaciaires et en a conservé, quand les conditions le permettaient, presque tous les éléments qui sont restés juxtaposés à la flore calcicole dominante: d'où la richesse plus grande des chaînes extérieures.

Il n'y a donc pas dans la richesse très grande des massifs périphériques un phénomène spécial — par exemple au Désert de Platé dans les Alpes Lémanniennes, lequel a servi de point de départ à cette étude — et dû à des migrations d'un ordre spécial, mais un phénomène général qui a sa raison d'être dans l'histoire des flores alpines.

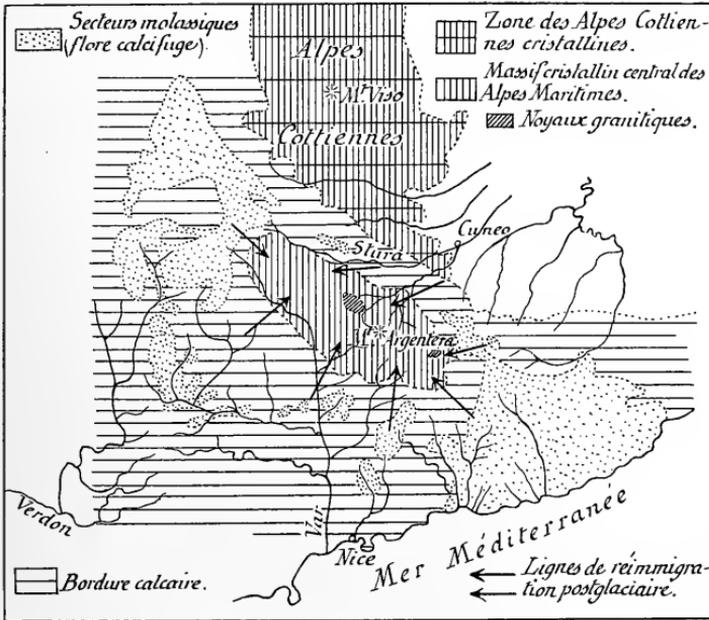


Fig. 7. Carte pour servir à l'intelligence de la réimmigration postglaciaire de la flore alpine dans le massif cristallin central des Alpes maritimes.

## 2. Les limites d'accommodation des plantes alpines et les reliques glaciaires.

— Les plantes alpines ont parfois laissé, sous la forme de colonies, des traces de leur passage dans les voies valléculaires ou sur des sommets d'altitude inférieure à l'habitat normal. Ces colonies erratiques sont communément désignées sous le nom de reliques glaciaires. Elles sont utiles comme confirmation des données historiques tirées de la géologie et de la phytogéographie, à condition que l'on distingue nettement entre les reliques proprement dites et les transports récents (graines charriées par les sables des rivières par exemple, ou descendues des hauteurs avec les torrents ou les éboulis).

Dans les Alpes occidentales, les recherches sur les reliques glaciaires alpines laissent encore beaucoup à désirer. C'est surtout dans le bassin du Rhône qu'elles ont donné jusqu'à présent les résultats les plus intéressants. L'étude des cluses du Jura savoisien qui barre obliquement le bassin du Rhône entre Lyon et Genève nous a permis de relever toute une série de ces colonies. Mentionnons en quelques unes à titre d'exemple. A la montagne de Pierre Brune dans la chaîne de Tullins (190 m): *Erinus alpinus*. Au défilé du Crossey dans la chaîne du Ratz (500 m): *Gentiana*

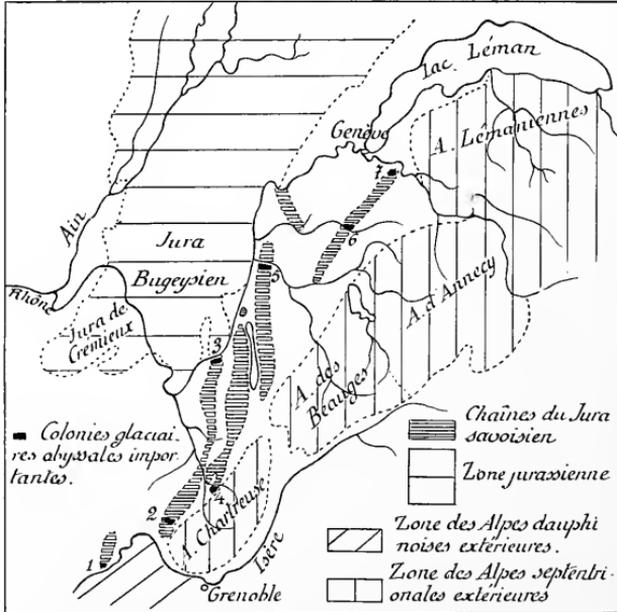


Fig. 8. Distribution des principales stations de reliques glaciaires abyssales dans les chaînes du Jura savoisien. — 1 Montagne de Pierre Brune (chaîne de Tullins); 2 Gorge du Crossey (chaîne du Ratz); 3 cluse de Pierre-Châtel (chaîne du Ratz); 4 défilé des Echelles (chaîne du Bourget) 5 cluse du Val de Fier (chaîne du Chantagne); 6 cluse de la Caille (chaîne du Salève); 7 cascade d'Aiguebelle (chaîne du Salève).

*angustifolia*, *Primula Auricula*, *Hypericum nummularium*, *Carex tenuis*, *Rhamnus pumila*, *Arabis alpina*. Dans la cluse de Pierre-Châtel au nord de la même chaîne (250 m): *Primula Auricula*, *Erinus alpinus*, *Arabis alpina*. Au défilé des Echelles dans la chaîne du Bourget (500 m): *Pinguicula alpina*, *Hypericum nummularium*, *Carex tenuis*, *Gentiana angustifolia*, *Primula Auricula*, *Arabis alpina*. Au Val de Fier dans la chaîne de Chantagne (700 m):

1) SONGEON et CHABERT, Herborisations aux environs de Chambéry, p. 11 (Soc. hist. nat. de Savoie, ann. 1896). — D'après les auteurs, le *Dryas* végétait encore il y a 40 ans sur les rochers qui dominent la ville de Chambéry, localité moins élevée encore que la précédente.

Tandis que ces dernières colonies peuvent être qualifiées d'abyssales à cause de leur situation au niveau ou presque au niveau des plaines environnantes, d'autres sont des colonies culminales qui forment sur les sommets des îlots placés bien en dessous de leurs stations normales. Beaucoup de plantes alpines sont restées sur les plus hauts sommets jurassiens ou dans les creux à neige des crêtes à l'état de reliques culminales (*Oxytropis montana*, *Silene quadrifida*, *Leontopodium alpinum*, *Potentilla minima*, *Gnaphalium supinum* etc.). Une station culminale remarquablement basse est celle du Grand Bois dans la chaîne du Ratz (Jura savoisien, 900 m) avec le *Rhamnus pumila* et le *Gentiana angustifolia*.

On peut se demander comment ces diverses colonies se sont maintenues dans des localités très isolées en subissant les vicissitudes de climat sans doute nombreuses — entre autres celle de la période xérothermique — qui sont survenues depuis les temps glaciaires. La réponse à cette question variera avec chaque espèce en particulier. En général, le problème écologique est résolu par l'adoption du mode de vie des plantes vernalles. Dans les cluses du Jura savoisien, toutes les plantes alpines des colonies glaciaires, placées parfois à une distance topographique très courte des colonies xérothermiques<sup>1)</sup>, fleurissent en Avril ou au commencement de Mai, parfois plus tôt encore. Elles végètent de préférence sur des parois de rocher, constamment humides pendant leur anthèse, où elles n'ont pas à subir une concurrence bien grande de la part de la végétation environnante. La fructification se fait rapidement et, déjà en Juin, elles entrent dans une période de repos presque comparable à celle des plantes vernalles bulbenses, car, en Juillet, les feuilles en sont souvent complètement desséchées. Les colonies culminales se comportent d'une façon analogue, mais avec une période de repos plus courte.

On ne saurait d'ailleurs dénier à beaucoup de plantes alpines un pouvoir d'accommodation considérable à des conditions nouvelles, pour peu que la concurrence de la végétation ambiante leur donne le temps de l'acquérir. Bien que la preuve expérimentale n'en ait pas encore été faite, il y a très probablement formation de races biologiques comparables à celles que présente, par exemple, le blé cultivé sous diverses latitudes.

A ce point de vue, les Alpes maritimes forment un riche champ d'étude. La florule culminale du Mt Féron (1412 m) présente les *Gentiana acaulis* et *Pedicularis gyroflexa* tout près du *Quercus Ilex* buissonnant et à moins de 500 mètres au dessus des oliviers de Coaraze. Sur le versant N. du Monte Nero, non loin du littoral d'Albenga (Ligurie occidentale), croissent à environ 1000 mètres d'altitude les *Gentiana acaulis*, *Saxifraga caesia* et *Pedicularis gyroflexa*, et cela au voisinage de plantes aussi typiquement méditerranéennes que les *Thymus vulgaris* et *Coris monspeliensis*!

Il faut avoir constaté de visu des faits de ce genre — qui laissent bien loin derrière eux tout ce que les plantes alpines ont pu avoir à supporter pendant les

1) Dans la chaîne de Tullins, l'*Erinus alpinus* croit à quelques mètres du *Pistacia Terebinthus*. Aux Echelles, les *Gentiana angustifolia*, *Pinguicula alpina* etc. sont à quelques mètres des *Sisymbrium austriacum*, *Galium myrianthum* etc.

temps xéothermiques sur le versant nord des Alpes — pour se rendre compte de la force de résistance et du pouvoir d'accommodation de beaucoup de plantes alpines.

L'étude des hautes chaînes extérieures des Alpes maritimes, si dénudées et si brûlées, est d'ailleurs aussi très instructive à cet égard. On voit là des phénomènes d'accommodation qui sont inconnus dans les Alpes plus septentrionales: Le *Ranunculus glacialis* par exemple végète dans des éboulis arides des versant sud souvent abandonnés par la neige dès le mois de Juin, fleurit et fructifie très rapidement, subit les longues sécheresses de l'été, pour n'être recouvert que tardivement (Octobre), et parfois encore temporairement, par la neige (Fort Carra, massif de Sanguinière de 2300 à 2900 m). La faculté d'accommodation est ici singulièrement aidée par l'absence de concurrence résultant du nombre restreint d'individus qui forment le »tapis« végétal.

### 7. La période xéothermique.

La présence de colonies de plantes méridionales isolées au milieu de la végétation habituelle des vallées et des Alpes soulève un problème phytogéographique de plus haut intérêt et dont la solution est capitale pour l'histoire des flores européennes.

Il importe tout d'abord de bien séparer ces colonies méridionales «en place», entrant comme partie intégrante dans des formations naturellement définissables, d'avec les espèces méridionales d'immigration récente et souvent artificielle.

Dans le cas des immigrations récentes — à moins qu'il ne s'agisse d'une introduction artificielle et subite (voisinage de moulins, luzernières etc.) — l'immigration s'effectue d'une façon graduelle, en utilisant toutes les portions de terrain disponible. Prenons un exemple qui a été fort bien étudié par M. MAGNIN dans le bassin du Rhône<sup>1)</sup>, celui du *Pterotheca nemausensis*. Selon cet observateur, le *Pterotheca* avait atteint Lyon avant 1870, mais on ne l'y constatait guère qu'à l'état erratique. En 1872, CUSIN attire l'attention des botanistes lyonnais sur la tendance qu'a cette Composée provençale à se fixer. Ses progrès sont constatés par tous les observateurs les années suivantes. Elle remonte le long de la voie ferrée jusqu'à Ambérieu, d'où elle envahit les vignes du Bugey. Quelques années plus tard, nous faisons la découverte du *Pterotheca* sur les rochers supérieurs de la Chambotte (chaîne de Chautagne, Jura savoisien), en compagnie d'autres plantes très thermophiles telles que les *Coronilla minima*, *Scorzonera austriaca*, *Stipa pennata*, *Hieracium Liottardi*, *Orizopsis paradoxa* etc. Au premier abord, nous crûmes pouvoir la placer dans la même association méridionale. Les explorations faites les années suivantes nous détrompèrent. Cette localité n'était pas isolée. Nous pûmes suivre le *Pterotheca* le long des routes jusque dans les vignobles du voisinage où elle foisonne. Actuellement, nous avons retrouvé cette plante dans tout le Jura méridional entre le lac du Bourget et les environs de Lyon.

Cet exemple montre qu'il faut de la prudence, et parfois beaucoup de recherches sur le terrain, avant de pouvoir juger de la valeur d'un habitat pour une espèce

1) MAGNIN, La végétation de la région lyonnaise, p. 470. Lyon 1886.

donnée. En thèse générale, les terrains rendus accessibles par l'homme (bords des routes, talus de chemin de fer, vignobles, terrains médiocrement cultivés) sont des habitats qui favorisent les immigrations récentes.

Tout au contraire, les types méridionaux de la première catégorie disparaissent le plus souvent devant l'intervention de l'homme, au lieu de se développer à la faveur de sa protection. Ils habitent des stations naturelles, écartées, peu accessibles, et en sortent rarement. Ils entrent dans la composition de formations à écologie définie, auxquelles ils donnent même souvent un cachet particulier. Ce sont des sortes d'îlots.

Un autre différence réside dans la composition des colonies méridionales récentes. Celles-ci se ressemblent toutes, à peu de choses près, dans une région donnée. Il en va tout autrement des colonies méridionales naturelles: elles présentent des différences frappantes d'un point à un autre.

Dans le Jura savoisien, par exemple, les colonies méridionales de la côte du Rhône possèdent l'*Argyrolobium argenteum* et le *Genista Scorpius* qui manquent aux colonies de la face opposée du lac du Bourget. L'une possède l'*Orizopsis paradoxa*, l'autre ne l'a pas. Plus au nord, le *Buxus sempervirens* qui couvre tout le versant S. de la montagne du Vuache, fait à notre connaissance complètement défaut à la remarquable station de la Balme de Sillingy, située seulement à 15 kilomètres de là et possédant exactement la même exposition, la même altitude et le même terrain. En revanche, les terrasses à *Osyris alba* de cette montagne manquent au Vuache. — Dans les Alpes Lémaniennes, les mêmes faits se reproduisent. La lisière de l'Arve possède l'*Astragalus monspessulanus*. Cette espèce manque dans la vallée d'Abondance, mais celle-ci possède en revanche le *Scabiosa graminifolia*.

Nous ne voulons pas revenir ici sur ce que nous avons dit récemment du rôle que l'on pourrait être tenté d'attribuer à l'action des vents dans la formation récente de ces colonies<sup>1)</sup>, au moyen de transport à grande distance. Nous n'avons pas eu connaissance depuis lors de faits positifs de nature à nous faire changer d'opinion. Sans nier les faits accidentels de transport à grande distance, nous persistons à croire que la migration par petites étapes successives est le processus normal et de beaucoup le plus fréquent. L'intervention continue du vent transportant normalement à grande distance aurait eu pour conséquence, dans la suite des temps, une très grande uniformité dans la composition des colonies méridionales. Et cela d'autant plus que pour beaucoup des membres de ces colonies méridionales les exigences écologiques sont très semblables. Or ce résultat est en contradiction avec les faits d'observation.

En réalité, on retire d'une analyse soignée, faite sur le terrain, de ces colonies méridionales poursuivies une à une, l'impression très nette qu'elles appartiennent à une ancienne végétation dont nous ne retrouvons plus que des fragments épars et réduits. Cette végétation ne trouve plus à l'époque actuelle les conditions nécessaires à son expansion; les fragments qui ont persisté n'ont pu le faire que sur les points où des circonstances locales particulièrement favorables leur ont permis de se maintenir

1) BRIQUET, Les colonies végétales xérothermiques des Alpes Lémaniennes, p. 70—72 (Bull. soc. Murith., XXVIII, ann. 1900).

et de soutenir la concurrence de la flore environnante. Le climat qui correspondait à cette végétation devait varier avec les parties de l'Europe que l'on considère, mais il devait présenter ce caractère général, en rapport avec les exigences des colonies méridionales, d'être proportionnellement plus sec et plus chaud qu'actuellement. KERNER<sup>1)</sup> a donné le nom de période aquilonnaire à l'époque qui a réalisé ces conditions dans les Alpes orientales. Arrivant, peu de temps après le savant autrichien, à des conclusions analogues pour les Alpes occidentales, nous avons désigné cette époque sous le nom de période xérothermique, qui a l'avantage de ne pas mettre l'accent sur son caractère steppique, marqué d'une façon très inégale suivant les parties de l'Europe que l'on envisage<sup>2)</sup>.

A quel moment de l'histoire des flores européennes doit-on faire remonter l'origine des colonies xérothermiques?

Quelques auteurs, en particulier M. ENGLER dans sa dernière publication sur la flore des Alpes<sup>3)</sup>, ont placé l'origine des colonies xérothermiques dans la phase steppique d'une période interglaciaire (la dernière?)<sup>4)</sup>. Cette chronologie, ainsi que l'a très justement fait remarquer M<sup>me</sup> BROCKMANN-JEROSCH<sup>5)</sup> ne résiste pas à l'examen des faits géologiques. En effet, la dernière phase d'extension des glaciers a englobé la plus grande partie des versants est et sud des Alpes, sur lesquels ces colonies xérothermiques auraient dû persister. Les exemples cités par M. ENGLER pour le versant N. des Alpes sont encore moins probants: la localité de Reichenhall citée pour le *Paenonia corallina* était sous la glace pendant la dernière extension des glaciers; il en était de même pour celle de Solstein près d'Innsbruck citée pour l'*Ostrya carpinifolia*. Les *Buxus sempervirens* et *Philadelphus coronarius* n'ont guère pu persister au voisinage de Steyer pendant la dernière phase glaciaire, si l'on considère que cette localité n'était distante que de 25 kilomètres des moraines terminales des glaciers descendant du Sengsengebirge. La ligne des neiges permanentes était au maximum à environ 1300 mètres, ce qui suppose une limite supérieure des forêts située vers 500—600 mètres en contact avec les moraines terminales. Or les environs immédiats de Steyer varient de 300 à 600 mètres d'altitude.

La persistance de colonies pontiques au nord des Alpes dans l'Europe centrale pendant la dernière période glaciaire nous paraît d'une façon générale extrêmement improbable. En ce qui concerne les Alpes occidentales, il est facile de donner la preuve absolue que l'origine des colonies xérothermiques est postérieure à la dernière période glaciaire. Presque tous les emplacements des lisières et colonies xérothermiques actuelles étaient sous la glace pendant la dernière période glaciaire.

1) KERNER, Studien über die Flora der Diluvialzeit in den östlichen Alpen (Sitzungsber. der k. k. Akad. d. Wissensch. in Wien, Bd. XCVII, Abt. I, ann. 1888.)

2) BRIQUET, Recherches sur la flore du district savoisien etc., p. 46, ann. 1890.

3) ENGLER, Die Pflanzenformationen und die pflanzengeographische Gliederung der Alpenkette, p. 89 u. 90.

4) En ce qui concerne les idées analogues de MM. CHODAT et PAMPANINI, voir notre note plus haut, p. 144.

5) JEROSCH, op. cit. p. 102 et 103.

Cette affirmation est vraie non seulement pour le Valais, mais encore pour les lisières xéothermiques des Alpes Lémaniennes, des Alpes d'Anney, du Jura savoisien et même du plateau de Crémieu (*Pistacia Terebinthus*, *Trigonella monspeliaca*, *Convolvulus Cantabrica* etc.). Les emplacements des colonies xéothermiques de la côte de la Dombes près de Lyon sont situés à la hauteur des moraines terminales de la dernière extension glaciaire (*Trigonella monspeliaca*, *Leuzea conifera*, *Cistus salviifolius*, *Orchis papilionacea*, *Aphyllanthes monspeliensis* etc.). Il en est de même pour celles des Balmes Viennoises (*Psoralea bituminosa*, *Andropogon Gryllus* etc.).

Les mêmes faits se reproduisent pour les colonies xéothermiques situées dans le bassin de l'Isère. La glace atteignait environ 1000 mètres au-dessus de Voreppe et les emplacements des remarquables colonies xéothermiques du chaînon de Tullins (*Rhamnus Alaternus*, *Pistacia Terebinthus*, *Psoralea bituminosa* etc.) étaient situés sous les moraines de la langue méridionale du glacier de l'Isère.

De l'autre côté des Alpes (remarquables colonies xéothermiques des vallées d'Aoste, de Suse etc.), les choses se sont passées d'une façon identique: la plupart des emplacements actuels des colonies xéothermiques étaient sous la glace.

Il n'y a donc aucun doute que la période xéothermique à laquelle est due l'immigration des colonies méridionales dans les Alpes occidentales ne soit postglaciaire.

D'autre part, beaucoup de faits semblent démontrer que la période glaciaire ultime a été rapidement, peut-être même immédiatement, suivie de la période xéothermique. C'est surtout dans les stations xéothermiques des Alpes que cette solution s'impose à l'esprit. Dans plusieurs d'entre elles, l'enchevêtrement des types purement alpins et des types des basses montagnes méridionales est très grand et fait un contraste poignant avec la succession si régulière des zones de végétation en dehors des stations xéothermiques (p. ex. le M<sup>t</sup> Chauffé en Chablais, la haute lisière de l'Arve). On retrouve là des mélanges qui rappellent beaucoup ceux que l'on constate dans les Alpes maritimes où, sur beaucoup de points, les éléments alpins entrent directement en contact avec les éléments méditerranéens et se mélangent avec eux (p. ex. Brech d'Utelle, cime de la Rocca Seira, M<sup>t</sup> Vial etc.). En rapprochant ces deux ordres de faits, on ne peut s'empêcher d'en conclure que quelque chose d'analogue a dû se produire au début de la période xéothermique. Celle-ci aurait suivi directement ou de près la période glaciaire würmienne, d'où un certain mélange des éléments des deux flores, l'une en voie de régression, l'autre en voie de progression.

Des arguments d'ordre géologique et paléontologique viennent à l'appui de cette manière de voir.

Les loess présentent le plus souvent un caractère éolien marqué. Il est donc naturel d'attribuer aux périodes pendant lesquelles ils se sont formés un régime plus ou moins steppique, au moins dans les plaines. En 1890, nous avons envisagé à la suite des descriptions de FALSAN<sup>1)</sup>, le loess du bassin du Rhône comme postglaciaire

1) FALSAN, La période glaciaire, p. 81, ann. 1889.

et contemporain de la période xéothermique<sup>1)</sup>. Cependant tous les loess ne sont pas du même âge. Le loess des environs de Lyon, que nous avons jadis en vue, est considéré maintenant comme interglaciaire soit par MM. DELAFOND et DEPÉRET<sup>2)</sup>, soit par M. PENCK<sup>3)</sup>, bien qu'il y ait de nombreuses divergences de détail entre ces auteurs. Quoi qu'il en soit de ces dernières, la localisation quasi-exclusive du loess sur l'erratique ancien, à l'exclusion de l'erratique würmien, paraît bien, dans l'état actuel des connaissances, confirmer cette interprétation. Mais d'autres parties des Alpes fournissent la preuve que la dernière période glaciaire a été suivie d'une période où la formation du loess s'est de nouveau manifestée sur plusieurs points. Ce loess postglaciaire a été étudié par MM. BLAAS<sup>4)</sup> et PENCK<sup>5)</sup> dans la vallée de l'Inn près d'Innsbruck, par M. FRÜH dans la vallée S<sup>t</sup> Galloise du Rhin<sup>6)</sup> et en Valais<sup>7)</sup>, enfin par MM. VIGLINO et CAPEDER<sup>8)</sup>, puis par M. PENCK<sup>9)</sup> dans la plaine de Turin et de Rivoli. Les caractères pétrographiques de ce loess ne diffèrent pas des loess interglaciaires: ils se distinguent surtout par leur âge. Nous envisageons ces divers loess, dont la formation a commencé pendant la retraite des glaciers würmiens, comme des loess contemporains de la période xéothermique, sans qu'il soit d'ailleurs nécessaire que leur âge soit partout parfaitement identique.

Les conditions dans lesquelles vivent des végétaux caractéristiques pour un climat et des localités à la fois secs et chauds sont exactement inverses de celles qui sont exigées pour la conservation d'empreintes ou de fossiles. On ne peut donc s'attendre à recevoir de la paléontologie de grands éclaircissements relatifs à la période xéothermique dans l'avenir. Et cela surtout si l'on considère que des déductions sérieuses sur la climatologie d'une époque ne peuvent se tirer que de la comparaison de nombreux documents tirés d'endroits différents<sup>10)</sup>.

On ne saurait non plus être étonné si les tourbières ne fournissent pas de documents sur la période xéothermique<sup>11)</sup>. Les tourbières existent à l'époque actuelle

1) BRIQUET, Recherches, p. 46, ann. 1890.

2) DELAFOND et DEPÉRET, Les terrains tertiaires de la Bresse. Paris 1893.

3) PENCK u. BRÜCKNER, Die Alpen im Eiszeitalter, p. 673—676.

4) BLAAS, Über Spuren des Kulturmenschen im Löss bei Innsbruck (Ber. d. nat. med. Ver. Innsbruck, ann. 1884).

5) PENCK u. BRÜCKNER, l. c. p. 351.

6) FRÜH, Der postglaziale Löss im St. Galler Rheintal (Vierteljahrsschr. der naturf. Ges. Zürich, XLIV, ann. 1899).

7) FRÜH, in *Eclogae geologicae Helv.*, VI, ann. 1899.

8) VIGLINO et CAPEDER, Comunicazione preliminare sul loess piemontese (Boll. soc. geol. ital., XVII, ann. 1898).

9) PENCK u. BRÜCKNER, l. c. p. 758—760.

10) La juxtaposition de types plus boréaux dans des stations humides et fraîches, à côté de types tout à fait méditerranéens dans la Provence ou les Alpes maritimes à l'époque actuelle (*Populus alba*, *Salix purpurea*, *Betula verrucosa*, à côté des *Quercus Ilex*, *Pistacia Lentiscus*, *Olea europaea*, dans la plaine du Var, par exemple) doivent rendre très prudent dans les déductions climatologiques tirées de documents en petit nombre).

11) J. FRÜH u. C. SCHRÖTER, Die Moore der Schweiz (Beitr. zur Geol. der Schweiz. geotechn. Serie, 3. Lief., p. 384. Bern 1904).

dans le Jura méridional souvent au voisinage immédiat de colonies xéothermiques étendues. Cela ne les empêche pas de conserver leur flore particulière dite à des conditions très spéciales. La grande majorité des tourbières du Jura et des Alpes occidentales ont donc pu et dû traverser une phase climaterique permettant une diffusion des plantes méridionales plus grande qu'actuellement, sans que cette phase ait laissé dans les horizons tourbeux anciens des traces appréciables.

Nous avons envisagé à plusieurs reprises les découvertes faites par Nehring<sup>1)</sup> dans les dépôts de Thiede et Westeregeln comme des arguments paléontologiques à l'appui de la période xéothermique postglaciaire<sup>2)</sup>. M<sup>me</sup> Brockmann-Jerosch<sup>3)</sup> a émis des doutes sur le bien-fondé de cette attribution, parceque Nehring n'a pas distingué suffisamment les dépôts interglaciaires (de la période Riss-Wurm) et les dépôts postglaciaires (postwürmiens). Nous ne pensons pas que cette objection soit de nature à ébranler nos conclusions. Comme les dépôts étudiés par Nehring sont situés en dehors de l'erratique würmien, leur attribution chronologique exacte n'est pas il est vrai sans difficulté. Mais la „gelbe Schicht“ de la station du Schweizersbild peut être parfaitement parallélisée avec les couches supérieures de Westeregeln et de Thiede (*Myrmecophilus rufescens*, *Arctomys Bobac* etc.). Même si des recherches nouvelles venaient à faire attribuer à une époque plus ancienne une partie des fossiles steppiques de l'Allemagne centrale, il n'en resterait pas moins un témoin de la période steppique postglaciaire dans les dépôts du Schweizersbild, dont la date postwürmienne n'est pas douteuse<sup>4)</sup>.

Enfin, il est intéressant de constater que, du côté des zoologistes, la distribution des insectes à fourni des arguments concordants avec ceux des botanistes pour établir l'existence d'une période xéothermique postglaciaire<sup>5)</sup>.

Ainsi que nous l'avons montré dès 1890<sup>6)</sup>, en résumant les travaux d'une pleiade de prédécesseurs, en particulier de M. MAGNIN, les colonies xéothermiques du bassin du Rhône jusqu'au défilé de S<sup>t</sup> Maurice proviennent presque exclusivement du domaine méditerranéen rhodanien. Il suffit d'en poursuivre l'étude de la Provence jusqu'au lac Léman pour s'en convaincre. Les colonies méditerranéennes de la région insubrienne et du Piémont (vallée d'Aoste, vallée de Suze etc.) sont à la fois méditerranéennes et,

1) NEHRING, Über Tundren und Steppen der Jetzt- und Vorzeit. Berlin 1890. — Il va sans dire qu'il ne s'agit ici que des fossiles qualifiés par NEHRING de postglaciaires, à l'exclusion de ceux attribués par cet auteur aux temps interglaciaires.

2) BRIQUET, Recherches l. c. p. 46 et 47; Les colonies végétales xéothermiques des Alpes Lémaniennes, p. 74—83.

3) JEROSCH, op. cit. p. 142.

4) PENCK u. BRÜCKNER, op. cit. p. 422.

5) »En nous résumant, nous pouvons conclure que jusqu'à présent il n'y a pas de faits zoogéographiques qui parlent contre une période climatologique xéothermique spéciale; en revanche il existe une série de faits qui rendent celle-ci extrêmement vraisemblable«: STOLL, Über xéothermische Relikte in der Schweizer Fauna der Wirbellosen (Festschr. geogr. ethnogr. Ges. Zürich, 1901).

6) BRIQUET, Recherches sur la flore du district savoisien etc., p. 48 et suiv. — Idem, Le Mont Vuache, p. 28—41. Genève 1894. — Idem, Les colonies végétales xéothermiques des Alpes Lémaniennes, p. 69—87.

à un moindre degré, pontiques. On sait d'ailleurs qu'une séparation nette de ces deux groupes d'éléments est parfois difficile. Il est incontestable que plusieurs des hautes vallées du Dauphiné (Queyras, Briançonnais) et de la Savoie méridionale (Maurienne, Tarentaise) ont reçu des enrichissements notables d'éléments venus du Piémont par les cols de la chaîne frontière (voy. p. 148 et 149). La pénétration de ces éléments, surtout lorsqu'il s'agissait de plantes des régions inférieures, a été sans doute grandement facilitée par la période xérothermique. Les colonies xérothermiques si nombreuses qui font la richesse du Valais proviennent presque toutes du Piémont, par les cols de la chaîne méridionale, point sur lequel nous avons insisté déjà en 1890 (voy. plus haut p. 151 et 152). Les rapports qui existent entre les éléments xérothermiques de la vallée d'Aoste et du Piémont sont même si étroits qu'ils se manifestent par l'identité de plusieurs races locales (*Centaurea vallesiaca*, *Lactuca augustana* etc.).

L'influence de la période xérothermique sur la distribution de détail des éléments méridionaux des flores alpines mériterait une attention spéciale. Nous avons indiqué ailleurs<sup>1)</sup> quelques déplacements qui peuvent lui être attribués dans les Alpes de la Savoie, mais il reste dans ce domaine encore beaucoup de recherches à effectuer: qu'il nous suffise ici d'indiquer aux floristes cette ligne de recherches.

Au point de vue climatologique, l'analyse des colonies xérothermiques, pour autant qu'elle a été faite, donnerait des résultats très variables suivant les points et la nature des colonies considérées. Pour le bassin du Léman, nous étions arrivé à estimer pendant la période xérothermique la moyenne annuelle de température à 12°, la moyenne hivernale à 1°—2° et une chute d'eau d'env. 70 cm. Mais ce genre d'évaluation, très approximatif, ne peut jamais donner qu'une idée très vague aussi des conditions écologiques dans lesquelles une flore se développe. On s'en fera probablement une représentation plus adéquate en étendant à l'ensemble d'un bassin ou d'un secteur les caractères spéciaux aux colonies méridionales ou pontiques caractéristiques pour la région.

L'ensemble de nos travaux sur la période xérothermique a été l'objet récemment d'un réquisitoire de la part de M. AUG. SCHULZ<sup>2)</sup>. La multitude des points auxquels il faudrait répondre à cet auteur, et les divergences très nombreuses qui nous séparent, rendent une courte réponse fort difficile. En ce qui concerne la chronologie et les spéculations arbitraires de M. SCHULZ, nous ne pouvons que renvoyer à la critique de M. GRADMANN que nous approuvons sur tous les points essentiels<sup>3)</sup>. Un point seulement nous arrêtera. L'attribution de l'origine d'une grande partie des colonies xérothermiques du Valais, et aussi des Alpes Lémaniennes, à des migrations pontiques venues de l'Europe orientale en traversant le plateau suisse, peut être qualifiée de pure fantaisie. Il faut ne pas connaître, la topographie du plateau suisse, ni les flores du Valais et du Haut-Piémont, et encore moins la porte eisodiale du Valais à

1) BRIQUET, Recherches sur la flore du district savoisien etc., p. 49 et 50.

2) AUG. SCHULZ, Über BRIQUET's xerothermische Periode (Ber. der deutsch. bot. Gesellsch., XXII, ann. 1904).

3) GRADMANN, Über einige Probleme der Pflanzengeographie Süddeutschlands (ENGLER's Jahrb., XLIV, p. 178—203, ann. 1904).

S<sup>t</sup> Maurice pour soutenir une thèse pareille. Plusieurs des types valaisans les plus caractéristiques manquent d'ailleurs complètement dans les colouies pontiques de l'Allemagne et de l'Autriche (*Ranunculus gramineus*, *Lonicera etrusca*, *Asphodelus albus*, *Astragalus monspessulanus*, *Helianthemum salicifolium*, *Trigonella monspeliaca* etc. etc.). Quant à l'attribution d'une origine pontique aux colonies xéothermiques montagnardes des Alpes Lémaniennes, elle est en complète contradiction avec tous les faits connus sur les lisières analogues des Alpes d'Anney, des Banges, et de la G<sup>d</sup>e Chartreuse qui les relie à celles du Dauphiné. Nous engageons vivement M. SCHULZ à venir étudier sur place ces diverses colonies, en procédant de la Provence au lac Léman et en passant du Piémont au Valais. Il renoncerait alors sans doute à une méthode qu'il a trop souvent suivie jusqu'ici, et qui consiste à resoudre en cabinet, avec une documentation insuffisante, des problèmes qui demandent à être abordés sur place, avec une parfaite connaissance de la topographie et de la flore.

Nous considérons la pluralité des périodes xéothermiques postglaciaires comme une hypothèse dont l'utilité n'est pas immédiate et dont la preuve serait impossible à faire actuellement. Est-ce donc à dire qu'il n'y ait pas eu de variations climatiques notables dans la phase silvatique qui a succédé à la période xéothermique? Certainement pas. Les alternatives de sécheresse et d'humidité relatives, ainsi que des variations dans les moyennes de température ont dû se produire à plus d'une reprise et cela jusque dans les temps historiques. Mais, relativement aux phases glaciaires et interglaciaires, ainsi qu'à la période xéothermique postglaciaire, elles n'ont eu que l'amplitude nécessaires aux localisations, et leur répercussion sur la végétation n'a pas été assez considérable pour laisser dans la distribution des flores des traces susceptibles d'une analyse rigoureuse; leur nombre et leur durée serait d'ailleurs, dans l'état actuel de nos connaissances, impossible à supputer.

\* \* \*

Si les grands traits de l'histoire des flores dans les Alpes occidentales depuis les temps glaciaires commencent à se dessiner, il s'en faut encore, et de beaucoup, que l'on puisse prévoir le moment où l'édifice sera achevé. Le champ ouvert aux recherches est vaste, et son défrichage exige la coopération de beaucoup de travailleurs. Nous avons essayé d'indiquer quelques unes des lignes dans lesquelles ces recherches pourront être poursuivies, mais il en surgira sans doute bien d'autres et de très nouvelles dans la suite. Le rôle du naturaliste dans ce domaine, comme dans tous les autres, est un rôle modeste. Il doit s'estimer heureux si ses travaux peuvent servir d'échelon à ses successeurs, et si ses idées — parfois même ses erreurs — provoquent des études de nature à augmenter notre patrimoine de connaissances. C'est en formant ce voeu pour le résumé des travaux ci-dessus relatés que nous terminons notre exposé.

## 7. Über die Bedeutung der Karstflora in der Entwicklung der Flora der Ostalpen.

Von Dr. Günther Ritter Beck v. Mannagetta (Prag).

Ein Blick auf eine Karte der Vergletscherung der Alpen in den Eiszeiten läßt sofort die sehr bemerkenswerte Tatsache entnehmen, daß die Vergletscherung dieses gewaltigen Gebirgzuges, gerade so wie in der Gegenwart von Westen nach Osten abnahm und daß dieselbe auch am Südhange der Alpen bedeutend geringer war als in den Zentral- und Westalpen. Im Vergleiche mit den gegenwärtig in den Alpen herrschenden Verhältnissen erscheint daher die eiszeitliche Vergletscherung des östlichen Alpenzuges nur als eine Steigerung desselben Phänomens in der Gegenwart.

Ich will diese durch berühmt gewordene, bekannte Forscher gewonnene Tatsache nicht näher ausführen; es genügt in das Gedächtnis zurückzurufen, daß damals die Zungen der ostalpinen Gletscher im Gebirge endigten und daß statt größerer, zusammenhängender Eismassen in den östlichen Alpenländern nur gesonderte, relativ kleine Talgletscher vorhanden waren, welche das Vorland nicht mehr erreichten.

Damit war zur Diluvialzeit die Vorbedingung des Gedeihens einer Vegetation am Ostrande der Ostalpen gegeben, die ganz anders beschaffen sein konnte, als jene des westlichen Alpenzuges im gleichen Zeitalter. Nehmen wir wohl unangefochten eine unverändert gleiche Anpassung unserer schon damals die Hauptmasse der Vegetation bildenden Gewächse an die damaligen klimatischen Verhältnisse an, so war selbst zur Zeit der stärksten Vergletscherung der Alpen von der Schneegrenze, die sich in den Ostalpen, wie z. B. in Niederösterreich, stellenweise bis zu 1400 m Seehöhe hob, bis zu 330 m herab eine periodisch schneefreie Region vorhanden, in der sich eine gehölzlose Hochgebirgsflora ausbreiten konnte, während von 330 m talwärts, in günstiger Lage schon von 530 m angefangen, Bäume gedeihen konnten, also eine Waldvegetation unter einem Klima ermöglicht war, das jenem in der Gegenwart zwischen dem 60. und 66. Grade nördlicher Breite in Europa herrschenden gleich.

Wenn man aber die Ausdehnung der alpinen Hochgebirgsregion der Flora zur Zeit der stärksten Vergletscherung der Alpen nach den derzeit noch in tieferen Regionen vorhandenen, nicht auf Herabschwemmung zurückzuführenden Relikten von Hochgebirgspflanzen in den Ostalpen bestimmen will, so gestaltet sich die Frage nach der Existenz einer Waldvegetation noch viel günstiger, indem dann schon bei 600 m Seehöhe ein Baumwuchs ermöglicht war.

Es steht demnach unzweifelhaft fest, daß in Niederösterreich sowie in Steiermark, und zwar im östlichen Teile der Alpen und in dem daselbst befindlichen Vorlande eine frostharte Waldvegetation selbst zur Zeit der größten Vergletscherung der Alpen bestehen konnte, und nichts hindert anzunehmen, daß sich dieser im Vorlande

der Alpen gegen Ungarn und in südöstlicher Richtung gegen die Balkanhalbinsel eine Vegetation anschloß, die an den Gestaden des ungarischen Binnenmeeres auch empfindlichere Gewächse enthalten konnte.

Diese Tatsache, daß sich in den östlichen Alpen eine von den Eiszeiten relativ wenig berührte Vegetation erhalten konnte, welche jedoch keinen subtropischen Charakter besaß, bietet uns einesteils die Möglichkeit, zahlreiche pflanzengeographische Tatsachen in den Ostalpen zu verstehen, andernteils auch die Bedeutung der Karstflora für die Entwicklung der Flora in den österreichischen Donauländern zu erkennen.

In meinem Werke über „Die Vegetationsverhältnisse der Illyrischen Länder“ habe ich dargelegt, daß die Flora der Karstländer, welche einen Teil der westpontischen Flora darstellt, derzeit nicht eine an den Abfall der Illyrischen Gebirge gegen die Adria gebundene Vegetationsregion darstelle, sondern daß diese Flora auch bis in das Tiefland der Save und bis zum Vrbasflusse in Bosnien zonenartig verbreitet ist. Für diese Flora sind vor allem zwei Pflanzenformationen besonders eigentümlich, der buschreiche Karstwald und die Karstheide, die stets im Bereiche dieser Flora mit ihren charakteristischen Bestandteilen und gleichen physiognomischen Eigentümlichkeiten wiederkehren. Daraus entspringt die Annahme, daß die Karstflora als eine scharf gesonderte Zone der westpontischen Flora zu betrachten sei, deren Verbreitung im allgemeinen aus den Ländern der Balkanhalbinsel im Anschlusse an das mediterrane Florengbiet bis zum Südostrande der Alpen zu verfolgen ist.

Unschwer ist nun die Beobachtung zu machen, daß die massige Entfaltung der Formationen der Karstflora derzeit bis zu einer nordwestlichen Grenze stattfindet, die in Österreich bis an den Trnovanerwald bei Görz reicht, den größten Teil von Krain sowohl bis an die Gehänge des Triglav als auch an die Karawanken und Sanntaler Alpen umgreift und in Steiermark den Südfuß des Bacher-Gebirges und das Dranntal bis Pöltschach erreicht. Die Formationen der Karstflora überschreiten aber in dem Hügellande gegen die ungarische Ebene weder die Kulpa noch den Vrbasfluß.

Über diese Grenzen hinaus sind die Karstgewächse wohl noch weiter verbreitet, aber sie schließen nicht mehr zu Formationen zusammen, sondern zerstückeln ihre Verbreitung. Sehr schön sieht man dies am Südabfalle der Alpen von Friaul bis zu den oberitalienischen Seen und bis in die südliche Schweiz. Hier finden sich Karstgewächse durchaus in einer Höhenregion, welche über der in den Flußtälern eingreifenden Mittelmeerflora entwickelt ist.

Hier bemerken wir aber noch eine andere auffällige Tatsache. Zahlreiche Karstgehölze wie; *Ostrya carpinifolia*, *Fraxinus ornus*, *Cotinus coggygria*, *Prunus mahaleb*, *Quercus lanuginosa* u. a. haben die Hochgebirgskette der südlichen Kalkalpen überschritten.

Ich will die Aufmerksamkeit nur auf eine Pflanze richten, nämlich auf die Hopfenbuche, *Ostrya carpinifolia*, weil sie ein Gehölz des Karstwaldes darstellt, welches die höheren Voralpen nicht zu überschreiten vermag. Die Hopfenbuche ist

sicher durch das Kanal- und Isonzotal, also über den Malborget- und Predilpaß nach Kärnten gelangt und findet sich gegenwärtig mit mehreren Begleitpflanzen bei Raibl, Tarvis, im Gailtale, im oberen Drautale, bei Bleiburg, am Abhange der Saualpen und an anderen Stellen. Bekannt ist deren Vorkommen auch bei Innsbruck.

Zahlreiche zerstreut vorkommende Karstpflanzen gedeihen gegenwärtig am Ostrande der Alpen in Österreich, sowie im benachbarten Ungarn. Es sind dies die Schwarzföhre (*Pinus nigra*), die Hopfenbuche (*Ostrya carpinifolia*), die Zerreiche (*Quercus cerris*), die weichhaarige Eiche (*Quercus lanuginosa*), die Edelkastanie (*Castanea sativa*), der Perrückenbaum (*Cotinus coggygria*), der Goldregen (*Cytisus laburnum*), weiters Buchsbaum (*Buxus sempervirens*), *Ruscus hypoglossum*, *Philadelphus coronarius*, *Staphylea pinnata*, ferner zahlreiche Stauden und Kräuter wie: *Asphodelus albus*, *Crocus albiflorus*, *Narcissus poeticus*, *Anacamptis pyramidalis*, *Jonorchis abortiva*, *Loroglossum hircinum*, *Paeonia corallina*, *Anemone trifolia*, *Helleborus viridis*, *H. dumetorum*, *Peltaria alliacea*, *Cytisus-Arten*, *Medicago prostrata*, *Lathyrus variegatus*, *L. nissolia*, *Hacquetia epipactis*, *Peucedanum oreoselinum*, *Scorzonera humilis* u. a.

Am östlichen Abfalle der niederösterreichischen Kalkalpen, wie z. B. bei Baden und Vöslau, verdichten sich diese Pflanzen neuerdings selbst zu Pflanzenformationen, die nach ihrem Oberholze mit jenen des Karstes überraschend zusammenstimmen.

Wir verfolgen einzelne von obengenannten Karstgewächsen auch weiter am Nordhange der österreichischen Alpen und sehen, daß eine größere Zahl derselben die Donau nach Norden hin überschreitet, und wie z. B. *Orchis tridentata*, *Alyssum montanum*, *Silene otites*, *Peucedanum oreoselinum*, *Seseli hippomaratum*, *Stachys recta* u. a. sogar bis nach Deutschland vorgedrungen sind.

Wie erklären sich nun diese pflanzengeographischen Tatsachen?

Ich habe bereits die Ansicht ausgesprochen, daß in einer Periode der Diluvialzeit die jetzigen Karstgewächse die Ostalpen umgürteten und deren montane Region bewohnten, d. h. jenen Platz besetzt hielten, welchen heute die montane mitteleuropäische Flora daselbst bedeckt. Im Herzen der Alpen wurden diese Gewächse durch die letzte Eiszeit vernichtet. Am Ostrande der Alpen waren aber nicht nur die Bedingungen für das Gedeihen einer Waldvegetation wie jener der Karstflora gegeben, sondern es konnten sich auch Gewächse mit höheren Wärmeansprüchen erhalten, wie z. B. *Castanea sativa*, *Colutea arborescens*, *Paliurus australis*, *Convolvulus cantabricus*, *Plantago cynopo*, *Jonorchis abortiva*, *Cyperus longus*, Pflanzen, die gegenwärtig an der Grenze zwischen der mediterranen und Karstflora leben und deren Zuteilung zu einer dieser Floren Schwierigkeiten bereitet.

Sicher ist also der Schluß gerechtfertigt, daß die zerstreuten Inseln der Karstflora nicht als Vorposten einer vordringenden, sondern als Relikte einer reduzierten Flora anzusehen sind, die an klimatisch günstigen Örtlichkeiten, selbst noch in Formationen erhalten blieb.

Die Karstflora stellt uns daher eine tertiäre Flora dar, die während der Diluvialperiode bereits bestand und sich mit ihrem großen Reichtum eigentümlicher Gewächse auch außerhalb ihres im nordwestlichen Teile der Balkanhalbinsel gelegenen Stammlandes unbeeinflußt durch die Vergletscherung der Alpen erhielt.

Ihre durch die vorhandenen Relikte dokumentierte, weitgehendste frühere Verbreitung geschah sicher in der Riß-Würm-Interglazialzeit, in der nach PENK die Schneegrenze um 300—400 m höher lag als gegenwärtig. Unter solchen Verhältnissen konnte diese Flora auch die heute für sie unüberwindlichen Pässe der südlichen Kalkalpen überschreiten und das Innere der Alpen erreichen. In der derzeitigen Zerstückelung ihres damaligen Areales prägt sich der Einfluß der letzten Eiszeit aus und die geringe Ausbreitungsfähigkeit der Karstpflanzen in der Gegenwart läßt die Annahme zu, daß die für sie hereingebrochenen, ungünstigen Lebensverhältnisse in den Ostalpen seit der letzten Eiszeit noch nicht völlig behoben sind, und auch eine Neueinwanderung derselben bisher ausschlossen.

Auf solche Weise läßt sich auch die relative Armut der Südalpen an Karstpflanzen erklären, denn hier wurde den durch die letzte Eiszeit von den Höhen herabgedrängten Karstpflanzen durch das die Poebene bedeckende Meer jeder Wanderweg gegen Süden versperrt und die Karstflora daher größtenteils vernichtet. Die Neueinwanderung von Osten her begegnete aber bedeutenden Schwierigkeiten.

Ebenso wird hiedurch das gegen Westen zu auffällig rasche Verschwinden der Karstpflanzen am Nordhange der Alpen durch die stärkere und weiter ausgreifende Vergletscherung der Alpen zur Genüge erklärt.

Bekanntlich hat schon KERNER im Jahre 1888 angenommen, daß in einer Periode mit warmen, trockenen Sommern, die er in die postglaziale Zeit verlegte, eine eigentümliche Flora in die Alpen eingedrungen sei, welche er als die aquilonare bezeichnete. Letztere stellt aber nach seinen Angaben sicher weder eine einheitliche, noch gleichzeitige Flora dar. Sie enthält neben xerophytischen Hochgebirgspflanzen und mediterranen Typen vornehmlich Karstpflanzen und pontische Steppenpflanzen. Nur von letzteren gilt in der Tat die Annahme KERNERS, daß sie postglazial einwanderten. Die Steppenpflanzen wie *Stipa*-Arten, *Astragalus exscapus*, *Oxytropis pilosa* sind in den österreichischen Alpenländern in der Tat erst nach der letzten Glazialzeit eingewandert, als die Austrocknung des pannonischen Binnensees erfolgte und heiße, trockene Sommer zeitigte. Diese Einwanderung pontisch-pannonischer Xerophyten vollzieht sich, wie ich nachgewiesen habe, auch heute noch, während von einer Ausbreitung der Karstpflanzen in der Gegenwart keine Rede sein kann.

Somit können nach meinen hier nur ganz flüchtig berührten Untersuchungen, welche in meinem Werke über die Pflanzenwelt Österreichs eingehender gewürdigt werden, folgende Schlüsse über die Entwicklung der Flora in den ostalpinen Ländern gezogen werden.

Die heutige Karstflora war es, welche während der letzten Interglazialzeit die montane Region der östlichen Alpen besetzt hielt. Über derselben war die

alpine Flora mit Hochgebirgstriften und Voralpenwäldern regional entwickelt. Am Saume der ungarischen Tiefebene aber und an anderen günstig gelegenen Orten mischten sich, gerade so wie gegenwärtig in den adriatischen Ländern manche Wärme liebende, öfters als mediterran bezeichnete Gewächse ein, die zum Teile an Ort und Stelle bis zur Gegenwart erhalten blieben, zum größten Teile aber wie z. B. *Rhododendron ponticum* durch den Einfluß der letzten Eiszeit vernichtet wurden, und deren erneuerte Einwanderung aus dem Süden nicht mehr möglich war.

Die baltische Berg- und Hügel flora hat erst nach der letzten Glazialzeit das Terrain der Karstflora infolge besserer Anpassung an das durch die Eiszeit veränderte postglaziale Klima okkupiert, während die pontisch-pannonische Steppenflora als letzte nach der Glazialzeit in den Donauländern erschien und oszillierend gegen Westen vordrang und noch vordringt.

### III.

## Der gegenwärtige Stand der Lehre von der Kohlensäureassimilation.

Vorträge von H. Molisch (Prag), F. Hueppe (Prag), M. Kassovitz (Wien), gehalten in der wissenschaftlichen Versammlung des Kongresses am 15. Juni 1905.

### 1. Zur Lehre von der Kohlensäureassimilation im Chlorophyllkorn.

Von Hans Molisch (Prag).

Die Assimilation der Kohlensäure im Chlorophyllkorn stellt ein so fundamentales, weit umfassendes, eigentlich direkt oder indirekt mit der Lehre vom Stoffwechsel so vielfach zusammenhängendes Problem vor, daß es unmöglich ist, in der Zeit einer Vortragsstunde eine Übersicht über den heutigen Stand dieses Problems zu geben. Von einer solchen Zusammenfassung kann derzeit um so leichter abgesehen werden, als ja erst vor kurzem sich verschiedene Forscher<sup>1) 2)</sup> dieser Aufgabe in vortrefflicher Weise unterzogen haben. Hingegen erscheint es mir passend, einzelne Seiten des Assimilationsproblems, die gegenwärtig im Vordergrund des Interesses stehen, und über welche ich zum Teil selbst Erfahrungen gesammelt habe, hier zu beleuchten und zu ihnen Stellung zu nehmen. Ich gedenke in meinem Vortrage folgende drei Punkte zu besprechen:

1. Die Kohlensäureassimilation außerhalb der Zelle.
2. Die Rolle des Chlorophyllfarbstoffs bei der Kohlensäureassimilation.
3. Über den braunen Farbstoff der Phaeophyceen und Diatomeen.

#### I. Die Kohlensäureassimilation außerhalb der Zelle.

Durch die fundamentale Entdeckung BUCHNERS<sup>3)</sup>, derzufolge die geistige Gärung nicht bloß durch die lebende Hefezelle sondern auch durch ein aus dem Hefepilz für sich gewonnenes Ferment, die Zymase hervorgerufen werden kann, wurde einer der wichtigsten Fortschritte auf dem Gebiete der Biochemie, insbesondere dem

der Fermentlehre angebahnt. Das was nur der äußerst komplizierte Organismus der lebenden Zelle, wie man felsenfest glaubte, auszuführen imstande sein sollte, war mit einem Schlage auf einen bestimmten von der Zelle abgetrennten leblosen Bestandteil der Hefe zurückgeführt. Diese Tatsache dürfte bei FRIEDEL<sup>4)</sup> den Gedanken erweckt haben, daß möglicherweise auch die CO<sub>2</sub>-Assimilation der chlorophyllhaltigen Zelle ein enzymatischer Prozeß sei und die CO<sub>2</sub>-Assimilation auch unabhängig von der lebenden Zelle vor sich gehen könnte. Vor 4 Jahren machte er bereits die überraschende Mitteilung, daß es ihm gelungen sei, Kohlensäureassimilation außerhalb der Pflanze in folgender Weise hervorzurufen. Er extrahierte Spinatblätter unter der Presse mit wässrigem Glycerin, ferner stellte er von Blättern derselben Art, nachdem er sie bei 100° getrocknet hatte, ein grünes Pulver dar. Weder das Glycerinextrakt noch das grüne Pulver vermochte für sich allein Assimilation hervorzurufen, wurden aber beide Substanzen innig gemischt, dem Sonnenlichte ausgesetzt, so war angeblich eine deutliche Entwicklung von Sauerstoff und gleichzeitig eine entsprechende Absorption von Kohlensäure zu bemerken. FRIEDEL machte auch schon den Versuch, den wirksamen Stoff aus dem Glycerinauszug durch Fällung mit Alkohol in reiner Form zu gewinnen und gab an, daß er mit diesem Fällungsprodukt in Verbindung mit dem erwähnten trockenem Chlorophyllpulver ebenfalls positive Resultate erzielt habe.

Leider konnte derselbe Autor<sup>5)</sup> bei nachträglicher Wiederholung seiner Versuche seine ersten Resultate nicht bestätigen, und desgleichen kamen HARROY<sup>6)</sup>, HERZOG<sup>7)</sup> und in neuester Zeit BERNARD<sup>8)</sup> <sup>9)</sup> auf Grund eingehender Untersuchungen zu negativen Resultaten. Hingegen brachte MACCHIATI<sup>10)</sup> in mehreren Arbeiten eine Bestätigung der FRIEDEL'Schen Angaben.

In Anbetracht solcher Widersprüche und der großen Wichtigkeit der angeregten Frage schien es verlockend, hier anstatt die gasanalytische Methode zu verwenden, mit feineren Methoden einzusetzen. Ich bediente mich hierzu ENGELMANN'S klassischer Methode des Sauerstoffnachweises, basierend auf der großen Sauerstoffempfindlichkeit gewisser Bakterien und BEYERINCK'S<sup>11)</sup> geistreichen Verfahrens, die Sauerstoffentbindung durch das Aufleuchten von Photobakterien nachzuweisen. Impioniert schon die erstere Methode durch ihre schier ans Unglaubliche grenzende Feinheit, so wird sie fast noch durch die Leuchtbakterienmethode, die das Auftauchen fabelhaft geringer Sauerstoffmengen durch Entstehung von Licht dem unbewaffneten Auge verrät, übertroffen. Indem ich auf meine ausführlichen, mit Hilfe dieser beiden Methoden ausgeführten Untersuchungen<sup>12)</sup> verweise, will ich hier nur die Zusammenfassung meiner Ergebnisse geben: Der aus frischen Laubblättern verschiedener Pflanzen durch Verreiben mit Wasser oder durch Auspressen gewonnene und durch Filtrierpapier filtrierte Saft von grüner Farbe hat, wie die von BEYERINCK zum Nachweis der Kohlensäureassimilation eingeführte Methode beweist, die Fähigkeit, Kohlensäure zu assimilieren, beziehungsweise Sauerstoff zu entbinden und hierdurch Photobakterien zum Aufleuchten zu bringen. Derselbe Saft aus toten Blättern gibt in der Regel negative Resultate. Ich habe bisher nur eine einzige Ausnahme feststellen können, und diese betreffen die Blätter von *Lamium album*. Wenn die Blätter dieser Pflanze an der Luft liegend bei gewöhnlicher Zimmertemperatur oder

im Luftbad bei 35° C. vollständig eintrockneten, so daß sie sich rauschdürr anfühlten und ihre Lebensfähigkeit vollständig eingebüßt hatten, so gaben sie mit Wasser verrieben ein Filtrat, welches die Photobakterien, wenn auch im schwächeren Grade als das frischer Blätter, zum Aufleuchten bringt.

In beiden Fällen, sowohl bei dem Saft lebender als bei dem toter Blätter, enthält das grüne Filtrat des Blattgereibseils oder des Preßsaftes plasmatische Teile und Chlorophyllkörner. Werden diese Bestandteile durch eine Berkefeld- oder Chamberlandkerze entfernt, so ergibt der resultierende Saft bezüglich der Sauerstoffentwicklung nachher ein negatives Resultat.

Nur wenn das Filtrat von grünen Blättern eine von Chlorophyllkörnern herführende grüne Farbe hatte, brachte es durch Sauerstoffproduktion die Bakterien zum Aufleuchten. Es gibt nämlich Blätter (*Rheum* sp., *Robinia Pseudacacia*, *Polygonum Sieboldi* etc.), die keine grünen Preßsäfte und Filtrate geben, und diesen geht das Vermögen, Leuchtbakterien zum Aufleuchten zu bringen, ab. Das letztere gilt auch vom Saft etiolierter Blätter.

Meine und anderer Bemühungen, aus grünen Blättern einen Stoff zu gewinnen, der für sich oder in Verbindung mit Chlorophyllfarbstoff die Kohlensäureassimilation außerhalb der Zelle durchführt, wie dies FRIEDEL und MACCHIATI gelungen sein soll, scheiterten; infolgedessen konnte auch die Frage, ob bei dieser Erscheinung ein Ferment eine bedeutungsvolle Rolle spiele, derzeit nicht beantwortet werden. Man ist daher vorläufig noch nicht berechtigt, die Kohlensäureassimilation als einen Fermentprozeß zu bezeichnen, doch ist mit der in prinzipieller Beziehung wichtigen Tatsache, daß auch tote Blätter von *Lamium* noch Sauerstoff im Lichte entbinden können, die Hoffnung näher gerückt, daß man vielleicht in Zukunft den Kohlensäureassimilationsprozeß unabhängig von der lebenden Zelle wird studieren können.

Vielleicht wird mancher geneigt sein, die Blätter von *Lamium* oder wenigstens seine Chromatophoren, eben weil sie noch im völlig lufttrockenen Zustande Sauerstoff entbinden können, nicht für tot zu halten. Namentlich werden jene, welche die Fermente für „Protoplasmasplitter“, begabt mit Resten von vitalen Kräften oder gar als „gelöste Zellen“ bezeichnen, geneigt sein, einer solchen Auffassung zu huldigen. Eine Einigung in diesem Punkte wird bei den schwankenden Definitionen des Lebendigen schwer zu erzielen sein; ich für meinen Teil glaube, daß die meisten Physiologen mir beistimmen werden, wenn ich ein *Lamium*laubblatt, welches bei 35° so weit als möglich getrocknet wird, so daß es sich rauschdürr anfühlt und dann noch tagelang im Exsikkator liegt, als nicht mehr lebensfähig und tot bezeichne.

## II. Die Rolle des Chlorophyllfarbstoffs bei der Kohlensäureassimilation\*).

So nützlich und bedeutungsvoll die Bestrebungen erscheinen, die Lebensvorgänge auf physiko-chemische Prozesse zurückzuführen, so haben sie doch auch

\*) Auf andere Funktionen des Chlorophylls einzugehen, z. B. auf seine Beziehungen zur Transpiration, wie sie durch WIESNER<sup>41)</sup> aufgedeckt worden sind, liegt außerhalb des Planes meines Vortrages.

manche Forscher auf Irrwege geführt. Es gilt dies z. B. für die Arbeiten REGNARDS<sup>13)</sup> und TIMIRIAZEFFS<sup>14)</sup>, die den Beweis zu erbringen suchten, daß der aus der Pflanze extrahierte Chlorophyllfarbstoff für sich allein zu assimilieren vermöge. Das Gegenteil davon lehrten die Versuche von PRINGSHEIM<sup>15)</sup> und KNY<sup>16)</sup> und meine eigenen<sup>12)</sup>. Nur das vom Chlorophyll durchtränkte Stroma vermag zu assimilieren, es ist also der Farbstoff und das Stroma nötig. In letzter Zeit wurde auch von mehreren Seiten behauptet, daß auch etiolierte, von Chlorophyllfarbstoff völlig freie Chromatophoren CO<sub>2</sub> zu zerlegen imstande seien. So behauptet ENGELMANN<sup>17)</sup>: „Die chlorophyllfreien, aber etiolinhaltigen Zellen des Blattparenchyms im Dunkeln gekeimter Pflänzchen von *Nasturtium* scheiden (im Gegensatz zur herrschenden Ansicht) in Licht von mäßiger Helligkeit gebracht, augenblicklich Sauerstoff ab.“ Analoges will JOSOPAT<sup>18)</sup> und vor kurzem auch KOHL<sup>19)</sup> beobachtet haben. Der letztere ist geneigt, dem Carotin, welches den blauen und violetten Anteil des Spektrums absorbiert, bei der Kohlendioxid-Assimilation eine wichtige Rolle zuzuschreiben. Versuche mit Zellen etiolierter Blätter (*Hemerocallis fulva*, *Pisum sativum*, *Elodea canadensis*) ließen nach KOHL unter Anwendung der ENGELMANNschen Bakterienprobe und der mikroskopischen Blasenanzählmethode eine Sauerstoffabscheidung erkennen. Auch glaubt KOHL in der Tatsache, daß Pflanzenrassen mit ausschließlich goldgelben Blättern (*Sambucus*, *Evonymus*, Koniferen) nicht unbeträchtlich wachsen, einen Beweis zu erblicken, daß die Gesamtheit der gelben Farbstoffe ihrer Blätter imstande ist, den Assimilationsprozeß zu unterhalten, und daß das Carotin hierbei die Hauptrolle spiele. Da ich aber mit der Leuchtbakterienmethode bei Versuchen mit verschiedenen in vollständiger Finsternis erwachsenen Pflanzen (*Zea* Mais, *Phaseolus multiflorus*, *Lepidium sativum*, *Hordeum vulgare*) durchwegs negative Resultate erhalten habe, so stehe ich vorläufig den entgegengesetzten Angaben sehr skeptisch gegenüber. Denn abgesehen von gewissen Fehlerquellen, die mit der sonst so ausgezeichneten ENGELMANNschen Methode verknüpft sein können, wäre auch an die Möglichkeit zu denken, daß schon mit dem Beginne der Beleuchtung auch die Chlorophyllbildung anhebt, und daß von diesen Chlorophyllspuren die Assimilation ausgeht. Was die früher erwähnten Pflanzenrassen mit gelben Blättern anbelangt, so möchte ich darauf hinweisen, daß deren Blätter beim Austreiben und einige Zeit nachher vielfach deutlich grün sind und erst später fast ganz gelb erscheinen, in diesem Zustande aber, wie die spektroskopische Untersuchung lehrt, Chlorophyll enthalten. Daher bin ich, solange nicht weitere Versuche und Tatsachen bekannt werden, geneigt, anzunehmen, daß der Satz, demzufolge vielleicht abgesehen von den Purpurbakterien, nur chlorophyllhaltige und verkapptes Chlorophyll enthaltende Chromatophoren Kohlendioxid im Lichte assimilieren können, auch heute noch zu Recht besteht. Es würde daraus von neuem die fundamentale Bedeutung des Chlorophyllfarbstoffes für die Assimilation im Lichte hervorgehen.

Worin besteht nun diese Bedeutung? Darüber, wie der Farbstoff in den Assimilationsprozeß eingreift, ob direkt oder indirekt, wissen wir Sicheres nicht. Die seinerzeit von TIMIRIAZEFF aufgestellte Idee, daß der Chlorophyllfarbstoff durch das Licht zu einer gelben Substanz unter Sauerstoffabgabe reduziert und durch den bei der Reduktion der Kohlendioxid freiwerdenden Sauerstoff wieder zu grünem Chlorophyll

oxydiert werde, fand keinen Anklang und auch PRINGSHEIMS bekannte Lichtschirmtheorie kann als abgelehnt betrachtet werden.

Hingegen gewinnt die Idee, daß die dem Chlorophyll und seinen Begleitfarbstoffen eigenartigen optischen Eigenschaften für den Assimilationsprozeß von hervorragender Bedeutung sein dürften, immer mehr an Boden. In der Tat, wenn man sich die auffallenden Spektren des Chlorophylls, des Phykoerythrins und des Phykocyanins und ihre wunderbare Fluoreszenz vor Augen hält, so kann man sich kaum der Meinung verschließen, daß solche auffallende Eigenschaften zum Assimilationsprozesse in Beziehung stehen dürften. In der Literatur finden sich bei DUMAS, HELMHOLTZ, LOMELL, BECQUEREL und TIMIRIAZEFF mehr minder bestimmte Angaben darüber, daß die lebendige Kraft des Lichtstrahls durch Absorption von Licht dem Assimilationsprozesse dienstbar gemacht werde und namentlich war es TIMIRIAZEFF, der sich auf dieses Problem konzentrierte und in seinen Arbeiten eine Beziehung zwischen Assimilation und Absorption des Lichtes im Chlorophyll feststellte. Es gelang ihm<sup>20)</sup> zunächst auf gasometrischem Wege zu zeigen, daß das Assimilationsmaximum den Strahlen zwischen B und C zukommt und daß auch sonst eine Beziehung zwischen Assimilation und Absorption im Chlorophyll besteht, in dem Sinne, daß die Kurve der Lichtabsorption der der Assimilation ziemlich gleich ist. Daß den BC-Strahlen die größte assimilatorische Kraft anhaftet, zeigte der genannte Forscher in eleganter Weise dadurch, daß er auf ein entstärktes Blatt ein Sonnenspektrum entwarf und sodann durch die Jodprobe das Spektrum gewissermaßen in das Blatt einzeichnete<sup>21a)</sup>. Band I erschien sehr scharf, die Bänder im Orange und Gelb erschienen als Halbschatten.

Auf ganz anderem Wege, durch Verwertung der ingenüösen Bakteriemethode im Mikrospektrum konnte ENGELMANN<sup>22)</sup> noch in viel genauerer Weise zeigen, daß Lichtstrahlen im allgemeinen um so stärker assimilierend wirken, je mehr sie absorbiert werden. Wenn auch in den Resultaten einzelne Widersprüche noch aufzuklären sind, auf welche vor kurzem JOST<sup>23)</sup> aufmerksam gemacht hat, so kann doch im großen und ganzen eine derartige Beziehung namentlich mit Rücksicht auf die so leicht absorbierbaren BC-Strahlen nicht bestritten werden.

Bekanntlich machte H. VOGEL<sup>24)</sup> schon vor ziemlich langer Zeit die wichtige Entdeckung, Bromsilber für jede beliebige Farbe lichtempfindlich zu machen, bezw. die bereits vorhandene Empfindlichkeit für gewisse Farben zu steigern. Es ist zu diesem Zwecke nur nötig, einen die chemische Zersetzung des Bromsilbers befördernden Stoff zuzusetzen, der die betreffende Farbe absorbiert, die anderen nicht. So werden Bromsilberplatten, denen ein grüner, stark rot absorbierender Farbstoff zugesetzt wird, auch lichtempfindlich für rot, der Farbstoff wirkt hier als optischer Sensibilisator. TIMIRIAZEFF, ENGELMANN und REINKE schreiben dem Chlorophyll eine analoge Rolle zu, ja ENGELMANN<sup>25)</sup> (p. 20) sagt geradezu: „Das (anscheinend) farblose Stroma des Chromophyllkörpers würde dann der photographischen Platte entsprechen, deren absolute und relative Empfindlichkeit für die verschiedenen Wellenlängen wesentlich vom optischen Absorptionsvermögen der beigemischten Farbstoffe abhängt.“ Nachdem sich TIMIRIAZEFF<sup>21b)</sup> schon früher in ähnlichem Sinne geäußert,

erbrachte ED. BECQUEREL<sup>25)</sup> und später auch CROS<sup>26)</sup> tatsächlich den Nachweis von der sensibilisierenden Wirkung des Chlorophylls auf Jod- und Bromsilber.

In neuester Zeit hat sich auch eine Stimme gegen die Rolle des Chlorophylls als Sensibilator erhoben. JOST<sup>23)</sup> meint, man könne die Einwirkung des Chlorophyllfarbstoffes auf das Stroma nicht mit der Sensibilisierung der Silbersalze durch gewisse Farbstoffe vergleichen, weil die Silbersalze schon von Natur aus lichtempfindlich seien und durch die Gegenwart von gewissen Farbstoffen nur empfindlicher werden, während der chlorophyllfreie Chromoplast an und für sich überhaupt nicht Kohlensäure zu assimilieren vermöge und daher durch das Chlorophyll nicht empfindlicher gemacht werden könne. Man dürfe aus diesem Grunde den Chlorophyllfarbstoff nicht als „Sensibilator“ ansprechen. Der Einwand JOSTS erscheint, wenn man das Schwergewicht auf das Wort „Sensibilator“ legt, nicht unberechtigt, allein mir kommt vor, daß die Verfechter der Sensibilationshypothese durch ihren Vergleich der photographischen Platte mit dem Chlorophyllkorn hauptsächlich andeuten wollten, daß das absorbierte Licht hier wie dort in ähnlicher Weise zu chemischen Prozessen herangezogen wird, und diese Annahme ist, glaube ich, nicht unstatthaft.

Von jeher sind die merkwürdigen Fluoreszenzerscheinungen des Chlorophylls und seiner Begleitfarbstoffe, des Phycocyanins und Phykoerythrins, aufgefallen und TIMIRIAZEFF hat bereits vor längerer Zeit dem fluoreszierenden Chlorophyll die Fähigkeit der Umwandlung von kurzwelligen in langwellige Strahlen, vornehmlich in das stark assimilierende Rot zugeschrieben. Es liegt nahe, auch der Fluoreszenz des Phycocyanins und Phykoerythrins eine ähnliche physiologische Rolle zuzuschreiben. Bevor jedoch darüber ein Urteil abgegeben werden kann, muß man sich wohl zunächst darüber klar sein, ob das Chlorophyll im lebenden Chromatophor überhaupt fluoresziert. Die Mehrzahl der Beobachter spricht sich dagegen aus. LOMMEL<sup>27)</sup> bestreitet, daß das Chlorophyll im lebenden Blatte fluoresziere und schließt aus der Nichtfluoreszenz auf einen festen Aggregatzustand des Farbstoffes in der lebenden Zelle. SIMLER<sup>28)</sup> behauptet eine schwache Fluoreszenz, HAGENBACH<sup>29)</sup> leugnete zuerst die Fluoreszenz, später aber<sup>30)</sup> gewann er, seine früheren Untersuchungen berichtend, die Überzeugung, daß das Blatt zwar schwach aber doch so deutlich fluoresziere, daß es sogar möglich sei, das Fluoreszenzspektrum zu bestimmen. Für das Vorhandensein einer schwachen Fluoreszenz entschied sich auch N. J. C. MÜLLER, und REINKE, der zunächst negative Resultate erhielt, schloß sich dieser Ansicht an, als er MÜLLERS Versuchsanstellung wiederholend ein Spektrum von sehr großer Lichtstärke auf einem dunkelgefärbten lederigen Blatt (*Ficus elastica*) entwarf und mittelst eines Prismas ein schwaches Fluoreszenzspektrum sehen konnte. Im übrigen vertritt REINKE, hauptsächlich auf Grund der Tatsache, daß Chlorophyll im flüssigen Paraffin lebhaft fluoresziert, im festen aber nur so schwach wie ein Blatt, die Ansicht LOMMELS, daß das Chlorophyll in fester Form im Chromatophor eingebettet sei. Diese letztere Auffassung wurde jedoch von TSCHIRCH<sup>32)</sup> und in neuester Zeit von KOHL<sup>19)</sup> (p. 113) abgelehnt. Für die Beurteilung dieser Streitfrage erscheint mir eine Beobachtung von Bedeutung, die meines Wissens zuerst von HANSEN<sup>33)</sup> mitgeteilt und vor kurzem auch von KOHL<sup>19)</sup> gemacht wurde.

HANSEN versetzte eine alkoholische Chlorophylllösung mit einem Tropfen Olivenöl und schüttelte. So wie sich die Tröpfchen in der Flüssigkeit fein verteilt und eine Emulsion gebildet haben, verschwindet die Fluoreszenz, kehrt aber wieder zurück, sowie die Tröpfchen sich wieder zu Boden gesenkt haben. KOHL mischte unter anderem die alkoholische Chlorophylllösung mit feinstem Quarzpulver und konnte hierdurch ebenfalls die Fluoreszenz zum Verschwinden bringen. Solange die Quarzteilchen schwebten, war keine Fluoreszenz zu bemerken, mit dem Sinken des Quarzes trat sie sofort wieder auf. Ich kann hinzufügen, daß derartige Versuche nicht bloß mit Chlorophyll gelingen, sondern auch mit anderen fluoreszierenden Körpern z. B. Phykocyan, Phykoerythrin, Aeskulin, Eosin etc. Wird z. B. eine wässrige Phykocyan- oder Phykoerythrinlösung in einer Eprouvette mit Weizenstärke vermengt und geschüttelt, so verschwindet die Fluoreszenz sofort, kehrt aber sogleich wieder, sobald die Stärke sich teilweise oder ganz abgesetzt hat. Der fremde suspendierte Körper wirkt als trübes Medium und ist die Ursache davon, daß wir die Fluoreszenz nicht mehr sehen. Wenn ich KOHL recht verstanden habe, so meint er, daß die Chlorophylllösung bei Gegenwart eines trüben Mediums überhaupt nicht fluoresziert, daß wir also bei Gegenwart eines solchen die Fluoreszenz nicht nur nicht sehen, sondern daß überhaupt keine vorhanden ist. Ich aber meine, daß die Fluoreszenz auch im trüben Medium auftritt und daß wir sie nur deshalb nicht sehen, weil der trübe Körper das einfallende Licht nach allen Richtungen zurückstrahlt und das Fluoreszenzlicht hierdurch verdeckt. Es ist nicht einzusehen, warum eine fluoreszierende Lösung aufhören sollte zu fluoreszieren, wenn in derselben Quarzteilchen, Stärkekörnchen oder Emulsionströpfchen schweben, kurz ein trübes Medium vorhanden ist. Wenn man in eine mit alkoholischer Chlorophylllösung gefüllte Eprouvette eine zweite hineinsenkt, die zu  $\frac{1}{3}$  mit Milch oder mit im Wasser suspendierten Stärkekörnchen versehen ist, so kann man beobachten, daß die Chlorophylllösung soweit sie dem trüben Medium anliegt, ihre Fluoreszenz scheinbar ganz oder größtenteils eingebüßt hat, während sie unterhalb und oberhalb der Milch deutlich fluoresziert. Niemand wird behaupten wollen, daß durch das Einschieben der inneren Proberöhre deren trüber Inhalt ja gar nicht in Kontakt mit der fluoreszierenden Lösung kommt, die Fluoreszenz wirklich vernichtet wird, das Experiment lehrt vielmehr, daß das Fluoreszenzlicht von dem durch das trübe Medium stark reflektierten Lichte nur verschleiert wird. Dasselbe muß aber auch im lebenden Chlorophyllkorn zutreffen, da hier das Stroma, verstärkt durch andere in der Zelle vorhandene Körper, die Stelle des trüben Mediums vertritt und das Fluoreszenzlicht des Farbstoffes deckt. Das ist nach meiner Meinung der Grund, warum wir unter gewöhnlichen Umständen die grünen Blätter nicht fluoreszieren sehen. Mutatis mutandis gilt dies auch von den Rhodophyceen und Cyanophyceen, deren in Wasser lösliche Farbstoffe bekanntlich außerhalb der Pflanze eine Fluoreszenz aufzuweisen haben, die an Stärke und Kraft ihresgleichen sucht.

Wenn wir uns nun vor Augen halten, daß nach HAGENBACH und REINKE selbst grüne Blätter unter den oben erwähnten Umständen dennoch eine schwache Fluoreszenz erkennen lassen, so darf man unter Zugrundelegung der oben geschilderten Versuche und Erwägungen schließen, daß das Chlorophyll auch im lebenden

Blatte fluoresziert, daß aber das Fluoreszenzlicht durch das trübe Stroma des Chromatophors und anderer in der Zelle vorhandener trüber Körper (Stärke, Vacuolen, Fetttropfchen, Harzkügelchen etc.) nur maskiert ist. Wenn wir auch heute über den einen wichtigen Punkt, ob das Chlorophyll direkt in den chemischen Prozeß der CO<sub>2</sub>-Assimilation eingreift und wie wir uns eine derartige Beteiligung etwa zu denken hätten, nichts Bestimmtes wissen, so erscheint doch wenigstens die folgende Schlußfolgerung gestattet: Da im Chlorophyllmolekül jeder einfarbige absorptionsfähige Lichtstrahl, von welcher Farbe auch immer die nämliche rote Fluoreszenzfarbe zwischen B und C hervorruft (LOMMEL), und da gerade dieses Licht das assimilatorisch wirksamste ist, so wird das in die grüne Pflanze einstrahlende Licht in außerordentlich ökonomischer Weise ausgenützt und als Vermittler dieser Lichtausnützung müssen Absorption und Fluoreszenz des Chlorophylls hingestellt werden. Das Chlorophyll kann geradezu als eine Fabrik von rotem Licht bezeichnet werden.

### III. Über den braunen Farbstoff der Phaeophyceen und Diatomeen.

Vielleicht wird es manchen mit Verwunderung erfüllen, daß wir trotz der vielen aufgewendeten Arbeit noch keinen vollständig klaren Einblick in den Vorgang der CO<sub>2</sub>-Assimilation haben, allein, wenn wir erwägen, daß wir trotz sehr ermunternder Anläufe über die Konstitution des Chlorophyllfarbstoffes noch recht mangelhaft unterrichtet sind, ja daß wir nicht einmal über die Frage, ob die Begleitfarbstoffe des Chlorophylls mit demselben bloß vermischt oder chemisch gebunden im Chromatophor auftreten, Sicheres wissen, dann erscheint es nicht so überraschend, daß wir noch vielfach im Finstern herumtappen und auf Vermutungen angewiesen sind.

Bei dem Bestreben, der zuletzt angedeuteten Frage näher zu kommen, stieß ich bezüglich des braunen Farbstoffes der Phaeophyceen auf Tatsachen, die uns wenigstens für die Algen mit braunem Chromatophor wieder einen Schritt vorwärtsbringen und die ich hier kurz beleuchten, in der „Botanischen Zeitung“ aber demnächst ausführlich erörtern werde. Nach der herrschenden Ansicht enthalten die Phaeophyceen in ihrem Chromatophor gewöhnliches Chlorophyll, Karotin und einen in Wasser löslichen braunen Farbstoff, das Phycophaein, welches das Chlorophyll deckt und die braune Farbe der Chromatophoren und der Alge bedingt. Diese Auffassung schien bisher so einleuchtend und gut begründet, daß sie in alle Lehrbücher der Botanik, sogar in die der Mittelschule Eingang gefunden hat.

Abweichend davon hat bereits ENGELMANN sich zu wiederholten Malen dahin ausgesprochen, daß die Begleitfarbstoffe des Chlorophylls bei den Algen zu seinen Chromophyllen chemisch verknüpft sein dürften, und speziell bei den Braunalgen sollte das Chlorophyll mit dem Phycophaein verbunden sein. Dem widersprach auf das entschiedenste HANSEN<sup>33)</sup>, und seine Ansicht, der zufolge Chlorophyll, Karotin und Phycophaein rein mechanisch gemischt vorliegen, hat bisher den Sieg davon getragen, obwohl REINKE<sup>35)</sup> schon vor längerer Zeit einige Tatsachen vorgebracht hat, die leider nicht die nötige Beachtung gefunden haben. Nach REINKE verdanken

die Chromatophoren der sogenannten Melanophyceen (Diatomeen, Phaeophyceen und Fucaceen) ihre braune Farbe ein und demselben Farbstoff, dem Phaeophyll, das aus einer Eiweißgruppe und einem farbigen Bestandteil bestehen soll. Der letztere sei chemisch der farbigen Atomgruppe im Chlorophyllmolekül sehr nahe verwandt. Bei der Tötung der Zelle resultiere ein Farbstoff, welcher von demjenigen getöteter chlorophyllhaltiger Chromatophoren kaum unterscheidbar ist, und welcher sich wie dieser in Alkohol auflöst.

Bei vielfacher Beschäftigung mit Algenfarbstoffen<sup>36) 37)</sup> habe ich schließlich über den braunen Chromatophorenfarbstoff der Phaeophyceen und Diatomeen eine Anschauung gewonnen, die ich demnächst in der „Botanischen Zeitung“<sup>38)</sup> ausführlich begründen und hier ganz kurz mitteilen will. Wenn man eine braune Alge z. B. *Fucus virsoides* lebend in siedendes Wasser taucht, so wird sie momentan grün. Um diesen Farbenwechsel mit der Ansicht von dem Vorkommen des Phycophaeins in Einklang zu bringen, folgerte man: das braune Phycophaein trete in das Wasser über, hierdurch werde der das Chlorophyll maskierende Schleier weggenommen und die Alge erscheine daher grün. Wäre dem so, dann müßte unmittelbar nach dem Ergrünen das Wasser stark braun sein. Das ist aber, selbst wenn man sehr viel Algen und wenig Wasser zum Versuche heranzieht, nicht oder in sehr geringem Grade der Fall. Aber auch wenn man dafür sorgt, daß beim raschen Absterben gar kein Phycophaein austreten kann, findet das Ergrünen dennoch prompt statt z. B. in Äther-, Alkohol- oder Acetondampf. Auch bei mikroskopischer Betrachtung ist von einer räumlichen Trennung des grünen und eines braunen Farbstoffes nach dem Ergrünen nichts zu beobachten.

Bei weiterem Kochen der grün gewordenen Algen im Wasser nehmen die Algen nach und nach ihre ursprüngliche Farbe wieder an, und gleichzeitig wird auch die Flüssigkeit mehr und mehr braun. Die Tatsachen widersprechen der herrschenden Ansicht und legen den Schluß nahe: 1. daß in der lebenden Alge überhaupt kein Phycophaein vorkommt, sondern daß — von Karotin abgesehen — den Chromatophor ein brauner, dem Chlorophyll nahestehender Farbstoff tingiert, der beim Eintauchen in siedendes Wasser in gewöhnliches Chlorophyll umgewandelt wird, 2. daß bei längerem Kochen nebenher aus einem farblosen Chromogen, das gar nicht in dem Chromatophor stecken muß, erst postmortal ein brauner Farbstoff entsteht und das ist das Phycophaein. —

Bekanntlich nehmen gewisse Phanerogamen beim Absterben z. B. im Herbar zum Ärger des Sammlers eine braune oder schwärzliche Farbe an und DE VRIES<sup>39)</sup> hat eine Methode angegeben, um von solchen Pflanzen farblose Spirituspräparate zu erhalten. Zu diesem Zwecke legt der genannte Autor die Pflanze in Alkohol ein, dem 2% Salzsäure zugesetzt werden, doch ist der Alkohol nicht unbedingt nötig, es kommt hauptsächlich auf die Salzsäure an. Hierdurch werden die Stoffe, welche sich unter gewöhnlichen Umständen braun färben, in farblosem Zustande ausgezogen. Ich kam auf die Vermutung, daß es vielleicht durch dieselbe Methode gelingen dürfte, die Phycophaeinbildung hintanzuhalten. Meine Vermutung erwies sich als richtig. Legt man Braunalgen z. B. *Fucus serratus* in eine wässrige 2% Salzsäure, so färben

sich die Algen wegen eines im Chromatophor vorhandenen Körpers, den ich Leucocyan nenne und über den ich an anderem Orte<sup>38)</sup> berichten werde, blaugrün, die Bildung von Phycophaeïn aber unterbleibt. Die Flüssigkeit färbt sich selbst nach Wochen nicht braun. Durch absoluten Alkohol läßt sich das Chlorophyll bezw. Chlorophyllan und der blaugrüne Körper ausziehen und man erhält dann ganz farblose (weiße) Spirituspräparate. Wäre Phycophaeïn gebildet worden, so müßte dieses in den Algen zurückbleiben und sie braun färben. Phycophaeïn präexistiert demnach in der lebenden Pflanze nicht, und alle meine Erfahrungen sprechen dafür, daß bei den Braunalgen ein modifiziertes, ein braunes Chlorophyll, welches ich Phaeophyll nenne, den Chromatophor tingiert, und welches beim raschen Absterben gewöhnliches Chlorophyll liefert. —

Eine wesentliche Stütze würde diese Ansicht noch erhalten, wenn es gelänge, gewöhnliches Chlorophyll in braunes Chlorophyll zu verwandeln und dieses wieder in grünes. Dies ist nun wirklich der Fall. Vor 9 Jahren schon habe ich eine neue mikrochemische Reaktion auf Chlorophyll angegeben, die ich<sup>40)</sup> folgendermaßen beschrieb: „Wird ein Chlorophyllkörper führendes Gewebestück, welches mit Wasser nicht benetzt sein darf, mit wässriger gesättigter Kalilauge versetzt, so färben sich die Chlorophyllkörper nahezu augenblicklich gelbbraun, um nach längstens  $\frac{1}{4}$  bis  $\frac{1}{2}$  Stunde wieder von selbst grün zu werden. Der Umschlag der gelbbraunen in die grüne Färbung erfolgt sofort beim Erwärmen bis zum Sieden oder bei Zufuhr von Wasser; etwas weniger rasch nach Zufuhr von Alkohol, Äther oder Glycerin.“ Aus dieser Reaktion folgt natürlich noch nicht, daß das durch die gesättigte Kalilauge entstandene braune Chlorophyll wirklich Phaeophyll ist, aber es ist doch jedenfalls eine bemerkenswerte Tatsache, daß jener Farbenumschlag, wie er beim Abtöten des Phaeophyceenchromatophors eintritt, auch mit gewöhnlichem Chlorophyll durchgeführt werden kann.

Von den Diatomeen nimmt man gleichfalls an, daß sie neben gewöhnlichem Chlorophyll und Karotin noch einen braunen Farbstoff, gewöhnlich Diatomin genannt, enthalten, der die grüne Farbe des Chlorophylls deckt. Zunächst läßt sich zeigen, daß ein in Wasser löslicher brauner oder gelber Farbstoff bei den Kieslealgen nicht vorhanden ist, daß also hier sogenanntes Phycophaeïn gar nicht entsteht. Und doch ist der lebende Chromatophor ebenso wie der der Phaeophyceen braun. Auch der Diatomeenchromatophor wird beim raschen Absterben infolge von Zufuhr von Alkohol, Äther, infolge von höherer Temperatur usw. grün, kurz dieselben Gründe, die mich zu der früher geäußerten Auffassung über den braunen Farbstoff der Phaeophyceen geführt haben, gelten im wesentlichen auch für die Kieselalgen. Zum Schlusse seien der besseren Übersichtlichkeit wegen die Ergebnisse meiner Untersuchungen über den braunen Farbstoff der Braunalgen und Diatomeen in folgende Punkte zusammengefaßt:

1. Die herrschende Lehre, derzufolge die braune Farbe der lebenden Chromatophoren bei den Phaeophyceen auf der Anwesenheit des Phycophaeïns beruht, welches das gleichzeitig vorhandene Chlorophyll maskiert, ist unrichtig. Das Phycophaeïn, welches man durch Kochen aus den Braunalgen gewinnt, präexistiert nämlich gar nicht in der lebenden Zelle, sondern entsteht erst postmortal aus einem Chromogen.

In dem lebenden Chromatophor kommt vielmehr ein dem gewöhnlichen Chlorophyll nahestehender Körper, ein „braunes Chlorophyll“, das Phaeophyll, vor, welches durch irgend eine Veränderung in gewöhnliches Chlorophyll übergeführt wird. Das rasche Ergrünen der Braunalgen in heißer Luft, heißem Wasser, Alkohol und anderen Flüssigkeiten beruht auf der Umwandlung des Phaeophylls in Chlorophyll.

2. Das von den Phaeophyceen Gesagte gilt auch von den Diatomeen; auch sie enthalten im lebenden Chromatophor Phaeophyll und das ist der Grund, warum sie sich in heißer Luft und den anderen genannten Agentien gegenüber ebenso verhalten wie die Braunalgen und im Momente des Absterbens einen Farbumschlag von Braun in Grün erleiden.

3. Es präexistiert daher weder in den Phaeophyceen noch in den Diatomeen intra vitam gewöhnliches Chlorophyll, dieses resultiert erst aus einem braunen Atomkomplex, dem Phaeophyll, welches bei den genannten Pflanzen offenbar dieselbe Rolle spielt wie bei den grünen das Chlorophyll.

---

Wenn wir die Geschichte der Kohlensäureassimilation überblicken von PRISTLEY an bis auf die neueste Zeit, so ergibt sich zwar ein langsamer aber stetiger Fortschritt. Nicht so sehr auf Grund von Hypothesen, die in diesem Falle keinen großen heuristischen Wert bekundeten, sondern auf Grund von Tatsachen und Methoden. Namentlich diese brachten unsere Lehre um ein gutes Stück vorwärts, indem sie zu neuen Tatsachen führten und hierdurch zu Prüfsteinen wurden für Spekulationen. Glänzende Namen erscheinen hier mit der Forschung verknüpft. PRISTLEY, INGEN-HOUSS, SAUSSURE, WIEGMANN und POLSTORFF, GRIS, SACHS, ENGELMANN u. a.

PRISTLEY erkannte schon 1779 die Produktion von Sauerstoff durch die Pflanze und INGEN-HOUSS, den wir auf Grund der genauen historischen Forschungen WIESNERS<sup>41)</sup> als den Begründer der Ernährungs- und Atmungslehre hinstellen dürfen, fand, daß nur grüne Pflanzen und diese nur im Lichte Sauerstoff entbinden und daß alle Pflanzen fortwährend Kohlensäure entwickeln. SAUSSURE setzt in meisterhafter Weise die Hebel an unser Problem an und bringt fundamentale quantitative Ergänzungen. WIEGMANN und POLSTORFF liefern in einer preisgekrönten Arbeit den Beweis, daß die Aschensubstanzen der Pflanze integrierende Bestandteile ihrer Nahrung ausmachen. GRIS entdeckt die Chlorose der Pflanze und ihre Heilbarkeit durch Eisen. SACHS erkennt in der Stärke der Chlorophyllkörner das erste mikrochemisch nachweisbare Assimilationsprodukt und ENGELMANN'S mikrobiologische Experimentierkunst beschert uns seine „Bakterienmethode“, die uns die Beziehungen zwischen Assimilation und Absorption im Chlorophyllkorn auf neuer Grundlage erschließt. Hierzu gesellen sich die neuesten Fortschritte auf dem Gebiete der Chlorophyllchemie, die aufgedeckten Beziehungen zwischen Blutfarbstoff und Blattgrün, und damit wächst die Aussicht, daß wir in die Funktion des Chlorophylls vielleicht einmal einen tieferen Einblick gewinnen werden. — Trotz dieser glänzenden Entdeckungen, trotz des riesig angewachsenen Tatsachenmaterials stehen wir mit der Klarstellung des CO<sub>2</sub>-Assimilationsproblems noch vielfach am Anfang. Dies darf uns aber nicht abhalten weiter vorwärts zu

streben, gerade hier nicht, denn was wäre verlockender, als irdisches Geschehen gerade an dem Punkte zu erforschen, wo sich Anorganisches in Organisches und Lebendes umwandelt?

### Literaturübersicht.

- 1) PFEFFER, W., Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., Bd. 1, p. 284.
- 2) CZAPEK, F., Chlorophyllfunktion und Kohlensäureassimilation. Sammelreferat. Ber. d. deutsch. bot. Ges., XX. Jahrg., 1902, p. (44). Ferner dessen Biochemie der Pflanzen, Bd. I. p. 409. Jena 1905.
- 3) BUCHNER, E., BUCHNER, H. u. HASE, M., Die Zymesgärung etc., 1903.
- 4) FRIEDEL, J., L'assimilation chlorophyllienne réalisée en dehors de l'organisme vivant. Comptes rendus 1901, Tome CXXXII, p. 1138—1140.
- 5) Ders., Sur l'assimilation chlorophyllienne en automne. Comptes rendus 1901, Tome CXXXIII, p. 840—841.
- 6) HARROY, N., Expériences sur l'assimilation chlorophyllienne. Comptes rendus 1901, Tome CXXXIII, p. 890.
- 7) HERZOG, R. O., Studien über Chlorophyllassimilation. Hoppe-Seylers Zeitschr. f. physiol. Chem. 1902, Bd. XXXV, p. 459—464.
- 8) BERNARD, CH., Sur l'assimilation chlorophyllienne. Beih. z. bot. Zentralbl. 1904, Bd. XVI, p. 36.
- 9) Ders., A propos de l'assimilation en dehors de l'organismes. Comptes rendus 1905, 20 février.
- 10) MACCHIATI, L., Sur la photosynthèse en dehors de l'organisme. Comptes rendus 1902, Tome CXXXV, p. 1128—1129. Vgl. ferner *Bulletino della Societa botanica italiana*. Seance tenue à Florence le 13 oct. 1901, 20 juill. 1902, 9 nov. 1902, 8 mars 1903. La société da Naturaliste de Naples 1902, p. 165. *Revue génér. de Bot.*, 15 jan. 1903.
- 11) BEYERINCK, W. W., Kulturversuche mit Zoochlorellen etc. *Botan. Ztg.* 1890, p. 744.  
Ders., Photobacteria as a Reactive in the Investigation of the Chlorophyllfunktion. *Koninkl. Akad. van Wetensch. te Amsterdam*, 26. Juni 1901, p. 45.
- 12) MOLISCH, H., Über Kohlensäureassimilationsversuche mittelst der Leuchtbakterienmethode. *Bot. Ztg.* 1904, p. 1—10.
- 13) REGNARD, Comptes rendus vom 14. Dezember 1885.
- 14) TIMIRIAZEFF, Comptes rendus vom 22. März 1886.
- 15) PRINGSHEIM, N., Über die chemischen Theorien der Chlorophyllfunktion und die neueren Versuche, die Kohlensäure außerhalb der Pflanze durch den Chlorophyllfarbstoff zu zerlegen. *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* 1886, p. LXXIX.
- 16) KNY, L., Die Abhängigkeit der Chlorophyllfunktion von den Chromatophoren und vom Cytoplasma. *Ebenda* 1897, p. 391.
- 17) ENGELMANN, TH. W., Neue Methode zur Untersuchung der Sauerstoffausscheidung etc. *Botan. Ztg.* 1881, p. 445.
- 18) JOSOPAIT, Photosynthetische Assimilationstätigkeit chlorophyllfreier Chromatophoren. *Dissert. Basel*, 1900.
- 19) KOHL, F., Untersuchungen über das Karotin und seine physiologische Bedeutung in der Pflanze. *Leipzig* 1902, p. 134—138.
- 20) TIMIRIAZEFF, C., Über die Wirkung des Lichtes bei der Assimilation der Kohlensäure durch die Pflanze. *Arbeiten der St. Petersburg Gesellschaft der Naturforscher*, Bd. VI. Ein Referat darüber in *Justs Bot. Jahresber.* 1875, p. 779.
- 21a) Ders., Enregistrement photographique de la fonction chlorophyllienne pour la plante vivante. *Comptes rendus* 1890, Tome CX. Ein Referat darüber in *Botan.* *Ztg.* 1891, p. 301.
- 21b) Ders., *Annal. de Chimie et de Physique* 1877, Bd. XII.

- 22) ENGELMANN, TH. W., Farbe und Assimilation. Botan. Ztg. 1893, p. 12.  
Ders., Untersuchungen über die quantitativen Beziehungen zwischen Absorption des Lichtes und Assimilation in Pflanzenzellen. Botan. Ztg. 1884, p. 81.
- 23) JOST, L., Vorlesungen über Pflanzenphysiologie 1894, p. 159.
- 24) VOGEL, H., Über die Lichtempfindlichkeit des Bromsilbers für die sogenannten chemisch wirkenden Farben. Annalen der Physik und Chemie (1873), Bd. CL, p. 453.
- 25) BECQUEREL, ED., Comptes rendus, Tome LXXIX, p. 185.
- 26) CROS, CH., Comptes rendus 1879, Tome LXXXVIII, p. 379.
- 27) LOMMEL, Über das Verhalten des Chlorophylls zum Lichte. Poggendorfs Annalen 1871, Bd. CXLIII,
- 28) SIMMLER, Vermischte Mitteilungen. Ebenda 1862, Bd. CXV.
- 29) HAGENBACH, Untersuchungen über die optischen Eigenschaften des Blattgrüns. Ebenda 1870, Bd. CXLII.
- 30) Ders. Ebenda, Jubelband 1874.
- 31) REINKE, J., Die optischen Eigenschaften der grünen Gewebe und ihre Beziehungen zur Assimilation des Kohlenstoffs. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1883, p. 395.  
Ders., Die Fluoreszenz des Chlorophylls in den Blättern. Ebenda 1884, p. 265.
- 32) TSCHIRCH, A., Untersuchungen über das Chlorophyll (V). Ebenda 1883, p. 468.
- 33) HANSEN, A., Das Chlorophyllgrün der Fucaceen. Arbeiten des botanischen Würzburger Institutes 1885, Bd. III, Heft 2, p. 298.
- 34) ENGELMANN, TH. W., Über die Assimilation von Haematococcus. Botan. Ztg. 1882, p. 668.
- 35) REINKE, J., Photometrische Untersuchungen über die Absorption des Lichtes in den Assimilationsorganen. Bot. Ztg. 1886, p. 177 ff.
- 36) MOLISCH, H., Das Phycoerythrin, seine Kristallisierbarkeit und chemische Natur. Bot. Ztg. 1894, p. 177.
- 37) MOLISCH, H., Das Phycocyan, ein kristallisierbarer Eiweißkörper. Ebenda, p. 131.
- 38) MOLISCH, H., Über den braunen Farbstoff der Phaeophyceen und Diatomeen. Erscheint demnächst in der „Botan. Zeitung“ 1905.
- 39) DE VRIES, H., Eine Methode zur Herstellung farbloser Spirinspräparate. Ber. der deutsch. bot. Ges. 1889, p. 298.
- 40) WROLISCH, H., Eine neue mikrochemische Reaktion auf Chlorophyll. Ebenda, 1896, p. 16.
- 41) WIESNER, J., Untersuchungen über den Einfluß des Lichtes und der strahlenden Wärme auf die Transpiration der Pflanze. Sitzber. d. kais. Wiener Akad., Bd. LXXIV, p. 477 (43).  
Ders., Jan Ingen-Housz, Sein Leben und sein Wirken als Naturforscher und Arzt. Wien 1905.

## 2. Über Assimilation der Kohlensäure durch chlorophyllfreie Organismen.

Von **Ferdinand Hueppe** (Prag).

Als ich vom Organisationskomitee des internationalen botanischen Kongresses aufgefordert wurde, neben einem botanischen Fachmanne, meinem Prager Kollegen Professor MOLISCH, der die Assimilation der Kohlensäure durch das Chlorophyll besprechen sollte, über die Assimilation der Kohlensäure durch chlorophyllfreie Organismen zu sprechen, befand ich mich in einer heiklen Lage, als botanischer Außenseiter in der Lage eines Forschers, dem es nur einmal vergönnt war, den großen Kreis pflanzenphysiologischer Probleme in einer Tangente zu streifen. Aber ein Vortrag, den unser verehrter Präsident, Herr WIESNER, im vorigen Jahre in St. Louis gehalten hat, gab mir einigen Mut an die Sache heranzutreten. Hat doch Herr WIESNER damals ausführen können, daß die Pflanzenphysiologie durch die Forschungen von Vertretern anderer Disziplinen in die Erscheinung getreten ist und dauernd Anregung von Außenstehenden, besonders von Medizinern, erfahren hat.

Wenn ich von der von Herrn MOLISCH eingehend auseinander gesetzten Chlorophyllfunktion ausgehe, so können wir bei derselben zwei Wirkungen auseinander halten, die früher einem phylogenetischen Verständnisse unzugänglich waren. Solange man die bahnbrechende Entdeckung von INGEN-HOUSZ nur auf das Chlorophyll anwenden konnte, mußte dieser grüne Farbstoff als der erst erschaffene organische Körper erscheinen, eine Vorstellung, die aber schlechterdings mit den entwickelungsgeschichtlichen Ermittlungen über die Pflanzen nicht in Einklang zu bringen war. Indem die Pflanze durch das Chlorophyll Kohlensäure reduziert, bildet sie einerseits kohlenstoffhaltige höhere Körper, die zum Aufbau der Leibessubstanz dienen, während andererseits dabei Sauerstoff frei wird, der zur Atmung fremder Organismen, vielleicht aber auch der eigenen Körpersubstanz dienen kann.

Der erste Prozeß der  $\text{CO}_2$ -Reduktion ist Aufbau und Assimilation, der zweite ist gerade im Gegenteil Abbau, Dissimilation, und man darf wohl vermuten, daß diese beiden Prozesse in irgend welchem kausalen Konnex stehen. Das würde also eines der Probleme sein, welches die allgemeine Biologie der Pflanzenphysiologie verdankt. Deshalb will ich nicht unterlassen, darauf hinzuweisen, daß die moderne Physiologie tatsächlich Assimilation und Dissimilation mehr und mehr in ursächlichem Zusammenhange erkennt, indem wir in dem labilen Aufbau und dem dadurch herbeigeführten Vorgange der Aufstapelung potenzieller und kinetisch-labiler Energie die chemischen Ursachen des Lebens wahrnehmen. Pflanzen und Tiere bilden in dieser Beziehung keine prinzipiellen Gegensätze, sondern zeigen nur dieselben Vorgänge in quantitativ verschiedener Entwicklung. Man muß somit erwarten, daß schließlich im Protoplasma selbst irgendwie Reduktion und Oxydation verknüpft sind oder, wenn wir dies materia-

listisch ausdrücken und die Wirkung an bestimmte Substanzen, an Protoplasmasplitter, gebunden denken wollen, an Reduktasen und Oxydasen geknüpft sind.

Bei der Pflanze ist am auffallendsten die Anpassung an das Licht. Licht ist aber für uns nur der Ausdruck für Strahlen von bestimmten Wellenlängen, an die das menschliche Auge angepaßt ist. In diesem Sinne müssen wir erwarten, daß keine von uns als Farbe empfundene Substanz in der Welt zwecklos ist, sondern daß jede Farbe sich mit den uns sichtbaren Wellenlängen auseinandersetzt, daß aber dem Protoplasma in einem viel weiteren Sinne die Fähigkeit zukommt, sich mit Strahlen bestimmter Wellenlängen auseinanderzusetzen, auch mit solchen, die vielleicht nicht mehr für uns sichtbar sind, aber chemische oder thermische Wirkungen ausüben.

Eine solche Anpassung von Farbe und Licht kann vielleicht mit der Kohlen säureassimilation in Beziehung stehen, sie kann aber auch eine andere sein. So finden wir z. B. bei gefärbten Bakterien die eine Seite der Chlorophyllfunktion, nämlich die Sauerstoffausscheidung, bezüglich die Sauerstoffanhäufung von Arten ausgeführt, die die Fähigkeit der Kohlen säurereduktion nicht besitzen. So haben PFEFFER und EWART nachgewiesen, daß einzelne Farbbakterien die Fähigkeit, Sauerstoff locker zu binden und ihn dann für die eigene Atmung oder die von anderen Lebewesen abzugeben, ähnlich, zum Teile in höherem Maße besitzen, als das Blut mit seinem Hämoglobin.

Die Farbbakterien sind aber für die Entwicklung ihrer Farbstoffe mit Ausnahme des anaëroben *Spirillum rubrum*, welches ich aber vor vielen Jahren bereits auch zur Aërobiotie bringen konnte, an das Luftleben gewöhnt. Wir haben also hier bereits Beziehungen zwischen Luftsauerstoff und Farben.

In diesem Zusammenhange wird in noch viel höherem Maße die Tatsache interessant, daß auch der Blutfarbstoff selbst, das Hämoglobin, welches der Dissimilation dient, die nächste chemische Verwandtschaft zu dem assimilatorischen Chlorophyll hat. Nach vorbereitenden Arbeiten von HOPPE-SEYLER, NENCKI und SIEBER haben SCHUNCK und MARCHLEWSKI festgestellt, daß das Phylloporphyrin  $C_{16}H_{18}N_2O$  und das Hämatorporphyrin  $C_{16}H_{18}N_2O_3$  nahe verwandte Pyrrolprodukte sind, und MARCHLEWSKI ermittelte außerdem die Identität der Hämatinsäure mit dem entsprechenden Chlorophyllprodukte.

Wenn im tierischen Organismus ein solcher Eiweißkörper Träger für Oxydationswirkungen und im Pflanzenreiche sein nächster Verwandter Vermittler gewaltiger Reduktionswirkungen ist, daß man früher geradezu das Tier einen Oxydations-, die Pflanze einen Reduktionsmechanismus nannte, so darf man erwarten, daß oxydierende und reduzierende Wirkungen, Abbau und Aufbau im nicht oder wenig differenzierten Protoplasma in inniger Beziehung zu einander stehen.

Das konnte man nicht in Betracht ziehen, solange man die Wirkung des Chlorophylls nur darin sah, daß es für die Pflanze den Aufbau besorgt, aber Sauerstoff abgibt, der dem Tiere zur Atmung dienen kann, eine Vorstellung, die in dem Ausdrucke „Kreislauf des Stoffes“ einen sehr schönen, aber vermutlich nur teilweise richtigen Ausdruck gefunden hat. Ich habe wenigstens schon vor längerer Zeit dem Zweifel Ausdruck gegeben, daß man nicht in dem früheren Sinne von einem Kreislaufe sprechen kann, indem die Pflanze etwa gerade so viel Sauerstoff produziert, wie

das Tier gebraucht und umgekehrt mit der Kohlensäure. Ebenso hat später OSTWALD diesen Zweifel für den Stickstoffkreislauf ausgesprochen, und ebenso hat BOLZMANN die Summe der Lebenserscheinungen von Tieren und Pflanzen mit den Entropieprozessen in Verbindung gebracht. Um mich nicht einer Unterlassung schuldig zu machen, wollte ich wenigstens diese Seite des Problems erwähnen, welche durch die Chlorophyllfunktion angeregt wurde.

Das Auffallendere, für die Pflanzenphysiologie sicherlich auch Wichtigere ist die photosynthetische Assimilation der Kohlensäure, d. h. die Erfahrungstatsache, daß eine den Tieren schädliche Anhäufung von Luftkohlensäure dadurch verhindert oder gemindert oder hinausgeschoben wird, daß die Pflanze Kohlensäure der Luft unter Freimachen von Sauerstoff reduziert und zum Aufbau organischer Substanz verwendet. Man hatte sich zunächst seit dieser Feststellung daran gewöhnt, die übrigen Pflanzenfarbstoffe mit irgend welchen hypothetischen Funktionen zu betrauen, die aber niemand nachweisen konnte, ihnen aber einen direkten Einfluß auf die Kohlensäureassimilation abzusprechen.

Es ist nun ENGELMANN schon 1883 gelungen, in Arbeiten, die weitere Vertiefung erfahren und zu manchen Untersuchungen angeregt haben, nachzuweisen, daß bei blaugrünen, gelben, braunen, roten Farbstoffen, welche bei niederen Pilzen, Algen, Diatomeen, Florideen vorkommen, die neben dem Chlorophyll vorhandenen und dasselbe manchmal verdeckenden Farben sich an der Kohlensäureassimilation beteiligen. Eine sehr feine biologische Methode hierzu ist die sogenannte Bakterienmethode, bei der unter dem Einflusse der Farbstoffe freigemachte Sauerstoff entweder nach ENGELMANN ruhig liegende Bakterien zur Bewegung oder nach BEIJERINCK Leuchtbakterien zum Aufleuchten bringt.

Wenn man in dieser Weise vorgeht, so sieht man, daß das Assimilationsmaximum für das Chlorophyll zwischen den Linien *B*—*C* liegt und rot entspricht — Herr MOLISCH nannte vorhin das Chlorophyll geradezu eine Fabrik für rote Farbe —, beim Phyocyan der blaugrünen Algen über *C* hinausliegt, bei dem Phycoerythrin der roten Florideen aber hinter der *D*-Linie im Grün liegt, d. h. genau der komplementären Farbe entspricht.

Nun haben in den letzten Jahren ENGELMANN und GAIDUKOV diese Tatsache einer „komplimentären chromatischen Adaption“ noch erweitert, indem sie fanden, daß derartige Pflanzen mit Änderung der Beleuchtung sich durch Änderung der Farbe den neuen Bedingungen anpaßten, was natürlich nur möglich ist, wenn die Pflanzen die im einwirkenden Licht durchgelassenen Strahlen absorbieren oder wenn die Pflanzen sich der Farbe im komplementären Sinne anpassen. Die beiden Beobachter haben dabei, wie nebenbei bemerkt sei, gefunden, daß die einmal erzielten neuen Farben sich eine Zeitlang halten, also daß eine Vererbung erworbener Eigenschaften vorhanden ist, wie SCHOTTELUS und ich selbst ähnliches früher für die künstlich beeinflussten Pigmentbakterien ermittelt hatten.

Daß eine solch vollkommene Anpassung auf der einen Seite, eine relative Konstanz auf der anderen Seite nebeneinander möglich sind, liegt wohl darin, daß in dem weißen Lichte alle Arten von Strahlen vorhanden sind, so daß also da, wo z. B.

die vollkommene Anpassung rote Farben verlangt, auch grüne Farben in weniger vollkommener Weise noch existenzfähig sind. Damit erklärt sich die Beobachtung der Systematiker, daß in der Natur die Entwicklung der Farbenpassung in sehr verschiedenem Grade erfolgt ist.

Nachdem von G. NADSON gefunden war, daß gewisse Cyanophyceen und Chlorophyceen in oberflächlichen Meeresschichten durch grüne und blaugrüne, in tiefen durch rote Individuen vertreten sind, während man bis dahin nur wußte, daß im allgemeinen an der Oberfläche der Gewässer und am Strande grüne und blaugrüne, in der Tiefe aber braune und rote Arten vorkommen, konnten ENGELMANN und GAIDUKOV bei derselben Art direkt experimentell bei längerer Einwirkung von rotem Lichte das Entstehen grünlicher Färbung hervorrufen, bei gelbbraunem Lichte von blaugrüner, bei grünem von rötlicher und bei blauem Lichte von braungelber Färbung. Damit ist wohl ganz eindeutig festgestellt, daß die Farbänderung der Pflanze eine Anpassung an die jeweils vorhandene oder an die sich ändernde Lichtart für die Kohlensäureassimilation ist, und daß die neben dem Chlorophyll vorhandenen Farben ganz eindeutig sich an der Assimilation beteiligen. Immerhin handelt es sich noch um Wirkungen von Farbgemischen, unter denen das Chlorophyll mitvertreten ist.

Mit diesen Feststellungen hat sich ENGELMANN das große Verdienst erworben, den Begriff des Chlorophylls erweitert zu haben zu dem Begriffe des Chromophylls, wodurch die Phylogenese des am mächtigsten entwickelten Pflanzenfarbstoffes, des Chlorophylls, erst verständlich wird als eine Anpassung an jene Wellenlängen des Lichtes, mit denen die Pflanze in der Tagesbeleuchtung sich besonders auf dem Erdboden und an der Oberfläche des Wassers auseinander zu setzen hat.

MOLISCH hat nun Phycocyan und Phycoerythrin kristallinisch dargestellt und damit neben Chlorophyll und Hämoglobin gestellt. Wenn nun zwei derartige organische eiweißartige Körper nebeneinander wirken und quantitativ beeinflußt werden können, daß der eine zu-, der andere abnimmt, so wird man weder von einer Deckung des Chlorophylls durch den anderen, noch von einer molekularen chemischen Verbindung sprechen können, sondern mit A. HANSEN von einem Nebeneinander, einer Mischung, sprechen müssen, was auch den morphologischen Differenzierungen von Zelle und Protoplasma besser entspricht. Aber nicht erst die Mischung macht die blaugrünen und roten Farben zu Chromophyllen, sondern ihre chemische Individualität stempelt sie schon dazu. So möchte ich die gegenwärtigen Kenntnisse deuten. Daß damit die Frage nicht erschöpft ist, hat uns vorhin Herr MOLISCH gelehrt, wenn er darlegte, daß das braune Phycophaein kein derartiges Chromophyll ist, sondern eine Modifikation des Chlorophylls, ein Pheophyll darstellt.

Mit der phylogenetischen Auffassung des Chlorophylls als einer von vielen Möglichkeiten wird auch begreiflich, daß andere Sonnengeschöpfe wie der Mensch für ihre spezielle Tätigkeit in einer Hauptfunktion anknüpfen konnten an einen Körper, das Hämoglobin, der chemisch dem Chlorophyll am nächsten steht. Für die einheitliche Betrachtung der biologischen Prozesse ist dies gewiß eine hochinteressante Tatsache.

Gräfin LINDEN und PICTET bringen die Farben von Schmetterlingen und Raupen in Beziehungen zu den von ihnen aufgenommenen Pflanzenfarbstoffen. An derartige Dinge wird man aber wohl auch denken dürfen, wenn wir ganz heterogene Organismen ähnlich gefärbt finden und manche Fälle von Mimikry sind wohl nichts anderes als derartige farbphotographische Versuche der Natur auf Grund „chromatischer Assimilation“.

Aus der Tatsache, daß im Lichte nur Chromophylle die Reduktion der Kohlensäure vermitteln, kann man nicht schließen, daß dies im Chromophyllkorn selbst geschieht. Das könnte hier geschehen, so gut wie hier auch Eiweißsynthesen vor sich gehen könnten. Aber notwendig ist dies nicht, da, wie ich zeigen werde, auch chromophyllfreies farbloses Protoplasma dies alles kann. Das Chromophyll kann in der Anpassung an das Licht diese allgemeine Protoplasmafunktion vielleicht mit enthalten, vielleicht sogar besonders ausgebildet haben, dürfte aber wohl noch eher als ein Sensibilisator oder vielleicht noch besser als ein Transformator der Lichtenergie aufgefaßt werden, wie im Tiere das Hämoglobin nicht den Ort der Oxydation bezeichnet, sondern als Sauerstoffträger dient.

Aber alle die bis jetzt betrachteten Chromophylle sind an die sichtbaren Strahlen gebunden. In unserer Zeit, in der nach HERTZ, LENARD und RÖNTGEN schon im gewöhnlichen Leben mit X-, Y- und Z-Strahlen wie mit etwas Bekanntem gearbeitet wird, darf der Naturforscher erst recht nicht vergessen, daß die dem menschlichen Auge sichtbaren Strahlen doch nur eine kleine Gruppe von Strahlen umfassen, und es ist von vornherein wahrscheinlich, daß, wie chemische Wirkungen im Ultraviolett nachweisbar sind, es vielleicht sogar Pigmente gibt, die ihr Maximum der Assimilation nicht in den sichtbaren Strahlen, sondern in den unsichtbaren Wärmestrahlen ausführen, ja weiter, daß es Protoplasma geben könnte, welches eine analoge Assimilationstätigkeit zu entfalten vermag ohne Pigment überhaupt.

Was ich jetzt als Frage und Möglichkeit hinstelle, war aber nicht a priori deduziert und als heuristisches Prinzip verwertet worden, sondern es wurde die eine Reihe von ENGELMANN, die andere von mir selbst aus ganz überraschenden Tatsachen induziert und erst nachträglich durch die phylogenetische Betrachtungsweise ergänzt.

Die Pigmente der Bakterien gehören ganz verschiedenen chemischen Gruppen an, soweit schon frühere Untersuchungen von J. SCHRÖTER und mir ein Urteil gestatten. Es wird auch angegeben, daß unter den grüingefärbten Bakterien ein oder zwei Arten schon echtes Chlorophyll haben. Ich habe nur einmal eine solche Art unter den Händen gehabt, von der ich aber jetzt vermute, daß sie nur eine Wuchsform einer höher pleomorphen Art ist, die wohl zu den Spaltalgen gehört.

Ich will hierzu nur bemerken, daß wir unter dem, was wir in bezug auf Form und methodischen Nachweis Bakterien nennen, ganz heterogene Dinge vor uns haben, und daß die Bakterienformen sowohl zu den Spaltalgen, als zu den niedrigsten Pilzen, als zu den niedrigsten Tieren, den Flagellaten, herüberleiten. So sind z. B. die Tuberkelbazillen nur die parasitäre Wuchsform eines pleomorphen Organismus, der den Pilzen nahe steht. In diesem Sinne scheint mir das Bakterium viride mehr zu den Spaltalgen zu gehören. Ob echte Bakterien wirklich Chlorophyll haben, scheint

mir nicht ganz sicher, hat aber auch keine wesentliche Bedeutung. Bei den Flagellaten, bei denen sich der tierische und pflanzliche Typus differenziert, finden wir bekanntlich Formen, die nur Chlorophyll enthalten (*Euglena*, *Chlamydomonas*), oder die blaues (*Cryptoglena*), braunes (*Chrysonomas*) oder rotes (*Rhodomonas*) Chromophyll enthalten.

Unter den Bakterienpigmenten sind von ZOPF Lipochrome nachgewiesen worden, und es ist nun interessant, daß ein von RAY LANKESTER Bakteriopurpin genannter Farbstoff der Schwefelbakterien mikrochemisch sich wie ein Lipochrom verhält. ENGELMANN hat nun in wichtigen Untersuchungen nachgewiesen, daß die Purpurbakterien mit Hilfe ihres Farbstoffes im ganzen Spektrum assimilieren, daß sie durch völlige Entziehung des Lichtes sogar einer Dunkelstarre verfallen können, daß aber ihr Assimilationsmaximum im Ultrarot liegt.

Bei einer Art der Purpurbakterien, *Monas Okenii*, hat BÜTSCHLI mit Alkohol eine grüne Beimischung gelegentlich erhalten, die allerdings dem Rot gegenüber ganz zurücktritt, aber vielleicht als eine Beimischung von Chlorophyll gedeutet werden könnte, welches aber, wie das quantitative Verhältnis der Spektraluntersuchung lehrt, für den Gesamteffekt ganz bedeutungslos ist und die ausschlaggebende qualitative Bedeutung des Bakteriopurpurins nicht alteriert. In anderen Fällen ließ sich keine grüne Beimischung erkennen, wohl aber aus dem roten Farbstoffe mit Hilfe eingreifender chemischer Agentien eine grüne Komponente erhalten, welche mit Chlorophyll gar nichts zu tun hat.

Da die ungefärbten Schwefelbakterien die Energie der Lichtstrahlen nicht zur Kohlensäurereduktion verwerten können, andererseits die Purpurbakterien ebenso wie die ungefärbten Schwefelbakterien in gewissen Entwicklungsstadien Schwefelkörner enthalten, so liegt in dieser Gruppe der Purpurbakterien vermutlich der Fall vor, daß sie nicht notwendig auf die Lichtenergie angewiesen sind, daß sie ihr Leben ohne diese Form der Energie bestreiten können oder aber daneben oder statt derselben über eine Energiequelle verfügen, welche sie unabhängig von der Lichtenergie macht, deren herabgesetzte Bedeutung schon aus der Arbeit im Ultrarot erkennbar ist.

Aber bei einigen Arten ist tatsächlich die Möglichkeit vorhanden, mit Hilfe eines besonderen Pigmentes auch Strahlen bestimmter Wellenlänge zur Energiegewinnung zu verwerten. Dieser Farbstoff ist eindeutig ein wirkliches Chromophyll, welches chemisch gar nichts mit Chlorophyll zu tun hat. Ich möchte das so ausdrücken, daß bei dieser Gruppe die Energiegewinnung für Dunkel- und Lichtleben im Prinzip noch nicht differenziert und phylogenetisch in der ersten Scheidung begriffen ist.

Daß niedrigste Pflanzen in der Anpassung an gegebene Energiequellen sehr viel unabhängiger sind als die höheren chlorophyllhaltigen Pflanzen, hat KRÜGER in einer Untersuchung im Laboratorium von ZOPF bewiesen. Er fand einen neuen Pilztypus, *Prototheca*, der morphologisch der *Chlorella* unter den Algen äußerst ähnlich war, nur mit dem Unterschiede, daß die Algen als Träger des Chlorophylls Chlorophoren entwickelten. Die Ausbildung dieser Chlorophoren, aber schließlich die Bildung des Chlorophylls selbst konnte bis zur Ununterscheidbarkeit von den Pilzen unterbleiben, wenn KRÜGER diese Algen so kultivierte, daß sie keine Kohlensäure zu assi-

milieren brauchten, wenn sie höhere Kohlenstoffquellen zur Ernährung hatten. Diese Algen waren also nach den Ernährungsbedingungen bald echte Pflanzen, bald aber verhielten sie sich wie gewöhnliche Saprophyten.

Etwas Ähnliches ist der Fall bei den oben genannten Schwefelbakterien, wenn die einen sich der Kohlensäureassimilierung durch das Licht gelegentlich bedienen können, während aber alle Gruppen derselben, gefärbte und ungefärbte, auch ohne Photosynthese ihre Leibessubstanz aufzubauen vermögen.

Diese Bakterien führen den Namen Schwefelbakterien, weil man in ihnen Körnchen findet, die C. MÜLLER zuerst als Schwefel erkannte. F. COHN, der sie zuerst bei Purpurbakterien gefunden hat, schrieb ihre Bildung der Reduktion von Sulfaten zu, während HOPPE-SEYLER umgekehrt und richtig erkannte, daß diese Organismen im Innern Schwefelwasserstoff zu Schwefel zu oxydieren vermögen. WINOGRADSKY, der sich 1887 dieser Ansicht anschloß, erweiterte sie noch dahin, daß er annahm, daß diese Oxydation von Schwefelverbindungen zu Schwefel und dieses schließlich zu Schwefelsäure die Energiequelle sei, mit deren Hilfe die Bakterien ihre Substanz aufbauen können. Eine Vorstellung, wie das möglich, hat er aber nicht geäußert und besonders fehlt jeder Hinweis, daß dabei etwa eine Assimilation von Kohlensäure in Betracht kommen könnte.

Dazu mußte erst etwas vorausgehen, nämlich der Nachweis, daß farblose Organismen imstande sind, eine chemosynthetische Assimilation von Kohlensäure zu bewirken, ein Nachweis, der mir 1887 zuerst gelungen ist.

Daß chlorophyllfreie Organismen niedrigste organische Verbindungen zum Aufbau ihrer Leibessubstanz verwerten können, wissen wir, seit 1841 DUJARDIN oxalsaures Ammoniak erfolgreich für Pilzkulturen verwendete. Man hat seit dieser Zeit eine ganze Reihe von niedrigsten organischen Verbindungen, wie Weinsäure, Asparagin, verwendet, und ich selbst habe mit der einfachsten derartigen Lösung, die jemals verwendet worden ist, sogar die Synthese von Bakterienpigment, nämlich dem der blauen Milch, erreicht. Nur freie Kohlensäure und Karbonate versagten vollständig, so daß es ein Axiom der Botanik war, daß für die Kohlensäure nur Photosynthese möglich ist.

Da machte 1886 einer meiner Schüler, HERÄUS, in einer Arbeit über Oxydationen und Reduktionen im Wasser, die für meine damalige Tätigkeit besonderen Wert hatten, die Beobachtung, daß in einigen Fällen Kulturen wuchsen, bei denen als Kohlenstoffquellen nur Karbonate vorhanden zu sein schienen. Die Sache wurde zunächst nur registriert und blieb uns selbst noch unklar. Bei Untersuchungen über Wasserbakterien war nämlich ziemlich gleichzeitig von CRAMER in Zürich und von mir in Wiesbaden beobachtet worden, daß im sogenannten destillierten Wasser der Laboratorien Bakterien leben und sich vermehren können. Die geringen Spuren organischer Substanz, welche von dem Wasser selbst herrühren oder aus der Luft des Laboratoriums stammen konnten, mußten, da spezielle Umsetzungen im destillierten Wasser ausgeschlossen waren, in der gewöhnlichen Weise des Saprophytismus das Leben dieser anspruchslosesten Organismen ermöglichen.

Dieser Fehler mußte also ausgeschlossen werden, und das habe ich zum erstenmal in Aufnahme eines Punktes der Untersuchungen von HERÄUS 1886/87 getan und das Resultat im Sommer 1887 dutzendmal in meinem Laboratorium demonstriert. Es gelang mir damals unter Vermeidung der aus dem Wasser oder der Luft des Laboratoriums stammenden Verunreinigungen einen Aufbau organischer Substanz durch farblose Bakterien zu erreichen, wobei als Stickstoffquelle nur Ammoniak, bezüglich eine Ammoniakverbindung, als Kohlenstoffquelle ein lockeres Karbonat oder freie Luftkohlen Säure vorhanden waren. Es gelang mir damals, mit Ammoniumkarbonat positive Erfolge zu erzielen, während ich bei Verwendung von Ammoniumchlorid als Stickstoffquelle positive Resultate nur dann erreichte, wenn die zutretende Luft Kohlendioxyd enthielt, dagegen nicht, wenn dieselbe von Kohlen Säure befreit war. Ich muß das nachdrücklich nochmals erwähnen, weil manche späteren Untersucher und Nachprüfer diese Momente nicht genügend beachtet haben.

Da aus dem Ammoniak in meinen Versuchen Salpetersäure entstand, habe ich einerseits die Oxydation des Ammoniaks als Energiequelle für die  $\text{CO}_2$ -Assimilation betrachtet, andererseits aber darauf hingewiesen, daß der bei diesem Prozeß biologisch in der  $\text{CO}_2$ -Reduktion freiwerdende Sauerstoff in statu nascendi sofort zur Oxydation von Ammoniak verwendet werden könnte, und habe dieses Moment deshalb betont, um darauf hinzuweisen, wie wir auf diese Weise das Entstehen von Oxydationsgärungen verstehen können. Diese Prozesse verlaufen nämlich nur bei Zutritt von Sauerstoff, aber im Dunkeln sogar besser als im diffusen Tageslichte, während Besonnung den Prozeß aufhebt.

WINOKRADSKY hat später, indem er mir so ziemlich das gerade Gegenteil unterschiebt von dem, was ich gesagt habe, behauptet, daß nach meiner Auffassung dann Nitrifikation bei Sauerstoffabschluß verlaufen könne, und das sei ein Unsinn. Da ich dies nie behauptete, so ist die ganze Kritik von WINOGRADSKY, die das positive und grundsätzlich Neue ganz ignorierte, dafür aber einen chemischen Fehler einführte, hinfällig. Um so sonderbarer mußte es berühren, wenn WINOGRADSKY 1890 erst auf Grund eines vollständigen und groben Mißverständnisses meine Ansicht herunterriß, dann aber kurz darauf in demselben Jahre 1890, also volle 3 Jahre nach mir, dieselbe Tatsache und Ansicht noch einmal äußerte.

Was 1887 von mir entdeckt und zum erstenmal klar und eindeutig ausgesprochen ein grober Irrtum sein sollte, war nun, nachdem es von WINOGRADSKY mit voller Kenntnis alles dessen, was dazu gehört, nochmals gefunden war, etwas ganz anderes, nämlich: „une vérité nouvelle, d'une importance physiologique générale, est dès maintenant établie par mes expériences: c'est qu'une synthèse complète de la matière organique par l'action d'êtres vivants peut s'accomplir sur notre planète indépendamment des rayons solaires. Une des doctrines fondamentales de la physiologie n'a donc désormais qu'une valeur limitée.“

In überaus erfreulichem Gegensatze hierzu haben einige der verdienstvollsten Forscher über die Chlorophyllfunktion sowohl die von mir gebrachten neuen Tatsachen als Ansichten gewürdigt, wie PRINGSHEIM, ENGELMANN, WIESNER, REINKE, LÖW, später auch PFEFFER, was ich gerade an dieser Stelle gern vermerke.

Während WINOGRADSKY aber damals die Arbeit von HERÄUS, die von anderen urteilsfähigen und verdienten Forschern, wie FRANKLAND und BELJERINCK, mit Recht höher gewertet wird, nur abfällig beurteilte und meine Arbeit nur schlecht machte, um sich meine Entdeckung zuschreiben zu können, hat er 1904 in seiner letzten zusammenfassenden Veröffentlichung vorgezogen, mich einfach ganz zu ignorieren, eine Art des Vorgehens, so ungewöhnlich und unqualifizierbar, daß ich sie bedauerlicher Weise nicht ganz unerörtet lassen konnte. Ich bin nicht gewillt, mir diese klare Priorität von jemand streitig machen oder eskamotieren zu lassen. Da ich die Rechte anderer achte und stets anerkenne, bestehe ich auch auf meinem Rechte des zuerst Gekommenen.

WINOGRADSKY hat direkt über Nitrifikation im Boden gearbeitet, und ich bin der Erste, der gern anerkennt, daß WINOGRADSKY auf diesem Gebiete uns ganz bedeutende Fortschritte gebracht hat.

Die Aufhellung der Erseheinung, daß bei der Nitrifikation im Boden Nitritbildung aus Ammoniak und Nitratbildung aus Nitrit in der Regel in zwei Phasen verlaufen und durch zwei verschiedene Mikroben veranlaßt werden, ist von großer Bedeutung, jedoch erschöpft sie die Tatsachen der Nitrifikation noch lange nicht, so daß diese Ansicht von WINOGRADSKY neuerdings ganz entschiedene Einschränkungen erfahren hat. So haben BELJERINCK und VAN ITERSSEN gezeigt, daß die Nitrifikation auch von der gleichzeitigen Denitrifikation beeinflußt und vom Zustande der Luftzufuhr abhängig ist. LÖHNIS zeigte außerdem, daß die Bildung des Nitrats im Boden unabhängig von den vorhandenen Ammoniumverbindungen verläuft; es findet nach ihm schon Salpeterbildung statt, wenn auch noch nicht alles Ammoniak in Nitrit verwandelt ist; die Nitrit- und Nitratbildung müssen nicht nacheinander, sondern können nebeneinander verlaufen, und die Anwesenheit organischer Stoffe für die Hemmung der Nitrifikation als eines prototrophen Vorganges wird vielfach überschätzt.

Trotz dieser gewichtigen Einwände sind die über die Nitrifikation im Boden von WINOGRADSKY erhobenen Tatsachen im Versuche richtig, aber für die Frage der Kohlensäureassimilation sind das mehr nebensächliche Dinge, während mir gerade die Aufhellung dieses biologischen Punktes von Interesse war. Ich habe deshalb auch nicht von Nitrifikation gesprochen, sondern um zu zeigen, daß ich mir der vollen Tragweite der von mir erhobenen Tatsache sofort, geradezu intuitiv bewußt war und als erster die chemosynthetische Assimilation der Kohlensäure erkannt habe, den von mir ermittelten Vorgang genannt „Chlorophyllwirkung ohne Chlorophyll“.

Ich habe in der Auffassung, in der der Botaniker im speziellen Sinne von Assimilation spricht, tatsächlich als erster die photosynthetische Assimilation der Kohlensäure ergänzt durch die Tatsache der chemosynthetischen Assimilation der Kohlensäure und damit auch die letzte noch bestehende prinzipielle physiologische Grenze zwischen tierischem und pflanzlichem Stoffwechsel als nicht existierend erwiesen. Gerade dieser auffallende Ausdruck, dessen ich mich absichtlich bediente und den, wohl wegen der vollständigen Neuheit der Tatsache, sogar PFEFFER zunächst bemängelte, zeigt ganz eindeutig, was ich damals festgestellt habe, und an dieser Priorität kann eine drei Jahre später mit Kenntnis aller dieser vorher festgestellten Dinge gemachte

Bestätigung nichts ändern, auch wenn sie sich noch so selbstbewußt in ein sonderbares Gewand kleidet.

BELJERINCK war vor kurzem sogar der Ansicht, daß WINOGRADSKY durch Nichterkennen eines verunreinigenden Organismus getäuscht worden sei, eines Organismus, von dem er zugibt, daß er HERÄUS bekannt war, und der mir außerdem von meinen Wasseruntersuchungen damals schon bekannt war. In diesem Punkte glaube ich aber WINOGRADSKY in Schutz nehmen zu müssen.

BELJERINCK und VAN DELDEN haben 1903 von neuem gefunden, was HERÄUS, CRAMER und ich selbst bereits 1886 ermittelt hatten, daß die geringen Spuren von organischer Substanz in der Laboratoriumsluft Bakterien als Energiequelle dienen können. BELJERINCK meint nun dabei einen Organismus zu erkennen, der WINOGRADSKY getäuscht habe, nämlich einen „eben für die in Nitratbildung begriffenen Kulturflüssigkeiten charakteristischen Mikroben (*Bacillus oligocarbohilus*), welcher sich mit den organischen Kohlenstoffverbindungen der Laboratoriumsluft ernährt“.

Es wäre aber gar zu sonderbar, wenn dieser Organismus allen Beobachtern, welche sich nach WINOGRADSKY mit der Nitrifikation beschäftigten, entgangen wäre, und tatsächlich hat auch WINOGRADSKY einige Versuche gemacht, die sich auf diese Fehlerquelle beziehen. GODLEWSKI, der die Kohlensäureassimilation bei der Nitrifikation ebenfalls 1892 bestätigte, hat die Luft durch Schwefelsäure und übermangansaures Kali von Luftstäubchen befreit und die Kohlensäure durch Kalilauge absorbiert, und RULLMANN hat auf Spuren von salpetriger Säure in der Luft von Laboratorien als eine mögliche Fehlerquelle hingewiesen. Ich glaube also, daß BELJERINCK in dieser Kritik über das Ziel schießt und daß diese Kritik meine Untersuchung gar nicht treffen kann, weil bereits darauf geachtet war.

Im Jahre der hundertjährigen Todesfeier SCHILLERS darf ich mir vielleicht gestatten, auf eine Äußerung dieses großen Denkers hinzuweisen. Als einer der größten Förderer der Botanik, GOETHE, ihm seine Anschauungen über die Urpflanze und Metamorphose der Organe auseinander zu setzen suchte und dieses in einer Form tat, als handelte es sich nur um direkte Beobachtungen, unterbrach ihn Schiller mit den Worten: „Das ist keine Erfahrung, das ist eine Idee.“

Der gewaltige Aufschwung der biologischen Naturwissenschaften in der zweiten Hälfte des vorigen Jahrhunderts war aber nicht an das bloße Sammeln von Tatsachen, sondern an die methodische Ermittlung derselben und an ihre Durchdringung mit leitenden Ideen geknüpft, und kein Naturforscher kann sich der Pflicht entziehen, das Tatsachenmaterial zu durchdenken, da uns nur Tatsachen und heuristische Hypothesen wirklich fördern. Bloße Tatsachen in der Naturwissenschaft können, in Kompendien gesammelt, einem solchen schließlich den Wert eines Raritätenkastens verleihen, wie wir dies in manchen Zweigen bedauerlicherweise gesehen haben. Die Tatsachen müssen auch geordnet werden, nur dann können sie zum wissenschaftlichen Bau beitragen und diesen immer wieder um ein Stück dem angestrebten Ziele näher führen. Dazu muß der Naturforscher etwas von einer Künstlernatur haben, und er muß in der Verwertung der Tatsachen einen gewissen Takt entfalten, ohne den er

mit den nackten Tatsachen nur Handlangerdienste beim Herbeischleppen der Bausteine zu leisten vermag.

Für unsere Frage handelt es sich dabei um die äußerst heikle Art, wie man chemische Ermittlungen und biologische Prozesse in Einklang zu bringen vermag. Der Chemiker, wenn er mit hohen Temperaturen, mit stärksten Säuren oder Alkalien arbeitet, bedient sich solcher Mittel, die dem lebenden Protoplasma nicht zur Verfügung stehen, und arbeitet unter Bedingungen, die dem Biologen nicht zur Hand sind. Für den Chemiker stehen Körper, wie Kohlenoxyd, schweflige, salpetrige, Blausäure usw. jenseits von Gut und Böse und üben einfach irgendwelche Reaktion aus, zersetzen oder verbinden.

Für den Biologen sind diese Körper aber auch Gifte, welche das Leben des Protoplasmas bedrohen, und doch werden wir überlegen müssen, ob diese Körper nicht trotzdem im Organismus fundamentale Funktionen auszuüben vermögen. Der Tierphysiologe hat dem Pflanzenphysiologen gegenüber in diesen Fragen einen kleinen Vorsprung, und deshalb möchte ich besonders darauf hinweisen, daß der Organismus tatsächlich eine ganze Reihe von solchen Körpern unschädlich zu machen oder sogar als Nährmaterial zu verwerten vermag, die bei irgend einer Anwendungsweise von außen für denselben Organismus schwere Gifte sein können. Ja die Pflanze kann Gifte, welche, als solche von außen auf sie einwirkend, tödlich für ihr Protoplasma sind, wie z. B. die Blausäure, in bestimmten Organen anhäufen, wie z. B. bei *Pangium edule*.

Die Aufgabe des Organismus ist, sich potentielle Energie zu beschaffen, um seine Arbeit zu leisten. Aber um dieses zu können, muß er in vielen Fällen das gebotene Material auch entgiften, und dies leistet er durch Oxydationen und Reduktionen, durch Synthesen, Polymerisationen und Kondensationen. Dadurch können Körper, die, von außen gebracht, Gifte sind, in statu nascendi sofort entgiftet und für den Aufbau verwertet werden.

Bei dem Aufbau des Protoplasmas wird aber die potentielle Energie in Form von so ungeheuer komplizierten und labilen Molekeln aufgebaut, die Hemmung, welche das vorzeitige Einreißen verhindert, eine so labile, daß in der Explosivität dieser komplexen organischen Molekel ein reicher Ersatz dafür gefunden wird, daß das Protoplasma unter den Bedingungen höherer Temperaturen, starker Säuren und Alkalien nicht existenzfähig ist. Indem das Protoplasma so labil aufgebaut wird, bedarf es zur Beseitigung der Hemmung seiner potentiellen Energie nur geringer Energiezufuhr, die als quantitativ auslösender Reiz so groß sein muß, um diese Hemmung zu überwinden, eine Erscheinungsreihe, auf die ich in Aufnahme und weiterer Ausbildung einer Vorstellung von PFLÜGER auf der deutschen Naturforscher-Versammlung schon 1893 hingewiesen habe. Inzwischen sind aber durch OSTWALD die Erscheinungen der Katalyse studiert worden, und hierbei handelt es sich darum, daß durch irgend eine Bewegungsübertragung ohne Energieeintritt ein Vorgang eingeleitet wird, der spontan, aber dann langsam oder zu nicht gewollter Zeit eintreten kann, demnach durch den Katalysator nur beschleunigt wird.

Die Unterscheidung zwischen diesen beiden Gruppen mag im einzelnen Falle recht schwer sein. Aber durch den so gereinigten und definierten Begriff der Katalyse als der Beschleunigung spontan möglicher Vorgänge wird die Verbindung gewonnen zu einer Auffassung, die JOHN FLETSCHER schon 1837 äußerte, wenn er zwischen Eiweiß in „living and in dead cells“ unterschied. PFLÜGER fand diesen ganz vergessenen Gedanken selbständig 1875 wieder, und O. LÖW hat ihn dahin präzisiert, daß aktionsfähige Aldehydgruppen unbedingt zum Leben nötig sind, und O. LÖW und ich selbst haben später noch hinzugefügt, daß außer der potentiellen Energie als Arbeitsvermögen im Sinne der anorganischen Naturvorgänge, die auch das tote Eiweiß bietet, im lebenden Eiweiß auch potentiell-kinetische Energie vorhanden sein muß durch Anwesenheit von nicht abgesättigten Aldehyd- und auf der anderen Seite von Cyan- oder Amidogruppen.

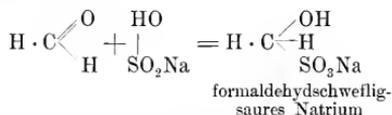
Damit verstehen wir chemisch, daß das Eiweißmolekel durch diese Gruppen tätig ist und lebt, aber auch, da diese Gruppen unter bestimmten Bedingungen spontan aufeinander zu wirken vermögen, inaktiv werden und auf das Niveau toten Eiweißes herabsinken kann. Wenn das spontan möglich ist, so kann dieser Vorgang katalysatorisch beeinflußt, d. h. beschleunigt werden. Damit dürfen wir wohl eine Vorstellung gewonnen haben, wie die potentielle Energie von totem inaktiven Eiweiß stets und nur durch Beseitigung der Hemmung und durch quantitativ verfolgbare Reize, die vom lebendigen aktiven Eiweiß aber auch durch Katalysatoren ausgelöst werden kann.

Wir können also jetzt einmal ganz allgemein den labilen Aufbau von organischer Körpersubstanz beurteilen, dann aber auch die besonderen Verhältnisse der lebenden Körpersubstanz in die Betrachtung und zum Teil schon in die Untersuchung ziehen, daß wir ermitteln, ob potentiell-kinetische Gruppen, wie Aldehyd-, Amido- oder Cyangruppen in eine Verbindung eintreten können oder in einer solchen vorhanden sind.

Wenn man die außerordentliche Vielheit der chemischen Körper in Betracht zieht, welche sich bei der Lichtsynthese aus Kohlendioxyd zu bilden scheinen, so kann man zwei Ansichten haben. Einmal, daß von vorn herein ganz verschiedene Produkte aus Kohlensäure gebildet werden. So haben ERLÉNMEYER die Ameisensäure, LIEBIG organische Säuren überhaupt, BAYER Formaldehyd und WINOGRADSKY für die Chemosynthese sogar den Harnstoff als erste chemische Produkte angesprochen. Wenn wir aber berücksichtigen, daß es im Grunde immer dieselbe schwer aktionsfähige Kohlenäure ist, welche unter sehr ähnlichen Bedingungen zur Synthese reduziert werden muß und immer ein Kohlenhydrat als Assimilationsprodukt auftritt, so liegt chemisch und biologisch eine andere Möglichkeit näher, nämlich daß das erste Produkt dasselbe ist und die Vielheit dadurch entsteht, daß dieser Körper sekundär durch die weiteren Veränderungen, die er selbst erfährt, und dadurch, daß in verschiedenen Stadien seines Aufbaues andere Stoffe, z. B. verschiedene stickstoffhaltige, eingreifen können, die Viestaltigkeit herbeiführt.

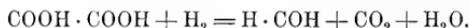
Wenn wir uns unter Beachtung derartiger Gesichtspunkte die möglichen primären Produkte der Kohlensäurerzeugung ansehen, so ist das einzige, das allen

Bedingungen der Synthese entspricht, das Formaldehyd (H—COH). Formaldehyd als solches ist aber ein außerordentlich heftiges Gift und ist auch unmittelbar nicht nachweisbar, sondern kann nur indirekt durch das Eintreten seiner Aldehydgruppe  $\begin{array}{l} \diagup \text{O} \\ \text{C} \\ \diagdown \text{H} \end{array}$  erschlossen werden. Aber Formaldehyd kann z. B. durch Sulfite entgiftet und zu einem Nährstoff werden. Z. B.



Formaldehyd kann aber auch sofort polymerisiert werden, ehe es Giftwirkung auszuüben vermag, und als Zucker zu Nährstoff werden; es kondensiert sich so leicht, daß es sich gar nicht anhäufen kann, was seine Entdeckung so verzögerte. Der moderne Chemiker vergißt eben nicht, daß der Ausdruck Polymerisation nur den Schein einer Multiplikation vortäuscht, daß aber in Wirklichkeit dabei gewaltige Umsetzungen eintreten. Zucker, z. B. Fruchtzucker, ist eben nicht  $6 \cdot \text{H}—\text{COH}$ , sondern  $\text{CH}_2\text{OH}—(\text{CHOH})_3—\text{CO}—\text{CH}_2\text{OH}$ . und die Erfahrung lehrt, daß die Aldehydgruppe  $\begin{array}{l} \text{O} \\ \diagdown \text{C} \\ \diagup \text{H} \end{array}$  ebenso wie die Ketongruppe  $=\text{C}=\text{O}$  für die Nährfähigkeit geeignet ist.

Dagegen können wir aus allen Untersuchungen über Ernährung der niedrigsten Organismen schließen, daß die Carboxylgruppe  $—\text{COOH}$  für Ernährung und Aufbau direkt ungeeignet ist. Oxalsäure und Ameisensäure müssen deshalb erst reduziert werden zu Formaldehyd, z. B. Oxalsäure:



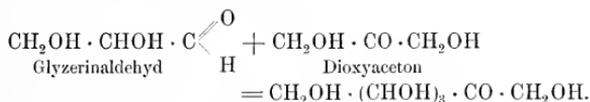
Löw und ich selbst haben weiter gezeigt, daß auch die anderen für die Ernährung von Bakterien und Pilzen benutzten Körper, wie Asparagin, Weinsäure usw. sowohl für das anaerobe wie für das aerobe Leben stets davon abhängig sind, daß in ihnen durch einfache Umlagerung oder Reduktion, eventuell auch Oxydation die Formaldehydgruppe gebildet werden kann, so daß tatsächlich biologisch ein und dieselbe Möglichkeit umfassend erwiesen ist, die chemisch allein realisiert ist, nämlich daß das Formaldehyd als Reduktionsprodukt der Kohlensäure in die Synthese kohlenstoffhaltiger organischer Körper eintreten kann.

Bei der ungeheueren Menge von organischen Körpern und uns vielleicht noch unbekannter Reaktionen will ich mich a priori nicht gegen andere Möglichkeiten wehren und später einige andeuten. Aber wenn man auf so festem Boden steht, hat man wohl ein Recht, einer solchen Möglichkeit zunächst den Vorzug zu geben.

Bekanntlich hat BUTLEROW schon 1861 durch Kondensation von Trioxymethylen oder Metaformaldehyd  $(\text{CH}_2\text{O})_3$  eine zuckerartige Verbindung Methylenitan erhalten. Nachdem dann A. W. HOFMANN das Formaldehyd selbst entdeckt hatte, gelang es O. Löw 1885 durch Behandeln des Formaldehyds mit Kalkmilch die *a*-Akröse  $= [\alpha + l]$  Fruktose darzustellen, die in E. FISCHERS Händen der Ausgangspunkt der berühmten Kohlenhydratsynthesen wurde.

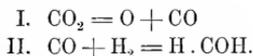
Es ist wohl nicht schwierig, sich vorzustellen, daß im tierischen Körper mit seiner ungeheuren Menge von labilen Atomgruppen das auch möglich ist, was in der Retorte die Kalkmilch vermag.

TOLLENS ist mit demselben Formaldehyd — wobei er dasselbe als zurzeit noch hypothetisches Methylenglykol  $\begin{matrix} \text{H} & \text{OH} \\ & \diagdown \quad \diagup \\ & \text{C} \\ & \diagup \quad \diagdown \\ \text{H} & \text{OH} \end{matrix}$  in die Reaktion einführte — die Herstellung mehrwertiger Alkohole gelungen, und PILOTY hat darauf hingewiesen, daß das aus dem Formaldehyd ableitbare Dioxyaceton ebenfalls zur Fruktose führen kann.



Wir kommen demnach jetzt von demselben Formaldehyd als erstem Reduktionsprodukt der Kohlensäure auf verschiedenen Wegen zu ähnlichen komplizierten organischen Körpern, die also unter verschiedenen Bedingungen möglich sind, was auf jeden Fall mit Rücksicht auf die Verschiedenartigkeit des Protoplasmas der einzelnen Gattungen und Arten bedeutungsvoll ist.

Der Chemiker dürfte bei Beachtung dieser Erfahrungen geneigt sein, sich der von A. BAYER 1870 geäußerten Ansicht anzuschließen, nach der man von Kohlendioxyd zum Ameisensäurealdehyd kommen könnte:

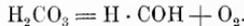


Das intermediäre Auftreten eines Giftes, von Kohlenoxyd, brauchte uns nicht zu stören, weil die Giftwirkung durch die Reduktion sofort beseitigt würde, also gar nicht in Wirkung treten könnte. Dagegen mußten die Botaniker an der Einführung des Wasserstoffes Anstoß nehmen, weil für dessen auch nur vorübergehende Bildung nichts zu sprechen schien. Aber auch darüber könnte man vielleicht wegkommen. Im Organismus ist stets Wasser vorhanden, das bei Luftabschluß, wie er im Gewebe möglich ist, nach NENCKI mit seinem Hydroxyl ( $\text{H}_2\text{O} = \text{HO} + \text{H}$ ) oxydieren kann, während Wasserstoff als solcher auftreten oder wasserstoffreichere Reduktionsprodukte bilden könnte, da im Organismus Oxydations- und Reduktionsprozesse nebeneinander verlaufen. Aber diese Bedingungen sind bei Annahme der Vorstellung von BAYER nicht gegeben. Möglich wäre auch, daß bei Anwesenheit von Ammoniak oder Ammoniumsalzen sich Wasserstoff bildet,  $\text{NH}_3 = \text{NH}_2 + \text{H}$ , weil die an sich nicht existenzfähige Amido- oder Aminogruppe sofort in Synthese zur Bildung von Kondensationsprodukten Verwendung fände, wie in den Fettsäuren z. B. ein Wasserstoff des Kohlenwasserstoffradikales zur Bildung von Aminosäuren durch  $\text{NH}_2$  ausgetauscht werden kann.

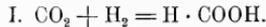
Die BAYERSche Hypothese erklärt scheinbar allein die Einführung einer so gewaltigen Energie, wie sie die Sonnenstrahlen zur Verfertigung stellen, und sucht dies in Parallele zu bringen mit der hohen Temperatur von  $1300^\circ \text{C}$ ., die zur Dissociation von  $\text{CO}_2$  erforderlich sind. Sie geht ebenfalls von einer Tatsache aus, wenn sie von Kohlendioxyd ausgeht, welches die Pflanze mit der Luft aufnimmt. Aber das alles

sind Dinge, die außerhalb des Protoplasmas vor sich gehen. Die Assimilation erfolgt aber im Protoplasma. Im Protoplasma ist aber  $\text{CO}_2$  nicht existenzfähig, sondern wird, wie wir bei der Atmung sehen, direkt entfernt. Das Protoplasma ist auf gasförmiges  $\text{CO}_2$  gar nicht eingerichtet, es würde dessen Spannungen erliegen. Aus  $\text{CO}_2$  muß in der Pflanze erst etwas dort Existenzfähiges, das Protoplasma nicht direkt Zerstörendes werden, d. h. es muß durch Umsetzungen mit Basen oder Wasser zu Karbonaten oder — wie ich der Einfachheit wegen annehmen will — zu Hydrat,  $\text{H}_2\text{CO}_3$ , werden.

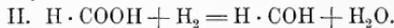
Die nach KASSOWITZ' Ausdruck katabolische Zerlegung des  $\text{CO}_2$  außerhalb des Protoplasma, von der BAYER ausging, existiert nicht, sondern die Assimilation oder Reduktion erfolgt in der Pflanze ebenso wie im Tiere metabolisch, wie der in England schon längst geprägte Ausdruck lautet, eine fundamentale Erhebung, deren erste Feststellung wir PFLÜGER verdanken. Die Pflanze nimmt also wohl  $\text{CO}_2$  aus der Luft auf, aber sie macht daraus erst durch einfache Umsetzung  $\text{H}_2\text{CO}_3$ , und das haben die Botaniker früher instinktiv richtig erkannt, wenn sie zunächst mit dieser Annahme auch nur die Einführung von Wasserstoff umgehen wollten. Die tatsächlich metabolische Verarbeitung der Kohlensäure im Protoplasma bzw. im Chromophyllkorn zeigt aber, daß diese Berichtigung der BAYERSchen Hypothese tiefer begründet ist und zwar chemisch und biologisch:



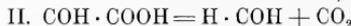
Ist Wasserstoff irgendwie vorhanden, so würde man bei Anwesenheit von Kohlendioxyd aber selbst katabolisch zu einer anderen Reduktion desselben kommen, nämlich zur Ameisensäure:



Aus dieser könnte man wieder durch weitere Einwirkung von Wasserstoff katabolisch zu Formaldehyd kommen:

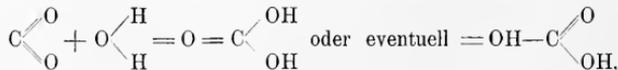


Aber man könnte auch nach einem von KÖNIG in Pflanzen als vorkommend nachgewiesenen Vorgange durch eine metabolisch mögliche Umlagerung über Glyoxylsäure, also ohne Wasserstoffreduktion zu Formaldehyd gelangen:



Eine Reduktion von Kohlendioxyd durch Wasserstoff ist demnach in der Pflanze sehr unwahrscheinlich. Doch leugne ich die Möglichkeit für andere biologische Prozesse nicht und bin zurzeit mit derartigen Versuchen beschäftigt, durch Wasserstoff eine Assimilation von  $\text{CO}_2$  und Karbonaten zu erzielen.

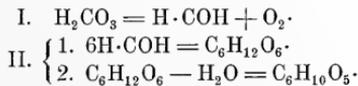
Da  $\text{CO}_2$  im Organismus erst umgesetzt werden muß:



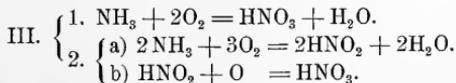
so kommt man zu einbasischen organischen Säuren, zu organischen Karbonsäuren oder man könnte im letzten Falle das Kohlensäurehydrat als Oxy-Ameisensäure auffassen. In diesen Fällen, die durch die Reaktionen der Salze als richtig erwiesen sind, wird die überflüssige Annahme eines Eintrittes von Wasserstoff vermieden und

durch einfache Atomumlagerungen ersetzt, die metabolisch, d. h. im Protoplasma selbst oder im Chromophyllkorn möglich und nachgewiesen sind. Der „Kontakt mit dem lebenden Assimilationsprotoplasma“, wie sich BOKORNY ausdrückte, wirkt dann katalysatorisch beschleunigend, vielleicht bei Chlorophyll auch noch, nach WIESNER, der durch die Sonnenstrahlung bewirkte reichliche Zufluß der Mineralstoffe bei der Transpiration. Es wurde nämlich 1876 von WIESNER nachgewiesen, daß die Transpiration durch das Chlorophyll im Lichte eine enorme Steigerung erfährt, und BROWN und ESCOMBE fanden 1899, daß bei der Sonnenblume 28% von der Gesamtenergie des auf die Blätter auffallenden Sonnenlichtes absorbiert und verwertet werden, von denen nur 0,5% für die Assimilation verbraucht wurden, während 27,5% der Transpiration dienen. Bei den Chromophyllen der Wasserpflanzen kommt ferner in Betracht, daß das Wasser selbst enorme Mengen der Sonnenenergie absorbiert und den Pflanzen entzieht. Man erkennt daraus, daß der der CO<sub>2</sub>-Assimilation oder -Zerlegung dienende Teil der Sonnenenergie früher stark überschätzt wurde, daß das Chlorophyll und die Chromophylle noch wichtige andere Funktionen zu erfüllen haben, man weiß, daß farbloses Protoplasma durch die Sonnenstrahlen direkt getötet wird, während nach meinen Ermittlungen das gegen Sonnenstrahlen geschützte farblose Protoplasma auch allein imstande ist, CO<sub>2</sub>-Assimilation zu bewirken.

Nachdem ich dies vorausgeschickt habe, kann ich jetzt den von mir ermittelten Fall der chemosynthetischen Assimilation von Kohlensäure bei der Nitrifikation noch einmal kurz besprechen, weil die das erstemal von mir gebrachten Formeln, die nur eine kurze Orientierung sein sollten, von einzelnen mißverstanden wurden, trotzdem ich mich durch den Wortlaut gegen solche Mißverständnisse im voraus gesichert hatte. Es macht dabei übrigens keinen Unterschied, ob die Kohlensäure frei als Anhydrit vorhanden ist oder dem Ammoniumkarbonat entnommen wird, ob das Ammoniak im kohlen sauren Ammonium vorhanden ist oder von einem anderen Ammoniumsalze stammt.



Hiermit habe ich mich 1887 bereits eindeutig auf den metabolischen Standpunkt gestellt und versuchte und versuche auch jetzt die Tatsache zu erklären, daß ich in meinen Versuchen als Kohlenstoffquelle nur den Kohlenstoff der Kohlensäure (als Karbonat oder frei) und als Reduktionsprodukt einen der Zellulose ähnlichen, mikrochemisch nachweisbaren Körper hatte. Im Prinzip verläuft diese Phase bei Photosynthese und Chemosynthese gleich und darf nicht ignoriert werden. Die Annahme eines Eintrittes von Wasserstoff für die Reduktion kann demnach bei I. entbehrt werden.



Dieses sind die beiden Fälle, die bei der Nitrifikation als Energiequelle in Betracht kommen können. Damit wird eine wichtige biologische Tatsache mit der

physikalisch-chemischen Ermittlung von LANDOLT verknüpft, daß Ammoniak durch Platinschwarz in Salpetersäure übergeführt wird.

Aber das kommt nicht allein in Betracht. Ich habe die Gleichung III. 1. damals bereits ausdrücklich erwähnt, um auch zu zeigen, „wie sich nicht nur die Synthese von Kohlehydraten aus dem Kohlenstoff der Kohlensäure, sondern auch die Fähigkeit der Sauerstoffübertragung, die sogenannte Oxydationsgährung, gleichfalls als eine einfache Anpassungserscheinung der Ernährung darstellt“. Es ist geradezu erstaunlich, wie WINOGRADSKY hieraus mir das direkte Gegenteil der tatsächlichen Erfahrung, nämlich daß die Nitrifikation reichlich Sauerstoff erfordert, zuschreiben und die Behauptung unterstellen konnte, daß damit die Nitrifikation bei Sauerstoffabschluß vor sich gehen müsse. In Wirklichkeit handelt es sich um gar nichts anderes, als daß bei dem Prozesse der Nitrifikation unbedingt Sauerstoff in statu nascenti entstehen muß (I.), der im Protoplasma auch sofort, ehe er nach außen frei austritt, zur Verfügung steht. Ich erkläre aus dieser wichtigen Tatsache gar nichts anderes als die Sauerstoffübertragung. Das aber ist eine Sache, die ganz eindeutig durch die späteren Arbeiten von PFEFFER und EWART ergänzt wurde. Ich glaube auch, daß man nur auf diese Weise zu einem Verständnisse der vom Gesamtleben der Zelle abtrennbaren Funktion der Sauerstoffübertragung und damit zu dem Begriffe der Oxydase kommen kann. Hätte WINOGRADSKY seinen eigenen Versuch nur bis zu Ende durchgedacht, so würde er aus den hierzu erforderlichen Gleichungen haben erkennen müssen, daß auch bei der Zweitheilung des Vorganges (I. und III, 2a und b) dieses Stadium eintreten muß. Nur dadurch wird es verständlich, daß die Intensität der Nitrifikation geradezu in einem Mißverhältnisse steht zur Vegetation der nitrifizierenden Bakterien.

Geht man von der ursprünglichen Auffassung von BAYER aus, so müßte man bei Gleichung I als Zwischenstadium die Reduktion mit Wasserstoff annehmen. Die Bildung von freiem Sauerstoff wird dadurch nicht alteriert, darf also unter keinen Umständen übersehen werden, ebenso wenig wie die Bildung von Kohlehydraten. Woher könnte aber bei der Nitrifikation Wasserstoff kommen? Löw meinte, „daß bei unvollständiger Oxydation des Ammoniaks Wasserstoff disponibel wird, der zur Reduktion der Kohlensäure dient:



Da der Prozeß aber nur bei ungehindertem Zutritt von Sauerstoff vor sich geht und deshalb stets vollständige Oxydation möglich ist, muß man in bezug auf den Wasserstoff eher umgekehrt an eine Feststellung von HOPPE-SEYLER denken, nach der naszierender Wasserstoff infolge seiner Affinität zu Sauerstoff bei Anwesenheit von indifferentem Luftsauerstoff dessen Molekel zerreißt, aktiviert und damit Ammoniak zu salpetriger Säure oxydiert:



Hier handelt es sich aber um etwas ganz anderes, da der Wasserstoff irgendwie gebildet und irgendwo hergenommen werden muß, um Ammoniak zu salpetriger Säure zu oxydieren, während nach Löw das Ammoniak selbst den Wasserstoff liefern müßte.

Bei der Zweiteilung der ganzen Nitrifikation müßte man dann aber noch weiter folgende Möglichkeit annehmen:  $\text{HNO}_2 + \text{H}_2\text{O} = \text{HNO}_3 + \text{H}_2$ , weil für diese Phase der Nitrifikation, d. h. für die Oxydation von Nitrit zu Nitrat für die Reduktion von  $\text{CO}_2$  nur salpetrige Säure als Quelle für den Wasserstoff in Betracht kommen könnte. Mit Rücksicht auf die gewaltigen Oxydationswirkungen der salpetrigen und Salpetersäure scheint mir eine solche Entstehung von Wasserstoff aus Ammoniak und salpetriger Säure wegen der sofortigen Oxydation derselben, die eine andere Wirkung derselben kaum zulassen dürfte, äußerst unwahrscheinlich.

Bei meiner oben dargelegten biologischen Auffassung der Kohlensäureassimilation, die mit den chemisch zulässigen Auffassungen über Konstitution der Kohlensäure in vollem Einklange steht, ist die Annahme einer Reduktion durch Wasserstoff auch vollständig überflüssig.

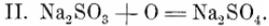
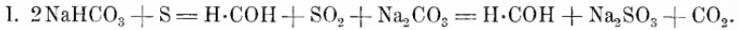
SCHLÖSING und MÜNTZ, welche das Verdienst haben, die Nitrifikation im Boden als Lebensvorgang erkannt zu haben, konnten sich nicht erklären woher chlorophyllfreie Mikroben den Kohlenstoff nehmen, da  $\text{CO}_2$  ausgeschlossen sei. Sie bemühten sich deshalb einen überall vorhandenen nährfähigen organischen Körper nachzuweisen und ergänzten die Vorstellung unserer Bierdichter, nach der die ganze Natur trinkt, durch die Annahme und den angeblichen Nachweis, daß überall Alkohol zur Verfügung stehe. Das war durch meinen Nachweis 1887 als überflüssig und unrichtig erwiesen, aber erst 1890 gab MÜNTZ zu, daß die nitrifizierenden Mikroben Teetotaler sind und sich des Alkohols enthalten.

Die nitrifizierenden Mikroben können sich als prototrophe Organismen an den Umsetzungen der Erdrinde beteiligen. Aber man darf sowohl für frühere Perioden als für die Gegenwart diesen Einfluß gegenüber dem überwältigenden Anteil der grünen Pflanzen vermutlich wohl nur mäßig einschätzen.

Nachdem 1903 NATHANSON im Meere Bakterien ermittelt hatte, welche aus Natriumthiosulfat Schwefel abspalten, hat BEIJERINCK 1904 mitgeteilt, daß er im Schlamm von Süßwasser aus Gräben und Kanälen einen „Thiobazillus thioparus“ gezüchtet hat, der aus verschiedenen Schwefelverbindungen, aus Natriumthiosulfat, Tetrathionat, Ammoniumrhodanat und Schwefelwasserstoff Schwefel freimacht. Dieser Prozeß ist, wie der der Oxydation von Ammoniak und salpetriger Säure bei der Nitrifikation, exothermisch und soll nun nach NATHANSON und BEIJERINCK dazu dienen, die Kohlensäure von Natriumbikarbonat zu reduzieren. BEIJERINCK sagt darüber wörtlich: „daß dieser Erreger tatsächlich für die Kohlensäurereduktion des Natriumbikarbonates, d. h. also für die Bildung der organischen Stoffe der Bakterienkörper, verwendet wird, ist unzweifelhaft.“

Angaben, wie er sich gegen Verunreinigungen geschützt hat, gibt er nicht, so daß man nur aus der meiner Ansicht nach überscharfen Kritik der Versuche von WINOGRADSKY schließen darf, daß er sich gegen die kohlenstoffhaltigen organischen Stoffe des destillierten Wassers und der Luft geschützt hat. Irgendwelche Vorstellung, wie bei diesem Vorgange die Reduktion verlaufen könnte oder ob er irgend ein Produkt ermittelt habe, gibt er nicht. Auch schriftlich äußerte er sich mir gegenüber nicht, als ich ihm meine Ansicht mit einer Bitte um eine Gegenäußerung mitteilte.

Ich muß deshalb versuchen, den Vorgang auf Grund der Tatsachen, daß Kohlensäure verbraucht und Schwefelsäure gebildet wird, verständlich zu machen:



Es ergibt sich also, daß die sich intermediär bildende schweflige Säure, deren Giftwirkung durch die sofortige Umsetzung paralysiert werden dürfte, die Ursache der Reduktion sein muß, und daß wir ebenso wie bei der Nitrifikation auf dasselbe Ausgangsmaterial, das Formaldehyd, verwiesen werden.

Die von NATHANSON und BEIJERINCK erhobene Tatsache bietet also ein mehrfaches Interesse. Sie stellt einmal die erste prinzipielle Erweiterung der von mir erhobenen Tatsache der chemosynthetischen Assimilation der Kohlensäure dar. Dann ergibt sich bei einem Durchdenken der Beobachtungen, daß sie im vollen Einklange mit den zurzeit theoretisch möglichen Vorstellungen stehen und demnach zu derselben Gruppe von Erscheinungen gehören. Wir sind demnach in der Lage, mit einer fast an Sicherheit grenzenden Wahrscheinlichkeit die Ansicht aufstellen zu können, daß für die Photosynthese und Chemosynthese die Reduktion von Kohlensäure denselben Weg geht.

Dann aber ist die Arbeit von BEIJERINCK noch deshalb interessant, weil sie uns jetzt die Möglichkeit gibt, die Verhältnisse bei den Beggatoen auf dasselbe Phänomen zurückzuführen, was bisher unmöglich war. Da bei den Beggatoen die Oxydation des Schwefelwasserstoffes zu Schwefel im Innern des Protoplasmas, also ganz sicher durch die Lebenstätigkeit metabolisch erfolgt, so muß auch hier die Bildung von Formaldehyd in oben angegebener Weise möglich sein. Da die Purpurbakterien mit Hilfe ihres Chromophylls dasselbe im Ultrarot machen, so ist es ganz eindeutig, daß die Kohlensäurereduktion bei den Schwefelbakterien photosynthetisch und chemosynthetisch in gleicher Weise verlaufen kann, und da die Purpurbakterien im geringeren Maße dieselbe Chromophyllfunktion im weißen Lichte ausüben, so ergibt sich, daß die Kohlensäureassimilation tatsächlich Protoplasmasynthese ist und daß die Chromophylle eine besondere Entwicklung und Anpassung zur Sensibilisierung oder Transformation dieser Funktionen durch das Licht darstellen,

Damit hoffe ich festgestellt zu haben, daß diese scheinbar so heterogenen Prozesse auf eine einheitliche chemische und biologische Form zurückgeführt werden können.

Als chemische Energiequellen sind bis jetzt nachgewiesen die Oxydation von Ammoniumverbindungen und von Schwefelverbindungen. Von WINOGRADSKY wurde auch behauptet, daß Eisenverbindungen dazu tauglich seien. Nun hatte schon ZOPF nachgewiesen, daß Eisenbakterien während des Lebens Ferriverbindungen in ihren Scheiden ablagern, und WINOGRADSKY hat behauptet, daß diese Bakterien, indem sie Ferrosalze zu Ferrisalzen, speziell Ferrobikarbonat zu Ferrihydroxyd oxydieren, die Energie für ihre Lebenstätigkeit gewinnen. Doch wurde die Sache von MOLISCH widerlegt durch den Nachweis, daß diese Bakterien in eisenfreien Lösungen ebenso gut wachsen und daß die Einlagerung der Ferrisalze nur in den Scheiden erfolgt,

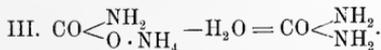
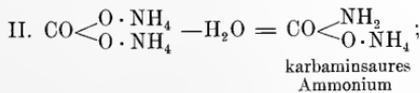
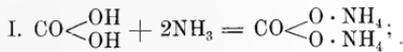
die das Eisen wie ein Filter zurückhalten, und daß die Oxydation von Eisen- und Manganverbindungen in den Scheiden, aber nicht in dem Protoplasma erfolgen kann. Auch BELJERINCK konnte die Oxydation von Ferroverbindungen nicht als Energiequelle verwerten, wie er mir kürzlich mitteilte. Über etwaige Beziehungen zur Kohlensäure hat keiner dieser Forscher eine Beobachtung oder Äußerung gemacht.

Ob andere chemische Energiequellen für die Reduktion von Kohlensäure existieren, ist zurzeit noch unbekannt.

Die Kohlensäure kann bei den Chemosynthesen als freies Kohlendioxyd verwertet werden, ferner sicher in der lockeren Verbindung mit Ammoniak im Ammoniumkarbonat, sicher für andere Fälle in Form von Alkalibikarbonaten, während die Carbonate der Erdalkalien, wenigstens soweit ich mir ein Urteil gestatten darf, dazu ungeeignet zu sein scheinen. In meinen Versuchen wenigstens hatten die Carbonate der Erdalkalien nur den bei Gährungsversuchen längst erkannten Wert, daß sie Säuren binden und dadurch die Kulturen begünstigen.

Ich muß jetzt noch kurz auf die Verbindungen mit Stickstoffsalzen eingehen. WINOGRADSKY meinte, daß bei Anwesenheit von Ammoniak und Kohlensäure primär ein Amid entstehen müsse, aus dem die Leibessubstanz der Bakterien sich bilde. Daß unter allen Umständen ein Kohlenhydrat aus der Assimilation hervorgeht, hat er vollständig ignoriert. Da aber diese letztere Synthese gerade das ist, was die Botaniker als Assimilation und als das wahre Wesen der Chlorophyllwirkung betrachteten, so habe ich gerade diesen Punkt speziell hervorgehoben und deshalb von „Chlorophyllwirkung ohne Chlorophyll“ gesprochen.

WINOGRADSKYS Hinweis, daß man auch das Ammoniak berücksichtigen müsse, hätte bei richtiger Deutung einen Fortschritt über mich hinaus darstellen können. Ich hatte mich darüber nicht geäußert, weil ich damals nicht erkannte und auch heute noch nicht weiß, was für ein N-haltiger oder eiweißartiger Körper in den nitrifizierenden Bakterien sich bildet. Aber auch WINOGRADSKY weiß davon ebensowenig, wenigstens hat er nie etwas darüber mitgeteilt. Er meinte trotzdem, man müsse zu einem Amid und zwar zu Karbamid, Harnstoff,  $\text{CO} \begin{smallmatrix} \text{NH}_2 \\ \text{NH}_2 \end{smallmatrix}$  gelangen. Gewiß kann das geschehen, und damit schließt sich WINOGRADSKY der Auffassung des  $\text{CO}_2$  als Hydrat an:



Ich habe mit Harnstoff nur dann Nitrifikation erreichen können, wenn derselbe in kohlen-saures Ammoniak übergegangen war, Harnstoff führte demnach nur auf dem Umwege über Formaldehyd zu höheren Verbindungen des Stickstoffes, und Löw hat ganz richtig bemerkt, daß es für den Pilz ganz unmöglich sein muß, über

Harnstoff direkt zu Eiweiß zu gelangen, weil zu große Mengen Stickstoff eliminiert werden müßten.

Aus diesen Gründen schloß ich mich, um den Aufbau der eiweißartigen Körper der Nitratbakterien aus Kohlensäure und Ammoniak verständlich zu machen, später an eine Vorstellung von LÖW an, nach der die Synthese über das an sich hypothetische Aldehyd der Asparaginsäure oder Aminobornsteinsäure führt, die bei der Bedeutung des Asparagin für die Eiweißsynthese im tierischen und pflanzlichen Organismus sehr anspricht:

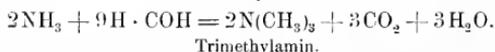
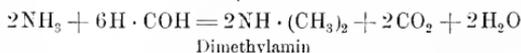
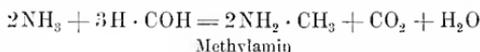


Eine Notwendigkeit zur Abspaltung von H liegt hierbei trotz der Bildung der Amidogruppe nicht vor.

Wenn man rein chemisch Ammoniak auf Formaldehyd einwirken läßt, erhält man Hexamethylentetramin, das Urotropin der Arzneimittellehre.

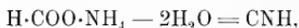


Aber ESCHWEILER und KÖPPE haben kürzlich nachgewiesen, daß bei anderen Mengenverhältnissen andere Körper entstehen, und zwar:



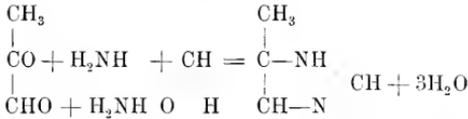
Das primäre Amin ist nun tatsächlich schon in Pflanzen nachgewiesen worden und ist auch für die Ernährung von Bakterien geeignet. Wir haben demnach unter Bedingungen, die sowohl rein chemisch als auch biologisch möglich sind, durch Formaldehyd und Ammoniak zu den für die Protoplasmasyntese wichtigen Aminen gelangen können.

Wenn wir chemisch von der Ameisensäure ausgehen, so kommen wir auf der einen Seite zu deren Aldehyd, zum Formaldehyd,  $\text{H} \cdot \text{COOH} + \text{H}_2 = \text{H} \cdot \text{COH} + \text{H}_2\text{O}$ , auf der anderen Seite zu ihrem Nitril,



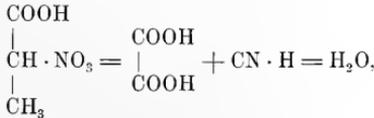
der Blausäure.

In der von WINOGRADSKY angenommenen Weise kann man zwar von Kohlensäure und Ammoniak zu Harnstoff, aber nicht von diesem unmittelbar zu Eiweiß kommen, weil der Harnstoff wieder umgekehrt zerfällt und man aus diesem Zirkel nicht herankommt. Trotzdem steckt in dieser Ansicht ein verwertbarer Kern, wenn man die neben der Eiweißbildung einhergehende, aber von WINOGRADSKY ganz vernachlässigte Polymerisation des Formaldehyds berücksichtigt. Nichts zwingt uns zu der Annahme, daß sich das Ammoniak nur mit der Kohlensäure verbindet, es kann sich auch mit dem Formaldehyd und mit dessen Polymerisationsprodukten vereinigen, also in ganz verschiedenen Phasen in Reaktion treten. Nun bildet sich schon in der Kälte aus Methylglyoxal, Ammoniak und Formaldehyd Methylimidazol



und KNOOP und WINDAUS haben soeben erst ermittelt, daß bei Einwirkung von Ammoniak auf Traubenzucker im Sonnenlichte reichlich Methylimidazol entsteht. Dieser Nachweis, daß sowohl bei der Zerlegung von Zucker als bei dem direkten Aufbau die Bildung von Methylimidazol über Methylglyoxal erfolgt, ist vom größten theoretischen Interesse. Dieser reaktionsfähige Körper könnte durch Verbindung mit Ammoniak und anderen N-Körpern zu den Alkaloiden, aber auch durch den Eintritt von Karbamid in polymerisiertes Formaldehyd und folgende Kondensation zu Xanthin oder aber durch die Verbindung von Methylimidazol und Glykocoll zu Histidin und so zur Eiweiß führen. Die Ansicht von WINOGRADSKY macht demnach wohl auf einen Mangel meiner Darstellung aufmerksam, ist aber an sich nicht verwertbar, sondern sogar unrichtig und wird erst verwertbar, wenn man sie in Beziehung zu meinem vorausgegangenen, von WINOGRADSKY ignorierten oder nicht verstandenen Erhebungen bringt. Aber auch dann ist es nur eine von mehreren Möglichkeiten, nach denen die  $\text{NH}_2$ -Gruppe mit Kohlensäure, Formaldehyd und dessen Polymerisationsprodukten in verschiedene Verbindung und Kondensation treten kann zur Bildung höherer C- und N-haltiger Körper der Leibessubstanz.

Wenn aber nicht Ammoniak sondern salpetrige Säure als Ausgangsmaterial dient, dürfte wohl ein anderer Weg zur Eiweißbildung in Betracht zu ziehen sein. Der Eintritt von Nitriten in Polymerisationsprodukte des Formaldehydes könnte zu Nitrokörpern führen und diese zur Entstehung von Nitrilen, z. B. nach HENRY zu Nitromilchsäure und von dieser zu Blausäure:

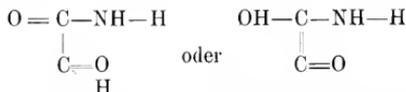


wobei sich die Oxalsäure z. B. mit Kalk zu Oxalat vereinigen könnte, während die Synthese von der polymerisationsfähigen Blausäure ausgehen würde. TREUB ermittelte nun, daß bei *Pangium edule* aus Kohlehydraten und Nitraten als erstes mikrochemisch nachweisbar N-haltiges Assimilationsprodukt Blausäure entsteht.

Durch Reduktion von Blausäure kommen wir nun ebenfalls zu dem oben in anderer Genese betrachteten primären Methylamin  $\text{CNH} + 4\text{H} = \text{NH}_2 \cdot \text{CH}_3$ , eine Reaktion, die ich als wichtiges Zwischenglied beim Aufbau der Alkohole und Amine erwähnen will, und die zu wichtigen Körpern wie Thein, Kreatin, Morphin Beziehungen hat.

Nun hat schon früher PFLÜGER für das Verhältnis des tierischen Organismus darauf hingewiesen, daß die Polymerisationsfähigkeit der Blausäure von fundamentaler Bedeutung für den labilen Aufbau komplexer Eiweißgruppen sei, und GAUTIER hat

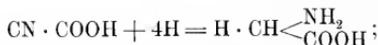
daraufhin das Eiweißmolekel geradezu als ein Nitril mit Aldehyd- oder Ketongruppen angesprochen, wie ich TREUB entnehme, dem wohl nur in den Formeln ein Druckfehler unterlaufen ist, die wohl so lauten sollen:



Nun hat KOSSEL die Polymerisationsfähigkeit von Blausäure nachgewiesen, indem er das Adenin als  $5 \cdot \text{CNH}$  bestimmte und als Amidohyoxanthin nachwies:

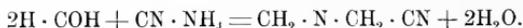


Die Xanthingruppe ist aber für den Aufbau des tierischen und pflanzlichen Eiweiß von Bedeutung. Cyanameisensäure liefert aber durch Reduktion die schon erwähnte Amidoessigsäure, die als Glykocoll oder Leimsüß für die Tierphysiologie von großer Bedeutung ist:



man kommt so wieder auch über die Nitrile zu Amidverbindungen.

Formaldehyd liefert mit Cyanammonium Methyleneamidoacetnitril, welches Beziehungen zur Glykocollgruppe hat und für die Auffassung der Albuminate als Nitrile interessiert:



Wenn Ammoniak auf das Cyanwasserstoff-Additionsprodukt eines Aldehyds einwirkt, entstehen Nitrile der Amidosäure, die durch intermediäre Verseifung, wie sie im Organismus möglich ist, im chemischen Versuch durch Salzsäure herbeigeführt wird, auch zu Ämidosäuren führen, speziell z. B. im Glykocoll:

1.  $\text{H} \cdot \text{COH} + \text{CNH} = \text{H} \cdot \text{CH} \begin{array}{l} \text{CN} \\ \text{OH} \end{array},$
2.  $\text{H} \cdot \text{CH} \begin{array}{l} \text{CN} \\ \text{OH} \end{array} + \text{NH}_3 = \text{H} \cdot \text{CH} \begin{array}{l} \text{CN} \\ \text{NH}_2 \end{array} + \text{H}_2\text{O}.$
3.  $\text{H} \cdot \text{CH} \begin{array}{l} \text{CN} \\ \text{NH}_2 \end{array} + 2\text{H}_2\text{O} + \text{HCl} = \text{H} \cdot \text{CH} \begin{array}{l} \text{COOH} \\ \text{NH}_2 \end{array} + \text{NH}_4\text{Cl}.$

Ich begnüge mich mit diesen chemischen Daten, mit denen ich nur zeigen möchte, daß wir einmal mit ein und demselben primären Reduktionsprodukte der Kohlensäure, dem Formaldehyd, ob photosynthetisch oder chemosynthetisch gebildet, zu den charakteristischen Assimilationsprodukten des Kohlenstoffes, den Kohlehydraten, daneben aber auch durch den Eintritt von Stickstoffverbindungen und Kondensationen zu einer außerordentlichen Vielgestaltigkeit von Körpern kommen, deren Bedeutung für die Eiweißsynthese feststeht. Die ungeheuere Vielheit der Erscheinungen läßt sich demnach wider Erwarten auf eine relative Einfachheit zurückführen und, wenn auch im Eiweiß schließlich mehrere Kerne vorliegen, so dürfte doch keine Notwendigkeit vorliegen, eine übermäßige Anzahl anzunehmen.

Schon einfache Polymerisationen, Synthesen und Kondensationen führen uns zu sehr komplexen Molekeln, welche alle für das Eiweiß charakteristische Eigenschaften tatsächlich enthalten, nämlich:

1. stickstoffhaltige Kerne,
2. eine Kohlenhydratgruppe,
3. außerordentlich labilen Aufbau des ganzen Molekels mit sehr leicht auslösbaren Hemmungen,
4. aktive potentiell-kinetische Atomgruppen und zwar speziell Aldehyd-, Amido- und Cyangruppen, welche spontan und katalysatorisch inaktiviert werden können.

Wir dürfen deshalb wohl erwarten, daß gerade die chemosynthetischen Untersuchungen über Kohlensäureassimilation und damit in Verbindung stehend Versuche über Stickstoffassimilation bei den Kleinlebewesen die Untersuchungen der Pflanzenphysiologen über die Assimilationsvorgänge durch Chromophylle, aber auch die Tierphysiologie nützlich ergänzen werden.

Soll ich noch einmal zusammenfassen, was wir als positive Fortschritte zu verzeichnen haben, so steht wohl zunächst die Tatsache fest, die ENGELMANN nachgewiesen hat, daß 1. bei einigen Pflanzen in den sichtbaren Strahlen arbeitende Chromophylle neben dem Chlorophyll vorhanden sind; 2. die Ermittlung von ENGELMANN, daß es Chromophyll gibt, welches auch außerhalb der sichtbaren Strahlen arbeitet; 3. die von mir erhobene Erscheinung, daß es neben der Photosynthese auch eine Chemosynthese zur Assimilation der Kohlensäure gibt; 4. daß die Synthese mit der Analyse, die Assimilation mit der Dissimilation in enger Weise verbunden sind und nur infolge der phylogenetischen Entwicklung teilweise getrennt wurden.

In diesem Sinne ist a) hervorzuheben die chemische Verwandtschaft von Chlorophyll und Hämoglobin, und b) die von mir gebrachte Feststellung, daß die Oxydationsgährungen und die Entwicklung der Oxydasen anknüpfen an die Ernährung und Assimilation.

M. H.! Bei den vielen Lücken, die selbstverständlich jetzt noch zu verzeichnen sind, kommt uns allen vielleicht einmal das zu Gute, was GALILEI die Liebeshwürdigkeit der Natur nannte. Mir selbst kommt hoffentlich bei dem heiklen Thema zu Gute, daß Sie als Vertreter der Scientia amabilis persönlich so viel Liebeshwürdigkeit entfalten, um dem Vertreter einer anderen Disziplin so lange Gehör zu schenken.

Gerade aus diesem Zusammenarbeiten darf man erwarten, allmählich zu weiteren Tatsachen und fruchtbaren heuristischen Hypothesen zu kommen, da wir doch schließlich alle trotz aller Schwierigkeiten unentwegt an der einen großen Aufgabe arbeiten, an dem Ausban der Biologie, für deren Bedeutung und uns alle fesselndes Interesse wir an GOETHES Wort festhalten, daß das Leben die schönste Erfindung der Natur ist.

### 3. Die Kohlensäureassimilation vom Standpunkt des Metabolismus.

Von Prof. **Max Kassowitz** (Wien).

Meine Herren! Ich habe mir, obwohl nicht Botaniker von Fach, das Wort erbeten, weil ich geglaubt habe, einigem Interesse zu begegnen, wenn ich aus Anlaß der auf der Tagesordnung stehenden Frage der Kohlensäureassimilation jene Auffassung dieses Prozesses Ihrem maßgebenden Urteile unterbreite, welche ich, auf streng metabolischem Standpunkte fußend, im ersten Bande meiner Allgemeinen Biologie entwickelt habe.

Was verstehe ich nun unter Metabolismus oder metabolischem Stoffwechsel? Ich verstehe darunter die Verwendung von Nahrungstoffen — mögen sie nun in den Organismus von außen eingeführt werden oder in ihm schon als Reserve vorhanden sein — zum Aufbau von Protoplasma, und auf der anderen Seite den Zerfall von Protoplasma unter Abgabe von Spaltungsprodukten, welche entweder als nicht mehr verwendbare Auswurfstoffe nach außen befördert oder als formbildende Elemente und als Reservestoffe abgelagert werden. Diesem metabolischen Stoffwechsel habe ich den katabolischen gegenüber gestellt, welcher nach viel verbreiteter Annahme darin bestehen soll, daß nährnde Stoffe, ohne zum Aufbau von Protoplasma verwendet zu werden, unter einem unbekanntem und undefinierbaren Einfluß dieses selben Protoplasmas entweder direkt in Auswurfstoffe verwandelt werden oder andere absteigende und aufsteigende Veränderungen erfahren. Während aber der metabolische Stoffwechsel nicht im mindesten hypothetisch ist, weil es keinem Zweifel unterliegen kann, daß lebendes Protoplasma auf Kosten von Nahrungstoffen heranwächst und es ebenso sicher ist, daß die labilen chemischen Einheiten des Protoplasmas durch die verschiedensten Einwirkungen und Reize zum Zerfall gebracht werden können, werden die katabolischen Prozesse zwar von vielen Seiten theoretisch postuliert und hypothetisch als bestehend angenommen; aber es existiert kein einziger stringenter Beweis dafür, daß diese theoretisch deduzierten katabolischen Spaltungen und Synthesen auch tatsächlich vor sich gehen. Natürlich sehe ich dabei ab von den enzymatischen Spaltungen, durch welche nicht assimilierbare Stoffe mittelst der von den lebenden Protoplasmen gelieferten Fermente in assimilierbare verwandelt werden, weil diese Spaltungen, sobald die Enzyme einmal abgegeben sind, auch unabhängig vom lebenden Protoplasma vor sich gehen können. Daß aber Zucker oder Fett direkt zu Kohlensäure und Wasser oxydiert werden, daß aus Zucker Stärke oder Glykogen oder Zellulose direkt hervorgehen, daß aus Ammoniak oder Salpetersäure Pflanzeneiweiß und aus diesem Fibrin oder Muskeleiweiß oder Eieralbumin oder irgend ein anderer

tierischer Eiweißkörper ohne metabolische Vermittlung von lebendem Protoplasma gebildet werden können, das wird zwar vielfach auf Grund von hypothetischen Vorstellungen angenommen, aber wir kennen keine einzige Tatsache, welche dazu zwingt, diese hypothetischen Vorstellungen als den Ausdruck wirklichen Geschehens zu betrachten.

Nicht weniger bedeutsam erscheint aber der Unterschied zwischen der metabolischen und der katabolischen Auffassung der Stoffwechselvorgänge in der Beziehung, daß wir uns über den Mechanismus der metabolischen Prozesse ganz bestimmte konkrete Vorstellungen zu machen in der Lage sind, während die Kräfte, welche die katabolischen Stoffumwandlungen vollführen sollen, in das tiefste Dunkel gehüllt sind.

Wenn wir also zunächst das Wachstum des Protoplasmas auf Kosten der Nahrung oder der Reservestoffe ins Auge fassen, so besitzen wir hier einen festen empirischen Halt in der von niemandem mehr bezweifelten Tatsache, daß neues Protoplasma sich niemals selbständig aus seinen Komponenten aufbaut, sondern immer nur dann, wenn schon lebendes Protoplasma vorhanden ist und wenn das zum Aufbau der neuen protoplasmatischen Teile geeignete Material in die molekulare Nähe des vorhandenen Protoplasmas gelangt. Daraus können wir aber unmöglich etwas anderes schließen, als daß die chemischen Einheiten des lebenden Protoplasmas einen bestimmten Einfluß auf die in ihre Aktionssphäre gelangenden assimilierbaren Stoffe ausüben, und zwar in der Richtung, daß sich diese zu neuen Einheiten derselben chemischen Struktur oder einer sehr ähnlichen vereinigen. Man mag sich über diese assimilatorische Energie welche Vorstellung immer machen, aber die Annahme einer solchen ist keine hypothetische, sondern sie geht schon aus den beobachteten Tatsachen der assimilatorischen Protoplasmabildung unmittelbar hervor, und überdies ist ihre Existenz auch durch gewisse Beobachtungen der anorganischen Chemie vollständig gesichert, weil sich gezeigt hat, daß auch hier gewisse Synthesen, welche ohne die Gegenwart der zu bildenden Verbindungen entweder gar nicht, oder nur träge vorstatten gehen, sofort in energischer Weise eingeleitet werden, wenn auch nur ganz geringe Mengen der zu bildenden Substanz in intime Berührung mit den zur Synthese geeigneten Stoffen gebracht werden <sup>1)</sup>.

Aber auch die Spaltung der Moleküle des lebenden Protoplasmas unter Abgabe von einfacher gebauten Spaltprodukten ist nicht bloß eine Hypothese, die richtig oder auch nicht richtig sein könnte, sondern sie ergibt sich unmittelbar aus feststehenden empirischen Tatsachen. Denn daß das lebende Protoplasma durch Einwirkungen der mannigfaltigsten Art, durch mechanische (Stoß, Druck, Zerrung) oder chemische (Ätzmittel, Gifte) oder thermische (Verbrennung, Erfrierung) oder durch Elektrolyse zerstört und getötet werden kann und daß dabei die Bestandteile des zerstörten Protoplasmas nicht etwa spurlos verschwinden, sondern als Spaltprodukte seiner zerstörten chemischen Einheiten zurückbleiben, das kann man wohl als zweifellos hinstellen und man kann daraus nicht nur mit Bestimmtheit deduzieren,

1) Näheres hierüber im ersten Bande meiner Allgemeinen Biologie, p. 193 ff. Wien 1899.

daß dieselben Agentien, wenn sie in schwächerem Grade zur Wirkung gelangen, auch partielle Zerstörungen protoplasmatischer Teilchen unter Abgabe von Spaltprodukten herbeiführen müssen, sondern man gelangt dadurch auch zu einem mechanischen Verständnis für die Wirkung der physiologischen Reize, welche mit diesen abgeschwächten Agentien völlig identisch sind. Wenn man also die Stoffwechselprozesse und die mit ihnen auf das engste verbundenen physiologischen Funktionen auf Synthese und Spaltung der chemischen Einheiten der lebenden Substanz zurückführen könnte, dann wären alle hypothetischen Vorstellungen von besonderen Kräften, welche die Stoffumwandlungen in dem lebenden Organismus bewirken sollen, völlig überflüssig geworden.

Ich habe mich nun in den bisher erschienenen drei Bänden meines biologischen Werkes bemüht, in eingehender Analyse zu prüfen, ob es in der Tat ohne besondere Schwierigkeiten möglich ist, die wichtigsten Lebenserscheinungen der Tiere und Pflanzen auf Bildung und Zerfall der lebenden Substanz zurückzuführen. Heute muß ich mich aber darauf beschränken, Ihnen in gedrängter Kürze darzulegen, daß diese Möglichkeit auch für die Assimilation der Pflanzen und ganz speziell für die Assimilation der Kohlensäure besteht.

Niemand zweifelt daran, daß das Protoplasma der Pflanzen Kohlenstoff enthält und jedermann weiß, daß die grünen Pflanzen unter natürlichen Bedingungen heranwachsen und ungeheure Massen lebender Substanz herausbilden können, ohne eine andere denkbare Kohlenstoffquelle als die Kohlensäure der Luft. Stammt aber aller Kohlenstoff der grünen Pflanzen aus der Kohlensäure, dann sind nur zwei Möglichkeiten denkbar. Entweder werden die Kohlenstoffatome der Kohlensäure zusammen mit den Wasserstoffatomen des Wassers und den Stickstoff-, Schwefel-, Phosphor- und anderen Atomen, die die Pflanzen ihren mineralischen Nahrungsstoffen entnehmen, nach metabolischen Prinzipien zum Aufbau der chemischen Einheiten des Protoplasmas verwendet und alle nicht protoplasmatischen Teile der Pflanze, welche Kohlenstoff enthalten, also Stärke, Zellulose, fette Öle, Asparagin, Eiweißstoffe, Enzyme etc. sind Abspaltungsprodukte der mit Hilfe der Kohlensäure gebildeten Protoplasmen; oder man wendet sich der katabolischen Auffassung zu, und dann muß man es für möglich halten, daß unter einem mysteriösen Einflusse des lebenden Protoplasmas Schritt für Schritt aufsteigende Synthesen zustande kommen, aus denen zunächst die einfacheren Moleküle der Säuren, der Kohlehydrate, der Fette, der aromatischen Verbindungen, der Farbstoffe, dann die komplizierter gebauten Eiweißstoffe mit Einschluß der Fermente hervorgehen, bis endlich als Krönung des Gebäudes, als höchstes synthetisches Produkt das labile und reizbare Protoplasma zustande kommt.

Wägt man nun diese beiden Möglichkeiten gegeneinander ab, so zeigt sich vor allem, daß die großen Vorteile, welche uns die metabolische Auffassung der Lebensprozesse schon im allgemeinen bietet, auch dem Verständnis des speziellen Vorganges, mit dem wir uns eben beschäftigen, in hohem Maße zugute kommen. Denn die Kohlensäureassimilation ist dann nicht mehr etwas ganz Apartes, sondern nur ein Spezialfall von assimilatorischer Verwertung sauerstoffhaltiger Baustoffe des Protoplasmas und nicht einmal die der Assimilation des Kohlenstoffes vorhergehende

Losreißung desselben von dem mit ihm verbundenen Sauerstoff wäre ein Novum, weil auch Stickstoff, Schwefel, Phosphor, Calcium, Eisen etc., wenn sie den neu zu bildenden Molekülen einverleibt werden sollen, vorerst aus der innigen Verbindung mit Sauerstoff losgetrennt werden müssen, in der sie sich in den hochoxydierten Nitraten, Sulfaten, Phosphaten, Kalksalzen und Eisenverbindungen, die der Pflanze zur Nahrung dienen, befinden haben. Denn da es niemand für denkbar hält, daß der Stickstoff im Protoplasma in Form von Salpetersäure oder der Schwefel in Form von Schwefelsäure enthalten ist, so muß der assimilatorischen Verwendung dieser Verbindungen unbedingt eine Sauerstoffberaubung vorhergehen, und der Umstand, daß der aus diesen Verbindungen abgetrennte Sauerstoff nicht, wie bei der Reduktion der Kohlensäure, nach außen abgegeben wird, kann selbstverständlich das Zwingende dieser Folgerung nicht im geringsten erschüttern. Nur die Menge des bei der Reduktion der Nitrate, Sulfate etc. frei werdenden Sauerstoffes bleibt hinter dem Ergebnis der Reduktion der Kohlensäure (und des Wassers) bedeutend zurück, weil die Zahl der zur Bildung der Protoplasmamoleküle notwendigen Kohlenstoff- und Wasserstoffatome die der anderen dazu verwendeten Elemente um so vieles übertrifft. Werden also, wie bei den chlorophyllfreien Pflanzen, nur mineralische und sauerstoffarme organische Verbindungen assimiliert, dann wird der gesamte Sauerstoff, der bei der Reduktion der Assimilanden gewonnen wird, wieder zur Oxydation im Innern der Pflanze verwendet und von einer Sauerstoffausscheidung ist hier so wenig die Rede, wie bei den Tieren, obwohl auch hier Reduktionsprozesse, wenn auch in noch reduzierterem Maßstabe, vor sich gehen müssen.

Nur in einem wichtigen Punkte würde sich die assimilatorische Reduktion der Kohlensäure von der anderen sauerstoffhaltigen Nahrungstoffe unterscheiden, nämlich durch die Notwendigkeit der Mitwirkung der Lichtenergie und der Vermittlung des Chlorophylls oder anderer Chromophylle. Aber auch dieser Unterschied wäre kein prinzipieller, weil auch die Assimilation aller anderen sauerstoffhaltigen Nahrungstoffe der Pflanzen (und auch der Tiere) nicht allein durch die assimilatorische Energie der schon vorhandenen Protoplasmamoleküle zustande kommt, sondern auch noch einer anderen Energie bedarf, um die der Assimilation vorhergehende und offenbar unerläßliche Trennung der Sauerstoffbindung zu bewerkstelligen, nämlich der Wärmeenergie. Wir wissen nämlich, daß Protoplasmawachstum weder bei Tieren noch bei Pflanzen möglich ist, wenn nicht entweder durch Wärmezufuhr von außen oder durch innere Wärmebildung ein gewisses Wärmeminimum vorhanden ist, und daß die Energie des Wachstums, also auch das Maß der assimilatorischen Synthese mit der Steigerung der Temperatur bis zu einem gewissen Optimum wächst. Während aber für die Reduktion der Nitrate, Sulfate etc., dann für die Reduktion der Gruppe HCOH der Zuckerstoffe und wahrscheinlich auch der Eiweißstoffe (welche als gesättigte Verbindungen unmöglich als solche den komplizierten Protoplasmamolekülen einverleibt werden könnten) die Wärmeschwingungen im Verein mit der assimilatorischen Energie ausreichen, kann die viel stärkere Bindung zwischen dem Kohlenstoff und dem Sauerstoff offenbar von diesen Agentien, wenigstens bei den höheren Pflanzen, nicht überwunden werden und es müssen daher auch die Lichtschwingungen

mitwirken, welche aber — aus bisher noch nicht aufgeklärten Gründen — nur unter Vermittlung des Chlorophylls oder gewisser Äquivalente desselben zu intervenieren vermögen.

Hat sich aber einmal auf diese Weise die Synthese der Protoplasmamoleküle vollzogen, dann kann man ohne jede Schwierigkeit verstehen, wie aus dem Zerfall dieser überaus komplizierten und hochgradig labilen Verbindungen die mannigfaltigsten Zerfallsprodukte — Stärke, Zellulose, fette Öle, aromatische Verbindungen, Säuren und Gerbstoffe, Eiweißkörper etc. — hervorgehen können. Daß aber die Stärke mit besonderer Vorliebe, wenn auch nicht ausschließlich, an jenen Stellen zum Vorschein kommt, wo die Anwesenheit des Chlorophylls die Heranziehung der einzigen äußeren Kohlenstoffquelle zur Synthese neuer Moleküle des Protoplasmas ermöglicht, das darf uns nicht überraschen, weil mit jeder Bildung neuer solcher Moleküle immer auch wieder die Möglichkeit ihres Zerfalls und der Bildung von Zerfallsprodukten gegeben ist.

Stelle ich nun dieser metabolischen Auffassung der Kohlensäureassimilation und der Stärkebildung, welcher meines Wissens keine einzige Beobachtungstatsache entgegensteht, die verschiedenen katabolischen Hypothesen gegenüber, so ergibt sich bei diesen eine ganze Reihe von Bedenken und Schwierigkeiten, von denen ich heute nur die wichtigsten in knappen Zügen skizzieren kann.

1. Denkt man sich die Mitwirkung des Protoplasmas bei den katabolischen Prozessen aufsteigender und absteigender Richtung im Sinne der molekular-physikalischen Hypothese durch Schwingungen seiner Moleküle vollzogen, welche ihre Energie auf die Nahrungstoffe übertragen, dann kann man unmöglich verstehen, wie derselbe Nahrungstoff (z. B. Zucker) durch dieselben Schwingungen einmal zum Eintreten in höhere Verbindungen (z. B. Stärke oder Zellulose oder Eiweiß) und dann wieder zu oxydativen Spaltungen (mit Bildung von Kohlensäure und Wasser) veranlaßt werden soll.

2. Denkt man wieder an enzymatische Vorgänge, dann müßte man erstens neben den spaltenden auch synthetische Enzyme, deren man bisher nicht habhaft werden konnte, supponieren, und wenn diese letzteren, obwohl es vielfach bezweifelt wird, dennoch existieren sollten, dann könnte man wieder nicht begreifen, wie die Rollen zwischen den beiden antagonistisch wirkenden Kategorien so wunderbar verteilt sein können, daß jedesmal die eine ihre Wirkung einstellt, wenn die andere ihre gegenteilige Wirkung entfalten soll. Diese Rollenverteilung aber den „intelligenten Kräften“ der neueren Vitalisten zu überlassen, dazu dürften vorläufig nicht viele Naturforscher bereit sein.

3. Folgt man der Hypothese von LIEBIG und ROCHLEDER und führt den Weg der aufsteigenden Synthese von Kohlensäure und Wasser über Ameisensäure, Oxalsäure und andere Pflanzensäuren bis zu den Kohlehydraten, dann scheidert diese Hypothese — ganz abgesehen davon, daß sie nicht die Kräfte namhaft machen kann, welche diese lange Reihe von Umwandlungen bewirken sollen — schon von vorn-

herein an dem Umstande, daß der grüne Farbstoff schon durch Spuren von organischer Säure zerstört wird.

4. Folgt man dagegen der populär gewordenen Hypothese von BAEYER, welcher zuerst aus Kohlensäure Formaldehyd und aus diesem durch Kondensation Zucker entstehen läßt, dann müßte man daran vergessen, daß Formaldehyd eines der stärksten Protoplasmagifte ist, welches eben dasselbe Protoplasma zerstört, unter dessen Einwirkung seine Umwandlung in Zucker bewerkstelligt werden soll.

5. Wenn die Kohlensäure, bevor sie in Zucker oder Stärke verwandelt wird, Zwischenstufen wie Ameisensäure oder Formaldehyd passieren müßte, dann müßten diese intermediären Produkte unbedingt einen Nährwert für die Pflanze besitzen. Aber Ameisensäure kann von keiner Chlorophyllpflanze in ihrem Stoffwechsel verwertet werden, und Formaldehyd ist das Gegenteil einer Nahrung, nämlich ein Gift der stärksten Art für alles lebende Protoplasma<sup>1)</sup>.

6. Das häufige Erscheinen der Stärke in den Chlorophyllkörpern kann nicht als Beweis dienen für ihre Entstehung aus Kohlensäure, weil Stärke auch in Teilen erscheint, wo von einer Umwandlung von Kohlensäure in Stärke nicht die Rede sein kann. Auch kann Stärke (und Zellulose) in Pflanzen gebildet werden, die von außen gar keine Kohlensäure, sondern nur Zucker als Kohlenstoffquelle beziehen.

7. Da eine Wanderung von Stärkekörnern durch die Zellwände und durch komplizierte Protoplasmastrukturen hindurch aus mechanischen Gründen nicht verständlich erscheint, müßte die Stärke überall, wo kein Chlorophyll vorhanden ist, auf eine ganz andere Weise gebildet werden als in den Chlorophyllorganen. Dieser Schwierigkeit entgeht man, wenn man sie eben wie alle anderen tierischen und pflanzlichen Reservestoffe (mit Einschluß des ihr so nahe verwandten Glykogens) aus dem Zerfall von Protoplasma hervorgehen läßt.

8. Da man aus guten Gründen zu der Annahme gelangt ist, daß die Zellulosen der Zellwände nicht durch aufsteigende Synthese, sondern entweder als Sekrete des Protoplasmas oder durch seine Umwandlung (d. h. also wohl als Zerfallsprodukte seiner labilen Moleküle) anzusehen sind, so ist es in hohem Grade unwahrscheinlich, daß die so nahe verwandte Stärke und die anderen Kohlehydrate, obwohl auch sie immer nur in protoplasmatischen Gebilden zum Vorschein kommen, auf einem ganz entgegengesetzten Wege gebildet werden.

9. Da Stärke auch in völlig stärkefrei gemachten Blättern gebildet werden kann, so hätte man eigentlich vom Standpunkte des Katabolismus gar nicht das Recht, von einer „Assimilation“ der Kohlensäure zu sprechen, weil hier gar keine assimilierenden Moleküle vorhanden wären, nämlich keine chemischen Verbindungen, welche die Assimilanden, zu denen auch die Kohlensäure gehört, dazu bringen, sich zu neuen chemischen Einheiten, die ihnen gleich oder ähnlich sind, zu verbinden. Es würde sich also gar nicht um eine Assimilation, sondern um eine *Generatio spontanea* der Stärkemoleküle

1) Dieser Einwand ist nicht dadurch zu entkräften, daß Verbindungen von Formaldehyd während wirken können, weil es in diesen Verbindungen seine Giftwirkung verliert.

handeln. Dagegen trüge die Kohlensäureassimilation vom metabolischen Standpunkte ihren Namen mit vollem Recht, weil die Verwendung des in der Kohlensäure enthaltenen Kohlenstoffes zur assimilatorischen Synthese neuer Protoplasmamoleküle nur unter dem assimilatorischen Einflusse der schon vorhandenen Moleküle vor sich gehen könnte.

Ich übergehe eine ganze Reihe nicht minder triftiger Einwände, die sich gegen die katabolische Auffassung des Stoffwechsels im allgemeinen und gegen die direkte Verwendung des der Kohlensäure entnommenen Kohlenstoffes zur Bildung nichtprotoplasmatischer Substanzen erheben lassen und eile zum Schlusse.

Ich möchte wünschen, daß es mir durch diese flüchtigen Auseinandersetzungen gelungen sei, Sie zu überzeugen, daß die hier vorgetragene Deutung der Erscheinungen in ernste Erwägung gezogen zu werden verdient. Eine definitive Entscheidung zu ihren Gunsten wäre aber erst von einer streng objektiven verifikatorischen Prüfung zu erwarten, und zu einer solchen sind nur diejenigen berufen, die über die Methoden und Behelfe der pflanzenphysiologischen Experimentierkunst verfügen.

## IV.

# Die Regeneration.

Vorträge von **K. Goebel** (München) und **G. Lopriore** (Catania), gehalten in der wissenschaftlichen Sitzung des Kongresses am 15. Juni 1905.

---

## 1. Allgemeine Regenerationsprobleme.

Von **K. Goebel** (München).

---

Über Regenerationserscheinungen bei Pflanzen haben uns die letzten Jahrzehnte eine große Anzahl von Untersuchungen gebracht<sup>1)</sup>. Wenn man diese überblickt, so ergibt sich, daß ihr Wert, abgesehen von der Fülle von Einzeltatsachen, welche dabei zutage traten, doch hauptsächlich darin liegt, daß sie eine Anzahl allgemeinerer Probleme uns deutlicher zum Bewußtsein gebracht haben.

Wenn ich es auf Wunsch der Leitung dieses Kongresses versuche, kurz diese Probleme zu besprechen, die Tatsachen selbst aber nur insofern heranzuziehen, als sie für die Formulierung der Probleme von Bedeutung sind, so möchte ich zunächst daran erinnern, daß das Gebiet, mit welchem wir uns dabei zu beschäftigen haben, obwohl es erst in jüngster Zeit intensiver bebaut wurde, doch offenbar die ältesten Anfänge einer experimentellen Morphologie in sich schließt. Daß ein abgeschnittenes Sproßstück bei vielen Pflanzen zum Ausgangspunkt einer neuen Pflanze wird, ist sicher eine uralte Erfahrung, und ich möchte glauben, daß auch die alte Fabel von der lernäischen Hydra, der für einen abgehauenen Kopf mehrere neue wachsen, nichts anderes ist, als eine poetische Ausschmückung der Regenerationserscheinungen, die man an vielen Baumstümpfen oder den Wurzeln von *Taraxacum* und an anderen Pflanzen leicht beobachten kann und wohl auch im Altertum schon beobachtet hat.

Indes erlaubt die Zeit nicht, eine Geschichte des Gegenstandes zu geben und die Untersuchungen der älteren Botaniker, wie **MALPIGHI**, **DUHAMEL DU MONCEAU**, **BONNET**, **KNIGHT** und anderer hier anzuführen. Vielmehr möchte ich sogleich

---

1) Vgl. die Literatur in **PFEFFERS** Pflanzenphysiologie, II. Aufl., und **GOEBEL**, Über Regeneration im Pflanzenreiche, Biol. Zentralbl., Bd. XXII.

zu den Problemen übergehen, die sich aus der Beobachtung der Regenerationsercheinungen ergeben und dabei zunächst anknüpfen an einen Satz, den TURPIN im Jahre 1839<sup>1)</sup> ausgesprochen hat. Dieser Satz lautet, „daß in allen Geweberegionen einer Pflanze das Leben gleichmäßig verteilt und in unzählige Einzelzentren konzentriert ist, aus denen durch Reizung die Entwicklung eines embryonalen, die Art erhaltenden Körpers hervorgehen kann“. In die heutige Sprache übersetzt, würde das lauten: Alle Zellen einer Pflanze sind äquipotentiell, jede kann unter bestimmten Umständen zu einer ganzen Pflanze heranwachsen.

Dieser TURPINSche Satz tritt zwar äußerlich als Zusammenfassung von Beobachtungstatsachen auf, in Wirklichkeit aber ist er eine auf einer schmalen Basis von Erfahrungen aufgebaute Verallgemeinerung und schließt — obwohl auch spätere Autoren zu denselben Anschauungen gelangt sind — eine Reihe von noch keineswegs gelösten Problemen ein. Es ergeben sich aus ihm die folgenden Fragen: Sind wirklich alle Zellen eines Pflanzenkörpers gleichmäßig regenerationsfähig, und was ist der Reiz („excitation“), der sie zur Regeneration veranlaßt? An diese schließen sich dann zwei weitere, zwar nicht TURPIN, teilweise aber anderen älteren Beobachtern zum Bewußtsein gekommene Probleme: die Frage nach der Qualität der bei der Regeneration erscheinenden Neubildungen und die nach ihrer Anordnung, speziell nach den Ursachen der so häufig zu beobachtenden polaren Verteilung.

### § 1. Aquipotentialität und Regenerationsfähigkeit der Zellen.

Daß die Entscheidung darüber, ob alle protoplasmahaltigen Zellen eines Pflanzenkörpers gleich regenerationsfähig sind oder nicht für unsere Gesamtauffassung der Entwicklung von großer Bedeutung ist, braucht kaum hervorgehoben zu werden; denn anders ausgedrückt lautet die Frage: Wie geht eigentlich die Entwicklung von der Eizelle oder Spore aus vor sich? Sind die durch Teilung entstandenen Zellen untereinander ursprünglich gleichartig (und deshalb ebenso wie die Keimzelle imstande den ganzen Organismus hervorzubringen) und nur durch ihre Beziehungen zu anderen Zellen und zur Außenwelt, in bestimmter Richtung, aber nicht dauernd induziert resp. modifiziert, oder werden die einzelnen Zellen im Laufe der Entwicklung ungleichartig und erhalten von vornherein einen besonderen Stempel aufgeprägt, der sie ein für allemal voneinander verschieden erscheinen läßt? Das Resultat der bisher vorliegenden Beobachtungen läßt sich wohl dahin zusammenfassen, daß die Regenerationsfähigkeit der Zellen eine um so größere ist, je weniger scharf die Arbeitsteilung zwischen den einzelnen Zellenformen durchgeführt ist. Der TURPINSche Satz gilt also z. B. für die Moose in weiterer Ausdehnung als für die höheren Pflanzen, und auch bei den Moosen nicht für diejenigen Zellen, die am meisten von den anderen abweichen, wie z. B. die Rhizoiden und Schleimpapillen der Lebermoose, Zellen, welche, obwohl sie Protoplasma enthalten, soweit wir wissen ihre Teilungsfähigkeit und damit auch die Regenerationsfähigkeit eingebüßt haben, was in der neueren Literatur, welche vielfach

1) Comptes rendus de l'academie des sciences, Paris 1839, p. 439.

alle Zellen eines Lebermoosthallus für regenerationsfähig erklärt, vielfach nicht beachtet worden ist. Aber es liegen Anhaltspunkte dafür vor, daß es sich dabei nur um eine im Verlauf der Entwicklung eingetretene Umänderung der Zellen- resp. Protoplasmaeigenschaften handelt. Denn es ist kaum zu bezweifeln, daß eine sehr jugendliche Rhizoidzelle oder Schleimpapille zur Regeneration der ganzen Pflanze veranlaßt werden könnte. Wenigstens hat GIESENHAGEN<sup>1)</sup> für Chara gezeigt, daß man die jungen Rhizoiden zu Sprossen (Zweig-Vorkeimen) umbilden kann, und so dürfte es sich auch für die Lebermoosrhizoiden nur darum handeln, auf welchem, früheren oder späteren, Entwicklungsstadium der Verlust der Regenerationsfähigkeit eintritt, zumal z. B. die Rhizoiden einer Anzahl von mir untersuchter Gottschea-Arten schon normal zu ziemlich umfangreichen Zellkörper werden. Es knüpft sich daran naturgemäß die weitere Frage, worauf der Verlust der Regenerationsfähigkeit beruht, welche inneren Veränderungen in der Zelle diesen also bedingen. Für die Beantwortung dieser Frage liegen bis jetzt keine Anhaltspunkte vor. Wir können es einer Zelle nicht direkt ansehen, ob sie regenerationsfähig ist oder nicht. Denn wenn wir z. B. sagen würden, sie ist um so regenerationsfähiger, je mehr sie ihren embryonalen Charakter behalten hat, so ist dies keine Erklärung, sondern nur eine Umschreibung der Tatsache, daß allerdings Gewebe, welches wir als embryonal bezeichnen, d. h. welches besteht aus Zellen, die sich durch ihre Teilungsfähigkeit und ihren reichen Plasmagehalt auszeichnen, besonders regenerationsfähig sind, und daß auch Zellen, welche in den Dauerzustand übergegangen sind, bei der Regeneration erst wieder embryonal werden müssen. Aber dieses Embryonalwerden ist eben nichts anderes als der Beginn der Regeneration selbst, also eine Folge des die Regeneration bedingenden Reizes, nicht seine Ursache, wie dies namentlich aus NOLLS<sup>2)</sup> Untersuchungen an Siphoneen mit besonderer Deutlichkeit hervorgeht. Die Tatsache, daß embryonales Gewebe durch die ganz besonders rasch eintretende Fähigkeit, verloren gegangene Teile zu ergänzen, ausgezeichnet ist, ist allerdings von fundamentaler Bedeutung. Es ist dies aber eine Erscheinung, die keineswegs auf Organismen beschränkt ist, sie kehrt auch bei Kristallen wieder, und die Einwendungen, welche man gegen einen Vergleich der Kristallregeneration mit der bei Organismen eintretenden vorgebracht hat, sind nach den Untersuchungen von PRZIBRAM<sup>3)</sup> wohl nicht mehr haltbar. Diese Eigenschaft des embryonalen Gewebes, verlorene Teile ergänzen zu können, ist um so mehr hervorzuheben, als hierin die pflanzlichen Regenerationserscheinungen mit den tierischen übereinstimmen.

Bei Tieren tritt ungemein deutlich hervor, daß wenigstens in der Mehrzahl der Fälle die Regeneration darin besteht, daß das Verlorene wiederhergestellt (repariert [WITTROCK] oder restituiert [KÜSTER]) wird. Eine Eidechse, welche den

1) GIESENHAGEN, Untersuchungen über die Characeen, 1. Heft, Marburg 1902. Tafelerklärung zu Taf. II, Fig. 6.

2) NOLL, Beobachtungen und Betrachtungen über embryonale Substanz. Biolog. Zentralblatt 1903.

3) PRZIBRAM, Formregulationen verletzter Kristalle (Zeitschr. f. Kristallographie, Bd. XXXIX, 1904). Es wird hier namentlich gezeigt, daß die Kristalle ihre Form nach Verletzung herzustellen vermögen, auch dann, wenn keine absolute Massenzunahme des Kristalls erfolgen kann.

Schwanz verlor, erhält einen neuen Schwanz, ein Salamander, dem ein Bein abgeschnitten wird, bildet diese Extremität wieder. Derartige Erscheinungen sind bei Pflanzen viel weniger häufig. Allgemein gültig ist hier, soweit die noch nicht sehr ausgedehnten Untersuchungen ein Urteil gestatten, die Regenerationsfähigkeit in der Form der Restitution für embryonales Gewebe, jedermann kennt die von CRESIESKI zuerst entdeckte von PRANTL, LOPRIORE und neuerdings von SIMON und NĚMEC näher untersuchte Regenerationsfähigkeit der Wurzelspitze, der sich analoge Tatsachen von Sprossen und Blättern anschließen lassen; es sei zur Demonstration hier ein längsgespaltenes Blatt von *Polypodium Heracleum* demonstriert, welches seitliche Regeneration der beiden Spaltstücke zeigt. Bei nicht embryonalem Gewebe aber treten direkte Ersatzbildungen bei Pflanzen offenbar nur unter besonderen Umständen ein. Auch die von HILDEBRAND zuerst gefundene, später von WINKLER und mir näher untersuchte Regeneration der Blattspreiten an den Primärblättern von Cyklamen ist meiner Ansicht nach keine Restitution. Es wird nicht an dem abgeschnittenen Stummel eine Neubildung einer Blattspreite eingeleitet, sondern diese findet seitlich statt an den Stellen des Blattstiels, an welchem normal die Spreitenbildung gehemmt ist, die aber bei diesen Primärblättern (nicht aber bei denen älterer Pflanzen) noch entwicklungsfähig, wir wollen, um einen kurzen Ausdruck zu haben, sagen: relativ embryonal geblieben ist. Der Pflanzenkörper aber unterscheidet sich ja eben dadurch wesentlich vom Tierkörper (wenigstens wenn wir beiderseits verhältnismäßig hoch gegliederte Formen ins Auge fassen), daß er meist sehr zahlreiche Stellen besitzt, welche embryonalen Charakter behalten haben; es sind dies einerseits die Vegetationspunkte, andererseits Stellen, die wir nicht als Vegetationspunkte bezeichnen können, die aber weniger differenziert sind als andere, ich möchte sie als embryonale Stellen zweiter und dritter Ordnung bezeichnen; es wird bei Besprechung der Blattregeneration darauf zurückzukommen sein. Hier ist nochmals hervorzuheben, daß diese embryonal gebliebenen Stellen es sind, welche bei Verletzungen am raschesten durch Neubildungen reagieren, und daß darauf auch der Unterschied zwischen pflanzlicher und tierischer Regeneration in erster Linie zurückzuführen ist. Ja, es erscheint wahrscheinlich, daß vielfach das Vorhandensein des embryonalen Gewebes nicht nur das Auftreten von Neubildungen an anderen Stellen verhindert, sondern auch die Dauerzellen in einen Zustand versetzt hat, welcher sie zu Neubildungen unfähig macht. Embryonale und Dauerzellen unterscheiden sich nicht nur durch den relativen Reichtum an Protoplasma, das embryonale Gewebe der Vegetationspunkte des Kambiums usw. lebt (wie NOLL<sup>1)</sup> sich mit Recht ausdrückt) gewissermaßen als Scharotzer auf Kosten des Dauergewebes und entzieht diesem Stoffe, welche den Verlust der Entwicklungsfähigkeit, sei es zeitweilig, sei es für immer zur Folge haben, ganz abgesehen von anderen Begleiterscheinungen, welche sich beim Übergang von den embryonalen in den Dauerzustand einstellen. Ein zutreffendes Bild dafür gewährt das Verhalten der Farnprothallien: ihr Wachstum geht in den Dauerzustand über, so bald sich ein Embryo gebildet hat, dem die Baustoffe zuströmen, und während sonst bei Beseitigung des Vegetationspunktes eines Prothalliums Adventiv-

1) Beobachtungen und Betrachtungen über embryonale Substanz. *Biolog. Zentralblatt*.

prothallien an ihm auftreten, erfolge dies nicht an Prothallien, welche Embryonen zu ernähren haben. Diese unterdrücken — wenigstens in den meisten Fällen — nicht nur das Meristem, sondern auch die Regenerationsfähigkeit des Prothalliums. Ebenso sehen wir, daß bei Propfungen, wenn das Edelreis anwächst, die Wurzelbildung an ihm unterdrückt wird, weil der Zusammenhang mit dem Wurzelsystem der Unterlage hergestellt ist, während eine Unterbrechung dieses Zusammenhangs, z. B. durch Ringelung eines auf Peireskia gepropften Epiphyllums, die Wurzelbildung hervorruft.

Diese Tatsachen leiten ohne weiteres über zu der Frage nach den

## § 2. Reizen, welche die Regeneration hervorgerufen.

Wenn wir ein Stück einer Pflanze, z. B. ein Blatt von ihr entfernen und daran Neubildungen auftreten sehen, so können wir als den Reiz, welcher die Neubildungen hervorruft, zweierlei in Betracht ziehen: einmal die Verwundung als solche, und dann die Unterbrechung des Zusammenhangs mit andern Organen<sup>1)</sup>.

Daß Verwundung Veranlassung zu Neubildungen geben kann, zeigen ja die Erscheinungen der Vernarbung (im weitesten Sinne). Daß aber bei der Regeneration nicht — wie man teilweise angenommen hat — die Verwundung als solche in erster Linie in Betracht kommt, sondern die Aufhebung des Zusammenhangs mit andern Organen ließ sich für eine Anzahl von Fällen deutlich feststellen. Die Regenerationserscheinungen sind mit andern Worten bedingt durch Korrelationen.

So treten bekanntlich an abgetrennten Blättern von Begonia und Utricularia wie bei denen vieler anderer Pflanzen Adventivsprosse an bestimmten Stellen auf. Aber es ist nicht notwendig, die Blätter von der Sproßachse zu trennen. Vielmehr ließ sich zeigen, daß bei Begonia Rex und Utricularia Adventivsprosse auf den Blättern auch ohne daß jene abgetrennt werden, dann auftreten wenn sämtliche Sproßvegetationspunkte entfernt werden<sup>2)</sup>, die Entfernung oder auch die Inaktivierung der Sproßvegetationspunkte bedingt also das Auftreten der Adventivsprosse. Ohne Zweifel ließe sich dasselbe Resultat, wie KLEBS<sup>3)</sup> hervorhebt, auf anderem Wege erzielen. Denn die Entfernung der Sproßvegetationspunkte bedingt nach meiner Auffassung daß diese nicht mehr als Verbrauchsstätten für Baustoffe in Betracht kommen, in den Blättern also eine sonst nicht eintretende Nährstoffanhäufung eintritt. Eine solche kann wahrscheinlich auch auf andere Weise herbeigeführt und damit auch ohne Entfernung der Sproßvegetationspunkte die Bildung von Adventivsprossen auf feststehenden Blättern von Begonia und Utricularia veranlaßt werden, wie wir ja bei einigen Arten dieser Gattungen ein spontanes Auftreten solcher Sprosse kennen. Für gewöhnlich aber unterbleibt die Bildung der Adventivsprosse eben wegen des Vorhandenseins der normalen Vegetationspunkte; die Fähigkeit, Adventivsprosse zu bilden,

1) Vgl. GOEBEL, Weitere Studien über Regeneration. Flora, Bd. XCII (1903), p. 133.

2) GOEBEL, Weitere Studien über Regeneration. Flora, Bd. XCII (Jahrg. 1903, p. 132), und Über Regeneration bei Utricularia, *ibid.*, Bd. XCIII (1904), p. 98.

3) KLEBS, Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen, Jena 1903, und Biolog. Centralblatt 1904, p. 611.

bleibt dann ebenso latent und wird korrelativ gehemmt, wie bei den Cyklamenprimärblättern die Fähigkeit am Stiel spreitenförmige Auswüchse zu bilden durch das Vorhandensein der normalen Blattspreite gehemmt wird. Solche correlative Hemmungen aber können durch andere Einwirkungen aufgehoben werden. Dieselbe Erscheinung wiederholt sich ja auch sonst: wir wissen daß bei den einen Pflanzen Adventivsprosse auf Wurzeln oder Hypokotylen spontan, bei anderen nur an solchen, deren Sproßachse entfernt wurde, auftreten. Sehr wahrscheinlich sind in beiden Fällen die Bedingungen, welche die Sproßbildung hervorrufen, dieselben. Die Untersuchung bei künstlich herbeigeführter Regeneration aber welche uns gestattet, die Bedingungen willkürlich zu variieren, wird uns am ehesten Aussicht bieten, die Umstände, welche für das Auftreten der betreffenden Neubildungen maßgebend sind, näher kennen zu lernen und daraus Schlüsse auch auf die Bedingungen der „normalen“ Organbildung ziehen zu können.

Freilich ist es dabei meist nicht leicht, die einzelnen Faktoren auseinanderzuhalten, zumal die, welche die erste Anlegung bedingen, offenbar oft verschieden sind von denen, die eine Weiterentwicklung der Anlage hervorrufen. Die letztere kann bei den Blattknospen von *Cardamine pratensis*, den Wurzelanlagen an den Weidenzweigen u. a. schon durch reichliche Wasserzufuhr ausgelöst werden; aber dabei handelt es sich doch im wesentlichen um eine Weiterentwicklung bestehender Anlagen, die als solche in größerer oder geringerer Ausbildung schon gegeben sind; auch neue Wurzelanlagen werden dabei entstehen, weil derartige Pflanzen sozusagen von vornherein darauf eingestellt sind; bei anderen Blättern und Sprossen genügt die Wasserzufuhr nicht, weil die inneren Bedingungen für die Anlage adventiver Bedingungen nicht gegeben sind. So erzeugen manche Selaginellen wie *S. grandis*, *S. pulcherrima* an ihren oberirdischen Sprossen keine Wurzelträger, während dies z. B. bei *S. Martensii* der Fall ist. Man könnte annehmen, daß dies darauf beruhe, daß es den über den beiden sich erhebenden Sprossen der erstgenannten Arten an der nötigen Feuchtigkeit fehle. Allein selbst bei Kultur in einem beständig warm und feucht gehaltenen Raum bildeten die Sprosse von *S. pulcherrima* keine Wurzelträger; daß sie aber nicht etwa die Fähigkeit dazu verloren haben, zeigt die Tatsache, daß die Wurzelträger an den fortwachsenden Enden abgeschnittener und feucht gehaltener Sprosse in großer Zahl hervortreten. Unter denselben äußeren Bedingungen reagiert also der Sproß verschieden, je nachdem er mit dem Wurzelsystem in Verbindung ist oder nicht<sup>1)</sup>.

Welche Vorgänge diese korrelative Hemmung bedingen, wird sich bei eingehender Untersuchung gewiß feststellen lassen. Ein Beispiel, das allerdings keineswegs als hinreichend festgestellt betrachtet werden kann, möge hier angeführt werden.

Frühere Untersucher, z. B. WAKKER und DE VRIES, hatten angegeben, daß die Blätter von *Bryophyllum calycinum* das Vermögen, Wurzeln zu bilden, wenn man sie als Stecklinge benutzt, ganz und gar eingebüßt haben. Auch mir gelang es (im Gegensatz zu den Erfahrungen bei *Br. crenatum*) lange nicht, abgeschnittene

1) Vgl. die inzwischen veröffentlichten Untersuchungen in Flora, Bd. XCV (Erg.-Bd. z. Jahrg. 1905), p. 196 ff.

Bryophyllumblätter zur Bewurzelung zu bringen, auch dann nicht, wenn diesen Blättern die in den Blattkerben des Randes befindlichen Sproßvegetationspunkte (an denen sich außerordentlich frühzeitig Wurzeln bilden) genommen wurden. Sehr leicht trat aber — oft schon nach kurzer Zeit — an abgeschnittenen Blättern Wurzelbildung ein, wenn sie nicht in feuchte Erde, sondern in mit Nährlösung getränkten Sand gesteckt wurden. Nun kann man hier ja an verschiedene Reize denken, welche die Wurzelbildung „auslösen“, osmotische oder chemische. Aber am nächsten liegt doch offenbar die Annahme, daß die Wurzelbildung an den abgeschnittenen Blättern deshalb ausbleibt, weil bestimmte Aschenbestandteile, welche zur Wurzelbildung notwendig sind, fehlen und auch mit der Erde nicht in hinreichender Menge aufgenommen werden können. In den Sproßanlagen des Blattrandes aber sind diese Aschenbestandteile offenbar vorhanden. Die Wurzeln können sich nämlich an ihnen auch in destilliertem Wasser entwickeln. Wenn man noch mit Sproßanlagen versehene Blätter in mit Nährstofflösung getränkten Sand steckt, so unterbleibt gewöhnlich (aber nicht immer) die Wurzelbildung am Blattstiel. Die durch diesen aufgenommenen Aschenbestandteile werden den austreibenden Knospen und Wurzeln des Blattrandes zugeführt und die Neubildung an der Basis unterbleibt. Wir können nun weiter annehmen, daß dies schon bei der Entwicklung des Blattes der Fall war, daß schon hierbei bestimmte Aschenbestandteile in den Vegetationspunkten der Blattränder sich anhäufte, und dadurch die Wurzelbildung am Blattstiel unterdrückt würde. Eine solche Annahme läßt sich exakt prüfen, und wenn sie sich bestätigen sollte, so würde sie Licht werfen auf das Zustandekommen der Korrelationen, wenigstens eines bestimmten Teiles derselben, denn selbstverständlich braucht nicht überall die gegenseitige Abhängigkeit zweier Organe voneinander auf denselben Ursachen zu beruhen. Gerade das Studium der Regenerationserscheinungen aber scheint mir ein besonders wertvolles Material für die Erlangung eines besseren Verständnisses der Korrelationen zu bieten.

Um Korrelationen scheint es sich auch zu handeln bei den von WERNER MAGNUS untersuchten, bis jetzt aber nur ganz kurz beschriebenen Regenerationserscheinungen bei Hutpilzen<sup>1)</sup>. Er fand, daß eine reparative Tätigkeit an verletzten Fruchtkörpern von *Agaricus* durch die infolge der Verwundung eingeleitete Neubildung von Fruchtkörpern korrelativ gehemmt wird, was ganz mit den früher dargelegten Anschauungen übereinstimmt, denn mit anderen Worten heißt das, daß durch die Verwundung hervorgerufenen embryonales Gewebe die Restitution hemmt; diese tritt in ausgedehnterem Maße nur ein, wenn erstere ausgeschlossen ist. Eine Beziehung, welche natürlich nicht bei allen Pflanzen in derselben Weise vorhanden zu sein, namentlich aber nicht umgekehrt zu gelten braucht. Wenn, wie SIMON fand, bei den Wurzeln eine in nächster Nähe der entfernten Wurzelspitze künstlich hervorgerufene Nebenwurzelbildung keine Hemmung auf den Verlauf der Regeneration ausübt, so zeigt dies eben nur, daß die Regenerationsfähigkeit des embryonalen Gewebes der Hauptwurzel auch unter diesen Umständen intakt geblieben war; sie ist aber sicher ihrerseits auch beeinflussbar.

1) W. MAGNUS, Experimentell-morphologische Untersuchungen. Ber. der deutschen botan. Gesellsch., Jahrg. 1903.

Von besonderem Interesse ist die Angabe, daß bei Hutpilzen unter den oben erwähnten Umständen auch Hymenium regeneriert werden kann, aber nur im Anschluß an schon vorhandenes. Diese Angabe deutet darauf hin, daß die Art der Neubildung bestimmt wird durch den Ort, an dem sie erfolgt, ähnlich wie unterhalb eines Rhizoids von *Marchantia* sich ein neues oder unterhalb einer Brutknospe von *Eriopus* eine andere bildet<sup>1)</sup>; im Grunde liegt dabei derselbe Vorgang, wie wir ihn bei der Polarität zu besprechen haben werden, vor.

Diese Beobachtung leite nun über zu der Frage, wodurch überhaupt die Qualität der bei der Regeneration auftretenden Neubildungen bestimmt wird. Ehe indes darauf eingegangen wird, sei nur noch hervorgehoben, daß die korrelativ bedingten Regenerationserscheinungen nicht nur durch die Entfernung, sondern auch schon durch die Inaktivierung eines Organs hervorgerufen werden können. Die Eingipsung der Spreite eines Primärblattes von *Cykamen* genügt, wie WINKLER zeigte, um die sekundäre Spreitenbildung hervorzurufen; man könnte dasselbe auch wohl erreichen, wenn man die Blattspreite in eine sauerstofffreie Atmosphäre bringen würde. Bei *Circaea* genügt dauernde Verfinsterung des orthotropen Hauptsprosses, um einen der plagiotropen Seitensprosse zur Aufrichtung zu veranlassen; bei Fichten ließ sich der Gipfeltrieb so einknicken, daß er nicht abgelöst wird und in seinem wachsenden Teile später eine geotropische Aufwärtskrümmung ausführt. Trotzdem er nicht vom Stamm getrennt ist, sondern nur seine Verbindung mit diesem gestört ist, richtet sich einer der unter dem Gipfeltrieb stehenden Seitensprosse auf und stellt sich in die Verlängerung der Hauptachse. Es wird eine weitere Aufgabe der Untersuchungen über Regeneration sein, diesen Begriff der Inaktivierung genauer zu präzisieren, und den Betrag derselben festzustellen, welcher notwendig ist, um eine Ersatzreaktion einzuleiten.

### § 3. Die Qualität der Neubildung

hängt ab von dem Zustand, in welchem sich der ein Regenerat erzeugende Pflanzenteil befindet. Dieser Satz, den ich früher für die Regenerationserscheinungen bei *Metzgeria* zu erweisen gesucht habe<sup>2)</sup> sei zunächst für eine Samenpflanze, *Achimenes*, erläutert. Blattstecklinge, welche am Anfang der Vegetationsperiode gemacht werden, bilden beblätterte Adventivsprosse, welche nach einiger Zeit zur Blütenbildung schreiten. Viel früher tun dies in vielen Fällen Adventivsprosse, welche Blättern von blühenden Pflanzen entnommen sind; nimmt man aber Blätter von Pflanzen, die am Ende ihrer Vegetationsperiode stehen, so bilden sich, wie ich im Herbst des vorigen Jahres beobachtete, die Adventivsprosse zu den für die Pflanze eigentümlichen Zwiebel sprossen aus, welche der Überwinterung dienen, wobei es meist an Übergangsformen zu den Laubsprossen fehlt. Theoretisch ist es gewiß möglich, die Laubblätter so zu beeinflussen, daß sie je nach dem Wunsche des Experimentators zu beliebigen Zeiten be-

1) GOEBEL, *Organographie* p. 361.

2) GOEBEL, Rückschlagsbildungen und Sprossung bei *Metzgeria*. *Flora*, Bd. LXXXV, p. 69 f., 1898, sowie *Biol. Zentralblatt*, Bd. XXII.

stimmte Regenerate ergeben. *Metzgeria* bietet dafür ein lehrreiches Beispiel. An kräftigen Pflanzen entstehen Adventivsprosse, welche bald die für einen ausgebildeten Metzgeriathallus charakteristischen Eigentümlichkeiten erreichen, namentlich eine Mittelrippe und Schleimpapillen ausbilden. Unter ungünstigeren Ernährungsverhältnissen entwickelte Metzgeriapflänzchen dagegen bringen viel einfacher gestaltete Adventivsprosse hervor; schließlich kann ihre Gestalt auf die heruntersinken, welche die *Metzgeria*-Keimpflanze hat, d. h. auf die einer einfachen Zellreihe, welche noch nicht einmal eine zweiseitige Scheitelzelle besitzt. Hier tritt die auch sonst nachgewiesene Möglichkeit einer künstlichen Hervorrufung der Jugendform deutlich hervor; diese bildet sich dann, wenn eine Hemmung in der Entwicklung der Pflanze durch ungünstige Ernährung eingetreten ist.

Ganz analoge Erscheinungen zeigt vielfach die Blattbildung an Adventivsprossen. Es sei gestattet, an ein 1883<sup>1)</sup> von mir benutztes Beispiel anzuknüpfen, das besonders instruktiv ist. An den Sprossen, welche auf abgeschnittenen Wurzelstücken von *Ailantus glandulosa* entstehen (aus dem Cambium resp. Callus) ist die Blattentwicklung eine ähnliche, wie bei den Keimpflanzen: zuerst bilden sich bleiche, ungegliederte Schuppen, die nach oben allmählich in das reicher gegliederte Blatt übergehen, und ebenso ist es bei vielen anderen Adventivsprossen<sup>2)</sup>. Später haben JACKSON und C. DECANDOLLE dieselbe Erscheinung hervorgehoben und an einer Anzahl von Beispielen erläutert; die Adventivsprosse wiederholen zuweilen, z. B. bei *Sassafras officinalis*, die Blattformen der Keimpflanzen so vollständig, daß es schwer ist, die beiden voneinander zu unterscheiden. Wenn JACKSON meint, die von *Ailantus* bilden insofern eine Ausnahme, als bei ihnen die ersten Blätter sogar einfacher gestaltet seien als die der Keimpflanzen (welche zunächst dreizählige Primärblätter hervorbringen) so ist dabei nicht Rücksicht genommen auf die Kotyledonen. Es scheint mir von besonderem Interesse, daß die Adventivsprosse auch Blätter hervorbringen können, die auf die einfache Gestaltung der Kotyledonen herabsinken, denen man ja neuerdings wieder einmal die Blattnatur hat absprechen wollen. Daß diese Primärblätter sowohl bei Keimpflanzen als bei Adventivsprossen Hemmungsbildungen darstellen, kann keinem Zweifel unterliegen, gerade die Adventivsprosse aber bieten Aussicht, zu ermitteln, worauf die Hemmung beruht, zumal bei ihnen die Hemmung bald eine mehr, bald eine minder starke ist. Adventivsprosse von *Fraxinus americana* z. B. haben bald einfache Primärblätter, wie die Keimpflanzen, bald dreizählige oder fünfzählige. Es ist sicher möglich, zu entscheiden, ob dies abhängt von der Qualität oder Quantität der in dem Baumstumpf vorhandenen Baumaterialien oder von anderen Faktoren, und dadurch auch eine Einsicht in die Ursachen der Blattbildung bei Keimpflanzen zu gewinnen. Es sei gestattet, diesen schon vor Jahren hervorgehobenen Ge-

1) GOEBEL, Vergleichende Entwicklungsgesch. der Pflanzenorgane. Schenks Handbuch, Bd. II, p. 261.

2) R. T. JACKSON, Localized stages in development in plants and animals; Memoirs of the Boston society of natural history, 1899, Vol. V, p. 4. Die Literatur scheint JACKSON ganz unbekannt geblieben zu sein. C. DECANDOLLE, Questions de morphologie et de biologie végétales. Archives des Sciences physiques et naturelles Quatr. Periode 1. XII. 1903.

sichtspunkt zu betonen, weil er bei den späteren Erörterungen des Problems keine Berücksichtigung gefunden hat, bei JACKSON z. B. sind an seine Stelle der Zeitrichtung gemäß phylogenetische Spekulationen getreten. Wenn neuerdings H. WINKLER<sup>1)</sup> für *Passiflora coerulea* gefunden hat, daß die Adventivsprosse, welche an Primärblättern entstehen, später zur Bildung von Folgeblättern schreiten, als die an letzterem entstandenen Adventivsprosse, so scheint mir diese interessante Tatsache mit dem oben für *Metzgeria* Angeführten übereinzustimmen, doch dürfte es weniger auf den Ort des Blattes an der Mutterpflanze als auf den inneren Zustand des Blattes resp. der ganzen Pflanze ankommen, wie das Beispiel von *Achimenes* zeigt. Daß diese Bedingtheit an verschiedenen Orten des Pflanzenkörpers eine verschiedene sein kann, ist zweifellos; es braucht ja nur an die Tatsache erinnert zu werden, daß das hypokotyle Stengelglied mancher Pflanzen durch eine Regenerationsfähigkeit ausgezeichnet ist, die anderen Teilen derselben Pflanze abgeht.

Von besonderem Interesse ist dann auch noch die Tatsache, die man als unvollständige Regenerationsfähigkeit bezeichnen könnte. Viele Blätter und auch einige Sproßinternodien sind imstande, wenn sie als Stecklinge verwandt werden, zwar Wurzeln, aber unter den bis jetzt ihnen dargebotenen Bedingungen, nicht Sprosse zu bilden. Als Beispiel für Sproßinternodien, die zwar Adventivsprosse, aber gewöhnlich keine Wurzeln bilden<sup>2)</sup>, möchte ich die internodialen Ausläuferstücke von *Tussilago Farfara* anführen. Die genauere Untersuchung namentlich der chemischen Beschaffenheit derartiger Blätter und Sproßstücke läßt uns eine Einsicht in die Bedingungen für die Wurzel- und Sproßbildung überhaupt erhoffen; daß diese verschiedene sind, läßt sich mit Sicherheit aus den bekannten Tatsachen schließen. Die Kenntnis dieser Bedingungen aber wird notwendig sein, um der Lösung eines weiteren Problems nahe zu kommen, das sich aus den Regenerationserscheinungen ergeben hat.

#### § 4.

Namentlich durch VÖCHTINGS Untersuchungen ist die Aufmerksamkeit auf die Erscheinungen gelenkt worden, die man als Polarität zu bezeichnen pflegt, Erscheinungen, welche sich bekanntlich am auffallendsten darin aussprechen, daß bei Sproßstecklingen am apikalen Ende die Sproßbildung, am basalen Ende die Wurzelbildung gefördert ist, während sich Wurzelstecklinge umgekehrt verhalten, an Blättern aber in den typischen Fällen überhaupt keine Polarität hervortritt, sondern sowohl Wurzel- als Sproßbildung, sofern sie überhaupt möglich sind, am basalen Ende auftreten. Am Sproß wie bei der Wurzel kann dieselbe Geweberegion je nach ihrer Lage Spitze oder Basis werden. So z. B. an den Knollen von *Corydalis*, an denen wir dieselbe Region, die in der Abbildung Sprosse hervorgebracht hat, zur Wurzelbildung veranlassen können. Dasselbe Problem bietet sich ja auch bei vielen tierischen Re-

1) Über regenerative Sproßbildung an den Ranken, Blättern und Internodien von *Passiflora coerulea*. Ber. d. D. bot. Gesellsch. 1905, Bd. XXIII.

2) Wurzeln entstehen dann sehr bald an den Adventivsprossen, so daß diese selbständig lebensfähig sind.

generationen dar. an dem vorderen Ende eines Stückes einer Planarie wird gewöhnlich ein Kopf, am hinteren ein Schwanz regeneriert.

Für die Frage, worauf die Polarität — die ja nur ein Namen ist — eigentlich beruht, bieten sich zunächst zwei Wege zur Lösung dar: der eine besteht in einer vergleichenden Betrachtung des Vorkommens der Polarität, der andere darin, daß man diese willkürlich zu ändern sucht.

Ich möchte zunächst auf den zweiten Weg eingehen.

Wenn wir ausgehen von der keimenden Spore oder Eizelle, so wissen wir, daß dem Keimling eine Polarität induziert werden kann entweder durch den inneren Bau der Keimzelle — bei tetraedrischen Farnsporen z. B. wird, soweit die Erfahrungen reichen, stets unterhalb der Tetraederspitze die Spitze des Keimschlauches gebildet — oder durch seine Lage. Und da auch der innere Bau der Keimzelle durch ihre Lage ursprünglich bestimmt wird, so können wir ganz allgemein sagen, daß die Polarität durch die Lage im weitesten Sinne induziert wird. Und zwar entscheiden dann entweder äußere oder innere Faktoren darüber, wo der Sproßpol oder der Wurzelpol auftritt, bei Equisetum und den Eizellen mancher Fucaeen, z. B. das Licht, bei den Archegoniaten und Samenpflanzen die Lage der Eizelle innerhalb der Gametophyten. Die Frage ist nun, ob diese einmal induzierte Polarität eine dauernde ist oder nicht und wie sie die bei der Regeneration auftretenden Erscheinungen bedingt.

Daß sie im Keimstadium geändert werden kann, hat N. J. C. MÜLLER<sup>1)</sup> schon vor langer Zeit bei *Pellia* beobachtet. Hier wird die Spore schon im Sporogonium zu einem Zellkörper, der an seinem einen Ende die Anlage eines Rhizoids, also einen Wurzelpol zeigt, am anderen Ende entwickelt sich gewöhnlich der Thallus. Indes läßt sich auch dies Ende zur Rhizoidbildung bringen, wahrscheinlich durch Kontakt mit einem festen Körper<sup>2)</sup> oder wenn es dem Lichte entzogen war; der Thallus entsteht dann aus einer mittleren Region des Sporenkörpers. Die einmal induzierte Polarität ist bei den niederen ebenso wie bei den höheren Pflanzen, wenigstens soweit wir wissen, eine stabile. Denkbar ist natürlich auch, daß Beispiele für labile Ausbildung sich finden werden, wie ja auch für die Farnprothallien bekanntlich die Dorsiventralität eine labile, für die Lebermoose, Selaginellen u. a. eine stabile ist. Indes haben, abgesehen von *Bryopsis*, dessen Polarität, wie NOLL und WINKLER gezeigt haben, labil und vom Lichteinfluß abhängig ist, da sie wenigstens bei schwachwüchsigen Exemplaren umgekehrt werden kann, die Versuche an höheren Pflanzen bis jetzt, soweit mir bekannt ist, nur wenige Fälle der Umkehrung der Polarität ergeben. So z. B. bei *Circaea*<sup>3)</sup>, die normal in der Weise polarisiert ist, daß die orthotropen Sprosse an der Basis Ausläufer, an der Spitze Blütenstände bilden. Man kann aber, ohne sonstige Änderung der Lebensbedingungen, nur durch Verschiebung der Entwicklungsperiode, die Spitze des orthotropen Sprosses veranlassen, zu einem Ausläufer zu

1) N. J. C. MÜLLER, Das Wachstum des Vegetationspunktes mit dekussierter Blattstellung. Jahrb. für wissenschaftl. Botanik 1866—1867, Bd. V, p. 257.

2) Wenigstens ist es so, nach den Untersuchungen von BORGE bei den Keimpflanzen von *Vaucheria clavata*.

3) Organographie, p. 645.

werden, wie er sonst nur an der Basis auftritt. Die inneren Vorgänge, welche diese Erscheinung bedingen, sind nicht bekannt, der Fall ist aber insofern von Interesse, als er zeigt, daß eine innere Umstimmung der Pflanze möglich ist, welche sich auch in einer Änderung der Polarität ausspricht. Sonstige Eingriffe haben meiner Ansicht nach wesentlich nur gezeigt, daß die Äußerung der Polarität unterdrückt, nicht aber, daß sie ungeändert werden kann.

Das bekannteste Objekt in dieser Beziehung sind wohl die Wurzeln von *Taraxacum*. Unter gleichmäßige Wachstumsbedingungen gebracht, zeigen sie die übliche Regenerationsanordnung. Verhindert man aber die Sproßbildung am basalen Ende, z. B. durch eine Siegellackkappe, so erfolgt sie am apikalen; es ist offenbar dazu notwendig oder doch ein fördernder Umstand, daß das Cambium freigelegt wird, das vom übrigen Gewebe umschlossene Cambium bringt gewöhnlich keine Adventivsprosse hervor; daß aber die Polarität nicht aufgehoben ist, spricht sich schon darin aus, daß, wenn man zwischen apikalem und basalem Ende eine Wunde anbringt, dann an dieser, nicht am apikalen Ende Sproßbildung eintritt. Auf dasselbe scheint es mir hinauszu kommen, wenn KÜSTER beobachtet hat, daß an Stecklingen, welche mit dem basalen Ende in Wasser stehen, die Regenerationssprosse an der apikalen an der Luft befindlichen Schnittfläche sich bilden; offenbar wird im Wasser, sei es durch ungenügende Luftversorgung, sei es aus anderen Gründen, die Sproßbildung verhindert resp. gehemmt. WIESNER<sup>1)</sup> war der erste, welcher an beiderseits abgeschnittenen *Taraxacum*-wurzeln bei Kultur am Licht manchmal sowohl am basalen als am apikalen Ende erhielt und daraus auf eine Aufhebung der Polarität schloß. Meiner Ansicht nach aber ist hier ebenso wie in dem vorher angeführten Falle die Polarität nicht aufgehoben, sondern nur nicht zum Ausdruck gekommen, weil die Beleuchtung die Wurzelbildung ungünstig, die Sproßbildung günstig beeinflusst. So ließ sich auch bei *Tubularia* am basalen Ende ein Kopf erzielen, wenn das apikale in den Sand gesteckt wird, oder die Äußerung des positiven Geotropismus einer Wurzel aufheben durch positiven Hydrotropismus; ebensowenig wie hier der Geotropismus aufgehoben ist, ist auch in dem oben erörterten Falle die Polarität aufgehoben. Außerdem ist in Betracht zu ziehen, daß die „Tendenz“ zur Sproßbildung an den Schnittflächen dieser Wurzelstecklinge ohnedies eine größere ist, als die zur Wurzelbildung, die letztere also auch leichter unterdrückt werden kann, wenn ein die Sproßbildung begünstigender Faktor auf die basale Schnittfläche einwirkt.

Auch wenn die Knollenbildung der Kartoffel, die normal an der Basis der orthotropen Sprosse stattfindet, an die Spitze verlegt wird, wie dies in Versuchen VÖCHTINGS geschah, wird dies ermöglicht durch Verhinderung der basalen Knollenbildung (unter Darbietung der für die Knollenbildung günstigen äußeren Bedingungen an der Spitze), und ähnliche Tatsachen ließen sich noch in größerer Zahl aufführen.

Bei Weidenstecklingen hat KÜSTER durch Zentrifugieren das Austreiben der apikalen Knospen gehemmt, bei Ribesstecklingen die Wurzelbildung durch Unter-

1) WIESNER, Die Elementarstruktur und das Wachstum der lebenden Substanz, Wien 1892, p. 112.

2) KLEBS, Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen. Jena 1903.

tauchen in Wasser. Ebenso kann die Äußerung der Polarität natürlich unterdrückt werden dadurch, daß die äußeren Bedingungen z. B. für Wurzelbildung an verschiedenen Stellen ungleich günstig gehoben werden. In all diesen Versuchen, auch in denen von KLEBS<sup>2)</sup>, so interessant sie sind, kann ich nicht eine Umstimmung der Polarität sehen, sondern nur den Ausdruck der Tatsache, daß die Äußerung der Polarität zeitweilig unterdrückt sein kann. Eine dauernde Unterdrückung oder Umstimmung wäre dann nachgewiesen, wenn z. B. an einer *Taraxacum*-wurzel, deren apikales Ende zur Sproßbildung genötigt wird, nachdem man sie unter normalen Bedingungen auf neue der Regeneration aussetzt, jetzt gleichfalls das apikale Ende das sproßbildende wäre. Ein solcher Nachweis, der analog auch für die Sprosse gilt, ist aber bis jetzt nicht geführt.

Die Pflanzen, welche aus solchen Wurzeln entsprossen, wuchsen in meinen Kulturen kümmerlich, wie man denn ja auch an einem umgekehrten kultivierten Sprosse dieselbe Erfahrung gemacht hat. KNY<sup>1)</sup> kultivierte Stecklinge von *Ampelopsis hederacea* und *Hedera Helix* vier Jahre in umgekehrter Lage, ohne dadurch eine Änderung der Polarität, welche sich speziell in der Förderung des Kallus am basalen Ende aussprach, zu erzielen. Die Wurzeln dürften ein günstigeres Objekt in dieser Beziehung abgeben; es scheint mir nicht unwahrscheinlich, daß durch die Einwirkung der Adventivsprosse an dem nach oben gekehrten basalen Ende auf die neu zugewachsenen Teile eine ähnliche, wenn auch begrenzte Umstimmung der Polarität sich erzielen ließe, wie die Zoologen sie an *Tubularia* beobachtet haben. Von zahlreichen Pflanzen, welchen die Sproßbildung am apikalen Teile durch eine Siegellackkappe verhindert wurde, während sie an dem nach oben gekehrten basalen Teile eintrat, sind nur vier spärlich bewurzelte übrig geblieben; ihr Verhalten bei der Regeneration soll später geprüft werden. Zunächst ist festzuhalten, daß das, was bei der Regeneration zutage tritt, der äußere Ausdruck der Struktur (im weitesten Sinne) des Pflanzenteiles ist, an welchem die Regeneration erfolgt.

Bei den Sprossen mit periodischer Entwicklung tritt dies scheinbar besonders deutlich hervor. Man hat die Tatsache, daß an Weidenstecklingen die apikalen Knospen die begünstigten sind, darauf zurückführen wollen, daß sie von vornherein die besser ernährten seien, was ja schon äußerlich sichtbar ist. So plausibel das auch erscheinen mag, so ist doch nicht zu vergessen, daß die bessere Ernährung der apikalen Knospen eben auch nur ein Ausdruck der Polarität des ganzen Sprosses ist und auch an knospenlosen Sproßstücken wie den obenerwähnten *Corydalis*-knollen oder Ausläuferstücken von *Tussilago Farfara* die Sproßbildung an der apikalen Schnittfläche eintritt.

Auch an Sprossen aber kann von der Pflanze selbst die Äußerung der Polarität unterdrückt, ja sogar umgestimmt werden. Wir wissen z. B., daß die daraufhin untersuchten Kurztriebe sich bei der Regeneration verhalten wie Blätter, mit denen sie ja auch physiologisch übereinstimmen. Es ließ sich experimentell an *Phyllanthus* zeigen<sup>2)</sup>, daß die Kurztriebe wenigstens an jungen Pflanzen von den Lang-

1) Berichte der Deutschen botanischen Gesellschaft 1889, p. 201.

2) Organographie, p. 83.

trieben, die eine ganz andere Blattstellung und Blattbildung haben, nicht prinzipiell verschieden sind. Sie lassen sich in diese überführen. Daß sie sich bei der Regeneration von den Langtrieben verschieden verhalten, beruht darauf, daß sie vorher anderen inneren Bedingungen ausgesetzt waren. Es wurde dies mit dem begrenzten Wachstum der Kurztriebe in Verbindung gebracht.

Indes scheint mir hier mehr ein äußerliches Verhalten in den Vordergrund gestellt, wie schon daraus hervorgeht, daß die Sprosse von *Tilia* und *Fagus*, obwohl sie begrenzten Wachstums sind, bezüglich der Polarität ihrer Seitenknospen sich ebenso verhalten, wie andere mit unbegrenztem Wachstum. Hier geht bekanntlich der apikale Teil jedes Jahrestriebes zugrunde, aber die Seitenknospen zeigen nach oben hin eine Förderung. Auch bei *Viburnum Opulus*, der bekanntlich keine geschlossenen Winterknospen bildet, sind die obersten Seitenknospen jedes Jahrestriebes viel weniger kräftig als die weiter unten stehenden, sie treiben auch vielfach im nächsten Jahre nicht aus oder doch weniger kräftig, als die unter ihnen stehende Seitenknospe, sie gehören sozusagen schon dem folgenden Jahrestriebe an. Hier tritt nur auffallender als sonst, wo die Jahrestriebe voneinander durch die Knospenbildung abgetrennt sind, die Tatsache hervor, daß die Förderung der apikalen Region zunächst zurücktritt, weil ein neuer Entwicklungsabschnitt beginnt. Für die fertilen Sprosse von *Equisetum arvense* wurde früher<sup>1)</sup> gezeigt, daß sie, die normal keine Seitensprosse hervorbringen, dies aus den basalen Knoten bei der Regeneration tun können, offenbar nicht deshalb, weil sie begrenzten Wachstums sind, sondern weil durch die Blütenbildung die obere Region der Sproßachse erschöpft ist; ganz Analoges gilt für die Infloreszenzen von *Tussilago farfara* und *Bryophyllum*. An den *Tussilago*-Infloreszenzen treiben, wenn man sie isoliert, ebenso wie an den fertilen *Equisetum*-sprossen nur die untersten Knospenanlagen aus, ebenso sehen wir an den fertilen Kurztrieben von *Pirus communis*, daß die oberen Seitenknospen regelmäßig fehlschlagen, während die unteren deutlich hervortreten. Es kann also die Polarität in der Ausbildung der Seitenknospen durch frühzeitig einwirkende Faktoren geändert werden, während wir es bei abgetrennten Sproßstücken mit solchen zutun haben, an denen die Polarität schon stabil induziert ist und nur in größerem oder kleinerem Grade gehemmt werden kann.

Dasselbe gilt auch, wenn wir das Verhalten der Wurzelbildung bei der Regeneration ins Auge fassen. Das gewöhnliche Schema, Wurzelbildung am basalen Ende des Sprosses, gilt nur dann, wenn wir Sprosse untersuchen, welche einer Pflanze entnommen sind, welche an ihrem basalen Ende ein Wurzelsystem besitzt. Dies ist aber bekanntlich keineswegs immer der Fall. Er gibt auch Sprosse, bei denen die Wurzelbildung nach dem apikalen Ende hin gerichtet ist, also in ihrer Entwicklungsrichtung mit der der Sprosse übereinstimmt. Dies ist der Fall bei einer Anzahl von Pflanzen mit Rhizomen, z. B. *Iris*, *Majanthemum bifolium*, etwas weniger scharf ausgesprochen auch z. B. bei *Tussilago farfara*. Schneidet man ein Stück eines *Iris*-

1) GOEBEL, Über die Fruchtsprosse der Equiseten. Ber. der Deutschen bot. Gesellsch. (1886), Bd. IV, p. 184.

Rhizomes heraus und entfernt alle Wurzeln, so sieht man, daß die apikalen Seitenknospen des Stückes austreiben, aber keineswegs etwa Wurzeln am basalen Ende entstehen. Vielmehr treten, wenn am alten Sproßstück überhaupt Wurzeln sich bilden, diese am apikalen Ende auf, vor allem aber an den neu austreibenden Sprossen in akropetaler Richtung. Ähnlich verhielten sich *Majanthemum* und *Tussilago*, wobei zu berücksichtigen ist, daß die Wurzelbildung hier ganz oder vorzugsweise an den Knoten erfolgt.

Den Satz, daß bei der Regeneration nur die im unverletzten Pflanzenkörper vorhandene Entwicklungsrichtung zutage tritt, betrachte ich als einen so wichtigen, daß ich ihn noch mit einigen anderen Beispielen erläutern möchte, einerseits an den Knollen der Dioskoreen, andererseits an den Wurzelträgern der Selaginellen. Diese beiden Organe sind, wie hier nicht näher ausgeführt werden kann, weder Wurzeln noch Sprosse, sie sind „*sui generis*“.

Die Knollen der Dioskoreen<sup>1)</sup> sind äußerlich ungemein verschieden, bald wurzelähnlich, positiv geotropisch nach abwärts wachsend, wie die von *D. Batatas* u. a., bald flache kuchenförmige, transversal geotropische dorsiventrale Gebilde wie die von *D. sinuata*, bald kürbisähnliche unterirdische oder oberirdische Knollen. Alle diese Gebilde dienen teils als Reservestoffbehälter, teils als Wurzelträger. Die Wurzeln entstehen bei *D. sinuata* in nach dem weiterwachsenden Rand fortschreitender Reihenfolge. Schneidet man ein Stück der Knolle heraus, so bildet es Adventivsprosse am hinteren, Wurzeln am vorderen Ende. Daß es dabei nur ankommt auf die Richtung, in welcher normal die Organbildung vor sich geht, zeigt die Tatsache, daß bei *Testudinaria* die Sprosse am oberen Ende entstehen, wenn ein Stück der Knolle hier entfernt wird. Es entstehen Sprosse also an diesen Organen stets an dem dem ursprünglichen Sproß zugekehrten Ende, Wurzeln an dem ihm abgekehrten, doch ist die Wurzelbildung meist eine wenig ausgiebige. Die Knollen von *Dioscorea Batatas*, welche mit der Sproßachse im Zusammenhang bleiben, regenerieren leicht ihre Spitze, oder wenn ein größerer Teil entfernt wird, bilden sich kleine Knollen. Die Wurzelträger von *Selaginella* sind mit einem beträchtlichen Regenerationsvermögen ausgestattet. Entfernt man die Spitze, so bildet sich ein Kallus, in welchem Wurzeln angelegt werden, die sofort sich entwickeln. Die Anlegung der Wurzeln erfolgt am Wurzelträger ja normal an der Spitze. Diese akropetale Tendenz wird auch bei der Regeneration beibehalten. Von den beblätterten Selaginellasprossen nahm man bisher an, daß sie die Fähigkeit, Wurzeln direkt aus der Sproßachse zu bilden, nicht besitzen. Indes bilden junge Selaginellasprosse, an denen die Wurzelträgeranlagen noch weit zurück sind, wenn sie abgeschnitten werden, an der Basis aus dem Zentralzylinder einen Kallus, in welchem Wurzeln entstehen. Wir sehen, daß Wurzelträger und beblätterte Sprosse in bezug auf die Bewurzelung umgekehrt polarisiert sind, entsprechend der normalen Entwicklungsrichtung. Wo eine solche nicht besteht, braucht auch bei der Regeneration keine Polarität aufzutreten. So ist

1) Vergl. die inzwischen in *Flora*, Bd. XCV (Erg.-Bd. z. Jahrg. 1905) veröffentlichte Abhandlung des Verfassers.

bei den normal unverzweigt bleibenden Wurzeln von *Ophioglossum pedunculatum* bei der Regeneration keine Polarität nachzuweisen. Hier ist eben schon an der unverletzten Wurzel die Bildung der Seitenwurzeln keine in gesetzmäßiger Weise fortschreitende, vielmehr treten Seitenwurzeln hier normal überhaupt nicht auf. Die Begünstigung der Wurzelbildung in basaler, der Sproßbildung in apikaler Richtung am Sprosse aber dürfte, wie im Anschluß an ältere ähnliche Anschauungen ausgeführt wurde, am wahrscheinlichsten auf Ernährungsbedingungen zurückzuführen sein. Dafür sprechen namentlich auch die interessanten Angaben LINDEMUTHS, wonach die Blüten sprosse der Lilien, welche keine Samen ansetzen, Adventivsprosse am basalen Ende, die der Hyazinthen, welche Samen ansetzen, am apikalen Ende entstehen, ferner die von WAKKER, wonach die Adventivsprosse an den Internodien der knollenbildenden *Begonia discolor* an der Basis entstehen. Ebenso sehen wir bei dem Sproß von *Colchicum autumnale*, welcher an der Basis einen Reservestoffbehälter, die Knolle hat, auch die basale Knospe gefördert<sup>1)</sup>. Mit anderen Worten, die Polarität bei der Regeneration von Sprossen und Wurzeln ist nach der hier vertretenen Anschauung der Ausdruck der in den Pflanzen vorhandenen Baustoffverteilung. Sobald ein Sproßpol und ein Wurzelpol induziert sind, verteilen sich, da diese als Anziehungszentren wirken, auch die Baumaterialien so und werden die Leitungsbahnen so ausgebildet, daß gegen den Sproßpol hin die für die Sproßbildung erforderlichen, gegen den Wurzelpol hin die für die Wurzelbildung geeigneten überwiegen. Dies scheint mir wenigstens derzeit die einfachste Umschreibung der Tatsachen zu sein, und auch MORGAN<sup>2)</sup> kommt für *Tubularia* — obwohl er meint, seine Ansicht sei von der unter anderem auch von mir vertretenen fundamental verschieden — neuerdings zu der Ansicht „polarity is only a name for the gradation of the material and on this at a basis the formative changes are carried out“. Nur wendet er sich scharf gegen die Annahme, daß die Verteilung des Materials durch eine Wanderung bedingt sei, während meiner Auffassung nach gerade bei Pflanzen kein Zweifel daran sein kann, daß die Wanderung und ihre Richtung und damit die polare Ausbildung des hinter den Vegetationspunkten liegenden Gewebes durch die Vegetationspunkte bestimmt ist. Es braucht kaum bemerkt zu werden, daß damit nicht etwa eine Lösung des Polaritätsproblems gegeben sein soll, sondern nur eine Richtung bezeichnet wird, in der sich weitere Untersuchungen bewegen können. Vielleicht wird die hier vertretene Auffassung am deutlichsten durch eine hypothetische Betrachtung einer einzelnen Zelle. Nehmen wir der Einfachheit halber an, in dieser erfolge der Stofftransport durch zirkulierende Protoplasmaströmungen, so würde dieser nach unserer Annahme mehr für die Sproßbildung geeignetes Material nach dem apikalen, mehr für die Wurzelbildung geeignetes nach dem basalen Teile der Zelle schaffen und die Zelle dadurch „polarisiert“ erscheinen; von diesem Material bleibt aber nur ein kleiner Teil liegen, der größere wandert weiter und wird um so mehr magaziniert, je mehr die betreffenden Zellen

1) An der Knolle, welche ein angeschwollenes Intermodium darstellt, sitzen zwei Seitenknospen, die basale ist stets gefördert, die apikale entwickelt sich sehr häufig überhaupt nicht weiter.

2) P. H. MORGAN, An attempt to analyze the phenomena of polarity in *Tubularia*. The journal of experimental zoology, Baltimore 1904, Vol. I, No. 4.

der apikalen oder der basalen Region genähert sind. Der Protoplasmakörper der Zelle aber ist so beschaffen, daß die Stoffwanderung nur jeweils in bestimmter Richtung vor sich geht, welche ihm durch seine Lage induziert ist. Eine derartige Annahme würde auch die von VÖCHTING bei seinen Transplantationsversuchen bei inverser Lage der überpflanzten Gewebestücke beobachteten Störungen verständlich erscheinen lassen, und das schlechte Gedeihen bei der Wurzelregeneration von *Taraxacum* invers entstandener Sprosse wäre eine Hungererscheinung, welche auf dasselbe Verhalten zurückzuführen wäre.

Für die Blätter hat sich ein ziemlich verschiedenes Verhalten herausgestellt. Die Blätter der Lebermoose, sowie isolierte Randteile des Thallus talloser Formen zeigen, soweit sie untersucht sind. Adventivsprosse in regelloser Verteilung ohne Bevorzugung einer bestimmten Stelle, ebenso verhalten sich einige Phanerogamenblätter wie die von *Utricularia peltata*, die meisten aber haben die Neubildungen an der Basis, die Blätter zweier *Utricularia*-arten *Utr. montana* und *Utr. longifolia* sind bis jetzt die einzigen<sup>1)</sup>, welche an der Spitze nach der Abtrennung Sprosse hervorbringen. Da diese Blätter durch ein Spitzenwachstum ausgezeichnet sind, wie es unter den Blättern der Phanerogamen nur vereinzelt vorkommt, so liegt es nahe, anzunehmen, daß damit die eigenartige Polarität in Beziehung steht, d. h. daß die Spitze den embryonalen Charakter und damit die Regenerationsfähigkeit am längsten behält, während bei den interkalar wachsenden Blättern die jüngste Zone an der Blattbasis liegen würde. Außerdem tritt bei den Blättern eine Beziehung zu den Leitungsbahnen, den Blattleitbündeln deutlich hervor, die Adventivsprosse stehen vorzugsweise über diesen. Es kann bis jetzt nicht mit Sicherheit gesagt werden, ob dies darin begründet ist, daß die Leitbündel eine direkte Zufuhr von Baumaterialien ermöglichen, oder darin, daß das Gewebe oberhalb der Leitbündel speziell die Epidermis weniger differenziert also mehr embryonal ist, als an anderen Stellen, tatsächlich sehen wir ja, daß hier z. B. die Bildung der Spaltöffnungen unterbleibt, die Differenzierung also weniger weit fortschreitet als sonst an der Epidermis. Indes spricht eine Anzahl von Tatsachen dafür, daß die Blattnerven in ihrer Eigenschaft als Leitungsbahnen in Betracht kommen, so namentlich die, daß eine Unterbrechung derselben bei *Begonia* und vielen anderen Blättern zur Hervorrufung von Adventivsprossen genügt. Wir haben offenbar zweierlei Arten von Blättern zu unterscheiden: solche bei denen das Regenerationsvermögen auf bestimmte Stellen begrenzt ist, wie *Utricularia* u. a. und solche bei denen das nicht der Fall ist, natürlich kann es Kombinationen und Übergänge zwischen diesen Formen geben. Die ersteren verhalten sich gewissermaßen wie Sproßstücke mit Vegetationspunkten. Wenn diese Sproßstücke isoliert werden, treiben zunächst die Vegetationspunkte aus, und vielfach sind die vegetationspunktlosen Sproßstücke wenigstens nach den bis jetzt angewandten Untersuchungsmethoden überhaupt nicht regenerationsfähig oder bilden nur Wurzeln. Ebenso bilden also Blätter mit lokal bevorzugten, den embryonalen Charakter weniger als andere verlierende Stellen an diesen Adventivknospen, sei es abgelöst oder im Zusammenhang mit der Pflanze.

1) GOEBEL, Über Regeneration bei *Utricularia*. Flora 1904.

Die Bevorzugung der Basis an Blättern mit nicht lokal verteilter Regenerationsfähigkeit aber hängt nach der eben angedeuteten Auffassung damit zusammen, daß in den Blättern normal eine Wanderung der Baustoffe in basipetaler Richtung stattfindet, der ganze Bau der Leitungsbahnen ist ja auch ein in basipetaler Richtung geförderter daß hier ein „Strom“ resp. eine Vielzahl von Strömen in basipetaler Richtung stattfindet, wird wohl von niemand bezweifelt, und direkt wahrnehmbar ist diese Erscheinung bei Siphoneen.

Interessant ist namentlich auch das von JANSE neuerdings genauer untersuchte Verhalten von CAULERPA<sup>1)</sup> Hier finden sich am unverletzten Blatt in basipetaler Richtung verlaufende chlorophyllführende Protoplasmaströme. An abgeschnittenen Blättern bilden sich farblose Plasmaströmungen, die „embryonales“ Plasma an der Basis anhäufen und hier die Vorbedingung für die Bildung neuer Rhizome und Wurzeln schaffen. Denken wir uns statt der Plasmaströme Blattnerven, so erhalten wir ganz analoge Erscheinungen, auf die schon früher hingewiesen wurde. Auch in ihnen verläuft ein absteigender Strom, welcher bedingt, daß die Neubildungen an der Basis auftreten.

Die Regenerationserscheinungen sind auch vom Zweckmäßigkeitsstandpunkte aus betrachtet worden. man hat sie aufgefaßt als vorteilhafte, im Kampf ums Dasein erworbene oder fixierte Reaktionen. Ohne Zweifel ist es für die Weiterexistenz eines Taraxacum vorteilhaft, daß, wenn der Sproßteil entfernt oder das Wurzelende abgefressen wurde, ein Ersatz gerade an den Stellen stattfindet, an welchen die neugebildeten Organe am leichtesten die Gesamtform der Pflanze wiederherstellen können. Aber man wird nicht sagen können, daß bei Pflanzen gerade die Teile, welche am leichtesten beschädigt werden, durch ein besonders großes Regenerationsvermögen sich auszeichnen. Das embryonale Gewebe an der Spitze eines Farnblattes z. B. ist durch die Einrollung der Wedel außerordentlich gut geschützt, Beschädigungen, welche dieses Gewebe etwa mehr als andere Teile des Blattes träfen, sind so gut wie ausgeschlossen, trotzdem zeichnet es sich, wie wir an einem Beispiel sahen, durch eine bedeutende Regenerationsfähigkeit aus. Diese Regenerationsfähigkeit kann ebensowenig wie die der Kristalle im Kampf ums Dasein erworben oder gesteigert seien. Die Blätter von sukkulenten Pflanzen wie Gasteria, die niemals abfallen und auch durch mechanische Einwirkungen in der Natur wohl kaum je von der Pflanze getrennt werden, sind gleichfalls durch besonders rasche und ergiebige Regeneration ausgezeichnet; dasselbe gilt auch von einigen zartblättrigen Pflanzen, wie z. B. *Urtica dioica*. Selbst wenn wir annehmen, daß die Blätter irgendwie von der Pflanze getrennt werden, würde sie ihr Bewurzelungsvermögen nichts nützen, da sie einmal in 99 unter 100 Fällen zugrunde gehen würden, ehe sie sich bewurzeln können, und zudem würde, selbst wenn sie sich bewurzeln, das ohne Nutzen sein, da Sproßbildung bis jetzt nicht beobachtet werden konnte. Derartige Fähigkeiten können also nicht

1) JANSE, An investigation on polarity and organ-formation with *Caulerpa prolifera* (Kon. Akademie van Wetenschappen te Amsterdam, Jan. 25 1905). (Auf die neueren Untersuchungen und Anschauungen über das Zustandekommen der Polarität bei der Regeneration nimmt der Verfasser keine Rücksicht.)

durch natürliche Zuchtwahl erworben sein, sie sind in der Organisation der betreffenden Pflanzen begründet. Das schließt nicht aus, daß sie unter Umständen von Vorteil sind, wie denn z. B. die leicht sich ablösenden und an der Basis Sprosse erzeugenden Blätter von *Sedum Stahlii* oder die Teilblättchen von *Zamioculcas* ein ausgiebiges vegetatives Vermehrungsmittel darstellen. Und ebenso läßt der Besitz von embryonalem, leicht bei Verletzungen in Tätigkeit tretendem embryonalen Gewebe uns, wie früher hervorgehoben, verständlich erscheinen, daß eine Restitution bei Pflanzen meist nicht eintritt. Hier wie überall aber haben die teleologischen Erwägungen zurückzutreten hinter den kausalen. Daß man bei diesen über vorläufige Orientierungsversuche noch nicht hinausgelangt ist, kann nicht wunder nehmen, denn auf vielen anderen Gebieten der Biologie steht es ebenso. Gerade die theoretischen Anschauungen aber, zu welchen die Untersuchungen über Regeneration Anlaß gegeben haben, sind teilweise zum Gegenstand recht energischer Angriffe gemacht worden; es braucht nur an die Debatten über die SACHSSche Theorie über Stoff und Form erinnert zu werden. Meiner Ansicht nach hat der Streit darüber nicht viel Bedeutung. Denn einerseits wird jeder Einsichtige sich von vornherein des Wortes erinnern: „Theorien sind gewöhnlich Übereilungen eines ungeduldigen Verstandes, der die Phänomene gerne los sein möchte und an ihrer Stelle deswegen Bilder, Begriffe, ja oft nur Worte einschleibt“<sup>1)</sup>. Andererseits besteht der Nutzen dieser Bilder und Begriffe darin, daß sie eine bestimmte Fragestellung für die weitere experimentelle Untersuchung ermöglichen. Ist dies nicht der Fall, oder erweist sich die Fragestellung als unrichtig, so fällt damit die Theorie von selbst. Wozu also der Streit? Viel wichtiger wird es sein, den „Phänomenen“ (um mit GOETHE zu reden) mit besseren Untersuchungsmethoden, als sie bis jetzt angewandt wurden, nachzugehen und über die Leichen der alten Theorien hinweg zu solchen \*zu gelangen, die es ermöglichen, die Sturmleitern an den Mauern der Burg, in welcher die Rätsel des Lebens unserer Wißbegier zu spotten scheinen, langsam aber stetig weiter emporzuschieben.

1) GOETHE, Sprüche in Prosa.

## 2. Regeneration von Wurzeln und Stämmen infolge traumatischer Einwirkungen.

Von G. Lopriore.

(Mit Tafeln I u. II.)

Traumatische Einwirkungen werden in der Pflanzenwelt durch die Pflanzen selbst und durch Tiere wie auch durch atmosphärische Einflüsse und das unorganische Substrat, in welchem die Pflanzen leben, ausgelöst.

Die Reaktionen, welche die Folge derartiger Einwirkungen sind, haben nicht nur für die Lehre der Phytopathologie Bedeutung, sondern sie gestatten auch manche Einsicht in die Korrelationen des normalen Organismus, indem sie zeigen, wie einige der als teratologisch betrachteten Gebilde entstehen und sich aus normalen Entwicklungszuständen ableiten lassen.

Da eine genauere Betrachtung der unter natürlichen Verhältnissen erfolgenden Reaktionen nicht immer durchführbar ist und nicht immer einwandfreie Resultate liefert, zieht der Forscher vor, derartige Reaktionen künstlich herbeizuführen, um sie in ihrem Verlaufe messend verfolgen zu können. So wurde neuerdings als „experimentelle Teratologie“ eine besondere Forschungsrichtung angebahnt, welche danach strebt, teratologische Bildungen durch geeignete Versuche künstlich hervorzurufen, um sie mit den natürlich entstandenen zu vergleichen.

Die nach dieser Richtung ausgeführten Versuche bezwecken vor allem, den hervorgerufenen Wundreaktionen und den daraus entstandenen Gewebeveränderungen anatomisch nachzuspüren oder, wenn die Gewebe degenerieren und zu krankhaften Erscheinungen neigen, auch diesen näher zu treten und so zur Ausbildung einer „pathologischen Pflanzenanatomie“ beizutragen, welche im Vergleich zu der tierischen wenig fortgeschritten ist.

Der Versuch, Pflanzengallen künstlich hervorzurufen <sup>1)</sup>, die Verbänderung an Wurzeln und Stämmen experimentell zu veranlassen <sup>2)</sup>, die Bildung von Ersatzorganen künstlich zu fördern <sup>3)</sup>, ist ein Beleg für die erste Forschungsrichtung. KÜSTER'S „Pathologische Pflanzenanatomie“ und wenige andere Arbeiten bewegen sich in der zweiten Richtung.

Diese für die Theorie der Regeneration in Betracht kommenden Versuche werden durch viele im Gartenbau gebräuchliche, für die Praxis wertvolle Operationen

1) KNY, Über künstliche Verdoppelung des Leitbündelkreises im Stamme der Dikotylen. Bot. Zeitung, p. 519 ff.

2) LOPRIORE e CONIGLIO, La fasciazione delle radici in rapporto ad azioni traumatiche. Atti Accad. Gioenia, Catania 1903, Vol. XVII, p. 1—56. Derselbe, Künstlich erzeugte Verbänderung bei *Phaseolus multiflores*. Ber. d. Deutschen bot. Gesellsch. 1904, Bd. XXII, p. 396.

3) BOIRIVANT, Organes de remplacement chez les plantes. Ann. d. Sc. nat. 1897, p. 307—400.

vielfach bestätigt und ergänzt, durch welche der Gärtner zur Fortpflanzung oder zur Erhaltung besonderer Wuchsformen beiträgt.

Beide Forschungsrichtungen erfahren eine wichtige Vervollständigung dadurch, daß viele physiologische Versuche darauf gerichtet sind, durch Entfernung oder Verletzung einiger Pflanzenteile oder Gewebe die sich einstellenden Korrelationserscheinungen zu prüfen.

Daraus geht hervor, daß die sich abspielenden Wundreaktionen von verschiedenen Gesichtspunkten aus betrachtet werden können, indem man entweder nur die anatomischen Veränderungen der Gewebe oder zugleich die Beeinflussung durch äußere Faktoren oder ferner die entstandenen Korrelationserscheinungen berücksichtigt. Das Verständnis der gesamten Biologie der Wundreaktionen macht diese drei Betrachtungsweisen notwendig.

In diesem Vortrag werden deshalb außer den von mir in früheren Arbeiten berücksichtigten anatomischen Verhältnissen auch jene sekundären und korrelativen Erscheinungen erörtert werden, welche von äußeren Bedingungen abhängig sind.

Die traumatische Reizung äußert sich an der Wurzelspitze unmittelbar nach dem erfolgten Eingriff durch tropistische Krümmungen, welche zuerst von DARWIN<sup>1)</sup> entdeckt, dann von SPALDING<sup>2)</sup> näher untersucht und von PFEFFER<sup>3)</sup> als traumatropische bezeichnet bzw. auf „Traumatropismus“ zurückgeführt worden sind. Ist der Nutzen der traumatropischen Bewegung ohne weiteres biologisch nicht verständlich, so sind es die gleichzeitig auftretenden oder zunächst folgenden Reaktionen. Sie streben danach, die bloßgelegten inneren Gewebe zu schützen und den aufgehobenen normalen Zusammenhang derselben wieder herzustellen. So sind die als Wundperiderm, Kork, Gummi, Harz bekannten Wundprodukte die ersten auftretenden Schutzvorrichtungen, denen wegen ihrer peripheren Lage bisher mehr Aufmerksamkeit als den inneren oder später auftretenden Reaktionen geschenkt worden ist.

Obwohl es nun nach PFEFFER<sup>4)</sup> bei dem Traumatropismus ohnehin gleichgültig ist, ob durch mechanische, chemische oder andere Eingriffe derjenige Defekt erzeugt wird, der als Reizanstoß wirkt, werden hier nur die ersten, d. h. die mechanischen Einwirkungen berücksichtigt: Dekapitation und Längsspaltung der Vegetationsspitze, Radial-, Quer- und Tangentialeinschnitte, Druck.

Die Folgen von diesen an Stämmen und Wurzeln künstlich hervorgebrachten, mechanischen Eingriffen werden hier durch einige ähnliche, in der Natur spontan eintretende Beispiele weiter erläutert und ergänzt.

Was die Abgrenzung des Begriffes anbelangt, so bezeichne ich als Regeneration, in Übereinstimmung mit meinen früheren Ausführungen<sup>5)</sup> jene Gewebe-

1) DARWIN, *Power of movement in Plants*, London 1880, p. 151.

2) SPALDING, *The traumatropic curvature of Roots*. *Ann. of Botany* 1894, Vol. VIII, p. 423.

3) PFEFFER, *Druck- und Arbeitsleistung durch wachsende Pflanzen*. *Abh. d. math.-phys. Klasse d. K. sächs. Gesellsch. d. Wissensch.*, Leipzig 1893, Bd. XX, p. 374.

4) Derselbe, *Pflanzenphysiologie*, Bd. II, p. 592.

5) LOPRIORE, *Regeneration gespaltener Stammspitzen*. *Ber. d. Deutschen bot. Gesellsch.* 1895, Bd. XIII, p. 410. — Derselbe, *Regeneration gespaltener Wurzeln*. *Nova Acta Acad. Leop. Carol.* 1896, Bd. LXVI, p. 211—286.

reaktionen, welche eine Wiederherstellung des Weggenommenen von der Wundfläche aus bewirken. Da nun solche Reaktionen bei verletzten Stämmen und Wurzeln sich besonders im oder am Vegetationspunkte abspielen, so führen sie oft zur Ergänzung desselben oder der benachbarten Gewebe.

Dieser von WAKKER und BEYERINCK so begrenzte Begriff scheint auch von PFEFFER<sup>1)</sup> und seinen Schülern angenommen worden zu sein.

WAKKER<sup>2)</sup> bezeichnet als Reproduktion\*) die normalen (ohne Verletzung auftretenden) Einrichtungen zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung, als Regeneration nur die bei Verletzung eintretenden Erscheinungen.

BEYERINCK<sup>3)</sup> versteht unter Regeneration nur solche Neubildungen, bei welchen nach einer Verwundung der ursprüngliche Zustand wiederhergestellt wird, während er Organbildungen solche Zustände nennt, wo aus einer Wunde ganz andere Organe hervorgehen.

GOEBEL<sup>4)</sup> versteht unter Regeneration im allgemeinen Sinne „die an abgetrennten Pflanzenteilen oder verletzten Pflanzen auftretende Neubildung von Organen (oder Geweben)“, und „wenn Neubildungen an dazu nicht besonders disponierten Stellen durch Verletzungen hervorgerufen werden“, faßt er diese als Regeneration im engeren Sinne auf.

MORGAN<sup>5)</sup> gebraucht die Bezeichnung Regeneration auch generell für alle Ersatzreaktionen bei Pflanzen; da er aber besonders die morphologischen Erscheinungen berücksichtigt, bleiben die Gewebereaktionen und die Vorgänge bei der Wundheilung außer acht.

Dieser allgemeinen Auffassung der Regeneration schließt sich auch WINKLER<sup>6)</sup> an, obwohl er mit Recht hervorhebt, daß die Bildung von Blattsprossen an *Torenia*-Blättern nicht zu den Regenerationserscheinungen gehört, und daß von regenerativer Sproßentwicklung nur dann die Rede sein kann, wenn infolge der Isolierung Zellen, die im normalen Verlaufe der Entwicklung niemals zu Sproßanlagen geworden wären, sich zu solchen umgestalten.

\*) Diese Bezeichnung (riproduzione) wurde schon von SPALLANZANI gebraucht. Seit der Zeit haben sich die Arbeiten über die Regeneration von Organen und Geweben im Tierreich in zwei Jahrhunderten derart vermehrt, daß sie eine sehr bedeutende und ausgedehnte Literatur umfassen.

Die von den Biologen verfolgten Regenerationserscheinungen am Ei und Embryo haben zur Ausbildung einer „experimentellen Embryologie“ geführt.

1) PFEFFER, Pflanzenphysiologie. Bd. II, p. 204.

2) WAKKER, Ondezoekingen over adventieve Knoppen. Akademisch Proefschrift, Amsterdam 1885.

3) BEYERINCK, Over regeneratie Verschijnseten van gespleten vegetatiëpunten van stengels en over bekerworming. Ned. Kruidd. 1886, Arch., Serie II, Deel IV, Stuck. I, p. 63—106.

4) GOEBEL, Organographie. Jena 1898, p. 36. — Derselbe, Über Regeneration im Pflanzenreich. Biol. Centralbl. 1902, Bd. XXII, p. 386.

5) MORGAN, Regeneration. New York 1901.

6) WINKLER, Über die Regeneration der Blattspreite bei einigen *Cyclamen*-Arten. Ber. d. Deutschen bot. Gesellsch. 1902, Bd. XX, p. 81. — Derselbe, Über regenerative Sproßbildung auf den Blättern von *Torenia asiatica*. Ibidem 1903, Bd. XXI, p. 104.

KÜSTER<sup>1)</sup> vertritt in seiner „Pathologischen Pflanzenanatomie“ durchweg dieselbe generelle Auffassung, indem er den direkten Ersatz als Restitution bezeichnete.

PETERS<sup>2)</sup> dagegen unterscheidet bei der Regeneration der *Helianthus*-Stengel den Ersatz von Geweben (eigentliche Wundheilung) und den Ersatz von Organen.

SIMON<sup>3)</sup> bezeichnet als echte Regeneration (direkte und partielle) die der Wurzelspitze, den Ersatz der dekapitierten Hauptwurzel durch Nebenwurzeln dagegen in Anlehnung an PFEFFER als Reproduktion, ein Wort, das vielleicht mit Fortpflanzung verwechselt werden kann.

Eine scharfe Abgrenzung des Begriffes wurde auch von COULTER und CHRYSLER<sup>4)</sup> neuerdings eingeführt. Bei der erweiterten Anwendung des Wortes, das ursprünglich mehr auf die Wiederherstellung verloreener Teile als auf die Erzeugung vollständig neuer Organe angewendet wurde, unterscheiden sie zwei verschiedene Regenerationsarten bei Pflanzen und Tieren. Die erstere ist nichts anderes als adventive Sproßbildung, die zweite eine Wiederherstellung verloreener Teile, so daß das neugebildete Organstück ein integrierender Bestandteil des alten ist.

In diesem engeren Sinne behandelt NĚMEC<sup>5)</sup> die Regeneration in einer neuerdings erschienenen vorläufigen Mitteilung. Bei den von NĚMEC verfolgten Regenerationsvorgängen kommt sogar nur die Ergänzung der meristematischen, in verschiedener Weise angeschnittenen Wurzelspitze in Betracht. Eine engere Begrenzung des Begriffes ist demnach nicht denkbar.

Ich werde später darauf hinweisen, wie zweckmäßig es ist, die zwei verschiedenen Arten der Regeneration scharf auseinander zu halten\*).

### Dekapitation.

Dekapitierte Wurzeln regenerieren ihre Spitze vollständig, wenn diese bis zu einer Länge von 1 mm entfernt wird.

Dieses von CIESIELSKI<sup>6)</sup> zuerst beobachtete Verhalten wurde später von

\*) Wie wichtig es ist, bei Behandlung eines Gegenstandes den passenden Ausdruck richtig zu wählen, geht aus folgender Stelle einer Arbeit HUGO V. MOHL'S<sup>1)</sup> hervor: „Hätte ich einem Mediziner gesagt, ich schreibe einen Aufsatz über Narbenbildung, so hätte er mich verstanden, ein Botaniker hätte dagegen geglaubt, ich schriebe über die Bildung des Stigma. Unter diesen Umständen wähle ich den Ausdruck Vernarbung und hoffe, es soll derselbe zu keinen Mißverständnissen Veranlassung geben.“

1) MOHL, Über den Vernarbungsprozeß bei der Pflanze. Bot. Zeitung 1849, p. 641.

1) KÜSTER, Pathologische Pflanzenanatomie. Jena 1903, p. 3.

2) PETERS, Beiträge zur Kenntnis der Wundheilung bei *Helianthus annuus* L. und *Polygonum cuspidatum* Sieb. u. Zucc. Diss., Göttingen 1897, p. 109.

3) SIMON, Untersuchungen über die Regeneration der Wurzelspitze. PRINGSHEIM's Jahrb. f. wiss. Botanik 1904, Bd. XL, p. 103—143.

4) COULTER and CHRYSLER, Regeneration in *Zamia*. Bot. Gazette 1904, Vol. XXXIX, p. 453.

5) NĚMEC, Über Regenerationserscheinungen an angeschnittenen Wurzelspitzen. Ber. der Deutschen bot. Gesellsch. 1905, Bd. XXIII, p. 133.

6) CIESIELSKI, Untersuchungen über die Abwärtskrümmungen der Wurzel. COHN's Beiträge z. Biol. d. Pflanze 1872, Bd. I, p. 21.

PRANTL<sup>1)</sup> und neuerdings von SIMON<sup>2)</sup> besonders in den ersten Stadien genauer untersucht, so daß die anatomischen Verhältnisse in den Hauptpunkten klargelegt worden sind. Auch auf die physiologischen, vordem wenig beachteten Bedingungen hat SIMON sein Augenmerk gerichtet und Resultate gewonnen, welche für die Biologie dieses im Boden natürlich sich vollziehenden Vorganges wichtig sind. Die Regenerationsvorgänge an dekapitierten Wurzeln gehen nach SIMON'S Beobachtungen sehr rasch vor sich. Schon im Laufe des zweiten Tages nach der Verwundung treten im Perikambium Längsteilungen auf. Die schon schwach gebogene konvexe Wundfläche wird durch stärkeres Hervorwachsen des Zentralzylinders noch stärker herausgewölbt und nimmt die Gestalt einer Halbkugel an. Die in den äußeren Schichten des Pleroms den perikambialen folgenden Teilungen gehen so rasch vor sich, daß meist 60 Stunden nach der Verwundung quer durch den Zentralzylinder ein neues Meristem gebildet ist, aus dem dann unmittelbar der neue Vegetationspunkt hervorgeht. Diese Art der Regeneration, bei welcher die neue Wurzelspitze aus dem Geweben des Pleroms ohne dazwischentretende Callusbildung hervorgeht, wird von SIMON als direkte bezeichnet. Alle außerhalb des neuen, aus dem Perikambium entstandenen Meristeme, sowie außerhalb der neuen Epidermis liegenden Zellen bilden nur eine provisorische Wurzelhaube, welche bei Monokotylen bald abgestoßen wird, bei Leguminosen dagegen in die normale übergeht.

Eine zweite Art der Regeneration, von SIMON als partielle bezeichnet, tritt in etwas weiterer Entfernung vom Scheitel auf und geht stets aus einem Callus hervor, welcher durch Auswachsen des Perikambiums und der äußeren Schichten des Zentralzylinders mit gelegentlicher Teilnahme der Endodermis gebildet wird. Diese dürfte identisch mit der von PRANTL als prokambial bezeichneten sein. Dabei können mehrere Vegetationspunkte entstehen und zur Bildung getrennter Wurzelspitzen führen oder auch verschmelzen, wenn die Hauptwurzel dort dekapitiert wird, wo infolge der geringen Regenerationsfähigkeit des Zentralzylinders sich nur ein schmaler Callus bildet. SIMON hat experimentell nachgewiesen, daß bei Entfernung des Perikambiums — womit einige Reihen der Rinde und des Pleroms zugrunde gehen — keine Reaktion mehr eintritt und daß die regeneratorische Tätigkeit des Pleroms nur bei Anwesenheit des Perikambiums von der Wurzel verwertet werden kann. Je weiter der Schnitt vom Vegetationspunkte entfernt ist, desto mehr nimmt die Regenerationsfähigkeit ab.

An Gymnospermen (*Pinus pinea*) wurde von SIMON ebenfalls Regeneration beobachtet, doch nur dann, wenn außer dem Meristem sehr wenig hinweggenommen wird.

Nur an Wurzeln von Gefäßkryptogamen mit dreiseitiger Scheitelzelle wurde bis jetzt keine Regeneration festgestellt. Ob dies durch die mangelnde Widerstandsfähigkeit oder das Nichtvorhandensein der Regenerationsfähigkeit bedingt ist, konnte SIMON nicht feststellen. Bei dem neuerdings von NĚMEC<sup>3)</sup> an den dicken Adventivwurzeln von Farnen wiederholten Versuche, die Spitze durch einen hinter der Terminal-

1) PRANTL, Untersuchungen über die Regeneration des Vegetationspunktes an Angiospermenwurzeln. Arb. d. bot. Würzburger Instituts 1874, Bd. I, p. 546.

2) SIMON, Regeneration der Wurzelspitze, l. c. p. 105.

3) NĚMEC, Regenerationserscheinungen etc., l. c. p. 117.

zelle geführten Schnitt abzunehmen, war die Regeneration nie vollständig. Sie lief nur auf eine Art Wundheilung hinaus. Die Verwundung hatte zwar besondere Differenzierungsvorgänge zur Folge, führte aber nie zur Regeneration der Terminalzelle.

Auch dekapitierte Stämme sollen ihre Spitze nicht regenerieren. Nach der von mir an gespaltenen Stammspitzen beobachteten Regeneration vermutet aber PFEFFER<sup>1)</sup>, daß sich an Stämmen der Scheitelpunkt ebenfalls regenerieren kann, wenn er durch einen Querschnitt entfernt wird. In der Tat will BEYERINCK<sup>2)</sup> bei *Salix amygdalina* die Regeneration einer weggeschnittenen Knospe beobachtet haben. Ob in diesem Falle eine wirkliche Regeneration vorliegt oder ob es sich nur um die Weiterentwicklung einer in der Anlage bereits vorhandenen Axillarknospe handelt, ist aus den Angaben des Verfassers nicht zu entnehmen. Ich selbst habe an *Phaseolus multiflorus*<sup>3)</sup> wiederholt wahrgenommen, daß das der Plumula geraubte Stengelchen sich noch weiter zu entwickeln und eine im Vergleich zu der ursprünglichen bis doppelte Länge zu erreichen vermag.

Eine Regeneration geköpfter Stämme ist demnach prinzipiell nicht ausgeschlossen, wenn nur der oberste Teil des Vegetationspunktes entfernt wird, was sich eben nicht so leicht wie bei Wurzeln praktisch ausführen läßt.

In den von mir mit den Keimlingen von *Vicia Faba* und *Phaseolus multiflorus* unternommenen Versuchen, die Plumula abzuschneiden, um die Veränderung der Kotyledonarsprosse hervorzurufen, habe ich nie die Regeneration der Stengelspitze beobachten können, weil ihre embryonalen Gewebe samt der Plumula völlig beseitigt wurden. Um die Dekapitation der *Vicia*-Stengelchen in einem bestimmten, allen Keimlingen möglichst gleichen Stadium auszuführen, wurden diese dann operiert, als das Stengelchen durch die Tegumente hervorbrach und sich derart nach außen krümmte, daß es eine Art Öse bildete, während die Plumula noch zwischen den Kotyledonen lag. Diesem Stadium entspricht nicht immer eine gleiche Entwicklung der Keimwurzel, welche eine Länge von 5—9 cm messen kann. Man hat aber den Vorteil, daß der an dem höchsten Kulminationspunkt der Öse geführte Schnitt die in der Achse der Kotyledonen sitzenden Knospen nicht verletzt.

Am zweiten oder dritten Tage nach erfolgter Operation ist das Hervortreten der Kotyledonarsprosse schon sichtbar. Ihre Neigung, die Spitze nach unten zu krümmen und sich wie Hauptspresse zu verhalten, fällt besonders bei denen auf, welche in Wasserkulturen auf Korkplatten oder Netzen freiliegen und nicht die Erde zu durchbrechen brauchen. Auffallend ist bei geköpften *Vicia*-Pflanzen die Verdickung des hypokotylen Gliedes, welches durch die Entwicklung der zu den Nebensprossen führenden Leitbündel und des mächtigen, umgebenden Rindenparenchyms herzförmig wird, wobei eine vordere, nach außen hervorgewölbte, den Stumpf des unterdrückten Hauptspresses enthaltende Seite und eine hintere, mit einer Rinne versehene Seite sich unterscheiden lassen. Infolge der energischen Stoffleitung gegen die Schnittwunde

1) PFEFFER, Pflanzenphysiologie, Bd. II, p. 206.

2) BEYERINCK, Beobachtungen und Betrachtungen über Wurzelknospen und Nebenwurzeln. Amsterdam 1886, p. 121.

3) LOPRIORE, Künstlich erzeugte Verbänderung bei *Phaseolus multiflorus*, a. a. O. p. 396.

vernarbt letztere sehr rasch, so daß nur drei bis fünf Zellschichten in der Rinde gebräunt erscheinen, während im Leitbündel das abgestorbene Gewebe etwas tiefer eindringt. Ferner scheint es, als ob die Kotyledonarsprosse auf dem Wurzelstock artikuliert seien, indem sich von diesem ein wulstförmiger Ring erhebt, auf welchem sich ein gleicher, die Sproßbasis endender Ring superponiert. Die Kontinuität zwischen Wurzel und Sproß wird durch den Leitbündelstrang und einen schmalen Saum des umgebenden Grundparenchyms hergestellt.

Diese hier erwähnten, mit anderer Fragestellung ausgeführten Versuche sind nicht für die Regeneration in dem von mir angedeuteten engeren Sinne, sondern für die entstandenen Reaktionen wichtig. Sie zeigen, daß die Ersatzfähigkeit durch die Kotyledonarsprosse (in der Achsel jedes Keimblattes entstehen deren bis drei) eine sehr große ist, und daß so verwandte Pflanzen wie *Phaseolus multiflorus* und *Vicia Faba* verschieden reagieren. Die erstere bildet häufig verbänderte, die andere nur zylindrische Sprosse<sup>1)</sup>.

#### Längsspaltung.

Die Regeneration gespaltener Wurzeln wurde zuerst von FRANK<sup>2)</sup> beobachtet, dann von SACHS<sup>3)</sup>, PRANTL<sup>4)</sup> und mir<sup>5)</sup>, neuerdings von SIMON<sup>6)</sup> und NĚMEC<sup>7)</sup> weiter verfolgt. Genannte Forscher widmeten ihr Interesse besonders der physiologischen Seite dieser Erscheinung. Die anatomischen Verhältnisse wurden dagegen etwas ausführlich von mir untersucht, mit besonderer Rücksicht auf die Schizostele und auf die Verbänderung der Nebenwurzeln.

FRANK spaltete die Wurzeln vieler Angiospermen und beobachtete, daß die Wurzelhälften weiter zu wachsen vermögen, was er von vornherein als wahrscheinlich betrachtete.

SACHS wiederholte die Spaltung an Wurzeln von *Vicia Faba*, sowie an den sehr rasch wachsenden von Aroideen und zog die FRANK'schen Versuchspflanzen zum Vergleich heran, um die Einwärtskrümmungen der Spaltheilften als eine allgemein vorkommende Erscheinung zu erweisen.

SIMON unterzog nacheinander den Einfluß der Lage, Temperatur und der künstlichen Hemmung einer eingehenden Untersuchung, um systematisch festzustellen, wie sich der Regenerationsverlauf unter verschiedenen Außenbedingungen verhält.

NĚMEC's interessante Versuche über die Bildung von einem oder mehreren neuen Vegetationspunkten an in verschiedener Weise angeschnittenen Wurzelspitzen

1) LOPRIORE, Künstlich erzeugte Verbänderung bei *Phaseolus multiflorus*, a. a. O. p. 396.

2) FRANK, Beiträge zur Physiologie. Leipzig 1868.

3) SACHS, Über das Wachstum der Haupt- und Nebenwurzeln. Arb. d. bot. Würzburger Instituts 1874, Bd. I, p. 622.

4) PRANTL, Untersuchungen über die Regeneration des Vegetationspunktes an Angiospermenwurzeln. Ibidem, p. 546.

5) LOPRIORE, Regeneration gespaltener Stammspitzen, l. c. p. 211—286.

6) SIMON, Regeneration der Wurzelspitze, l. c. p. 121.

7) NĚMEC, Über Regenerationserscheinungen an Wurzelspitzen, l. c. p. 114—120.

scheinen vorläufig mehr Interesse für die Statolithentheorie des Geotropismus, als für die Lehre der Regeneration im allgemeinen zu haben.

Bei gespaltenen Wurzeln sind die Regenerationsvorgänge wesentlich dieselben wie bei dekapitierten. SIMON unterscheidet hier eine vollkommene und eine unvollkommene Regenerationsart. Die erste findet in den rein meristematischen Teilen der Wurzelspitze statt, so daß ein vollkommener Ersatz der entfernten Wurzelhälfte unter Mitarbeit sämtlicher Gewebearten in der Nähe des Scheitels geleistet wird; dagegen kommt es in größerer Entfernung von demselben nicht mehr zu einem solchen. Die Regeneration entspricht der direkten bei quergeschnittenen Wurzeln. Die unvollkommene (der partiellen entsprechend) rührt dagegen nur von der Tätigkeit des Perikambiums und der dasselbe umgebenden Zellstränge her. Die im Zentralzylinder vor sich gehenden Teilungen können ein neues Rindengewebe mit Epidermis, aber keine Endodermis und kein neues Perikambium erzeugen.

Was den aus technischen Gründen schwer zu bestimmenden Anteil der einzelnen Gewebearten betrifft, so verliert das Mark die Regenerationsfähigkeit am schnellsten, ihm schließen sich allmählich die äußeren Teile der Rinde und der innere Fibrovasalkörper an. Am tätigsten erhält sich das Perikambium und der periphere Teil des Zentralzylinders.

Bei Monokotylen findet nach meinen Beobachtungen gewöhnlich die Regeneration des Phloems und Xylems mit derjenigen der Endodermis zu gleicher Zeit statt. Bei Dikotylen erfolgt zunächst die Regeneration der Endodermis und erst nach Vollständigkeit der letzteren diejenige des Xylems und Phloems.

Die Bildung neuer Xylemplatten erfolgt bei Dikotylen in der Art, daß sich neue Erstlingsgefäße an der Innenseite der schon vorhandenen Platten anlegen, letztere hierdurch auf dem Querschnitte spindelförmig werden und sich dann in der Mitte teilen, oder daß die Erstlingsgefäße an der Peripherie unter dem Perikambium entstehen und an diese sich andere Gefäße nach innen zu anlegen.

Kommen nun die gespaltenen und regenerierenden Wurzelhälften mit ihren Spitzen in Berührung, so verschmelzen sie und bilden beim Weiterwachsen einen einheitlichen Vegetationspunkt. Dies von mir künstlich gewonnene Ergebnis wurde neuerdings von SIMON durch sinnreiche Versuche bestätigt. Nachdem ein Glasfaden in das freiliegende Plerom dekapitierter Wurzeln gestoßen war, vereinigten sich die peripheren, getrennt regenerierenden Gewebepartien trotz des Hindernisses oberhalb der hervorragenden Glasspitze und stellten einen neuen einheitlichen Vegetationspunkt her.

Auch an Wurzeln von Gymnospermen wurden neuerdings von STINGL<sup>1)</sup> Längsspaltungen mit Erfolg ausgeführt. Die Regeneration ist hier infolge der geringeren Gewebedifferenzierung eine relativ einfachere.

In ähnlicher Weise wie mit Wurzeln wurden von mir Spaltversuche auch mit Stämmen unternommen, um festzustellen, ob die Spalthälften auch zu selbständigen

1) STINGL, Untersuchungen über Doppelbildung und Regeneration bei Wurzeln. Österr. bot. Zeitschr. 1905, Bd. LV, p. 219.

Sprossen auszuwachsen vermögen und, im positiven Falle, welche Eigentümlichkeiten dieselben in bezug auf die anatomischen Verhältnisse und auf die Blattstellung bieten. Anhaltspunkte zu diesen Untersuchungen boten einige Versuche von KNY und SCHILBERSZKY.

KNY<sup>1)</sup> hat bei dicht unterhalb der Stammspitze längsgespaltenen Pflanzen die Bildung eines callusartigen Gewebes beobachtet, in welchem sich später ein Kambium dem normalen Leitbündel des Internodiums anfügte und gleich diesem Xylemelemente nach innen und Phloemelemente nach außen absonderte. Es gelang auf diese Weise, den Leitbündelkreis zu verdoppeln.

SCHILBERSZKY<sup>2)</sup> hat von den Stengeln einiger Phaseolus-Arten ein ganzes Stück abgetragen und dabei die Bildung einer neuen Zuwachszone beobachtet, die er als „extrafascikulares Ersatzbündel“ bezeichnet.

Die Pflanzen, an denen ich eine vollständige Regeneration der gespaltenen Stammspitze beobachtet habe, sind Helianthus, Acer, Vitis, Ampelopsis, Glycine, Amygdalus, Hedera, Nerium, Salix etc. Die Anzahl derselben und ihre Zugehörigkeit zu den verschiedenen Pflanzenfamilien lassen annehmen, daß die Regeneration eine verbreitete Erscheinung ist.

Was den Regenerationsprozeß des Stengels betrifft, so begann derselbe gewöhnlich mit einer Einkrümmung der beiden Ränder der Wundfläche. Infolgedessen entstand eine tiefe Rinne, die allmählich ausgefüllt wurde.

An der Wundfläche bildete sich zunächst ein Wundgewebe, in welchem sich eine isolierende Schicht im Sinne BERTRANDS<sup>3)</sup> konstituierte, die aus parallel zur Wundfläche geordneten Elementen bestand.

Die Elemente des Wundgewebes zeichneten sich im Vergleich zu denen des normalen Gewebes durch auffällige Verdickung und Verkorkung ihrer Wände und durch ihre regelmäßige, der Wundfläche parallele Anordnung aus. Indem der Regenerationsprozeß vor sich ging, nahmen die Elemente ihren Charakter und ihre normale Anordnung an.

Was die allgemeinen Erscheinungen betrifft, welche mit dem Regenerationsprozeß verbunden sind, so mag hier zuerst erwähnt werden, daß die Bildung von Seitentrieben auf der Außenseite der Spalthälften eine sehr ausgiebige ist. Nicht selten geschieht es, daß eine Seitenknospe die Verlängerung einer Spalthälfte übernimmt, und zwar derart, daß der aus ihr hervorgegangene Sproß mit dem unteren in der Regeneration zurückgebliebenen Teile ein Ganzes von so einheitlichem Aussehen bildet, daß es zu Täuschungen Veranlassung geben kann. In solchen Fällen muß die Wundnarbe an der inneren Seite der Spalthälften zu Rate gezogen werden. Falls die Wunde ausgeheilt und deshalb verschwunden ist, kann die mikroskopische Beobachtung vor Täuschung bewahren.

Was andere in einzelnen Fällen beobachtete Erscheinungen betrifft, mag hier erwähnt werden, daß unter den Versuchspflanzen Helianthus annuus ein vorzügliches

1) KNY, Künstliche Verdoppelung etc., l. c. p. 519.

2) SCHILBERSZKY, Künstlich hervorgerufene Bildung sekundärer Gefäßbündel bei Dikotylen. Ber. d. Deutschen bot. Gesellsch. 1892, Bd. X, p. 424.

3) BERTRAND, Lois des surfaces libres. Bull. de la Soc. botan. de France 1884, Bd. XXXI, p. 3.

Material zur Untersuchung der anatomischen Verhältnisse bot, wie auch PETERS später bestätigt hat. Die nach der Spaltung ausgewachsenen Stengelhälften erreichten nicht selten über 1 m Länge und regenerierten sich so vollständig, daß der obere Teil des Stengels auf dem Querschnitte von dem eines normalen nicht zu unterscheiden war. Auch die zwei endständigen Köpfchen hatten ein ganz normales Aussehen.

Wie auch später von PETERS festgestellt wurde, konnten also die beiden Hälften der Stammspitze sich zu selbständigen Vegetationspunkten regenerieren und normale Gewebe und Organe bilden, wenn der Spaltschnitt vor Anlage der Köpfchen ausgeführt worden war. War diese schon erfolgt, so regenerierten sich an Organen nur Zungenblüten und die obersten Deckblätter, während die unmittelbar tiefer liegenden Gewebe in normaler Ausbildung nicht regeneriert wurden.

Bei ungleichmäßiger Teilung hat PETERS beobachtet, daß die dünneren Teilstämme weniger in die Länge wachsen als die dickeren, auch wenn die Trennung der beiden keine vollständige ist. Der dickere wächst dann, obgleich mit dem dünnen in organismischem Zusammenhang, an jenem vorbei.

In den von mir untersuchten Fällen waren die zwei Spaltheilungen nicht in gleichem Maße in die Länge gewachsen, so daß der dem gespaltenen Knoten unmittelbar folgende sich in beiden Hälften nicht auf derselben Höhe befand. Der Unterschied in der Höhe der folgenden Knoten wurde gegen die Spitze hin immer größer.

Bezüglich der Länge der Internodien ließ sich keine bestimmte Regel aufstellen. Nicht selten waren einzelne Internodien der kleineren Spaltheilung länger als die entsprechenden der größeren; gewöhnlich geschah das Umgekehrte. Im allgemeinen waren die basalen Internodien kurz geblieben.

Die Art der Regeneration war bei den meisten untersuchten Stengeln wesentlich die gleiche. Sie wurde durch eine starke Rinnenbildung längs der Schnittfläche eingeleitet. Durch diese von PETERS (l. c. p. 54) nicht immer beobachtete Rinnenbildung wurde die Schnittfläche zunächst in eine geschützte Lage gebracht.

Die beiden Spaltränder nahmen also eine Art Überwallung vor. Einen ausgiebigeren Schutz erlangte die Schnittfläche noch dadurch, daß sich allmählich scheidelwärts der für den *Helianthus*-Stengel charakteristische Festigungsring, welcher im äußeren Rindengewebe verläuft, ausbildete. Dicht unter diesem Festigungsringe bildeten sich neue Leitbündel, welche sich von den beiden Spalträndern her mehr und mehr gegen die Mitte der Schnittfläche hin verschoben.

Die Regenerationsfähigkeit der verletzten Gewebe nimmt von der meristematischen Stammspitze nach unten und im unteren Teile von den Seiten nach der Mitte zu ab. Mit der Regenerationsfähigkeit nimmt auch die Regelmäßigkeit der Gewegebildung ab, so daß, während die der Wunde benachbarten Zellen am unteren Teil oft absterben und durch einen unregelmäßigen Wundkork ersetzt werden, die Epidermis sich allmählich im oberen Teil regeneriert und Haare, Borsten und Spaltöffnungen erzeugt. Die sich hier anschließenden Elemente des Collenchyms und der parenchymatischen unverholzten Rinde nehmen an Größe und Dicke zu. Form und Verlauf der Bündelelemente werden allmählich normal. Unter ihnen nehmen die zuerst angelegten an Ausdehnung zu.

Die Primärgewebe sind bisweilen nach PETERS in den dünnen Teilstämmen besser regeneriert wie auf den zugehörigen dickeren. Das Sekundärholz ist immer in den dicken Teilstämmen stärker entwickelt, als in den dünnen.

Die sekundären Gewebe der Bündelzone sind bis zu einem gewissen Grade unabhängig von den primären Geweben. In tiefen Wundregionen nimmt der sekundäre Zuwachs bei allen Pflanzen an Stärke, bei ungünstiger Regeneration auch an Regelmäßigkeit ab.

Von Bäumen mit dekussierten Blattpaaren wurde der Spaltungsversuch mit gutem Erfolge bei *Acer Pseudoplatanus* von mir ausgeführt. Im Verlaufe einer Vegetationsperiode hatten sich die Spalthälften zu mehr oder minder kräftigen Sprossen entwickelt, an welchen äußerlich keinerlei Narbenbildungen sichtbar waren. Da die regenerierten Triebe sechs Monate nach der Spaltung abgeschnitten wurden, so muß aus den Befunden geschlossen werden, daß der Verschuß der Spaltwunde sehr zeitig eintrat. Die abnorme Entstehungsweise der ausgetriebenen Sproßhälften ließ sich, sofern man von der Spaltstelle absieht, nur in selteneren Fällen durch abweichende Blattstellungen und dementsprechend durch abnorme Knospenstellung erkennen. In mehreren Fällen blieben aber auch diese Abweichungen aus.

Für andere Spaltungsversuche wurden die Spitzen kräftig vegetierender Haupttriebe einer japanischen Rebenvarietät „Jeddo“ benutzt. Nach sechs Monaten zeigten sich in allen Versuchen beide Spalthälften als wohl entwickelte Triebe von 2—3 m Länge. Die kräftigen Hälften hatten zum Teil Seitentriebe und zwar bereits aus ihrem zweitältesten Internodium getrieben. In anderen Fällen unterblieb die Bildung von Seitentrieben. Bezüglich der ungleichen Länge der Internodien in beiden aus der Spaltung hervorgegangenen Sprossen ließ sich keine Regel aufstellen. Es gewann den Anschein, als ob in beiden Spalthälften das basale Internodium verhältnismäßig kurz blieb, wenn der Spaltschnitt dicht über einem bereits entwickelten Knoten endete.

Von besonderem Interesse war hier die Art der Regeneration. Auf jedem der beiden Spaltsprosse zog sich von der Spaltstelle aufwärts eine Narbe auf der Sproßinnenseite entlang, welche sich 2—3 Internodien aufwärts verfolgen ließ, dann aber plötzlich aufhörte. Da, wo der Spalt begann, war die vernarbte Wundfläche gewöhnlich sehr breit und ließ sich auch unterhalb der gespaltenen Stelle mehr oder minder weit abwärts an der Außenseite des unverletzten Internodiums erkennen. Das Internodium erschien dabei unterhalb der Spaltstelle in der Richtung des Spaltes plattgedrückt. Auch war es in dieser Richtung etwas verbreitert. Es hatte den Anschein, als wenn die Spaltung ursprünglich tiefer hinab gereicht hätte und als ob die beiden Spalthälften, nachdem sie gewaltsam aufeinander gepreßt wurden, miteinander wieder verwachsen wären.

Daß Längsspaltungen an Stämmen auch infolge innerer Vorgänge stattfinden können, hat BEYERINCK an *Brassica oleracea acephala* beobachtet. Hierbei waren infolge anhaltender Sommerfeuchtigkeit Spannungen im Gewebe entstanden, die durch das ungleiche Wachstum in radialer und tangentialer Richtung verursacht wurden. Sie machten sich dadurch kenntlich, daß die gespaltenen Stengel immer an der Innenseite konkav wurden.

Die Regenerationsfähigkeit von gespaltenen Wurzeln und Stengeln erreicht ihren Höhepunkt in der von HABERLANDT<sup>1)</sup> beobachteten Regeneration an gespaltenen Samen und Früchten, bei welchen sich die halbierten Embryonen (gleich halbierten Farnprothallien) zu selbständigen, kräftigen Pflanzen entwickeln können.

#### Radial-, Quer- und Tangentialeinschnitte.

Derselbe Erfolg wie durch Halbieren kann durch einseitiges Einschlitzen von Wurzelspitzen erzielt werden. Die betreffenden Versuche wurden von mir in Anlehnung an einige früher gemachte Beobachtungen ausgeführt, wo die durch Fäulnis beschädigten Wurzelspitzen einiger *Vicia Faba*-Keimlinge sich regenerierten und mehrere Meristelen bildeten<sup>2)</sup>.

Der Radialschnitt wurde an der Spitze der 5--7 cm langen Keimwurzeln ausgeführt, bevor die ersten Anlagen der Seitenwurzeln sich entwickelt hatten. Dabei war es nicht immer leicht, gleichmäßig tiefe Einschnitte zu machen, so daß wiederholt der Zentralzylinder verletzt wurde und die Operation zu denselben Folgen führte wie bei Längsspaltung. Erreicht der Schnitt den Zentralzylinder nicht, so erfolgt längs der Schnittstelle eine keilförmige Spreizung der Wundflächen. An diesen verlängern sich die sie begrenzenden, intakt gebliebenen Rindenzellen, nehmen keulenförmige Gestalt an und biegen sich schwach nach dem Zentrum hin, ohne dadurch die Lücke auszufüllen. Öfters wölben sich die Wundränder so, daß eine Art Überwallung wie bei Holzwunden entsteht. Die Reste der vom Schnitte getroffenen Zellen verkorken und werden von den darunter liegenden, nachwachsenden Elementen abgestoßen. Nicht selten gehen diese Reste in Verwesung über, wenn der Teilungsprozeß langsam verläuft.

Endodermis und Perikambium reagieren auch dann auf den Wundreiz, wenn keine Verletzung dieser Gewebe stattgefunden hat. Die der inneren Schnittgrenze zunächst liegenden Endodermiszellen zeigen eine eigentümliche Verkorkung ihrer ganzen Membran; die Perikambiumzellen erfahren an der betreffenden Stelle Teilungen in tangentialer Richtung, wodurch die Endodermis nach außen getrieben wird. Diese Reaktion tritt um so stärker ein, je mehr sich der Schnitt dem Zentralzylinder genähert hat. Die unmittelbar benachbarten Xylemelemente reagieren ebenfalls, und zwar derart, daß sie sich tangential strecken. Außerdem bildet sich aus dem Grundgewebe eine aus mehreren Zelllagen bestehende ringförmige Schutzhülle aus, welche die Xylem-inseln vollständig umschließt. Diese Bildung verschwindet allmählich oberhalb und unterhalb der Längenausdehnung des Schnittes, so daß eine absolute Isolierung der betreffenden Leitungsbahnen nicht stattfindet. In ähnlicher Weise reagiert auch das Phloem. Eigentümlich ist dabei, daß nicht nur das zarte Leitgewebe, sondern auch die Sklerenchyminseln sich mit einer solchen zylinderförmigen Schutzhülle umgeben, ohne daß in diesem Falle die Zweckmäßigkeit einleuchtet.

Verletzt der Schnitt, wenn auch nur in geringem Maße, den Zentralzylinder, so bewirkt das eine rinnenförmige Ausbildung des gesamten Wurzelkörpers, beginnend

1) HABERLANDT, Die Schutzrichtungen in der Entwicklung der Keimpflanzen. Wien 1877.

2) LOPRIORE, Regeneration gespaltenen Wurzeln, l. c. p. 55—63, Tafeln 7—8.

an der oberen Schnittgrenze und sich nach der Wurzelspitze hin allmählich verflachend. Diese Verflachung bildet den äußerlichen Übergang zu einer vollständigen Spaltung der Wurzel, einem Prozeß, der in einiger Entfernung von der unteren Schnittgrenze sich vollzieht. Das Einschlitzen der Rinde kann also zur Bildung von Teilwurzeln (Schizorhizen) oder gar von Meristelen (Schizostelen) führen, wie es später beschrieben werden soll. Der Reiz kann sich aber ferner von der Rinde durch den Zentralzylinder bis zum Perikambium in der der Schlitzstelle opponierten Seite fortpflanzen und dasselbe zu einer ausgiebigeren Tätigkeit reizen, wodurch die Bildung von Nebenwurzeln an dieser Seite eine reichlichere wird, wie ich zuweilen beobachtet habe.

Werden die Einschnitte nicht radial, sondern senkrecht zur Achse der Keimwurzel und zwar nicht zu weit von der Haubenspitze entfernt geführt, wie dies NĚMEC getan hat, so können sie die Bildung einer neuen Wurzelspitze veranlassen. Diese ersetzt gewöhnlich die ursprüngliche Wurzelspitze, welche noch lange als ein zurückgebliebenes Anhängsel der Seite der alten Wurzel ansitzt. Bei etwas mehr basalwärts geführten Einschnitten erscheinen bloß Anfänge eines Regenerationsvorganges, der meist bald eingestellt wird, und die ursprüngliche Wurzelspitze fungiert weiter. Werden mehrere Einschnitte übereinander gemacht, so wird im allgemeinen bloß ein neuer Vegetationspunkt gebildet und zu weiterer Tätigkeit befähigt. Wenn die Schnitte von gegenüberliegenden Seiten und gleich tief etwas über die Mitte der Wurzel geführt werden, so bilden sich an beiden Einschnitten Anlagen zu neuen Wurzelspitzen, von denen bloß die der ursprünglichen Haubenspitze nähergelegene weiter wächst.

Es würde sich hierin eine Polarität äußern, welche auch in dem anderen Umstande zum Ausdruck kommen würde, daß die Regenerationsvorgänge immer an der akroskopischen Wundfläche erscheinen. Diese Angabe von NĚMEC, nach welcher sich eine Polarität nicht nur in den Ersatz-, sondern auch in den Regenerationsbildungen des Scheitelmeristems selbst äußert, wäre von höchster Bedeutung, sollte sie in neueren Befunden dieses Forschers Bestätigung finden.

Bei seitlichen Quereinschnitten beteiligen sich an der Regeneration in jüngeren Teilen der Wurzelspitze alle Gewebe; in älteren Teilen haben das Perikambium und die anliegenden Rinden- und Pleromzellen eine große Bedeutung. Die Versuche von NĚMEC haben in dieser Beziehung bewiesen, daß die Regeneration nicht nur durch völlige Abtrennung der Wurzelspitze, sondern auch dann ausgelöst wird, wenn die Hälfte oder der größere Teil des Pleroms durchschnitten wird.

Bei Tangentialeinschnitten tritt nur dann eine Regeneration ein, wenn das Perikambium oder die naheliegenden Plerom- und Rindenzellen verletzt werden, sonst erscheinen bloß auf eine Wundheilung hinielende Vorgänge.

Bei Ringelungsversuchen an Keimwurzeln wird keine Regeneration ausgelöst, wenn nur die Rinde verletzt wird. Bei diesen Versuchen ist es mir aber nicht immer gelungen, die Rinde derart durchzuschneiden, daß das Plerom unversehrt blieb.

Was die Regeneration von gespaltenen Blättern betrifft, so hat BEYERINCK zum ersten Male beobachtet, daß an Stengeln von *Brassica oleracea acephala*,

welche infolge der andauernden Feuchtigkeit sich der Länge nach gespalten hatten, die unteren Blätter nur im unteren Teile des Stiels gespalten und beide Hälften des Stiels mit den entsprechenden Teilen des Stengels verbunden waren, wobei die Lamina unverletzt blieb. Die oberen dagegen, die beim Auftreten der Spaltung noch jünger waren, zeigten eine vollständige Zweiteilung. Die beiden Teile eines solchen Blattes wiesen an der Stelle, wo die Spaltung vor sich gegangen war, wieder eine fast ganz normale Blatthälfte auf.

In meinen Versuchen wurde eine vollständige Regeneration der vom Schnitt getroffenen Blätter nicht beobachtet; die Blattspreiten und die Blattstiele vermochten jedoch sich teilweise zu ergänzen und trotz ihres unsymmetrischen Baues ein fast normales Aussehen anzunehmen. Bei *Helianthus* erfuhren die Blätter eine partielle Regeneration, indem ihre Lamina sich teilweise ergänzte und der Stiel sein Parenchym so regenerierte, daß er ein normales Aussehen annahm, obwohl die Anzahl der ursprünglichen Bündel meist nicht erreicht wurde.

Offenbar ist das Regenerationsvermögen des Blattes bei Dikotylen nicht so groß wie bei den Farnen, deren Wedelspitzen lange Zeit embryonal bleiben. Deshalb kann die von GOEBEL<sup>1)</sup> beobachtete Regeneration zweier gespaltenen Blätter bei *Polypodium Heracleum* nicht mit der eines Dikotylenblattes gleichgestellt werden, da demselben in der Mehrzahl der Fälle das Spitzenwachstum und das typische Neubildungsgewebe an der Spitze fehlt. Die natürliche Vernarbung der Blattnarben soll dagegen nach HUGO VON MOHL bei Farnen nicht eintreten. An Blättern tritt nach MOHL eine Vernarbung bei Verletzung seltener als an den Achsen ein. Nur an dicken und fleischigen Blättern tritt sie ein, während bei dünnen Blättern nur eine einfache Vertrocknung des Wundrandes stattfindet.

Bei dieser Gelegenheit will ich hier kurz erwähnen, daß junge Blätter von *Monstera pertusa*, die von mir mittels eines Korkbohrers an verschiedenen Stellen durchbohrt worden waren, keine mit den normal entstandenen Löchern vergleichbare Vernarbung der Wundränder, sondern eine einfache Verkorkung derselben zeigten. Trotzdem haben die künstlich hervorgerufenen Löcher keine weitere Ausdehnung durch etwaige Zersetzung erfahren, sondern haben sich noch drei Jahre lang am lebenden Blatt so gut wie die normalen erhalten.

Was die Blattspreite betrifft, so ist es bekannt, daß durch Beseitigung derselben der Blattstiel wie beim natürlichen Blattfall abstirbt und abgeworfen wird. Im Gegensatz zu diesem allgemeinen Verhalten steht die auffallende Spreitenregeneration aus dem entspreiteten Blattstiele von *Cyclamen persicum* und *africanum*.

Diese zuerst von HILDEBRAND<sup>2)</sup> beobachtete, dann von WINKLER und GOEBEL bestätigte seltene Erscheinung tritt allerdings nicht regelmäßig auf. Oft stirbt der seiner Spreite beraubte Stiel ab und wird abgestoßen. In den meisten Fällen aber bilden sich an dem Stielstumpfe zwei, seltener nur eine, noch seltener mehr als zwei neue Blattspreiten aus.

1) GOEBEL, Über Regeneration im Pflanzenreich, a. a. O. p. 503.

2) HILDEBRAND, Die Gattung *Cyclamen*. Jena 1898.

Die ersten Anfänge der regenerativen Neubildungen zeigen sich schon fünf bis sechs Tage, nachdem der Schnitt ausgeführt worden ist, an den Flügelleisten des Stieles oder an entsprechenden tiefer liegenden Stellen. Dieser Ausgangspunkt der Regeneration läßt sich nach WINKLER in keiner Weise an andere Stellen des Stielquerschnittes verlegen. Werden die betreffenden Stellen irgendwie an der Regeneration verhindert, so tritt eine solche überhaupt nicht ein. Dasselbe geschieht, wenn auch nur ein kleiner Teil der Blattfläche an dem Stiele zurückbleibt. Übriggebliebene Spreitenreste vermögen weiter zu wachsen und sich zu vergrößern, durchaus so, als wenn die weggeschnittenen Partien nicht entfernt worden wären.

Theoretisch von großer Bedeutung ist die Beobachtung von WINKLER, wonach es nicht nur gelingt, durch Abschneiden der Spreite die regenerative Bildung einer solchen aus dem Blattstiele auszulösen, sondern ein gleicher Erfolg auch dadurch erreicht wird, daß die Spreite an dem Stiele belassen, aber an der Ausübung ihrer Funktionen durch Eingipsen oder Überziehen mit Kollodium oder Schellack verhindert wird. Es bildet sich dann unterhalb des Spreitenansatzes eine Ersatzspreite, und wenn der Gipsverband oder der Lacküberzug entfernt wird, bevor die primäre Spreite abstirbt, erhält man ein Blatt mit zwei etagenförmig übereinander gelegenen Spreiten.

Bei diesen im ganzen Pflanzenreiche allein dastehenden Beispielen eines Ersatzes der Blattspreite handelt es sich nach GOEBEL'S Auffassung nicht um eine Neubildung, sondern nur um eine „Aktivierung“ eines Teiles der Blattanlage, der sonst sich nicht weiter entwickelt. Konsequenterweise stimme ich mit GOEBEL darin überein.

Daß nach PISCHINGER<sup>1)</sup> das Fehlen des Regenerationsvermögens bei Laubblättern auf den hier möglichen Ersatz durch ausgiebige Knospung zurückgeführt werden kann, dafür spricht das Verhalten von Pflanzen, welche ein einziges Blatt entwickeln. Bei *Streptocarpus Wendlandi* mit zwei ungleich großen Keimblättern hat PISCHINGER festgestellt, daß der große Kotyledon regeneriert wird, wenn ein Teil des basalen Meristems erhalten bleibt. Auch bei Wegnahme des ganzen Kotyledons kann derselbe regeneriert werden. Bei *S. Gardeni* findet keine Regeneration des verletzten großen Kotyledons statt, dagegen wird der kleine Kotyledon zu stärkerem Wachstum veranlaßt. Bei *Monophyllaea Horsfieldii* tritt eine Regeneration des verletzten größeren Kotyledons nur dann ein, wenn sein basales Meristem erhalten bleibt. Wird auch dieses beseitigt, so geht die Pflanze regelmäßig zugrunde, da das kleinere Keimblatt die Rolle des größeren nicht übernehmen kann. Nach FIGDOR<sup>2)</sup> sorgt dagegen die Pflanze auch in diesem Fall für ihre Erhaltung, indem sie Adventivblätter am Hypokotylstumpfe bildet. Es erfordert nur, daß sie einen gewissen Grad in der Entwicklung erreicht habe.

In bezug auf die Blattstellung, die bekanntlich bei *Helianthus annuus* keine regelmäßige ist, habe ich festgestellt, daß die unteren, den gespaltenen Knoten

1) PISCHINGER, Über Bau und Regeneration des Assimilationsapparates von *Streptocarpus* und *Monophyllaea*. Sitzungsber. der K. K. Akad. der Wissensch. Wien, April 1902, Bd. CXI, p. 279.

2) FIGDOR, Über Regeneration bei *Monophyllaea Horsfieldii*. Österr. bot. Zeitschr. 1903, Nr. 10.

ansitzenden Blätter bald etwa  $\frac{1}{2}$ , bald etwa  $\frac{2}{5}$  Divergenz in bezug auf den Gesamtumfang zeigten; die oberen folgten in ihrer Blattdivergenz keiner bestimmten Regel.

Was die dekussierte Blattstellung betrifft, so zeigten beide aus der Spaltung hervorgegangenen Sprosse von *Acer Pseudoplatanus* nur gegenständige Blattpaare in gewöhnlicher Dekussation. Die basalen Knospenpaare kreuzten das letzte unterhalb der Spaltstelle befindliche Blattpaar. In mehreren Fällen ließ sich aber beobachten, daß an einem der beiden aus der Spaltung hervorgegangenen Sprosse das der Wundseite zugekehrte erste Blatt und seine Achselknospe fehlten; nur selten war dies auch bei einigen gleich orientierten späteren Blattpaaren der Fall. In einem Falle wiederholten sich an einem Sprosse dreimal isolierte Blätter mit ihrer Achselknospe, jedesmal mit einem folgenden Blattpaare wechselnd. Oberhalb des einzigen bzw. letzten isolierten Blattes folgten Blatt- bzw. Knospenpaare in regelmäßigem Wechsel.

Bezüglich der Blattstellung und Rankenbildung bei *Vitis vinifera* konnte ich keine auffällige Erscheinung feststellen.

#### Druck.

Die Wurzeln sind bei ihrem Wachstum im Boden Druck- und Reibungswirkungen mehr ausgesetzt als die Stämme und wahrscheinlich auch empfindlicher. Diese Empfindlichkeit hat SACHS<sup>1)</sup> im Jahre 1893 als „Piesotropismus“ bezeichnet, eine Bezeichnung, die von MASSART<sup>2)</sup> als „Piezotropismus“ wiedergegeben wird, die aber bis jetzt nicht allgemein angenommen worden ist. Die Pflanze strebt danach, die Druckwirkung zu überwinden und übt einen bedeutenden Druck aus, der nach PFEFFER<sup>3)</sup> beim Längsdruck bis zu 10 Atmosphären und beim Querdruck bis zu 6 Atmosphären beträgt.

Die bandförmige Gestalt der zwischen Felsenspalten gewachsenen Wurzeln von Holzgewächsen ist bekannt<sup>4)</sup>. Mit Wurzeln von *Vicia Faba* ist es mir nicht gelungen, zu erreichen, daß die durch Druck bedingte bandförmige Gestalt bei Abnahme des letzteren erhalten bleibt.

Neuerdings hat KÖHLER<sup>5)</sup> festgestellt, daß bei partieller, mechanischer auf Wurzeln ausgeübte Hemmung plastische und anatomische Veränderungen hervorgerufen werden. Diese Ergebnisse blieben mir leider bis vor kurzem unbekannt und fanden deshalb bei meinen früheren Arbeiten auch keine Berücksichtigung<sup>6)</sup>. Das Wichtigste für meine Betrachtungen ist dabei, daß KÖHLER die Auflösung des Zentralzylinders in zwei oder mehrere Teilzylinder beobachtet hat. Diese kommen dadurch zustande,

1) SACHS, Physiologische Notizen. Flora 1893, Bd. LXXVII, p. 9.

2) MASSART, Essai de classification des reflexes non nerveux. Recueil de l'Institut bot. de Bruxelles, T. V, p. 312.

3) PFEFFER, Druck- und Arbeitsleistung, l. c. p. 313.

4) FRANK, Pflanzenkrankheiten, Bd. I, p. 23.

5) KÖHLER, Über plastische und anatomische Veränderungen bei Keim- und Luftwurzeln durch partielle, mechanische Hemmung. Diss., Leipzig 1902.

6) LOPRIORE e CONIGLIO, La fasciazione delle radici in rapporto ad azioni traumatiche, a. a. O. p. 19. — LOPRIORE, Verbänderung infolge des Köpfens. Ber. d. Deutschen bot. Gesellsch. 1904, Bd. XIX, p. 304.

daß der unter Druck befindliche Zentralzylinder sich in der Druckrichtung einschnürt, bis sein vorher elliptischer bis rechteckiger Querschnitt in zwei Kreise zerfällt. Die Teilzylinder erscheinen bei weiter akropetal geführten Querschnitten elliptisch und werden nach der Epidermis hin verschoben.

Aus diesem Verhalten ist zu entnehmen, daß das meristematische Pleromgewebe infolge des Druckes sich wie bei Längsspaltung zweiteilt und dabei ein größeres Regenerationsvermögen zeigt. Die anatomischen Eigentümlichkeiten eines derartigen Vorganges scheint KÖHLER nicht verfolgt zu haben. Er gibt nur an, daß das meristematische Gewebe beider Teilzylinder seine Tätigkeit, vor allem auch die Bildung von Nebenwurzeln fortsetzt.

Als Bestätigung einiger meiner früheren Beobachtungen<sup>1)</sup> hat KÖHLER festgestellt, daß diese Zweiteilung nicht immer akropetal erhalten bleibt. Die zwei Kreise können sich wieder zu einer Ellipse vereinigen, letztere kann sich wieder einschnüren, um in zwei Kreise zu zerfallen, und dieses Spiel kann sich nach der Wurzelspitze zu mehrere Male wiederholen. In diesem Zerlegen der Ellipse in zwei Kreise erkennt KÖHLER einen Vorteil für den Fall, daß die Wurzel schließlich an der Spitze gespalten wird. Der Zentralzylinder kann dann in diesem Fall an jede Spalthälfte einen der schon gebildeten Teilzylinder abgeben.

Was mir bei früheren Versuchen mit Holz- oder Steinplatten, durchbohrten Blumentöpfen und anderen Mitteln zur Erzeugung von Druck nicht gelang, ließ sich bei Keimwurzeln von *Vicia Faba* beobachten, die, in natürlicher Weise zwischen die Kotyledonen wachsend, hierbei ganz erheblichen Druckkräften seitens der lebenden Kotyledonen ausgesetzt wurden.

In Übereinstimmung mit meinen früheren Versuchen behalten solche unter Druck erwachsene Wurzeln die bandförmige Gestalt in ihrem ganzen Verlaufe nicht bei, sondern nehmen die zylindrische Form wieder an, sobald sie ganz frei sind oder in einem weiteren Raum sich befinden und die Druckwirkung nicht mehr verspüren.

Ein Absterben dieser Wurzeln an der Spitze, wonach dann Seitenwurzeln als Ersatz eintreten, läßt sich zwar nicht selten beobachten, aber nicht immer als Folge eines hohen Druckes erklären. Nebenwurzeln bilden sich nur an den freien Seiten der gedrückten Wurzeln. Hört aber der Druck auf, so bilden sie sich an den früher gepreßten Seiten. Bei einigen Wurzeln ist die Bildung von Seitenwurzeln wahrscheinlich infolge der Druckwirkung sehr befördert, was man aus der relativ großen Zahl der letzteren schließen kann.

Trotz des kurzen Verweilens der Wurzeln zwischen den Kotyledonen und ihrer Neigung, die zylindrische Form sobald wie möglich wieder anzunehmen, zeigen sie zweckmäßige Anpassung in bezug auf ihre äußere und innere Gestaltung.

Die Epidermiszellen der freien Seiten verlängern sich zu Wurzelhaaren, um die Absorptionsfläche bei so ungünstigen Ernährungsverhältnissen zu vergrößern. An den gepreßten Seiten dagegen sind die Epidermiszellen nicht nur tangential abgeplattet, sondern in den zwei bis vier äußeren Rindenschichten bedeutend gepreßt, so daß sie

1) LOPRIORE, Regeneration gespaltenener Wurzeln, a. a. O. p. 27.

gleichsam einen kontinuierlichen peripheren Gürtel bilden, wobei die radialen Zellwände auf dem Querschnitt zickzackförmig erscheinen und an die Faltung eines Blasebalges erinnern. Die Druckwirkung seitens der Kotyledonen ist also eine progressiv abnehmende, indem sie sich in höherem Grade an den peripherischen Zellschichten und von hier in abnehmendem Grade an den innersten äußert.

Gestalt und Orientierung der verschiedenen Gewebeelemente, insbesondere der Leitbündel solcher gedrückten Wurzeln, sind vom mechanischen Standpunkt aus sehr rationell. In der Tat erscheinen die Elemente des Grund- und Leitbündelgewebes auf dem Querschnitt von elliptischer Form und mit ihrer Längsachse in derselben Richtung wie derjenigen des Querschnittes orientiert. Endoderm- und Perikambiumzellen sind an den Polen des Zentralzylinders anderthalb- bis zweimal länger als an den zwei Enden der kleineren Achse des Querschnittes des Zentralzylinders. Von großem Interesse ist es, daß die Perikambiumzellen an den erstgenannten Polen sich zahlreicher als anderswo teilen und daß in Übereinstimmung mit einigen Resultaten KNY's<sup>1)</sup> sich die Scheidewände in die Richtung des Druckes und senkrecht zur Richtung des Zuges zu stellen suchen.

Die Orientierung der Leitbündel ist eine sehr zweckmäßige. Die zur Beobachtung gelangten Fälle beziehen sich auf triarche und tetrarche Wurzeln. In den ersteren stellen sich die drei Xylemplatten derart, daß sie ein römisches **Y** mit getrennten Schenkeln darstellen, oder, wenn der Druck größer, stellen sich zwei Schenkel nach derselben Richtung der Längsachse des Querschnittes und der dritte senkrecht zu diesen. Bei tetrarchen Wurzeln stellen sich die Xylemplatten entweder kreuzweise oder nach Art eines römischen **X**. Im letzten Falle sind die Platten fast gleich lang und gewöhnlich aus einer einzigen Reihe Gefäße gebildet, welche auf dem Querschnitte einen elliptischen Umriss zeigen und in der Richtung der ganzen Platte gestreckt sind.

Von den vier Phloembündeln, die mit den Xylemplatten alternieren, strecken sich die zwei polaren etwas zentrumswärts, die zwei anderen dagegen in tangentialer Richtung. Diese erscheinen auf dem Querschnitte bogenartig, die ersten dagegen dreieckig. In beiden Fällen rücken die mechanischen Zellen des Sklerenchyms etwas zentrumswärts, anstatt ihre äußere periphere Lage zu behalten.

Bei gekreuzter Stellung sind zwei Xylemplatten in derselben Richtung der Längsachse des Querschnittes gestreckt und bilden den längeren Arm des Kreuzes. Die ersteren bestehen aus einer einzigen Reihe radialer Gefäße, die anderen des zweiten Paares zeigen an der Basis mehrere nebeneinander gereihe Gefäße, so daß sie auf dem Querschnitt dreieckig erscheinen. Die Phloembündel alternieren nach Art von vier Bogen mit den Xylemplatten und rücken paarweise etwas gegen die Pole zu.

Sekundäres Dickenwachstum findet bei diesen Wurzeln auch statt, und zwar stellen sich die sekundären Holzelemente in die Richtung des Druckes und senkrecht zur Richtung des Zuges. Diese scheinbare Ausnahme ist wohl auf den Umstand zurückzuführen, daß das sekundäre Dickenwachstum zu einer Zeit stattfand, wo der Druck durch das Spreizen der Kotyledonen sehr gering geworden war.

1) KNY, Über den Einfluß von Zug und Druck auf die Richtung der Scheidewände in sich teilenden Pflanzenzellen. PRINGSHEIM's Jahrb. für wissenschaft. Botanik, Bd. XXXVII, p. 55—98.

Der Druckeinwirkung gegenüber verhalten sich die Wurzeln teils aktiv, teils passiv. Zu den aktiven Erscheinungen rechne ich vor allem die Fähigkeit seitens der gedrückten Zellen, ihre Grundform zu ändern und sie annähernd nach derselben Querschnittsform des Wurzelquerschnittes zu gestalten und zu orientieren. Das größte Anpassungsvermögen zeigt sich in der Form und Orientierung der Leitbündel, besonders aber in der Teilungsfähigkeit des Perikambiums an den Polen des elliptischen Zentralzylinders.

Zu den passiven Erscheinungen zähle ich die Bildung eines peripheren Gürtels gepreßter Epidermis- und Rindenzellen, der zuweilen auch infolge der Tordierung der Wurzeln, welche nach weiteren Räumen streben, auch an den freien Seiten jener wahrzunehmen ist. Ferner die Beschaffenheit der einzelnen Elemente, welche bei rein mechanischem Druck verkorken oder sich samt dem Lumen mit einer gelben als „Wundgummi“ aufzufassenden Substanz imprägnieren.

Diese Reaktionen können in formative und motorische unterschieden werden. Zu den ersten gehören die Neubildungen von Wurzeln und Sprossen, deren Anlagen in der intakten Pflanze länger oder immer geruht hätten, zu den zweiten die tropistischen Krümmungsbewegungen, die ich an Keimwurzeln von *Vicia Faba* oft beobachtet habe, wenn sich dieselben durch die Integumente verletzen oder sonst verletzt werden und sich spiral- oder schraubenförmig winden.

#### Vernarbung.

Es wurde bis jetzt nur die Regeneration der Scheitelmeristeme an Wurzeln und Stämmen besprochen. Wenn aber traumatische Einwirkungen weit von den Vegetationspunkten ausgeübt werden, tritt keine Regeneration mehr, sondern nur Vernarbung ein, und zwar in desto ausgeprägter Weise, je mehr das Kambium daran beteiligt ist. Die unter dem Namen „Überwallung“ bekannte Wundreaktion der Holzpflanze bildet eins der besten Beispiele der langjährigen Tätigkeit dieses Interkalarmeristems. Dank seiner inneren Lage wird es vor den traumatischen Einwirkungen besser geschützt als die peripheren Gewebe. Gegen Verwundungen reagieren auch diese, obwohl in minder ausgeprägter Weise. Die Reaktionsfähigkeit der nicht meristematischen Gewebe hängt aber nicht nur von denselben Bedingungen, welche das Wachstum und die Regeneration bestimmen, sondern auch von spezifischen Eigenschaften der verletzten Pflanze ab.

Es wird hier von den vielen, mehr gelegentlichen Arbeiten über Verwundungsarten abgesehen, und nur jene werden berücksichtigt, welche, mit streng wissenschaftlicher Fragestellung ausgeführt, zu unserem Thema nähere Beziehungen aufweisen.

Wie die Regeneration, so tritt auch die Vernarbung an jungen Organen leichter als an älteren auf. Schon HUGO VON MOHL<sup>1)</sup> hat an den Luftwurzeln von *Pothos crassinervia* die Vernarbung nur dann beobachtet, wenn dieselben nahe der Spitze quer abgeschnitten wurden. War dagegen die Trennung im älteren Teile, in welchem das zentrale Gefäßbündel bereits stark erhärtet war, erfolgt, so

1) VON MOHL, Vernarbung, l. c. p. 641.

bildete sich das Periderm bloß auf der Rindenwunde, durchsetzte aber das Gefäßbündel nicht.

Später hat SIMON<sup>1)</sup> entgegen PRANTL's Angabe an Wurzeln von Mono- und Dikotylen festgestellt, daß sich bei Entfernung von mehr als 1 mm von der Wurzelspitze keine Kallusbildung mehr beobachten läßt. In diesem Falle wölben sich aus rein mechanischen Gründen, nämlich durch die etwas stärkere Streckungstätigkeit der Rinde und des Perikambiums gegenüber dem Zentralzylinder, diese beiden Gewebepartien über letzteren bis fast zur Schließung der Wundfläche. Trägt man mehr als 2—3 mm von der Spitze ab, so findet keine Überwallung des Stumpfes mehr statt.

Auch bei Holzgewächsen ist die Reaktion eine verschiedene. Sie bleibt beim Kernholz völlig aus, während der Splint derart reagiert, daß er frühzeitig ins Kernholz übergeht. Nach DE VRIES<sup>2)</sup> sind die erstgebildeten Produkte des Kallusholzes ganz abnorm; die folgenden werden allmählich den normalen ähnlicher. In einzelnen schmalen Zellenzügen treten gefäßartige Wandverdickungen ein. Echte, weite Gefäße und Libriformfasern stellen sich erst spät ein.

Der unregelmäßige Verlauf der Holzfasern im Kallusholz wird besonders durch R. HARTIG<sup>3)</sup>, SORAUER<sup>4)</sup>, VÖCHTING<sup>5)</sup> hervorgehoben und von letzterem auf die Polarität zurückgeführt.

Bekanntlich hat FRANK<sup>6)</sup> als „Schutzholz“ jene Partien vom Holzkörper bezeichnet, welche infolge Verwundung freigelegt werden und bis zu einer gewissen Tiefe eine dunklere Farbe annehmen. Dieselbe kommt dadurch zustande, daß die Lumina der Gefäße und Tracheiden mit einer festen Ausfüllungsmasse von brauner Farbe verstopft sind. Die physiologische Bedeutung dieser Reaktion der Pflanze in der Veränderung des Holzes an jeder Wundstelle wurde zuerst von FRANK<sup>7)</sup> und seinen Schülern klargelegt. Gegen R. HARTIG's Behauptung, die Bräunung sei ein erstes Stadium der Zersetzung des Holzes oder der Wundfäule, hat FRANK hervorgehoben, daß das spezifische Gewicht des Schutzholzes im Vergleich zu dem des Splintholzes bedeutend größer ist, und daß die Durchlässigkeit des ersteren für Luft und Wasser aufgehoben wird. Das Schutzholz ist sowohl physiologisch wie anatomisch nichts anderes als Kernholz, dessen Bildung eine rechtzeitig getroffene Vorbereitung für den Schutz des Splintes gegen innen darstellt. Die Ausfüllungsmasse der Lumina besteht nach TEMME<sup>8)</sup> aus derselben Substanz, welche Kerngummi beim Kernholz und

1) SIMON, l. c. p. 116.

2) DE VRIES, Über Wundholz. Flora 1876, p. 131.

3) HARTIG, Die Zersetzungserscheinungen des Holzes. Berlin 1878. — Derselbe, Lehrbuch der Baumkrankheiten. Berlin 1882, p. 140—141.

4) SORAUER, Pflanzenkrankheiten. Bd. I, p. 540 ff.

5) VÖCHTING, Transplantation am Pflanzenkörper. Tübingen 1892, p. 145 ff.

6) FRANK, Die Krankheiten der Pflanzen. Bd. I, p. 31.

7) Derselbe, Über die Gummibildung im Holze und deren physiologische Bedeutung. Ber. d. Deutschen bot. Gesellsch. 1884, Bd. II, p. 321.

8) TEMME, Über Schutz- und Kernholz. THIEL's Landw. Jahrb., Bd. XIV, p. 465.

Schutzgummi beim Schutzholz ist. Schutz- und Kernholz sind nach PRAEL<sup>1)</sup> bei zahlreichen Holzpflanzen aus den verschiedenen Pflanzenfamilien durchgängig analog.

In allen diesen Fällen, wo die Pflanze durch die Bildung neuer Gewebe nicht reagieren kann, reagiert sie durch die Sekretion von Füllsubstanzen oder in günstigeren Fällen durch die Bildung von Thyllen, welche, wie schon von BÖHM<sup>2)</sup> angedeutet, die größten Gefäße verschließen und so das Pflanzeninnere vor der Einwirkung schädlicher äußerer Agentien schützen.

Die Verletzung von peripheren Geweben führt bekanntlich zur Bildung von Wundperiderm, dessen physiologische Bedeutung als Schutzgewebe wohl bekannt ist.

Andere, anatomisch-biologisch gleichwertige Einrichtungen zum Schutz verletzter Gewebe habe ich bei Wurzeln von *Vicia Faba* beobachtet. Hierbei spielt die Endodermis eine wichtige Rolle, indem sie nicht nur um die einzelnen Xylem- und Phloembündel herumgreift und sie von dem Wundgewebe abtrennt, sondern auch dadurch, daß sie den ganzen Umriß ihrer Zellen verdickt und verkorkt (Taf. II, Fig. 1). In dem Maße, wie die Regeneration der verletzten Gewebe fortschreitet, verschwindet auch die Verdickung, und zwar zuerst da, wo die Xylemplatten gegen das Perikambium stoßen, dann allmählich in den zwischenliegenden Strecken. Die Zweckmäßigkeit dieser Einrichtung ist einleuchtend. Der von der Endodermis den Xylemplatten gebotene Schutz wird noch dadurch verstärkt, daß von ihr aus das um die Platten liegende Gewebe sich eigentümlich verdickt und auf dem Querschnitt die Form eines Dreiecks annimmt, dessen Basis der Endodermis angelehnt, dessen Scheitel gegen das Wurzelzentrum gerichtet ist (Taf. II, Fig. 1). Das Phloem erfährt dadurch einen Schutz, daß es nach innen gedrängt wird.

Die Entstehung von Lücken im Zentralzylinder von *Faba*-Wurzeln infolge innerer Fäulnißprozesse führt zu einer so großen Teilungstätigkeit seitens des Perikambiums und des Grundgewebes, daß die Endodermis weit nach außen getrieben wird und bis zur Hälfte der ursprünglichen Rindenbreite reicht. Auf die Ausfüllung derartiger Lücken wird seitens des Grundgewebes des Zentralzylinders hingearbeitet, so daß die Xylemelemente nicht mehr in keilförmigen Platten, sondern in schmalen peripheren oder mittleren Streifen angeordnet erscheinen (cfr. Taf. II, Fig. 2—6).

Erstrecken sich die Lücken von dem Zentralzylinder in das Rindengewebe, so reagiert auch dieses in lebhafter Weise, indem es entweder durch die keulenartige Verlängerung seiner Zellen die Ausfüllung der Lücke anstrebt (Taf. II, Fig. 4 u. 6) oder durch gefäßartige Verdickung der äußeren Zellen die inneren schützt (Taf. II, Fig. 2—3). Ein derartiges Verhalten ist nur als eine provisorische Vernarbung anzusehen; denn es führt fast immer zur Trennung der durch die Endodermis isolierten Meristelen, folglich zur Bildung von Schizorhizen, welche dadurch einen höheren Grad von Selbständigkeit erreichen (cfr. Taf. II, Fig. 2—4 u. 6).

1) PRAEL, Vergl. Unters. über Schutz- und Kernholz der Laubbäume. PRINGSHEIM's Jahrb. 1888, Bd. XIX, p. 1—81.

2) BÖHM, Über die Funktion der vegetabilischen Gefäße. Bot. Zeitung 1879, p. 229.

Diese von mir vorgeführten Beispiele und die Besichtigung der entsprechenden Figuren der Tafel II zeigen, daß MASSART's<sup>1)</sup> Angabe, nach welcher „les cellules corticales de la racine de *Vicia Faba* se montrent incapables de toute réaction lorsque la blessure est faite à plus d'un centimètre du point végétatif“ nicht in diesen Fällen zutrifft.

#### Ersatzbildungen.

Die Substitution oder der Ersatz von Organen ist in der Pflanzenwelt eine verbreitete Erscheinung, welche entweder normal, oder infolge von traumatischen Einwirkungen auftritt, um die gestörte Ordnung wieder herzustellen. So verlieren viele Pflanzen kurz nach der Keimung ihre Hauptwurzel und ersetzen sie durch Neben- oder Adventivwurzeln. In entsprechender Weise findet eine Bildung der letzteren infolge Verletzung der Wurzelspitze statt, und zwar in desto ausgiebigerer Weise, je jünger dieselbe ist. Bei meinen Versuchen über die Dekapitation der Keimwurzeln von *Vicia Faba*, die ich vornahm, um die Verbänderung der Nebenwurzeln zu veranlassen, stellte es sich heraus, daß sich bei einer in 3 cm Entfernung vom Kotedonarknoten ausgeführten Dekapitation im Durchschnitt 10 Nebenwurzeln auf je 1 cm der Länge der Hauptwurzel bildeten, bei 5 cm Entfernung 7, und bei 7 cm nur noch 5. Das Verhältnis der unter den zylindrischen befindlichen bandförmigen Nebenwurzeln war dementsprechend 37, 26 und 15 Proz.

Im allgemeinen wird ein Organ durch eines oder mehrere gleichartige ersetzt. Hauptsprosse und Hauptwurzeln durch Nebensprosse und Nebenwurzeln, so daß die morphologische Natur der sich ersetzenden Organe völlig gleich bleibt, und wenn auch bandförmige Wurzeln den radiären Bau verloren haben und keinen symmetrischen annehmen, so streben sie doch mit der Zeit nach dem sonst gewöhnlichen zylindrischen Bau.

Schon SACHS<sup>2)</sup> hatte die Beobachtung gemacht, daß die an dekapitierten Hauptachsen vorkommenden Seitensprosse steil aufwärts und die Seitenwurzeln steil abwärts wachsen, was darauf hindeutet, daß dieselben zum Ersatz der verlorenen Hauptachse dienen sollen. Nicht selten aber wird ein Organ durch ein anderes ungleichartiger Natur ersetzt, welches danach strebt, seine Struktur zu ändern und die zeitweilig verloren gegangenen Funktionen des alten zu übernehmen. So entwickelt z. B. ein Zweig, dessen Blätter entfernt worden sind, das Assimilationsgewebe und das Chlorophyll in höherem Grade als es bei normalen Verhältnissen geschieht. So hat VÖCHTING<sup>3)</sup> durch eine Reihe interessanter Versuche, aus gleichartigen Organanlagen ungleichartige Gebilde hervorgerufen und auf eine Reihe von kompensatorischen Leistungen der Organe im Tier- und Pflanzenkörper hingewiesen. VÖCHTING hat ferner festgestellt, daß die „Anordnung“ der Sprosse und Wurzeln eine bestimmte ist. Die Sprosse bilden sich an dem apikalen Ende des Sprosses und an dem basalen Ende der Wurzel. Die Wurzeln bilden sich an dem Basalende des Sprosses und an dem

1) MASSART, La cicatrisation chez les végétaux. Bruxelles 1898, p. 50.

2) SACHS, Über das Wachstum der Haupt- und Nebenwurzeln, a. a. O. p. 622.

3) VÖCHTING, Über Organbildung im Pflanzenreich. I. u. II. Teil, Bonn 1878—84.

Apikalende der Wurzel. An Blättern und Blattstücken findet Sproß- und Wurzelbildung meist am Basalende statt. Es herrscht also Polarität.

Die Summe des experimentell bis jetzt sicher Festgestellten ist jedoch noch gering. Außer den Versuchen VÖCHTING's verdienen hier noch einige von BOIRIVANT<sup>1)</sup> hervorgehoben zu werden, in welchen festgestellt wird, inwieweit die neuen Organe die alten zu ersetzen und ihre Struktur anzunehmen vermögen oder sich anders gestalten.

Was den Ersatz von Wurzeln betrifft, der neuerdings auch von BRUCK<sup>2)</sup> beläufig verfolgt worden ist, so kann dieser besonders durch Dekapitation der Hauptwurzel künstlich hervorgerufen werden. Dabei fand BOIRIVANT, daß die nach der Dekapitation entstandenen erst mit der Zeit den Charakter der Hauptwurzel annehmen, ohne daß dieser hier ein so ausgesprochener wird.

Die nach der Dekapitation entstandenen Ersatzwurzeln besitzen im Vergleich zu den normalen Nebenwurzeln eine höhere Anzahl von Xylem- und Phloembündeln, die jedoch fast immer kleiner als die der Hauptwurzel ist: z. B. 5, während die Hauptwurzel 6 und die Nebenwurzeln 4 Bündel besitzen. Es kann auch der Fall vorkommen, daß die Hauptwurzel an der Basis 5, gegen den Scheitel 4, während die Ersatzwurzel 6 Bündel besitzt. Dadurch würde diese die alte Hauptwurzel verjüngen. Eine Überzahl von Bündeln in den Ersatzwurzeln von *Vicia Faba* ist aber durchaus keine konstante Erscheinung. Mehr konstant ist die größere Entwicklung der Bündel und die Weitlumigkeit der einzelnen Holzgefäße, was eben die Struktur der Ersatzwurzeln derjenigen der Hauptwurzel am ähnlichsten macht. Ähnliche Erscheinungen kommen auch im Phloem vor, dessen Sklerenchym eine übergroße Entwicklung zeigt. Die Mächtigkeit der Rinde ist je nachdem verschieden, doch kommt sie im allgemeinen dem größten Durchmesser des Zentralzylinders gleich. Das Mark wird auch in seiner Entwicklung gefördert. Die sekundären Bildungen kommen zeitiger und reichlicher als bei normalen Wurzeln vor.

Die Ersatzwurzeln, welche schon vor der Dekapitierung existierten, erfahren keine so tiefen Veränderungen in ihrem Bau wie die vorher besprochenen. Sie zeigen jedoch eine größere Entwicklung des Zentralzylinders — dessen Durchmesser der Dicke der Rinde gleichkommt — und der Holzgefäße. Der Bau ist beinahe gleich demjenigen der Hauptwurzel, die Anzahl der Xylem- und Phloembündel ist nicht größer.

An Seitenwurzeln 1. Ordnung hat NOLL<sup>3)</sup> eine Ersatztätigkeit seitens derjenigen 2. Ordnung beobachtet. Wurden die ersteren so abgeschnitten, daß noch ein basales Stück von einigen Millimetern Länge stehen blieb, so entsprang nicht weit von der Wundnarbe ein Seitenwürzelchen 2. Ordnung, welches scharf nach vorn umbiegend, sich genau in die Verlängerung des gestutzten Würzelchen 1. Ordnung einstellte.

1) BOIRIVANT, Organes de remplacement chez les plantes, a. a. O. p. 307—400.

2) BRUCK, Untersuchungen über den Einfluß von Außenbedingungen auf die Orientierung der Seitenwurzeln. Zeitschr. f. allg. Physiologie 1904, Bd. III, p. 13 ff.

3) NOLL, Über den bestimmenden Einfluß von Wurzelkrümmungen auf Entstehung und Anordnung von Seitenwurzeln. THIEL's Landw. Jahrb. 1900, Bd. XXIX, p. 387—89.

Nicht selten waren anstatt eines mehrere davon entstanden, welche aber die Richtung ihrer Mutterwurzel nicht immer fortsetzten. Wurden die Wurzeln 1. Ordnung unmittelbar an der Austrittsstelle aus der Mutterwurzel abgeschnitten oder ab- bzw. ausgebrochen, so entsprangen aus der Pfahlwurzel selbst neue Seitenwurzeln 1. Ordnung unmittelbar über einem Wurzelstummel, sozusagen aus dessen Achsel wie eine Achselknospe aus ihrem Blattwinkel. Die Ersatzwurzeln scheinen die Konvexflanke ihrer Mutterwurzeln vorzuziehen.

An zwischen Glasplatten unter Druck wachsenden Wurzeln vermag nach KÖHLER (l. c. p. 35) eine der in unmittelbarer Nähe der Spitze der Hauptwurzel entstandenen Nebenwurzeln die Rolle dieser letzteren zu übernehmen, während diese am weiteren Vordringen zwischen den Glasplatten aufgehalten wird.

Was die Ersatzsprosse betrifft, so stimme ich mit BOIRIVANT darin überein, daß diese bei *Vicia Faba* schief aufsteigen, bis sie schließlich vertikal werden, daß ihr Durchmesser größer und ihr Längenwachstum rapider ist. Ich fand aber nicht immer, daß die Blätter dieser Zweige größer und untereinander entfernter als die normalen sind. Die tetragonale Querschnittsform des Hauptsprosses tritt in den Ersatzsprossen nicht immer so deutlich hervor, vielmehr streben diese nach einer zylindrischen Form.

Scheitel- und Interkalarmeristeme entwickeln in den modifizierten Ersatzorganen eine größere Tätigkeit als in normalen Wurzeln und Sprossen, wodurch eine sehr rasche Verlängerung und ein bedeutendes Dickenwachstum bedingt werden. Infolge der größeren Entwicklung des Leitsystems und des Markes erfährt der Zentralzylinder eine Zunahme seines Durchmessers, während die Dicke der Rinde dementsprechend abnimmt. Das mechanische Gewebe, darunter besonders das Kollenchym, ist in der Entwicklung sehr gefördert. Das Xylembündel, demgegenüber eine Ersatzwurzel sich gebildet hat, wird nach dem Mark der Hauptwurzel gedrängt. Der Zentralzylinder wird rinnenförmig bzw. mehr oder minder flach. Die Rinde bekommt hier und da weite, tiefe Risse. Die einzelnen Elemente, besonders die des Markes, des primären und sekundären Xylems sind weitlumiger. Wie aus diesen Veränderungen hervorgeht, strebt der Ersatzproß, die Struktur des Hauptsprosses anzunehmen.

Die Pflanze strebt besonders danach, den Verlust durch die Bildung neuer Elemente auszugleichen und dieselben so regelmäßig wie im normalen Bau anzuordnen. Nicht selten genügt der Ersatz der verloren gegangenen Teile, um das Leben der übrig gebliebenen durch besondere anatomische Veränderungen im Gleichgewicht zu halten. Nicht selten aber sind die Verwundungen derartige und wiederholen sich so häufig, daß die Pflanze trotz ihrer Ersatztätigkeit eine der normalen vergleichbare Entwicklung nicht erreichen kann.

Daß Ersatzbildungen nicht immer im Zusammenhang mit den Leitbahnen zu sein brauchen, zeigt die von COULTER und CHRYSLER beobachtete Bildung neuer Sprosse und Wurzeln an Rindenstücken von *Zamia floridana*, welche keine Spur vom Zentralzylinder mehr enthielten. Andererseits kann das in *Zamia* ärmlich differenzierte Pericykel nicht so tätig als sekundäres Kambium sein, wie dies bei anderen Cycadeen der Fall ist und wie sonst von SIMON bei Mono- und Dikotylen beobachtet

worden ist. Nach COULTER und CHRYSLER ist das Kallusphellogen unter den meristematischen Geweben am meisten tätig. Diese Tätigkeit, sofern sie zur Bildung neuer Sprosse und Wurzeln führt, scheint nach den genannten Forschern an bestimmten Punkten (sog. „latent buds“) nicht lokalisiert, sondern in vielen Meristemen vorhanden zu sein und bei günstigen Verhältnissen zum Ausdruck zu kommen (l. c. p. 458).

Was die Reaktionen betrifft, welche infolge der Entblätterung eintreten, so sind es nicht mehr den entfernten ähnliche Organe, welche ihren anatomischen Bau zu ändern versuchen, um jene zu ersetzen, sondern Organe ganz anderer Natur, welche diesen Zweck zu erreichen streben. So entwickeln Stengel und Blattstiel eine größere Menge Chlorophyllkörner, wodurch sie eine tief grüne Farbe annehmen. Die Elemente des Chlorenchyms erfahren eine Vermehrung und besonders eine Verlängerung in radialer Richtung, so daß sie denjenigen des Palissadengewebes gleich aussehen, oder wenn letzteres schon vorhanden ist, eine Zunahme in der Anzahl der Schichten aufweisen. Auch die Anzahl der Spaltöffnungen vermehrt sich. Diesen anatomischen Veränderungen entspricht eine größere Assimilations- und Transpirationstätigkeit.

Sproßbildung und Entstehung normaler Pflänzchen an Kolyledonen wurde bisher nach KÜSTER's Angabe<sup>1)</sup> nur von ZABEL an *Borrago officinalis* beobachtet. KÜSTER's Versuche, die mit Nährmaterial reichlich gefüllten Kolyledonen verschiedener Pflanzen zur Sproßbildung zu bringen, führten meist zu negativen Resultaten: die Wurzelbildung erfolgte rasch und reichlich. Adventivsprosse wurden zumeist nicht gebildet.

Wie die Kolyledonen, so haben nach BEYERINCK auch einige Weidengallen die Fähigkeit zur Bewurzelung, wenn sie von den Laubblättern ihrer Wirtspflanze isoliert werden, welche ihrerseits dieselbe Fähigkeit auch besitzen.

Auf welche Weise die Umbildung einiger Organe infolge der Verletzung oder Beseitigung anderer Organe vor sich geht, bleibt noch unangeklärt. BEYERINCK's Annahme über „Wuchsenzym“, durch welches Sprosse zur Umbildung zu Knöllchen veranlaßt werden, ist nach GOEBEL „ein bloßer Vergleich des Vorgangs mit anderen, z. B. den bei der Gallenbildung eintretenden.“ Nach KÜSTER wird die Fähigkeit zur Bewurzelung einiger Weidengallen nicht so sehr durch den Reiz des Gallengiftes selbst, sondern durch die lokale Anhäufung von Nährstoffen veranlaßt, die ihrerseits eine Reizreaktion des Organismus auf den Reiz des Gallengiftes darstellt.

Der Ersatz durch ungleichartige Organe kann verschieden stattfinden. Die vielfach gemachte Beobachtung, daß an Wurzeln nach Verwundung Adventivsprosse reichlicher oder schneller entstehen als an intakten Wurzeln und daß sie bei manchen Gewächsen nur nach Verwundung sich bilden, hat KÜSTER (l. c. p. 316) bestätigt und einige Pflanzen durch Verwundung zum Proliferieren mit großer Regelmäßigkeit gebracht.

Wie die regenerativen, so können auch die Ersatzbildungen anders als durch traumatische Einwirkungen zustande kommen. Um die Bildung einer neuen Blattspreite bei *Cyclamen persicum* und *africanum* hervorzurufen, ist die Verwundung

1) KÜSTER, Beobachtungen über Regenerationserscheinungen an Pflanzen. Beihefte z. Bot. Centralbl. 1903, Bd. XIV, p. 316.

oder totale Beseitigung derselben nicht notwendig, sondern es genügt, durch Eingipsen sie außer Funktion zu setzen. Durch Lichtmangel wird derselbe Erfolg nicht erreicht. In der Tat gelang es WINKLER (l. c. p. 86) bis jetzt nicht, bei totaler oder bei lokaler Verdunkelung der Spreite auch nur die ersten Anfänge einer Neubildung zu beobachten. Dagegen genügt bei *Circaea* eine Verfinsterung des orthotropen Hauptsprosses, um die dem Gipfel nächsten, sonst plagiotropen Sprosse orthotrop zu machen (GOEBEL, l. c. p. 647).

Sollte es sich auch bei anderen Organen herausstellen, daß beim Außerfunktionsetzen ihre Regeneration gefördert wird, so müßte man ermitteln, inwieweit die Haupt- oder die Nebenfunktionen daran beteiligt sind.

### Physiologische Bedingungen.

Was die verschiedenen Außenbedingungen betrifft, welche den Regenerationsvorgang beeinflussen, hatte ich schon Gelegenheit gehabt, einen Einfluß der Temperatur festzustellen, derart, daß Luftwurzeln im wärmeren Kulturhause sich schneller regenerierten als im kalten. Später hat SIMON bestätigt, daß die optimale Wachstumstemperatur auch für die Regeneration die günstigste sei. Wurzeln von *Zea* und *Vicia* regenerierten sich bei einer Temperatur von 22° besser als bei 14—16° C. Allerdings konnte die drei Tage lange Regenerationsdauer von *Zea* durch höhere Temperatur von z. B. 32° C, welche bei *Zea* die optimale für das Wachstum ist, kaum abgekürzt werden. Selten waren in diesem Falle die betreffenden Wurzeln nach 2 1/2 Tagen vollkommen regeneriert. Andererseits konnte die Regenerationsdauer von *Lupinus*, dessen Keimpflanzen bei einer Temperatur von 4° C gehalten wurden, bis 14 Tage verzögert werden. Durch niedrigere Temperatur kann nicht nur starke Verzögerung, sondern sogar vollständige Hemmung erreicht werden, ohne daß die Pflanzen ihre Regenerationsfähigkeit einbüßen. In die gewohnten Bedingungen zurückversetzt, vollziehen die Wurzeln ihre Regeneration in der normalen Zeit.

Mehr theoretisches Interesse haben die von SIMON erreichten Resultate betreffs der Wirkung der Schwerkraft und der Anästhetika. Invers gestellte Wurzeln von *Zea* regenerierten sich meist normal in drei Tagen, selten länger, bis zu 3 1/2 Tagen. Nur die Wurzelhaube wies die bekannte kegelförmige Gestalt nicht auf; jedoch stellte sich dieselbe wieder ein, sobald die Wurzel in die Normalstellung zurückgebracht war.

Bei Anwendung von verschiedenen Ätherlösungen (0,1, 0,2 und 1 Proz.) regenerierten sich die dekapitierten Keimwurzeln von *Zea* und *Vicia* normal in drei Tagen, und zwar unter geringer Wachstumshemmung bei schwacher Ätherlösung. Bei dauernder Einwirkung von höheren Konzentrationen machten sich dagegen unter starker Wachstumsabnahme in der Streckungszone starke Anschwellungen bemerkbar, und bei Anwendung noch höherer Konzentration begannen die Wurzeln an der Wundfläche abzusterben.

Bei Kulturen von *Zea* in 3/4 Proz. Ätherwasser ergab sich die eigenartige Tatsache, daß die Regeneration trotz starker Retardierung des Wachstums in normaler Schnelligkeit verlief und daß dann trotz ausgebildeten Vegetationspunktes eine weitere Streckung nicht stattfand. In diesen Kulturen traten Fälle von partieller Regeneration

mit mehreren Vegetationspunkten auf. Die Regeneration längsgespaltener Wurzeln wurde nur in schwach konzentriertem Ätherwasser beobachtet, wo sie ebenfalls normal verlief, während sie in stärkerem von 0,5 Proz. nicht mehr eintrat.

Was die mechanische Hemmung durch Eingipsen betrifft, gelang es SIMON, dieselbe durchzuführen, ohne die Regenerationsfähigkeit der Gewebe zu beeinträchtigen. Dieselbe erwies sich bei Zea- größer als bei Faba-Wurzeln, denn die ersten waren nach 7, die anderen nach 14 Tagen noch regenerationsfähig. Sie bewahrten also ihre normale Regenerationsfähigkeit, solange sie lebensfähig blieben, ohne eine Umwandlung in Dauergewebe zu erleiden. Dekapitierte, von homogenen Tonwürfeln umschlossene Mais- und Faba-Wurzeln regenerieren sich auch hier normal in drei Tagen, also ohne jegliche Hemmung.

Aus der kurzen Schilderung geht hervor, daß die Außenbedingungen der Regeneration mit denen des Wachstums im allgemeinen übereinstimmen.

Was die inneren Bedingungen betrifft, so wird die Regenerationsfähigkeit von dem Entwicklungszustand der Wurzeln und Stämme bedingt. Je jünger diese sind, desto schneller verläuft die Regeneration. In derselben Weise verhält sich die Ersatzfähigkeit durch Nebenwurzeln und Nebensprosse, ebenso auch der Ersatz der entfernten Blattfläche durch Austreiben anderer Blätter. Wenn Cyclamenblätter älterer blühender Knollen entspreitet werden, so wird der Stiel abgeworfen, ohne daß auch nur die ersten Anfänge einer sonst so leicht auftretenden Ersatzbildung sich an dem Stielstumpf zeigen.

#### Korrelationen infolge traumatischer Einwirkungen.

Die Korrelationserscheinungen, welche sich infolge traumatischer Einwirkungen bei regenerierenden Wurzeln und Stämmen äußern, haben, so wichtig sie auch sind, noch keine einheitliche Betrachtung bis jetzt erfahren. Eine kurze Darstellung der mit anderer Fragestellung in dieser Hinsicht gewonnenen Ergebnisse dürfte hier angebracht sein, um einige Beziehungen zu erläutern, die zwischen mechanischen Hemmungen und jenen Erscheinungen bestehen, welche als „physiologische Krankheiten“ gemeinhin bezeichnet werden, so z. B. zwischen Entblätterung und Gelbsucht.

Die ersten Untersuchungen über die Korrelation des Wachstums von Stamm und Wurzel sind von KNY<sup>1)</sup> ausgeführt worden, indem diese oder jener durch Dekapitation entfernt wurde. Er stellte fest, daß an Keimpflanzen von Zea Mays und Vicia Faba, welche in feuchtem Raume bei genügender Luftzufuhr erzogen waren, Wurzeln und Sproßachsen einen hohen Grad von Unabhängigkeit voneinander zeigen. Das organische Trockengewicht der Wurzeln wies am Schlusse des Versuches keine erheblichen Änderungen auf, mochten die Keimpflanzen unverletzt geblieben oder mochte ihnen die Keimachse und etwaige Adventivsprosse wiederholt genommen worden sein. Ähnlich verhielten sich die Sproßachsen, denen die Wurzeln genommen worden waren. Bei Keimlingen von Vicia Faba zeigten sich die Keimachsen sogar um ein geringes gefördert.

<sup>1)</sup> KNY, On correlation in the Growth of Roots and Shoots. Ann. of Botany 1894, Vol. VIII, p. 265 ff.

Später hob KNY<sup>1)</sup> einer Bemängelung seiner Versuche durch HERING<sup>2)</sup> gegenüber hervor, daß, wenn die Messungen bald nach Beginn des Versuches und weiterhin nach den wiederholten Verletzungen ausgeführt worden wären, in ihnen nicht die korrelative Beeinflussung des Wachstums, sondern die Folgen der Verwundungen in erster Linie zum Ausdruck gekommen wären. Bei Stecklingen hatte die Entfernung der austreibenden Sprosse die Verminderung des Wurzelwachstums und auf der anderen Seite die Entfernung der Wurzeln die Verminderung des Sproßwachstums zur Folge. Während aber bei *Salix* die Verzögerung zuerst an den Wurzeln hervortrat, war sie bei *Ampelopsis* zuerst an den Sprossen nachweisbar.

Nach HERING kann das Wachstum durch Gipsverband mechanisch gehemmt werden, indem das freibleibende System eine Wachstumsverlangsamung in Abhängigkeit von dem im Gipsverband liegenden erfährt. Ist der Sproß eingegipst, so wächst die Wurzel langsamer als die des frei vegetierenden Vergleichsobjektes und umgekehrt. Wurden Keimlings sprosse von *Cucurbita* anstatt mit Gips derart mit Mullbinde umgeben und mit Draht umwunden, daß man eine ähnliche Wirkung wie mit Gipsverband erreichte, ohne jedoch den Luftzutritt zu verhindern, so stellte sich auch eine Wachstumshemmung der Wurzel ein. Wie aber HERING (l. c. p. 141) betont, wirkt das Eingipsen ganz anders als die Dekapitation. Schneidet man den Sproß ab, so übt man einen einmaligen Reiz aus, der sich durch ein vorübergehend verlangsamtes Wurzelwachstum bemerkbar macht. Sobald sich aber an der Schnittfläche wieder eine Wachstumstätigkeit einstellt, um die entstandene Schnittwunde zu vernarben, beschleunigt sich auch wieder, augenscheinlich infolge korrelativen Zusammenhanges, das Wachstum der Wurzel. Und wenn die Schnittwunde vernarbt ist, sind für den Keimling gewissermaßen wieder normale Verhältnisse hergestellt.

Ganz anders liegen die Verhältnisse, wenn die Wurzel oder der Sproß im Gipsverband liegt, denn sie bleiben ununterbrochen unter dem Einfluß der Hemmung des angestrebten Wachsens. In diesem Falle ist der Reiz ein dauernder. Ein beschleunigtes Wachstum des Sproß- resp. Wurzelsystems wird wieder aufgenommen, sobald der eingegipst gewesene Teil wieder frei vegetieren kann und beim Ausgipsen nicht verletzt wird (HERING, l. c. p. 142).

Wenn ich auf diese Ergebnisse näher eingehe, so geschieht es in der Absicht, die Bedeutung zu zeigen, welche sie in der Praxis haben. Ebenso wie die oberirdischen sind die unterirdischen Organe allerlei Verletzungen im Boden ausgesetzt. Wenn auch nach PFEFFER's Angabe das normale Wachstum von intakten Wurzeln in plastischem Ton von hoher Konsistenz nur mäßig gehemmt wird, so werden doch in Tonböden, die bei andauernder Trockenheit fest werden und tiefe Risse bekommen, die Wurzeln nicht nur in ihrem Wachstum wie im Gipsverband gehemmt, sondern oft verletzt und gar zerrissen.

Wichtige Korrelationen entstehen auch bei Wachstumshemmungen infolge des Druckes. Die Nebenwurzelbildung dringt nämlich nach PFEFFER und KÖHLER bis

1) KNY, On correlation etc. (Second paper). Ann. of Botany 1901, Vol. XV, p. 618.

2) HERING, Über Wachstumskorrelationen infolge mechanischer Hemmung. PRINGSHEIM's Jahrb. f. wiss. Botanik 1896, Bd. XXIX, p. 132.

nahe zur Spitze der unter Druck gehaltenen Hauptwurzel vor. Anzahl und Gewicht der Nebenwurzeln sind aber viel geringer als bei normalen Pflanzen. Dabei können sich die Nebenwurzeln von *Vicia Faba* auch am epi- und hypokotylen Glied üppig entwickeln, schneller als die normalen wachsen und eine beträchtlichere Länge und Dicke erreichen. In Zusammenhang damit steht die von KÖHLER beobachtete Verbänderung. Beim Aufhören des Druckes holen die Hauptwurzeln das Versäumte bald nach und erreichen eine Länge, die um  $\frac{1}{3}$  die normale überschreitet. Dementsprechend wird die Nebenwurzelbildung wieder nach der Basis zu verlegt.

Der Stengel von *Vicia Faba*, deren Hauptwurzel unter Druck sich befindet, entwickelt sich zunächst ebensogut oder gar noch besser als bei normalen Pflanzen. Bald macht sich aber auch ein ungünstiger Einfluß auf das Stengelwachstum bemerkbar. Diese von KÖHLER gemachte Beobachtung kann ich auf Grund einiger Versuche von mir an *Vicia*-Keimlingen bestätigen, an welchen die Hauptwurzel dekapitiert wurde. Hiernach würde durch Druck sowohl wie durch Dekapitation die gleiche korrelative Wachstumshemmung veranlaßt werden.

Wie zwischen Wurzel- und Sproßsystem weitgehende Korrelationen auftreten, kommen dieselben wohl ebenso deutlich auch zwischen einzelnen Gliedern des Sproßsystems, so zwischen dem vegetativen und Fortpflanzungsorganen zum Ausdruck. GOEBEL<sup>1)</sup> weist auf die bekannte Erfahrung hin, daß eine Hemmung der vegetativen Wachstums die Blütenbildung vielfach begünstigt. MATTIROLO<sup>2)</sup> hat durch Kastration der Blüten von *Vicia Faba* nicht nur eine Überproduktion derselben erreicht und die Blütendauer bedeutend verlängert, sondern auch die sog. „Cauliflora“ hervorgerufen, d. h. die Bildung von Blüten an Stellen, wo diese normal sonst nicht auftreten.

Eigentümliche Korrelationen herrschen zwischen Blüten und Blättern bei *Cyclamen*. So sterben nach WINKLER<sup>3)</sup> mit den Stielen der entspreiteten *Cyclamen* auch die in ihrer Achsel befindlichen Blüten ab, und umgekehrt lassen sich derartige Stiele zu keinerlei Regeneration veranlassen, sondern sterben sehr rasch ab, wenn die Blüten abgeschnitten werden.

Eine Korrelation besteht ferner zwischen der Entwicklung der Blüte und derjenigen des Stieles. Die jungen Stiele von *Cobaea scandens* hören nach SCHOLZ<sup>4)</sup> zu wachsen auf, wenn die Knospe weggeschnitten wird. Wenn man zur Zeit der Anthese die Blüte vom Stiele löst, so wird auch dann das Wachstum des letzteren stark vermindert; Krümmungen aber treten, solange noch Wachstum erfolgt, ebenfalls ein, und zwar in demselben Sinne, wie an nicht dekapitierten Blütenstielen.

Durch Abschneiden der Blütenstände von *Lilium candidum* und ihr Einsetzen ins Wasser kann nach KÖRNICKE die Bildung von keimfähigen Samen erzwungen werden, während sonst ein normaler Samenansatz überhaupt nicht erfolgt. Durch

1) GOEBEL, Regeneration im Pflanzenreich, l. c. p. 502.

2) MATTIROLO, Sulla influenza che l'estirpazione dei fiori esercita sui tubercoli radicali delle leguminose. Malpighia, Vol. XIII, p. 382.

3) WINKLER, Über die Regeneration von Blattspreiten bei einigen *Cyclamen*-Arten, l. c. p. 84.

4) SCHOLZ, Die Orientierungsbewegungen des Blütenstieles von *Cobaea scandens* und die Blüteneinrichtungen dieser Art. COHN's Beiträge zur Biologie der Pflanzen 1887, Bd. IV, p. 315.

dies Verfahren hat LINDEMUTH<sup>1)</sup> nicht nur an *Lilium candidum*, sondern auch an *Lachenalia luteola* die Bildung von keimfähigen Samen beobachtet. Der Erfolg wird dadurch erklärt, daß die im Stengel enthaltenen Baustoffe mit dem Beginne der Ruheperiode der Pflanze, dem sogenannten „Einziehen“, nicht zur Bildung der Samen verwendet werden, sondern abwärts wandern, um die Zwiebel zu kräftigen und als Reservestoffe niedergelegt zu werden. Wird den Bildungsstoffen der Weg nach den Zwiebeln abgeschnitten, indem man die Blütenschäfte an ihrer Basis abschneidet, so findet der Überschuß zur Entwicklung von Bulbillen am Blütenschafte Verwendung. Wird andererseits die Wanderung der Nährstoffe zu den Blüten durch Abschneiden derselben gehemmt, so treten am Blütenschafte und oft in unmittelbarer Nähe der Blütenstielchen Bulbillen auf.

*Hyacinthus orientalis* bildet an abgeschnittenen Blütenschäften an der Spitze Knospen, weil hier normaler Samenansatz und demgemäß Wanderung von Baustoffen nach oben stattfindet. Derartige Korrelationen rechtfertigen nicht immer manches in der Praxis übliche Verfahren, wie das z. B. in den Niederlanden bekannte, die Blütenschäfte von Hyazinthen abzuschneiden, um die Zwiebel zu kräftigen. Nach LINDEMUTH soll dagegen das Abschneiden der sterilen Schäfte die Zwiebel schwächen, das Abstreifen der Blüten sie stärken.

Aus diesen Versuchen zieht GOEBEL<sup>2)</sup> den weiteren Schluß, daß für die Sprosse ebenso wie für die Wurzeln nicht das unbegrenzte Wachstum, sondern die Richtung, in welcher die Baustoffe wandern, für die „Anordnung“ der Neubildungen (neben dem Wundreiz) von Bedeutung ist. Er verwirft also VÖCHTING'S Deutung über „Polarität“ und meint, daß letztere nur auf die oben erwähnte Stoffrichtung zurückzuführen ist. Diese Ansicht wird von ihm nicht nur auf die Tatsache gestützt, daß die Polarität bei vielen Lebermoosen nicht ausgesprochen ist und bei *Marchantia* fehlt, sondern auch darauf, daß die Unterbrechung der Leitungsbahnen (speziell der Siebröhren) sowohl das Austreiben als die Verteilung der Wurzeln und Sprosse bedingt. Wenn man an einem Steckling (z. B. an Weidenstecklingen) ein ringförmiges Stück der Rinde entfernt, so tritt oberhalb der Ringwunde Auswachsen von Wurzeln, unterhalb derselben dasjenige von Sproßknospen ein. Sind aber markständige Siebröhren vorhanden (wie bei den Solaneen), so tritt durch die Unterbrechung der Rinde eine Polarität in der Wurzelbildung nicht hervor.

Demnach ist auch die basale Anordnung der Neubildungen an Organen begrenzten Wachstums keineswegs eine allgemeine. Die aus einer einzigen Zellschicht bestehenden Blätter der Lebermoose zeigen keinen bedeutenden Strom von Baustoffen und daher auch keine basale Anordnung ihrer Neubildungen<sup>3)</sup>.

1) LINDEMUTH, Über Samenbildungen an abgeschnittenen Blütenständen einiger sonst steriler Pflanzenarten. Ber. d. Deutschen bot. Gesellsch. 1896, Bd. XIV, p. 244. — Derselbe, Über Bildung von Bulbillen am Blütenschafte von *Lachenalia luteola* und *Hyacinthus orientalis*. Ibidem, p. 247.

2) GOEBEL, Regeneration im Pflanzenreich, a. a. O. p. 497.

3) SCHOSTAKOWITSCH, Über die Reproduktions- und Regenerationserscheinungen bei den Lebermoosen. Flora 1894, Bd. LXXIX, p. 350—384.

Das Austreiben der blattbürtigen Knospen an *Bryophyllum crenatum* wird nach WAKKER<sup>1)</sup> und nach GOEBEL<sup>2)</sup> auch durch jede Unterbrechung oder größere Störung der Leitungsbahnen bedingt, weil der zuerst nach den normalen Vegetationspunkten fließende Strom jetzt von den, wenn auch nur mit schwacher Anziehung begabten blattbürtigen Knospen benutzt wird.

GOEBEL meint ferner, daß die Vegetationspunkte als Anziehungszentren für die Stoffbewegung dienen, allerdings nur auf eine begrenzte Entfernung. Darum soll auch die Polarität an älteren Sproßstücken weniger ausgeprägt und im Blatt, soweit dieses keine Vegetationspunkte besitzt, gar nicht vorhanden sein. Übrigens will W. MAGNUS<sup>3)</sup> in mit Gallen besetzten Blättern eine Polarität beobachtet haben.

In bezug auf die Bedeutung der Leitungsbahnen bei den Ersatzbildungen besteht ferner eine Korrelation zwischen der Ausbildung des Leitungssystems und der Tätigkeit der vegetativen Organe. So führt nach PRUNET<sup>4)</sup> die Beseitigung der jungen Blätter bei verschiedenen Pflanzen zu einer bedeutenden Reduktion der Gewebe der Stammknoten. Eine derartige Korrelation tritt, wenn auch in geringerem Grad auf, wenn die Blätter von Gelbsucht befallen werden.

#### Schizostelie infolge traumatischer Einwirkungen.

Bekanntlich versteht man nach VAN TIEGHEM<sup>5)</sup> unter „Meristele“ einen Teil der Stammstete, welcher von letzterer abgetrennt, mit einem Mantel von Grundgewebe („Peridesma“) umhüllt wird und einen eigenen Verlauf in der Rinde zeigt.

Eine derartige, mindestens aus einem Leitbündel und einer Säule von Grundgewebe bestehende Meristele ist vollständig und immer rindenständig. Sie kann aber auch von vornherein unvollständig sein oder durch Reduktion unvollständig werden. Ferner sind die Meristelen „Blattspuren“ entsprechende oder „stammeigene“ (im Sinne NÄGELI's) — foliare oder caulinare Meristelen — je nachdem sie bald nach ihrer Entstehung in die Blätter übergehen oder, ohne das zu tun, mehrere Internodien aufwärts neben der Stammstete verlaufen.

Je nach den Pflanzen sind die Meristelen entweder ganz frei oder zu einer Röhre vereint. Im ersten Falle liegt die sogenannte Dialymeristele, im zweiten die Gamomeristele vor. Sind die Meristelen schon von dem Kotedonarknoten aus getrennt und bilden sie allein das Leitsystem des Stammes, welches durch die Auflösung der sonst vorhandenen Monostele in Meristelen erschöpft wird, so liegt die sog. Schizostelie vor.

1) WAKKER, Onderzoekingen over adventieve Knoppen, l. c. p. 10.

2) GOEBEL, Regeneration im Pflanzenreich, l. c. p. 436.

3) MAGNUS, Experimentell-morphologische Untersuchungen. Ber. d. Deutschen bot. Gesellschaft. 1903, Bd. XXI, p. 132.

4) PRUNET, Recherches sur les noeuds et entre-noeuds de la tige des Dicotylédones. Ann. d. Sc. nat. 1890.

5) VAN TIEGHEM et DOULIOT, Sur la polistélie. Ann. d. Sc. nat. VII. Série, T. III p. 348. VAN TIEGHEM, Sur les diverses sortes de méristèles corticales de la tige. Ibidem 1905, IX. Série, T. I, p. 33.

Ich habe diese kurze Schilderung über das Verhalten der Stelen im Stamme vorausgeschickt, um hier das der Wurzel zu erläutern und zugleich zu zeigen, wie traumatische Einwirkungen ein solches Verhalten beeinflussen. In früheren Arbeiten habe ich Fälle bei den Wurzeln von *Vicia Faba* illustriert, in welchen das Auflösen der Monostele in einzelne Meristelen (Schizostelen) sowohl normal wie infolge äußerer Eingriffe vor sich ging<sup>1)</sup>. Vergleicht man diese und andere von mir später beobachtete Fälle mit den normalen, von VAN TIEGHEM beschriebenen, so leuchtet ein, daß die Schizostele der Wurzel kein so natürlicher Vorgang wie die des Stammes ist. In diesem treten die Bündel von der gemeinsamen Stele in die Blätter aus und streben deshalb nach einer peripheren Lage. In der Wurzel dagegen bleiben sie auch aus biologisch-mechanischen Gründen zu einem Zentralzylinder vereint und von der Schutzscheide zu einem einheitlichen festen Komplex zusammengeschlossen. Nur die äußeren Schichten des Zentralzylinders treten in Tätigkeit, wenn neue Leitbahnen sich von der Gamostele abtrennen müssen.

Im Stamme teilt sich gewöhnlich jede Meristele auf der Höhe eines Knotens derart, daß ein Teil in das Blatt übergeht, während der andere in den Stamm weiter fortläuft. Bei der Wurzel treten dagegen die Meristelen vollständig in die Teilwurzel ein, ohne irgend einen Teil der alten Stele zu hinterlassen.

Die Bildung der Stammmeristelen ist eine leichtere als die der Wurzelmeristelen, weil die Trennung der kollateralen Bündel längs der Markstrahlen besser eingeleitet und vollzogen wird, als die der radiären Bündel, welche ein viel einheitlicheres Ganzes darstellen. Findet hier in dem einfachsten Falle die Abtrennung einer Xylemplatte statt, so müssen sich mit ihr die benachbarten Phloeminseln abtrennen, da eine Zerklüftung derselben in radialer Richtung nicht eintritt. Auf diese Weise ist die regelmäßige Abwechslung von Phloem- und Xylemgruppen in dem Rest des ursprünglichen Radiärbündels gestört, und es treten Unregelmäßigkeiten in der weiteren Entwicklung ein. Aus diesem Grunde tritt die Schizostele in der Wurzel entweder selten oder nur infolge äußerer Eingriffe auf.

Die von mir in den Regenerationsvorgängen beobachteten Wurzelmeristelen greifen tief in die gemeinsame Stele hinein und sondern sich successiv in eine bis mehrere Peridesmasäulen, so daß die Rinde zwischen den so getrennten Meristelen bis zum früheren Zentrum reicht. Genauer genommen liegt nur eine Säule Grundgewebe vor, in der die einzelnen Meristelen getrennt und fast parallel zu einander verlaufen. (Tafel I, Fig. 1—3.)

Die Bildung einer Meristele wird derart eingeleitet, daß sich neue Primanen an die Basis der keilförmigen Xylemplatten anlehnen und diesen dadurch eine breite spindelförmige Gestalt verleihen (Taf. I, Fig. 1 rechts). Das Phloëm geht zugleich von der peripheren Stellung in die radiale über, indem es sich in Form zweier schmaler Streifen an beide Seiten der radial gestreckten Xylemplatten stellt und dadurch die Bildung periphloematischer Leitbündel veranlaßt.

1) LOPRIORE, Regeneration gespaltener Wurzeln, l. c. p. 55—63, Tafeln 6—8.

Es kann aber auch vorkommen, daß zwei Xylemplatten infolge ihrer Verschiebung nach der Peripherie mit der inneren Seite der Basis konfluieren. In diesem Fall erfolgt die Bildung von Erstlingsgefäßen an dem Vereinigungspunkte, so daß die zwei Platten auf dem Querschnitt in Form eines **V** erscheinen (Taf. I, Fig. 1 links). Eigentümlich ist das Verhalten des Kambiums, welches nicht nur die großen, isolierten Xylemplatten umgibt, sondern auch zu beiden Seiten der Erstlingsgefäße gegen das Wurzelzentrum sich erstreckt und sich zu einem Ring schließt, indem es sich bogig um die Gruppe der innersten, zuletzt gebildeten Gefäße herumzieht. Da es nur wenige Teilungen parallel dem Umriß der Gefäßplatten erfährt, so gehen aus ihnen nur wenige weitlumige Gefäße rechts bzw. links neben der dem Wurzelzentrum genäherten Gruppe von Gefäßen der primären Xylemplatten hervor.

Eine wichtige Rolle bei der Bildung der Meristelen spielt die Endodermis. Von der Verletzungsstelle aus dringt sie in den Zentralzylinder hinein und vermittelt so die Auflösung desselben (Taf. I, Fig. 1). Dieses Eindringen wird bedeutend erleichtert, wenn eine Xylemplatte verletzt oder durch nachträgliche Fäulnis beschädigt wird. In diesem Fall wird die Wurzel zu einem einseitig geschlitzten Zylinder. Ihr Leitbündelkörper geht zunächst in ein rinnenförmiges Gebilde über, das sich allmählich verflacht und successiv in zwei oder mehrere Meristelen zerfällt. Um diese greift die Endodermis herum, isoliert sie vom Wundgewebe und macht sie selbständiger. Die Bildung einer inneren zu der äußeren parallelen Endodermis habe ich nur einmal beobachtet. In diesem von mir beschriebenen Fall alternierten aber mit vier großen Xylemplatten ebenso viele kleinere, so daß ein Verhältnis zustande kam, das nicht normal war. (Cfr. LOPRIORE, l. c. p. 55—57, Taf. VI.)

Nach dem Scheitel hin erfahren die Meristelen entweder eine Verminderung in der Anzahl ihrer Elemente, welche nach und nach verschwinden, oder eine Ergänzung durch Neubildung derselben. Die völlige Isolierung der Meristelen mit eigener Rinde, die Bildung also von Teilwurzeln, die ich als Schizorhizen bezeichnet habe, erfolgt zwar sehr oft, nicht aber immer und regelmäßig. Es fällt gerade auf, daß die traumatischen Einwirkungen den Anlaß zur Bildung der Schizostelen, nicht immer zugleich zur Bildung der Schizorhizen geben.

Die Schizostelie steht in der Wurzel in keiner Beziehung zu der Polyarchie, so daß nicht zu erwarten ist, daß sich desto mehr Schizostelen bilden, je größer die Anzahl der Xylem- und Phloembündel ist. Bei Monokotylenwurzeln tritt die Schizostelie trotz der höheren Polyarchie nicht so oft wie bei Dikotylen auf, bei welchen ich sie oft gerade bei tetrarchen Faba-Wurzeln beobachtet habe, in welchen die Anzahl der Leitbündel die geringste ist.

Bei gamostelen bandförmigen Wurzeln von Mono- und Dikotylen tritt die Schizostelie wie bei den Regenerationsvorgängen regelmäßig ein und bedingt, daß der anormale Bau in den normalen übergeht (Taf. I, Fig. 5). Bei dialystelen bandförmigen Wurzeln streben die Schizostelen, sich voneinander völlig zu isolieren und Schizorhizen zu werden.

Gamostele zylindrische Monokotylenwurzeln können infolge traumatischer Einwirkungen von dem regelmäßigen radiären Bau in den bandförmigen schizostelen Bau

übergehen. Fig. 4 und 6 stellen gerade zwei typische Beispiele dieses Verhaltens bei *Zea Mays* dar. Bei der ersteren ist die Spaltung des Zentralzylinders fast ganz erfolgt; in der zweiten schickt sich der Zentralzylinder an, sich in zwei zu teilen und geht vom radiären in den bilateral-symmetrischen Bau über.

#### Schlußbetrachtungen.

Das Regenerationsvermögen von Wurzeln und Stämmen infolge traumatischer Einwirkungen ist ein sehr hohes, falls die Verwundung überstanden wird. Tritt Fäulnis an der Wundfläche ein, ohne die Tätigkeit der Meristeme zu beeinträchtigen, so können letztere zu einer großen Teilungsfähigkeit gereizt werden und sich längere Zeit tätig erhalten. Es kann auch vorkommen, daß sonst dem Tode geweihte Zellen durch traumatische Einwirkungen zu einer außerordentlichen Tätigkeit gereizt werden und dadurch am Leben bleiben. — Es können durch Schizostelie aus beschädigten Wurzeln mehrere gesunde Teilwurzeln entstehen und das gestörte Gleichgewicht wiederherstellen.

In derselben Weise wie durch das Skalpell des Experimentators kann in der Natur eine Regeneration entweder durch Tierfraß oder von der Pflanze selbst durch Abstoßen einiger ihrer Teile infolge natürlicher Alterserscheinungen oder frühzeitig eintretender Zersetzungsprozesse eingeleitet werden. Demnach sind die Folgen der natürlich eintretenden oder künstlich hervorgerufenen Heilungsprozesse im Grunde genommen nicht wesentlich verschieden.

Wird die Regeneration im engeren, oben von mir angedeuteten Sinne aufgefaßt, so „handelt es sich nicht mehr um eine Entfaltung latenter Anlagen“ (GOEBEL), sondern um die Ergänzung der verletzten Vegetationspunkte. Wenn diese weit unterhalb verletzt werden, so reagiert das Keimplasma nicht mehr direkt, sondern indirekt, in jenem Zustande, den GOEBEL als „inkrustiert“ bezeichnet und der als solcher in Dauerzellen vorhanden ist. Es verhält sich demnach wie das Gewebe, das zur Bildung höher differenzierter Gallen angeregt wird. Dieses muß entweder meristematisch sein oder vor der Gallenbildung durch den gallenbildenden Reiz in den meristematischen Zustand übergehen (THOMAS).

Bedeutender als bei Kormophyten ist das Regenerationsvermögen bei Thallophyten, welche hierin den niederen Tieren ähnlich sind, bei welchen verletzte Gewebe sowohl als verloren gegangene Organe in erstaunlicher Weise ersetzt werden. Ob nun diese wunderbare, gewissen höheren Tieren ebenfalls zukommende Fähigkeit mit dem Mangel von Vegetationspunkten in Zusammenhang steht (GOEBEL), kann man im allgemeinen nicht behaupten, weil letztere auch bei Thallophyten vorhanden sind. Für Algen verweise ich auf die Arbeiten von MASSART (l. c. p. 5—17), von KÜSTER<sup>1)</sup> und von TOBLER<sup>2)</sup>, für Pilze auf die vorläufige Mitteilung von W. MAGNUS<sup>3)</sup>, dem

1) KÜSTER, Über Vernarbung und Proliferationserscheinungen bei Meeresalgen. Flora 1899, Bd. LXXXVI, p. 160.

2) TOBLER, Über Vernarbung und Wundreiz an Algenzellen. Ber. der Deutschen bot. Gesellsch. 1903, Bd. XXI, p. 291.

3) MAGNUS, l. c. p. 133.

es sogar gelang, bei den hochdifferenzierten Hutpilzen Regeneration einzelner Teile zu beobachten.

Bei niederen Kormophyten hat VÖCHTING die Ergänzung von Vegetationspunkten an *Lunularia* beobachtet. In Übereinstimmung mit den Resultaten von SCHOSTAKOWITSCH<sup>1)</sup> über Regenerationserscheinungen an Lebermoosen hat HEIM<sup>2)</sup> bei Farnen festgestellt, daß fast jede Zelle eines Prothalliums, wenn sie nicht verletzt ist, ein neues Prothallium und folglich eine neue Pflanze zu erzeugen vermag. Bei Verletzung regenerieren sich die dem Vegetationspunkt naheliegenden Teile in normaler Weise; die weiter entfernten schreiten zu Neubildungen in Gestalt von Adventivprothallien. Bei *Cystopteris* hat HEINRICHER<sup>3)</sup> an längshalbierten Niederblättern die Bildung von je einer Regenerationsknospe beobachtet, welche anders als die Adventivknospen sind. Da die regenerierten und die Adventivprothallien sich wie die normalen aus Sporen erwachsenen verhalten, so lassen sie sich praktisch in den Fällen verwerten, wo eine Vermehrung der Prothallien und mithin der Pflanzen an der geringen Keimfähigkeit der Sporen scheitert.

Auch bei Selaginellen ist das Regenerationsvermögen sehr groß. Nach HOFMEISTER<sup>4)</sup> genügt das kleinste Bruchstück des Stengels von Selaginella, um bei geeigneter Behandlung die Entwicklung einer neuen Pflanze hervorzurufen. PFEFFER<sup>5)</sup> und später auch BEHRENS<sup>6)</sup> ist es gelungen, durch geeignetes Verfahren die Metamorphose der Wurzelträger dieser Pflanze in beblätterte Sprosse herbeizuführen und daneben reichlich Durchwachsungen der Ähren zu beobachten.

Es bleibt die Regeneration der Zelle und ihrer Bestandteile näher zu erforschen, um festzustellen, ob der bekannte „Furchungsprozeß“ auch embryonalen Zellen zukommt und ob die amitotische Kernteilung in den sich regenerierenden Organen eine regelmäßige Erscheinung ist, worüber die Ansichten bisher noch sehr geteilt sind. Der Zellkern behält in den Regenerationsvorgängen die ursprüngliche Form nicht immer bei, sondern zeigt sehr oft ein hypertrophisches Wachstum, das dem von Parasiten verursachten fast ähnlich ist\*).

\*) Darüber behalte ich mir vor, später zu berichten, zumal da KÖHLER (l. c. p. 18) beobachtet hat, daß die Zellkerne der unter Druck gewachsenen Wurzeln erheblich mehr gestreckt sind als bei normal wachsenden Zellen. Auch SIMON (l. c. p. 107) hat an hypertrophischen Gefäßzellen-initialen und an hypertrophierten Zellen des Zentralzylinders dekaptierter Wurzeln, also an Elementen, die später abgestoßen werden, mehrere Kerne von verschiedener Größe und Form beobachtet.

1) SCHOSTAKOWITSCH, l. c. p. 350.

2) HEIM, Untersuchungen an Farnprothallien. Flora 1896, Bd. LXXXII, p. 349.

3) HEINRICHER, Über die Regenerationsfähigkeit der Adventivknospen von *Cystopteris bulbifera* und *Cystopteris*-Arten überhaupt. SCHWENDENER's Festschr., p. 162—163.

4) HOFMEISTER, Vergl. Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Cryptogamen etc. Leipzig 1851, p. 117.

5) PFEFFER, Die Entwicklung des Keimes der Gattung Selaginella. HANSTEIN's Botan. Abhandlungen, Bonn 1871, Bd. I, Heft 4, p. 67 ff.

6) BEHRENS, Über Regeneration der Selaginellen. Flora 1897, Bd. LXXXIV, p. 159 ff.

## Erklärung der Figuren.

Sämtliche Figuren wurden nach photographischer Aufnahme lithographiert. Vergr. 20—30mal.

### Tafel I.

Fig. 1—3. Querschnitte durch Wurzeln von *Vicia Faba*.

Fig. 1. Eine anfangs hexarche Wurzel. Der Zentralzylinder ist durch einen in der Rinde natürlich entstandenen und bis in das Leitbündel durchgehenden Fäulnisprozeß in ein fast hufeisenförmiges Gebilde umgewandelt. Dabei haben sich die Xylemplatten fächerförmig orientiert und neue Erstlingsgefäße an ihrer Basis angelegt, während die Endodermis allmählich in den Zentralzylinder sich einbuchtet und sich neues Phloem an ihrer Innenseite bildet.

Fig. 2. Weiter akropetal geführter Querschnitt derselben Wurzel. Durch Schwinden der kleinen, in der Mitte liegenden Xylemplatte und weiteres Herumgreifen der Endodermis haben sich zwei ungleiche Meristelen gebildet. Zwischen diesen ist eine geringe, von kleineren Zellen umschlossene Lücke noch sichtbar, welche der Trennungsstelle entspricht.

Fig. 3. Eine infolge mehrerer Verletzungen tristet gewordene Wurzel. Die linke zylindrische Stele ist von den zwei übrigen durch besondere Längsfurchen deutlich abgegrenzt, welche den ursprünglichen Verletzungsstellen entsprechen und sich durch die schlauchförmige Verlängerung der angrenzenden Zellen kennzeichnen.

Fig. 4—6. Querschnitte durch Wurzeln von *Zea Mays*.

Fig. 4. Das verletzte Rindengewebe hat sich an der linken Seite regeneriert, ist aber durch seine noch geringe Dicke von dem normalen deutlich zu unterscheiden. Der traumatische Reiz hat sich bis zum Leitbündelkörper fortgepflanzt und die Einschnürung desselben veranlaßt. Die weitlumigen Gefäße befinden sich jetzt im Zentrum und zeigen das Bestreben untereinander zu schmelzen.

Fig. 5. Bandförmige, monostele Wurzel, welche infolge eines tief eingreifenden Fäulnisprozesses sich zur Schizostele anschickt. In der Richtung der Wundstelle sind die großen Gefäße meist verschwunden und durch kleinere ersetzt worden.

Fig. 6. Zylindrische monostele Wurzel. Der an der Basis der Wurzel einseitig erfolgte traumatische Reiz hat sich akropetal derart fortgepflanzt, daß der Fibrovasalkörper von dem radiären Bau zum bilateral-symmetrischen überzugehen strebt. Zu beiden Seiten der Symmetrieebene des hufeisenförmigen Leitbündelkörpers haben sich die Xylemelemente gleichmäßig und in gleicher Anzahl angeordnet. Die weitlumigen Gefäße streben von der peripheren in die zentrale Lage überzugehen. An den freien Enden des hufeisenförmigen Fibrovasalstranges sind die großen Gefäße fast ganz verschwunden.

### Tafel II.

Fig. 1—7. Querschnitte durch Wurzeln von *Vicia Faba*.

Fig. 1. Bandförmige Wurzel mit zwei großen und zwei kleinen Meristelen, welche aus der ursprünglichen Monostele infolge äußerer Verwundungen entstanden sind. Rechts, von der Wundstelle ausgehend, zeigt das regenerierte Rindengewebe eine strahlige Anordnung der kleinzelligen Elemente. Links in der unteren und rechts in der oberen Meristele sind je zwei Xylemplatten durch einen keilförmigen Streifen von verdickten und verkorkten Elementen geschützt. Die ungleichmäßig vorgeschrittene Regeneration im unteren Teile des Querschnittes äußert sich besonders in der ungleich dicken Rinde.

Fig. 2. Bandförmige Wurzel mit zwei, ebenfalls infolge der entstandenen Lücke gebildeten Meristelen. Die Verbreiterung der Lücke führt später zur völligen Isolierung der letzteren. In beiden Meristelen fällt die fächerförmige Orientierung der Xylemelementen in traumatofuger Richtung auf.

Fig. 3. Ein fast gleiches Verhältnis wie im vorhergehenden Falle. Die weite Lücke ist links und rechts durch kleinzelliges Rindengewebe begrenzt, welches sich infolge des traumatischen Reizes erst nachträglich gebildet und das Fortschreiten der Lücke nach beiden Richtungen verhindert hat. Die Lücke zeigt das Bestreben, sich auch nach dem Längsdurchmesser des Querschnittes zu verbreitern. In Folge dessen hat sich der obere Leitbündelkörper in zwei geteilt und seine Xylem-elemente in traumatifuger Richtung angeordnet.

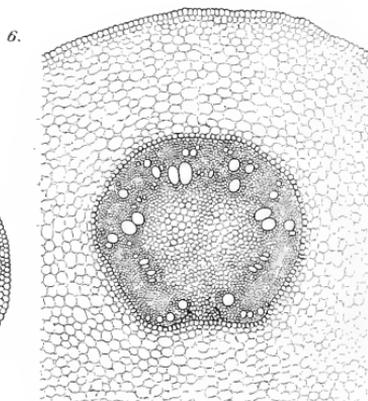
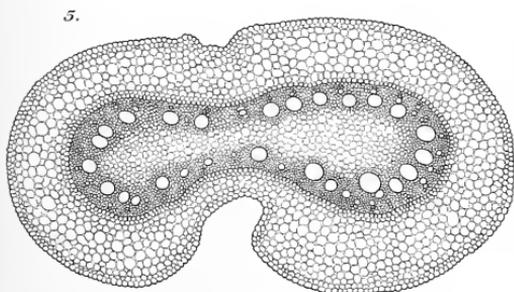
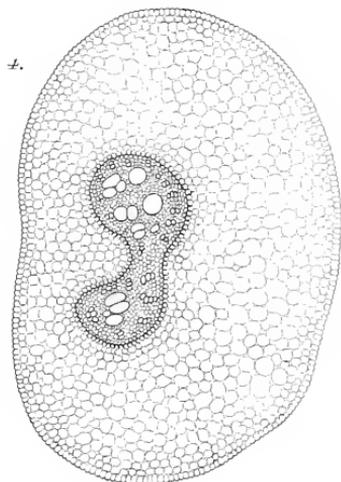
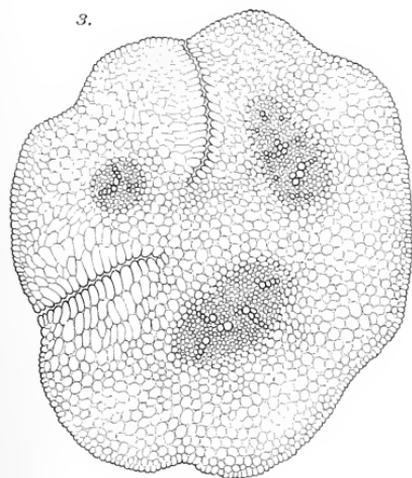
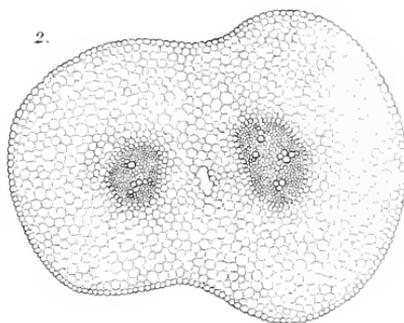
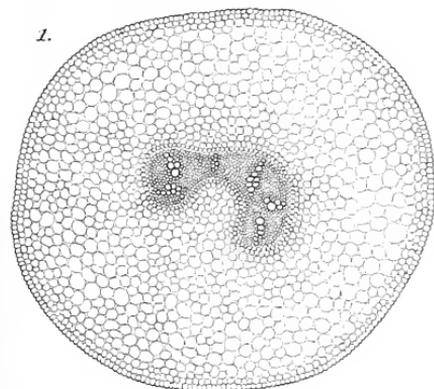
Fig. 4. Der Leitbündelkörper der bandförmigen Wurzel hat infolge der seitlichen Verletzung der Rinde in unmittelbarer Nähe der dadurch entstandenen Lücke die Anzahl der Xylem-elemente bedeutend reduziert, welche links eine einzige Reihe bilden. Die zwei Teilwurzeln sind nur durch eine Brücke englumiger Rindenzellen vereinigt, welche sich auch am oberen entgegengesetzten Rande infolge des Reizes gebildet haben.

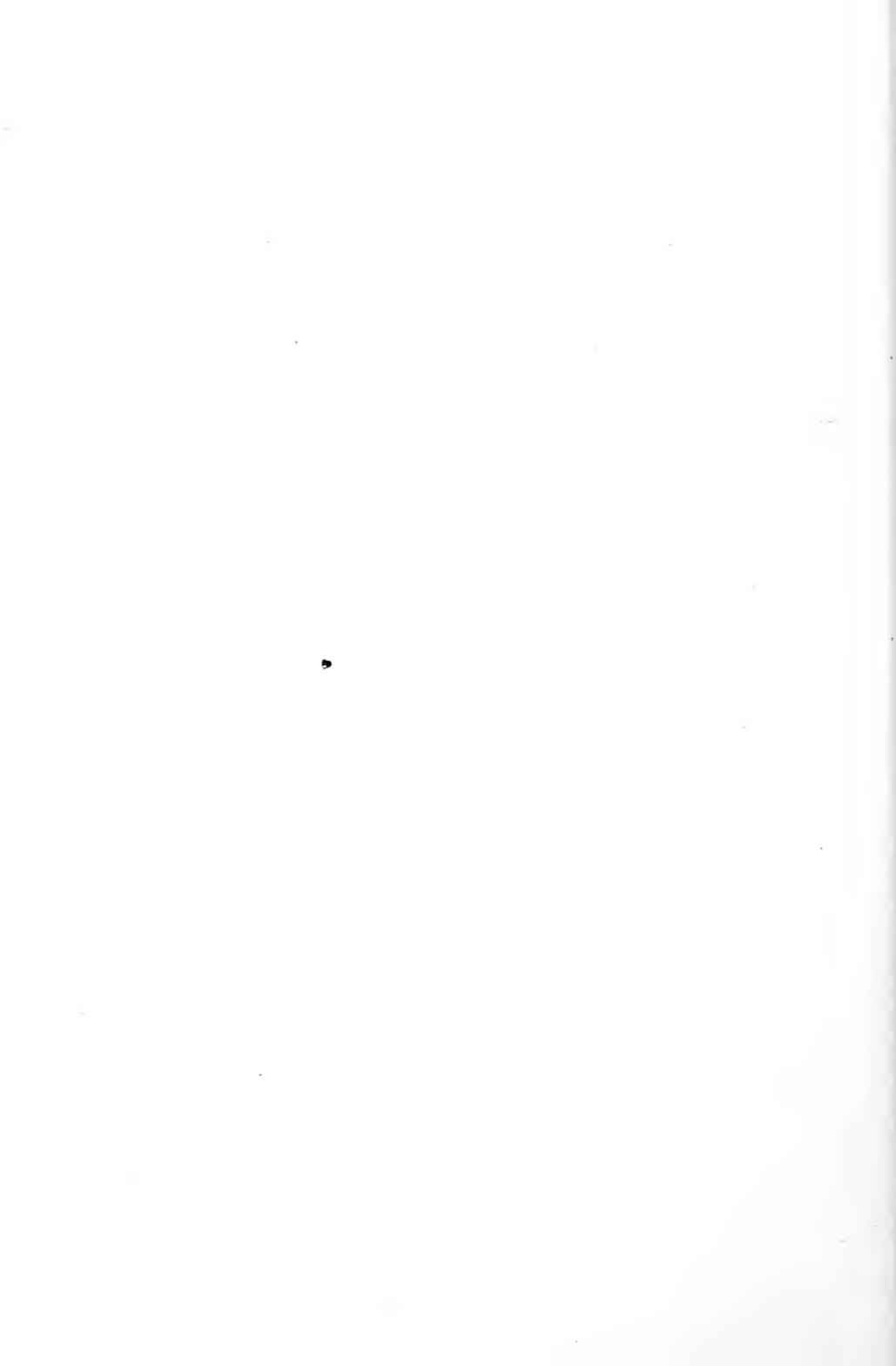
Fig. 5. Die im Zentralzylinder infolge eines inneren Fäulnisprozesses entstandene Lücke wird durch die peripher gelagerten Xylem-elemente umschlossen. Außerhalb dieser liegen die Phloem-elemente in einer fast kontinuierlichen konzentrischen Schicht. Das Rindenparenchym ist dabei völlig gesund geblieben.

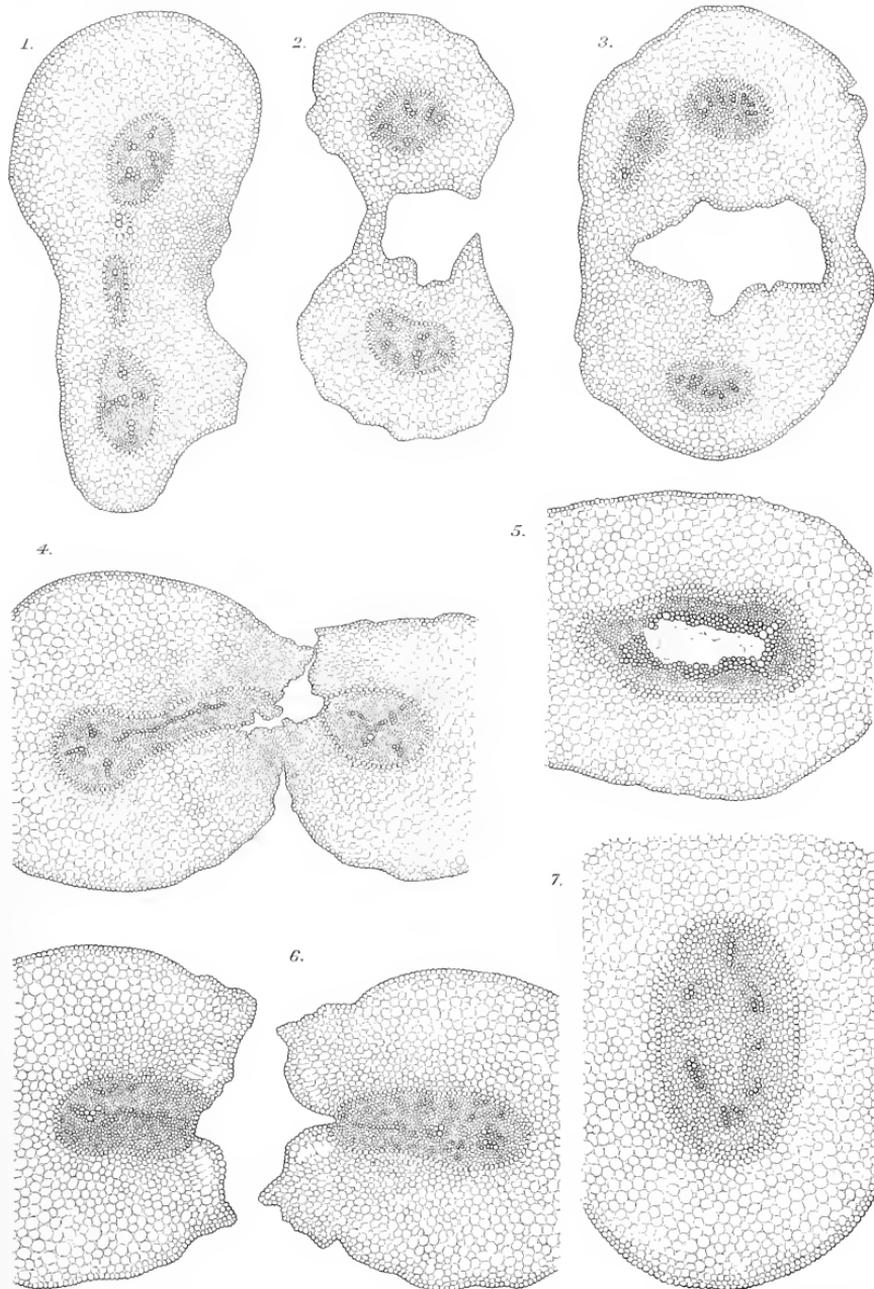
Fig. 6. Die bandförmige Wurzel hat sich durch Verletzung in zwei fast gleiche Hälften geteilt. In beiden Teilwurzeln zeigt der Leitbündelkörper nur weit von der Wundstelle eine fast normale Orientierung der Xylem-elemente. In der Nähe der Wunde sind diese in einer einzigen mittleren Reihe angeordnet. In beiden Hälften hat die Rinde durch die schlauchförmige Verlängerung ihrer Elemente eine Art Überwallung vorgenommen, wodurch der Leitbündelkörper in eine geschützte Lage gebracht wird.

Fig. 7. Die im Zentralzylinder zuerst vorhandene Lücke wurde durch die nachträglich entstandenen Teilungen ausgefüllt. Dabei ist das Xylem durch wenige periphere, unregelmäßig gelegene Elemente vertreten, das Phloem läßt sich nicht deutlich unterscheiden, und die Endodermis zeigt nunmehr ein normales Aussehen.

---









V.

# Über die wichtigsten neueren Ergebnisse der Phytopaläontologie.

Vortrag von **D. H. Scott** (Kew), gehalten in der wissenschaftlichen Versammlung  
des Kongresses am 16. Juni 1905.

## The Fern-like seed-plants of the carboniferous flora.

By **D. H. Scott**, F. R. S.

Honorary Keeper of the Jodrell Laboratory, Royal Botanic Gardens, Kew.

(With 17 fig.)

„Die Erfahrung, daß im Culm und Carbon fertile Farnreste sehr häufig zu finden sind und in den hier zu erörternden Gattungen die vorwiegende Anzahl der Arten tatsächlich mit ihren Fruktifikationen vorliegt, macht den Beobachter darauf aufmerksam, daß wir in den genannten Formationen einer großen Menge von Blattresten begegnen, die wir unter den Namen *Neuropteris*, *Alethopteris*, *Odonopteris*, *Dictyopteris* etc. bisher für Farne gehalten haben, die aber trotz spezieller Aufmerksamkeit vieler Forscher bisher noch nie mit Farnfruktifikationen bedeckt gefunden wurden, daher wohl auch keine Farne sein können (STUR, 1883, p. 638).

In these words of the great Austrian palaeobotanist Stur, written more than twenty years ago, we have the first clear statement that among the so-called Fernfronds of Palaeozoic age, plants other than true Ferns were represented.

The shrewd conclusion of Stur, resting, as it necessarily did at that time, on negative evidence, produced little immediate effect on his fellow palaeobotanists, who continued, as a rule, to describe the fronds in question as those of Ferns.

Gradually, however, evidence of a more direct nature has accumulated, confirming Stur's opinion, and proving that the Fern-like plants mentioned by him, and

many others besides, belonged to a group widely divergent from that of the true Ferns, though related to them, and already presenting the essential characters of Spermophyta.

We will first direct our attention to the family Neuropterideae, to which Stur's remarks more immediately refer. Simultaneously with his work, the late M. RENAULT of Paris was able to prove, by anatomical evidence, that the petioles of Neuropteris and Alethopteris were identical with the petrified fossils named Myeloxylon by Brongniart, a conclusion already suggested by M. GRAND'EURY some years previously (RENAULT 1883; GRAND'EURY 1877). In the mean time the further fact had been proved, about 1880, by WEBER, that the Myeloxylon petioles were themselves borne on the remarkable and complex stems placed by Cotta in his genus *Medullosa*, a discovery which was only made public, in a convincing form, as late as 1896 (WEBER and STERZEL 1896). We were thus placed in possession of very complete data as to the whole vegetative structure of some, at least, of the Neuropterideae. I may be allowed to illustrate the main points from the British species *Medullosa anglica*, described by me in 1899, which is considerably simpler than the Permian species of Germany and France, and shows the relation of the different parts with great clearness (SCOTT 1899) (Fig. 1). The stem, in this species,

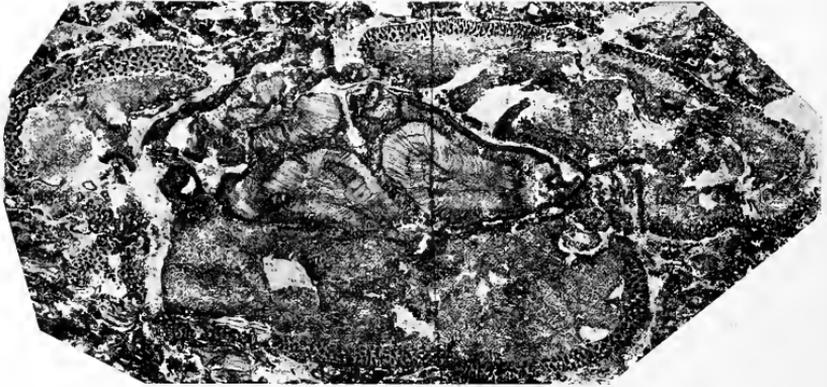


Fig. 1. *Medullosa anglica*. Transverse section of stem with three leaf-bases ("Myeloxylon") attached. In the middle are the three steles.  $\times 1\frac{2}{3}$ .

7—8 cm in diameter, usually contains 3 distinct vascular cylinders, or steles, each of which has a solid axis of primary wood, surrounded by a zone of secondary wood and bast produced by the activity of a special cambium (Fig. 2). From the outer surface of the steles leaf-trace bundles are given off, concentric in structure at their base, but breaking up into a number of collateral strands, as they enter the petioles (Fig. 3). The latter are thus supplied with a large number of foliar bundles,

only differing from those of recent Cycads in the fact that, as a rule, the whole, instead of merely the greater part, of the xylem is centripetally developed. In fact

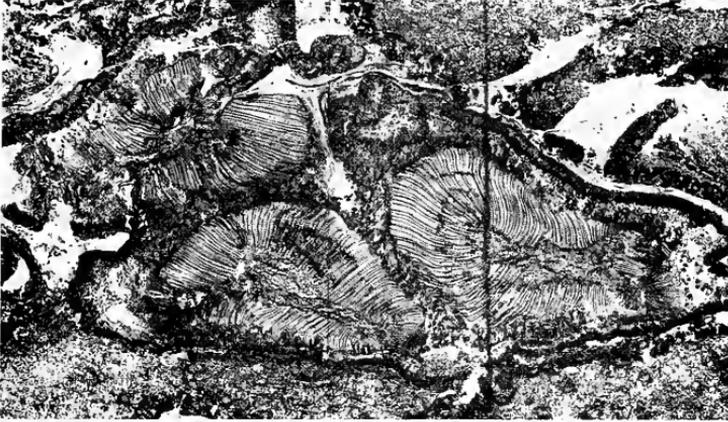


Fig. 2. The three steles and surrounding tissues enlarged. In each stele primary and secondary wood is shown. Leaf-trace bundles are also seen.  $\times 3\frac{1}{4}$ .

Figs. 1 and 2. From a section kindly lent by Mr. W. H. SUTCLIFFE, photographed by Mr. L. A. BOODLE.

the whole structure of the petiole, with its mechanically constructed hypoderma, and numerous gum-canals, is strikingly like that of Cycad. The same comparison holds good for the usually triarch adventitious roots, which, in the English species, are found springing from the stem, between the leaf-bases.

The successive ramifications of the rachis can be traced, and the leaflets prove to be of the *Alethopteris* type, and very probably referable to the common species *A. lonchitica*.

We thus see that in a *Medullosa* such as this a very remarkable combination of characters is presented. In the primary structure of the stem we have the essential anatomical features of a dialystelic Fern, while the form and venation of the leaves are also altogether Fern-like. On the other hand, the secondary tissues

of the stem, the anatomical structure of the petiole and rachis, and the characters of

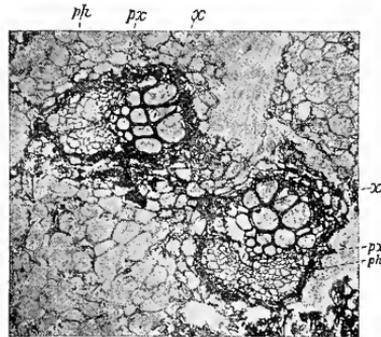


Fig. 3. Two collateral leaf-trace bundles in transverse section. *x* xylem; *px* protoxylem; *ph* phloem.  $\times 35$ . From Scott, 1900. Scott Colln 579.

the roots, all indicate an affinity with Cycadophyta. Broadly speaking, these results hold good for the Medulloseae generally, though in the more elaborate Permian species the differentiation of the steles among themselves, and certain peculiarities of the secondary growth may render the likeness to Cycadean stems more striking.

On these anatomical grounds the Medulloseae were included by Potonié in 1897, in his happily named intermediate group Cycadofilices.

The point on which the question of the systematic position of the family turned, was clearly that of the nature of the fructification. It had been suggested, some years ago, on grounds of association and of common structural features, that seeds of the genus *Trigonocarpon* might probably prove to belong to species of *Ale-*

*thopteris* or *Neuropteris* (WILD 1900). But this remained nothing more than a probable suggestion, and it was not till the close of 1903 that we received, from my friend Mr. KIDSTON, the first definite proof that a member of the Neuropterideae was a seedbearing plant.

Mr. KIDSTON showed that certain large seeds, resembling a hazel-nut in size and form, from the Coal-Measures of Dudley in England, were borne on portions of a rachis to which the characteristic pinnules of the well known species, *Neuropteris*

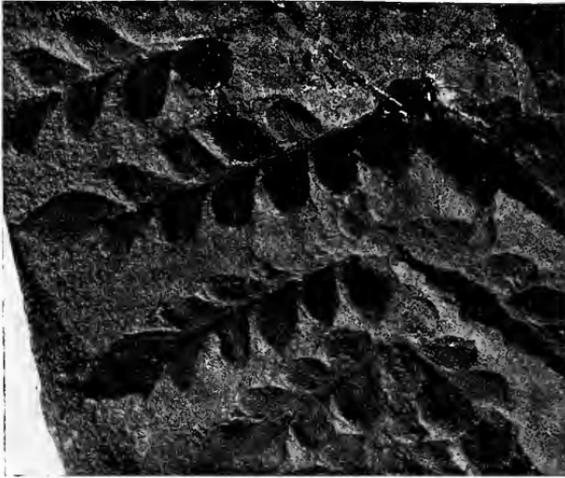


Fig. 4. *Neuropteris heterophylla*. Part of vegetative frond, slightly enlarged.

*heterophylla*, were still attached (Figs. 4 and 5). The seeds have a fibrous envelope, and are placed by their discoverer in the genus *Rhabdocarpus* of GOEPPERT and BERGER (KIDSTON, 1904). They are, however, of the radiospermic type, and must not be confounded with the platyspermic seeds, which, following Brongniart, we more usually associate with the generic name *Rhabdocarpus*. Mr. KIDSTON'S discovery thus proved that *Neuropteris heterophylla* was a seed-bearing plant, and that the seeds were borne on a frond, differing but little, so far as one can judge by the leaflets, from the ordinary vegetative foliage. This one case, so clearly established, is sufficient to afford the strongest presumption that the family Neuropterideae or Medulloseae as a whole, were Spermophyta, a conclusion which has received much indirect support from Mr. GRAND' EURY'S extensive observations on the constant asso-

ciation in the Upper and Middle Coal-Measures of France, between definite species of seeds, and definite types of Neuropteridean fronds. (GRAND'EURY, 1904). Thus this observer is led to refer various forms of *Pachytesta* (including the largest fossil seeds, reaching the size of a hen's egg) to the Stephanian species of *Alethopteris*, and certain seeds of the *Trigonocarpon* type to the Westphalian species of the same frond-genus. Other species of seeds are constantly associated with the fronds of *Callipteridium*, of *Odontopteris*, of *Linopteris* (= *Dictyopteris*) and so on. The evidence is as yet direct and conclusive only in the case of Mr. KIDSTON's *Neuropteris*, but considering that in no frond of this group is there any evidence for a Filicinean form of fructification, all indications point to the Spermophytic nature of the entire family *Neuropterideae*, and thus completely justify the opinion originally expressed by STUR<sup>1)</sup>.

There are, however, other extensive groups of Palaeozoic Fern-like plants in which the evidence for Spermophytic affinities is equally strong. This applies in the first place to a portion of the great genus *Sphenopteris*. As long ago as 1877 Stur described a form of fructification in the species *S. Stangeri*, from the Lower Carboniferous beds of Bohemia (STUR 1877). Owing to the kindness of the Director of the Geologische Reichsanstalt of Vienna, I was enabled to examine the original specimen, and am thus in a position to confirm STUR's interpretation in every particular. There can be no doubt that the fertile pinnae — *Calymmatotheca Stangeri*, STUR — belong to the same plant as the vegetative foliage of the *Sphenopteris* with which they are associated. The fructification

is represented by calyx-like bodies, each with about 6 lobes, terminating the branches of the fertile rachis. STUR regarded the lobes as the valves of an opened indusium. Subsequent writers have interpreted the lobes as sporangia, but examination of the specimens shows that they are foliaceous in character, and thus confirms the original interpretation of the discoverer. We are still without direct evidence as to the organs contained within the calyx-like indusia, or cupules as we may term them; this question,



Fig. 5. Seed of the same plant, attached to a branch of the rachis bearing two characteristic pinnules.  $\times 2$ .

Figs. 4 and 5. From *Journal of Royal Microscopical Society*, after photographs by Mr. KIDSTON.

1) The pinnae of *Alethopteris Serli* figured by M. ZEILLER (ZEILLER, 1900, p. 96) as apparently bearing globular sporangia is, I understand, no longer regarded by that author as affording any evidence of fructification. An examination of the specimen convinced me that the irregularities of its surface had nothing to do with the presence of sporangia

however, receives much light from discoveries recently made in another species, closely similar to STURR's, but of which the internal structure is known.

Among the most abundant and most perfectly preserved of the petrified specimens from the calcareous nodules of the English Coal-Measures is the plant named *Lyginodendron Oldhamium* by WILLIAMSON. In its young condition, sometimes fortunately preserved, the stem bears some resemblance to that of an *Osmunda*; the pith is surrounded by a ring of collateral bundles, in each of which the primary wood is of the type known as mesarch, the greater part having been centripetally developed, as shown by the position of the spiral elements, while a smaller portion

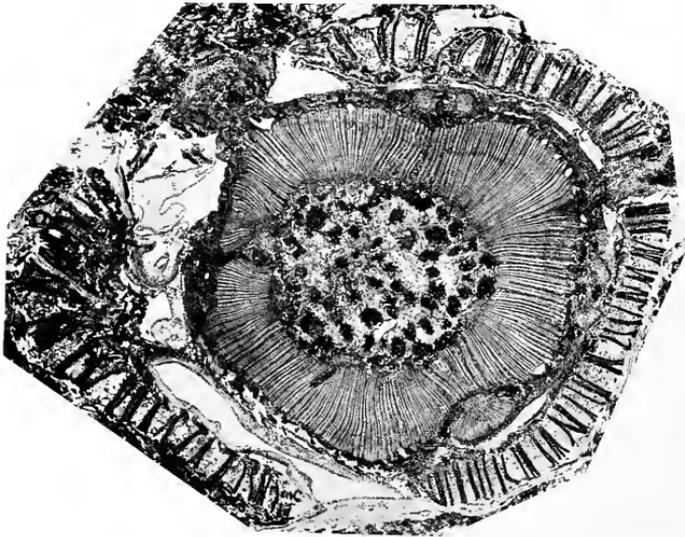


Fig. 6. *Lyginodendron oldhamium*. Transverse section of a large stem, showing the pith, containing many dark sclerotic groups; the strands of primary wood at the border of the pith; the broad zone of secondary wood; the phloem, pericycle, and cortex. Several leaf-trace bundles are seen outside the wood. On the right is the base of a root.  $\times$  about  $2\frac{1}{2}$ . From a photograph by Mr. L. A. BOODLE. Scott Colln 648.

was centrifugal. In the great majority of the specimens, however, a broad zone of secondary wood and bast, had been added, by means of a normal cambium, the delicate cells of which are sometimes preserved (Fig. 6). Thus the stem, when mature assumed a more Cycadean character; the leaf-trace bundles, as they pass out towards the petioles, have in all respects the structure of the foliar bundles of living Cycads (Figs. 7 and 8). The presence of centripetal wood in the stem itself is unusual in the recent family, but is found in certain cases in the peduncles of the cones.

The petioles, found in connection with the stem (WILLIAMSON, 1890), and formerly described as *Rachiopteris aspera*, have an altogether Fern-like structure

(Fig. 9), and the whole character of the highly compound leaf was that of a Fern-frond, which has proved to be identical with the type *Sphenopteris Höninghausi*, well known in the form of impressions (see Restoration, Fig. 10). We will not dwell longer on the remarkable vegetative structure of this plant, already often described, and illustrated here by the figures cited, which clearly shows a combination of Filicinean with Cycadean characters, indicating, as has long been recognized, an intermediate position between Fern and Gymnosperms.

*Lyginodendron Oldhamium*, or *Sphenopteris Höninghausi* (for the two names are synonymous) was the first of the Cycadofilices to be recognized as a Seed-plant. The investigations of my friend Prof. F. W. OLIVER, with whom I had the pleasure of working in collaboration, showed that the seed named *Lagenostoma Lomaxi* by WILLIAMSON, was enclosed in a lobed cupule or outer investment (Figs. 11 and 12); this cupule bears highly characteristic capitate glands, identical with those on the vegetative organs of *Lyginodendron*, with which it always occurs in association, but unknown in any other plant of that period (Figs. 13 and 14). It was further found that the vascular bundles of the pedicel and cupule of the seed agree minutely with the foliar strands of the same plant. Comparative anatomy and association thus combined to prove that the seed *Lagenostoma Lomaxi* was the long-sought female fructification of *Lyginodendron Oldhamium* (OLIVER & SCOTT, 1903 and 1904).

The seed of *Lyginodendron* retains a special interest, as the only case in which we

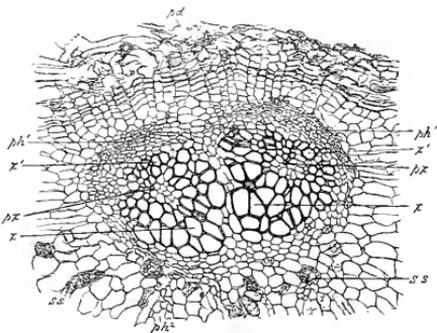


Fig. 7. *Lyginodendron oldhamium*. Double leaf-trace bundle and adjacent tissues in transverse section. *x* centripetal; *x'* centrifugal xylem; *px* protoxylem; *ph'* phloem of bundles; *ph''* part of phloem of stele; *ss* secretory sacs; *pd* part of periderm.  $\times$  about 40. WILLIAMSON Coll<sup>n</sup> 1884.

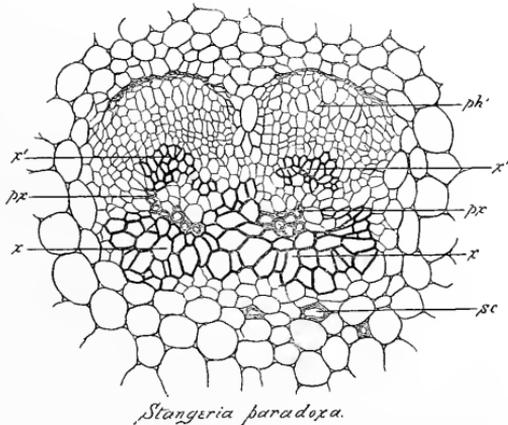


Fig. 8. *Stangeria paradoxa*. Double bundle from the leaf-stalk of this recent Cycad, to compare with Fig. 7. *sc* stone-cell. Other lettering as in Fig. 7.  $\times$  95.

Fig. 7 and 8. From Scott, 1900, after drawings by the late Mr. BREBNER.

are acquainted with the internal structure of a seed referred to a definite genus and species of the Cycadofilices. The seed has a complex organisation. The nucellus is adherent tho the testa until near the micropylar end, where it becomes free. The upper part of the nucellus possesses a pollen-chamber, more elaborate than that of recent Cycadean seeds, as it is traversed by a central column, reducing the actual cavity of the chamber to a narrow, bellshaped crevice, in which the pollen-grains are found. The neck of the pollen-chamber protruded slightly from the micropyle, and no doubt directly received the pollen-grains, whether brought by the wind, or, as the abundance of glands has suggested, by insect-agency (Fig. 15).

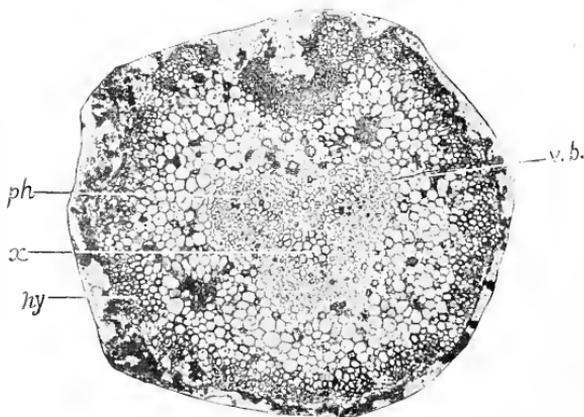


Fig. 9. *Lyginodendron oldhamium*. Transverse section of rachis of frond. *x* V-shaped xylem of bundle, *v. b.* phloem, completely surrounding the xylem; *hy* hypodermis.  $\times$  about 35. From Scott, 1900, after a photograph. WILLIAMSON Coll<sup>n</sup> 145.

A concentric vascular strand enters the chalaza and there breaks up into about 9 collateral bundles, traversing the inner zone of the testa, which at the upper end expands into the complex canopy, a lobed and chambered structure, each loculus, filled in life by a delicate tissue, receiving one of the vascular bundles.

The lobed cupule, forming a loose investment round the seed, itself possessed an elaborate vascular supply, derived from the bundle of the pedicel, from

which it branched off a little below the chalaza.

Thus the organisation of the seed of *Lyginodendron*, while showing a general Cycad-like character, has marked peculiarities of its own. The nearest analogy among other fossil genera is perhaps to be found in *Gnetopsis*, described by M. RENAULT, in which however the cupule encloses several seeds. RENAULT (1885).

At least four other species, referred to the genus *Lagenostoma* as at present constituted, are known, two with structure preserved, while the two others have only been found as casts. All these must clearly have belonged to plants closely allied to *Lyginodendron Oldhamium*. One of these species, *Lagenostoma Sinclairi* KIDSTON, is of great interest for two reasons; as in *L. Lomaxi*, the seed is clearly invested by a cupule, and secondly the seeds are found in connection with the branches of a naked rachis, distinctly suggesting the fertile frond of a *Sphenopteris* (ARBER, 1905). (Figs. 16 and 17) It is now extremely probable that the „indusia“ of STUR's *Calym-*



*Bot. Zeitung*, v. 1, 1887.

Fig. 10. Restoration of *Lyginodendron oldhamii*, showing the stem, adventitious roots, and foliage (= *Sphenopteris Hönigshausi*). In the upper part of the figure fertile fronds are shown, bearing cupule-like organs, as in the *Calymmatotheca Staengeri* of Stur. From Scott, 1909, after a drawing by Mr. J. ALLEN.

matotheca *Stangeri*, were of the nature of cupules, such as we have found in *Lagenostoma Lomaxi* and *L. Sinclairi*, though the ovules or seeds which they may have contained, had been lost before fossilization. (Compare Fig. 10).



Fig. 11. *Lagenostoma Lomaxi*, the seed of *Lyginodendron oldhamium*. Longitudinal section of a small seed enclosed in its cupule, which loosely invests it on all sides. The cupule bears numerous capitate glands. The micropyle and pollen-chamber are clearly seen, as shown more in detail in Fig. 15.  $\times$  about 15. From a photograph by Mr. L. A. BOODLE. WILLIAMSON Colln 1931, A.

ding to the centre, while in *Lyginodendron*, as we have seen, there was an extensive pith. Interesting as this difference is, for it indicates the more primitive character

of *Heterangium*, there are so many points of agreement between the two genera that we cannot doubt that *Heterangium* also will prove to have been a seed-bearing plant. The foliage of *Heterangium Grievii*, from the Lower Carboniferous, has been definitely correlated with the frond *Sphenopteris elegans*, and there is evidence that *S. Linkii*, and *S. dissecta* were also borne on *Heterangium*-stems.

Taking the whole of the evidence into account it appears to be clearly established that the so-called genus *Sphenopteris* embraced a heterogeneous assemblage of plants, some of its members belonging no doubt to the Ferns, as indicated by fructifications



Fig. 12. Restoration of the seed of *Lyginodendron*, from a model prepared by Mr. H. E. H. SMEDLEY. The seed is shown surrounded by the open cupule, which is studded with capitate glands. From Scott, 1905.

such as those of *Oligocarpia* and *Corynepteris*, while others, and perhaps the majority, were plants of a higher grade of organization, and were reproduced by seeds.

Fig. 13.



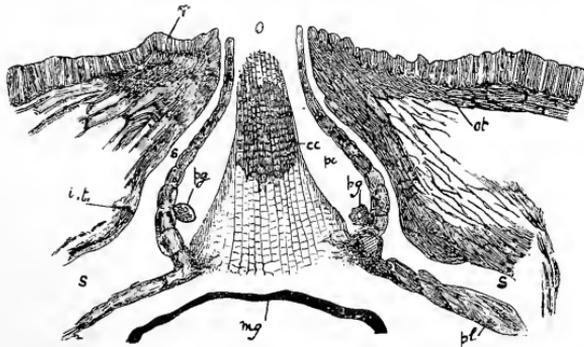
Fig. 14.

Fig. 13. Capitate gland on the cupule of *Lagenostoma Lomaxi*.  $\times 70$ .Fig. 14. Capitate gland on the petiole of *Lyginodendron oldhamium*, for comparison with Fig. 13.  $\times 70$ .

Fig. 13 and 14. From photographs by Mr. L. A. BOODLE.

There are, however, yet other types of "Fern-fronds" from the Carboniferous rocks, which are turning out to have belonged to seed-bearing plants. At the close

Fig. 15. Apex of the seed of *Lyginodendron* in median longitudinal section, showing micropyle and pollen-chamber. *ot* outer layer of testa; *r* palisade-cells; *i. t.* inner layer of testa; *s* cavity between testa and nucellus; *o* orifice of pollen-chamber; *p. c.*; *c.*, *c* central column in pollen-chamber; *pg* pollen-grains; *pl* part of nucellus; *mg* membrane of megaspore or embryo-sac.  $\times$  about 50. From Scott, 1903, after Oliver. University College, London, Coll<sup>n</sup>, R. 1.



of last year Mr. DAVID WHITE, the well-known American palaeobotanist, showed that in a species of *Aneimites*, *A. fertilis*, from a Lower Carboniferous horizon, winged bodies, only to be interpreted as seeds, were borne on a frond bud little

modified as compared with the ordinary sterile form (WHITE 1904). And still more recently, in April of this year, M. GRAND' EURY has added yet another to his many brilliant discoveries, by describing the most striking instance of a "seed-bearing Fern" yet brought to light (GRAND' EURY 1905). This last discovery comes with a certain shock to the minds of conservative palaeobotanists, for the new seed-bearing species is *Pecopteris Pluckenetii*, and we have hitherto regarded the genus *Pecopteris* as the most secure sanctuary of the true Ferns. It is, however, fair to mention that this species is not a typical *Pecopteris*, but has been placed in various genera, as for example, in *Dicksoniites* by STERZEL, so for the present the genuine Marattiaceous *Pecopteris* may remain undisturbed in their established position.

The fertile fronds of *Pecopteris Pluckenetii* are but little modified as compared with the ordinary vegetative foliage, and different parts of the same frond may be fertile or sterile: in the seed-bearing region the lamina is merely somewhat reduced. The seeds, which are present in hundreds on the fronds, are inserted at

Fig. 17.



Fig. 16.



Fig. 16. *Lagenostoma Sinclairi*. Portion of branched rachis bearing a number of cupulate seeds. Nat. size.

Fig. 17. Two seeds on branches of the rachis; in each the cupule enclosing the actual seed is clearly seen.  $\times 5$ .

Fig. 16 and 17. From Arber 1905, after drawings by Miss WOODWARD.

the ends of lateral veins of the pinnules; they are of small size, about 5 mm in length, and in the mature condition are distinctly winged, closely resembling the Cordaitan seed *Samaropsis*, referred to the genus *Dorycordaites*. It is interesting to remember that the seeds of Mr. WHITES *Aneimites* are also winged. It thus appears that from the form alone it is not always possible to distinguish between the seeds of the Cycadofilices and those of the wellknown and typically Gymnospermous family Cordaitaceae. When the first seeds of the Fern-like Spermiophyta were discovered, we were apt to assume that the radially symmetrical form of seed was characteristic of this group, while the flat bilateral seeds were still assigned to the Cordaitaceae. In the present state of our knowledge we can no longer rely on the

validity of this distinction, and only the direct evidence of continuity will suffice to determine to which group a given seed belonged.

I have so far made use of the name *Cycadofilices* for the Fern-like Seed-plants, as this name has been familiar to botanists since its introduction by Prof. POTONIÉ in 1897 (POTONIÉ 1897). The group *Cycadofilices*, however, was founded on vegetative characters, and a name is needed to indicate those *Cycadofilices* which are known to have definitely entered the ranks of *Spermophyta*. Prof. OLIVER and I have therefore proposed to establish a class *Pteridospermeae* for the plants in question (OLIVER and SCOTT 1904); this name has been adopted by some other palaeobotanists, and I shall employ it in my further remarks.

At present we may safely include under the *Pteridospermeae*, the *Lyginodendreae* (with the foliage, so far as we know, of *Sphenopteris*) and the *Medulloseae* or *Neopterideae*. There are further the types represented by *Aneimites fertilis* and *Pecopteris Pluckenetii*, which appear to be quite distinct from the other two families, though in the absence of any knowledge of their structure, we cannot assign them a more definite systematic position.

Our acquaintance with the structure of the seed in *Pteridospermeae* is not yet wide enough to enable us to give a strict definition of the group; as a provisional description we may characterize them as plants with the habit and with certain of the anatomical characters of Ferns, bearing on fronds only slightly differentiated from the vegetative foliage, seeds of a Cycadean type of structure. The anatomical features of those members of the group in which the structure is known appear amply sufficient to establish a real affinity with the Fern-phytum, while the seeds, as at present investigated, are highly organized, and have already left far behind the characters of the cryptogamic megasporangia from which we must suppose them to have been derived. We shall be in a much better position to estimate the nearness of the relation between *Pteridospermeae* and true Ferns when we are better acquainted with the male organs — the microsporangia or pollen-sacs — of the former group. As yet the evidence on this important point has been extremely scanty. A paper, however, just presented to the Royal Society of London by my friend Mr. KIDSTON, to which he kindly allows me to refer, appears to clear up the question as regards one important member of the group (KIDSTON 1905). Mr. KIDSTON has discovered in organic connection with the characteristic fronds of *Sphenopteris Höninghausi* (= *Lyginodendron Oldhamium*), fertile pinnae of the type of *Crossotheca*, ZEILLER. The ultimate fertile pinnules bear on their lower surfaces a group of elongated sporangia, convergent when young, but separating more widely at maturity. That these bodies are really sporangia, a point which had been somewhat disputed, is clearly proved by Mr. KIDSTON, who has been able to isolate the spores contained in their cavities. Thus the nature of the male fructification of *Lyginodendron* is settled, though we shall await with great interest further information as to the structure of the microsporangia, and their possible relation to the petrified synangia previously described by Miss BENSON under the name of *Telangium*, and provisionally attributed to *Lyginodendron* (BENSON 1904).

Mr. KIDSTON'S new discovery confirms the suspicion which has been for some time entertained, that a certain number of the so-called Fern-fructifications from the Carboniferous rocks, will turn out to be in reality the microsporangia of Pteridospermeae.

At present we are not in a position to distinguish with any certainty between the two kinds of organs. Where the fertile pinnae are considerably modified, as is the case in Mr. KIDSTON'S *Crossotheca*, one may be inclined to suspect that a Pteridosperm is in question, but this argument has little weight, for on the one hand, well-marked dimorphism of the frond occurs in true Ferns, and on the other, the fertile fronds of Pteridosperms were sometimes very little modified, as we see in the case of *Pecopteris Pluckenetii*. It is probable that so far as the pollen-bearing organs were concerned the Pteridosperms had not made much advance on the sporangial apparatus of true Ferns. In particular, it will be no easy matter to distinguish between the polliniferous sori of Pteridosperms and the Marattiaceous synangia which have so long been known on fronds of the *Pecopteris* type. Even in the Mesozoic *Bennettites*, with female fructifications more complex than those of any other Gymnosperm, the pollen-bearing organs are compared by their discoverer WIELAND with the synangia of Marattiaceae (WIELAND 1899).

Mr. KIDSTON'S discovery, at any rate, shows that the *Crossothecas* generally were the male fructifications of Pteridospermeae, and in all probability of the special family *Lyginodendreae*. Thus, not only is the position of several more species of *Sphenopteris* determined, but it appears that certain members of the form-genus *Pecopteris* are also involved, if M. ZEILLER is right in referring the fructifications of *Pecopteris exigua*, Ren. and *P. pinnatifida*, Gutbier, to *Crossotheca* (ZEILLER, 1900, p. 62). The former species in that case would be the only *Crossotheca* hitherto known with structure preserved; the sections of its sori as figured by RENAULT (RENAULT, 1883, Pl. 19, Figs. 13-18) are much like some of those (e. g. *Scolecopteris*) commonly attributed to Marattiaceous Ferns.

If we now go on to consider, somewhat more closely, the systematic relations of the Pteridospermeae, the first point which impresses itself on our minds is their clear affinity with the *Cycadophyta*. This, indeed has long been recognized, as the name *Cycadofilices*, hitherto applied to the group, indicates. Before anything was known of the fructifications, the anatomical characters both of the *Lyginodendreae* and the *Medulloseae* pointed clearly to a position intermediate between the Ferns and the Cycads. The seeds of *Lyginodendron* (*Lagenostoma*) are evidently of the Cycadean type, and the same holds good in a greater or less degree for the Palaeozoic seeds generally with structure preserved, a large proportion of which doubtless belonged to the Pteridosperms. In fact, so far as the seeds are concerned, these plants had already almost attained the rank of Cycads. An embryo, it is true, has never been discovered; possibly its development was postponed till germination began, the resting condition occurring at an earlier stage than in our modern seeds. It must, however, be remembered that even in recent Cycads, the degree in which the embryo is deve-

loped in the ripe seed is extremely variable, so that there is no sharp distinction in this respect between the Palaeozoic seed-plants and their surviving allies.

Recent Cycads, as is well known, present clear indications of a relationship with Ferns, as shown by the circinate vernation in many cases, by the habit of the foliage in *Stangeria*, and by the grouping of the pollen-sacs in sori.

The ancient Pteridospermeae, however, stand incomparably nearer the Ferns than the Cycads do. In the latter family both male and female fructifications assume, as a rule, the form of a specialised cone; it is only in the female „flower“ of *Cycas* itself, that we find a more primitive condition, the foliaceous carpels, which often bear numerous ovules, springing directly from the vegetative stem. In the Pteridospermeae all the evidence goes to show that there was no approach to the differentiation of a cone — the seeds, and doubtless the pollen-sacs also, were borne directly on compound fronds, sometimes modified a little in the fertile parts, but in other cases practically identical with the sterile leaves. In this respect the Pteridosperms are by far the most primitive of the known Seed-plants. To use a phrase employed in conversation by M. VAN TIEGHEM „ils sont des Phanérogames sans fleurs!“

In other words, these plants, while so far advanced in the organization of the seeds themselves, remained at the level of Ferns as regards their sporophylls.

In habit indistinguishable from Ferns, as the experience of Palaeobotanists has proved, the Pteridosperms further retained many of the anatomical characters of their cryptogamic allies; in *Lyginodendron*, for example, at the present moment the most completely known of all the family, the leaves were not merely those of a Fern in form; they were also entirely Fern-like in structure. In *Heterangium* this was also the case, and further, the primary organization of the stem was that of a Gleicheniaceus Fern. In *Medullosa*, apart from the Fern-like habit, the primary structure of the stem was that of the more complex Ferns. Thus the Pteridospermeae, though they have proved to be seed-bearing plants, yet retain indisputable traces of their origin from a common stock with the true Ferns. Hence they establish a definite connecting link between the Cycadophyta and the Fern-phylum, though the actual nature of the early Filicineae which gave rise to the Pteridosperms is still unknown. That these ancestral forms stood nearer to the Ferns than to any other Cryptogamic family appears certain: they may however have differed very considerably from Ferns as we now know them.

Fossil evidence thus appears to have determined, in broad outline, the course of descent of the Cycadophyta, a class of plants which, though now so reduced, played a dominant part in the World's Flora during the Mesozoic period.

Time will not allow us to enter fully into the important question how far this conclusion holds good for the Gymnosperms generally. It may however be pointed out that the characteristic Palaeozoic Gymnospermous family, the Cordaiteae, though in many ways so far advanced, bear evident marks of an affinity with the Pteridospermeae, as shown especially in the organization of their seeds, and the anatomy of their leaves. The stems too, of the Cordaiteae, are connected with those

of the Lyginodendreae, through such types as *Poroxylon*, *Pitys*, and *Calamopitys* (SCOTT, 1902; 1905). It seems impossible to doubt that the Cordaiteae were ultimately derived from the same great Pteridospermic stock which later gave rise to the Cycadophyta.

On the other hand the Cordaiteae are clearly connected with the Coniferae, i. e., with the Taxaceae, through the mediation of *Ginkgo*, and perhaps also with the Arancarieae, through such late Palaeozoic forms as *Walchia*. Unless the Coniferae are an unnatural group, a view for which I find no sufficient evidence, it follows that the entire order traces its origin from the Fern-like seed-plants which, as we have seen, played so important a rôle in Palaeozoic times. And hence, again, we must infer, that the whole Gymnospermous Sub-Kingdom was, in the last resort, derived, in the widest sense, from the Fern-stock.

In arriving at this conclusion, I do not forget the evidence which Palaeobotany has afforded of the existence in Palaeozoic times, of Lycopods with seed-like organs (SCOTT 1901; BENSON 1902). The analogy of the integumented megasporangia of *Lepidocarpon* and *Miadesmia*, each containing its single functional embryo-sac, with true seeds, is a most striking one, but I can find no indication that it is anything more than an analogy. The Lycopods of those days were highly organised plants, and some of them had acquired, on lines of their own, something approaching very nearly to the seed-habit. But there is an entire absence of detailed structural agreement with the true Seed-plants, and the case appears to me to be one of parallel development and not of affinity. On present evidence the Fern-phyllum is the only Cryptogamic line which shows a direct connection with the Seed-plants of our own period.

The discovery that a large proportion of the Palaeozoic plants commonly classed as Ferns were in reality seed-bearing plants, seriously disturbs current ideas as to the general character of the Flora of those days. From the time of Brongniart onwards we have been accustomed to speak of the Palaeozoic period as the Reign of the Higher Cryptogams. The truth of such a description depends very largely on the nature of the so-called Ferns, which by themselves constitute about half the known Flora of the Carboniferous Formation. As we have seen, the new evidence is daily tending to restrict more and more the limits of the true Ferns, and to annex tract after tract of their domain to the Spermophyta. Even the genus *Pecopteris*, which only a few months ago was still intact, is now encroached upon by the Pteridosperms. So far as I can estimate, scarcely twenty per cent. of the "Fern-fronds" of the Carboniferous offer any real evidence of having been true cryptogamic Ferns, while in between 30 and 40 per cent. the probability is all on the side of a position among the Fern-like Seed-plants. The unassigned remainder may provisionally be assumed to follow the same proportion, and hence, so far as present evidence indicates, something like two-thirds of the apparent Ferns of the Carboniferous period were in all probability seed-plants. I should not be surprised if further research should even enlarge this proportion.

If we further bear in mind the important seed-bearing family of the Cordaiteae that flourished in Palaeozoic times, and the simulation of seed-plants on the part of some of the Lycopods, it becomes clear that we can no longer regard the Cryptogams as the dominant plants of the Period. We may more correctly characterize the Palaeozoic Age as the Reign of the Primitive Seed-plants.

### References.

- ARBER, 1905. E. A. Newell Arber, "On some new species of *Lagenostoma*." Proc. Roy. Soc., Vol. LXXXVI.
- BENSON, 1902. M. Benson, "On a new Lycopodiaceous seed-like organ." New Phytologist, Vol. I, 2 pp., 1 fig.
- , 1904. "On *Telangiium Scotti*." Ann. of Bot., Vol. XVIII, 18 pp., 1 pl., 1 fig.
- GRAND 'EURY, 1877. C. Grand 'Eury, "La Flore Carbonifère du Département de la Loire." Mém. prés. à l'Acad. d. Sciences, Tome XXIV, No. 1, 624 pp., 38 pl.
- , 1904. "Sur les Graines des Neuropteridées." Comptes rendus, Tome CXXXIX, p. 23 et 782, 9 pp.
- , 1905. "Sur les graines trouvées attachées au *Pecopteris Pluckenetii*." Comptes rendus, Tome CXL, 3 pp., 3 figs.
- , 1905. Preliminary note on the Occurrence of Microsporangia in organic connection with the of *Lyginodendron*. Proc. Roy. Soc. Vol. LXXXVI, 3 pp., 1 Pl.
- KIDSTON, 1904. R. Kidston, "The Fructification of *Neuropteris heterophylla*." Phil. Trans. Roy. Soc. (B.), Vol. CXCVII, 5 pp., 1 pl., 1 fig.
- OLIVER and SCOTT, 1903. F. W. Oliver and D. H. Scott, "On *Lagenostoma Lomaxi*, the seed of *Lyginodendron*." Proc. Roy. Soc., Vol. LXXI, 6 pp.
- —, 1904. "On the Structure of the Palaeozoic Seed *Lagenostoma Lomaxi*." Phil. Trans. Roy. Soc. (B.), Vol. CXCVII, 55 pp., 7 pl., 2 figs.
- POTONIÉ, 1897. H. Potonié, "Lehrbuch der Pflanzenpaläontologie", p. 160.
- RENAULT, 1883, 1885. B. Renault, "Cours de Bot. Fossile", Vol. III, p. 115 and 159, Vol. IV, p. 179.
- SCOTT, 1899. D. H. Scott, "On *Medullosa anglica*." Phil. Trans. Roy. Soc. (B.), Vol. CXCI, 46 pp., 9 pl., 1 fig.
- , 1900. "Studies in Fossil Botany." pp. 307—397; 512—522.
- , 1901. "The Seed-like Fructification of *Lepidocarpon*." Phil. Trans. Roy. Soc. (B), Vol. CXCIV, 43 pp., 6 pl.
- , 1902.<sup>1</sup> "Primary Structure of certain Palaeozoic Stems." Trans. Roy. Soc. Edinburgh, Vol. XI, pt. 2. 35 pp., 6 pl., 5 figs.
- , 1902.<sup>2</sup> "The Old Wood and the New." New Phytologist, Vol. I, 6 pp.
- , 1905. "The Early History of Seed-bearing Plants as recorded in the Carboniferous Flora. Wilde Lecture. Manchester Memoirs, Vol. XLIX, 32 pp., 3 plates, 3 figs.
- STUR, 1877. D. Stur, "Die Kulmflora der Ostrauer und Waldenburger Schichten." Abhandl. d. k. k. Geol. Reichsanstalt zu Wien, Bd. VIII, Abt. 2.
- , 1883. "Zur Morphologie und Systematik der Kulm- und Karbonfarne." Sitzungsber. d. k. k. Akad. d. Wissensch. zu Wien, Bd. LXXXVIII, 214 pp., 44 Fig.

- WEBER u. STERZEL, 1896. O. Weber u. J. T. Sterzel, "Beiträge zur Kenntnis der Medullosee." XIII. Bericht der naturwissensch. Gesellschaft zu Chemnitz, 102 pp., 9 Tafeln, 33 Fig.
- WIELAND, 1899. R. Wieland, "A Study of some American Fossil Cycads. Part I, The Male Flower of Cycadeoidea. American Journal of Science, Vol. VII, p. 223.
- WHITE, 1904. D. White, "The Seeds of Aneimites." Smithsonian Miscellaneous Collections, Vol. XLVII, pt. 3, 12 pp., 2 pl.
- WILD, 1900. G. Wild, "On *Trigonocarpon olivæforme*." Trans. Manchester Geol. Soc., Vol. XXVI, 16 pp., 2 pl.
- WILLIAMSON, 1873. W. C. Williamson, "On the Organization of the Fossil Plants of the Coal-Measures. Part IV. *Dictyoxylon*, *Lyginodendron* and *Heterangium*." Phil. Trans. Roy. Soc., 1873, 32 pp., 10 pl.
- , 1890. Op. cit. Part XVII. *Lyginodendron oldhamium* and *Rachiopteris aspera*. Phil. Trans. Roy. Soc., 1890, B., 18 pp., 4 pl.
- WILLIAMSON and SCOTT, 1895. W. C. Williamson and D. H. Scott, "Further Observations on the Organization of the Fossil Plants of the Coal-Measures. Part III. *Lyginodendron* and *Heterangium*." Phil. Trans. Roy. Soc., Vol. CLXXXVI (B), 78 pp., 12 pl.
- ZEILLER, 1900. R. Zeiller, "Éléments de Paléobotanique", p. 96.

## VI.

Vorträge über verschiedene Themen von **J. P. Lotsy** (Leiden), **G. Hochreutiner** (Genf), **E. Tschermak** (Wien), **J. C. Arthur** (Lafayette), **G. de Istványffi** (Budapest), **St. Petkoff** (Sofia), **J. Palacký** (Prag), **F. Schindler** (Brünn), **G. J. Tanfiljew** (Odessa), **N. Wille** (Christiania), **L. Adamović** (Budapest), **G. Lopriore** (Catania), **O. Drude** (Dresden).

# 1. Über den Einfluß der Cytologie auf die Systematik.

Von **J. P. Lotsy** (Leiden).

Meine Herren!

Zu behaupten, daß ich der ehrenden Einladung des vorbereitenden Komitees dieses Kongresses, eine Rede über den Einfluß der Cytologie auf die Systematik zu halten, gern nachgekommen bin, hieße der Wahrheit Gewalt tun. Dazu bin ich mir zu sehr der Schwierigkeit der Aufgabe und meines geringen Befugnisses bewußt. Weit besser wäre eine solche Aufgabe vom Altmeister der botanischen Cytologie, von **EDUARD STRASBURGER** gelöst worden, und nur der Gedanke, daß es ein Recht der Älteren ist, daß die Jüngeren ein Teil der Last der wissenschaftlichen Propaganda von ihren Schultern nehmen, damit sie sich ungestört ihren wichtigeren Untersuchungen widmen können, hat mich dazu veranlaßt, mich der schweren Aufgabe zu unterziehen.

Nach dieser Auseinandersetzung brauche ich wohl kaum um Nachsicht zu bitten.

Die Botanik fing an mit der Beschreibung verschiedener Gewächse, im Anfang nur aus praktischen Rücksichten zur Identifizierung heilkräftiger Pflanzen, nach und nach aus reiner Liebe zur Sache selbst. So mehrten sich die Einzelbeschreibungen in solchem Maße, daß es notwendig wurde, irgend ein System zu erdenken, um sich in dem Chaos der sich anhäufenden Beschreibungen zurechtzufinden. Welches System man dazu benutzte, war zunächst nebensächlich, war es doch nur Mittel zum Zweck. Diese Periode der Botanik fand ihren Kulminationspunkt in **LINNAEUS**, der mit seinem Sexualsystem eine Methode zur Katalogisierung sämtlicher höheren Gewächse ersann, welche wohl noch unübertroffen dasteht.

Während man also in pré-LINNÉschen Zeiten kaum von eigentlicher Systematik reden kann, war LINNAEUS ein echter Systematiker, für seine Zeit „hors ligne“; er läßt sich wohl am besten charakterisieren als ein ordnungschaffendes Genie.

Aber damit trat die Systematik noch nicht in die Reihe der Wissenschaften, denn wenn auch ordnen, arrangieren, katalogisieren, die Basis aller Wissenschaft ist, Wissenschaft ist es noch nicht.

Zur Wissenschaft gehört der Gedanke, die kausale Verbindung der beobachteten Erscheinungen. Keiner war sich dessen besser bewußt als LINNAEUS selber; recht klar sah er ein, daß sein System ein künstliches war, daß es verkehrt war, verschiedene Gräser in verschiedenen Klassen unterzubringen, nur weil die Zahl ihrer Staubfäden verschieden war, so daß er selber den Versuch machte, ein natürliches System aufzustellen und selber den Systematikern die Wichtigkeit natürlicher Anordnung vorhält mit den Worten: „Primum et ultimum in parte systematica Botanices quaesitum est methodus naturalis“.

Jedoch dies war leichter gesagt als getan. Zwar folgten viele der Weisung LINNÉS, ich brauche nur Namen wie DE JUSSIEU, A. P. DE CANDOLLE, ENDLICHER und BROGNIART zu nennen, aber an ein natürliches System in unserem Sinne, an eines, welches die Verwandtschaft der Gewächse zur Anschauung bringt, konnte nicht gedacht werden, solange das Dogma der Konstanz der Art noch allgemein herrschte. Der erste, welcher, ich will nicht sagen mit schlagendem Erfolg, aber jedenfalls mit seiner ganzen Kraft an diesem Dogma rüttelte, war der viel zu viel verkannte LAMARCK.

Was ist eine Art? so fragt er, und antwortet: Man nennt eine Art jede Gruppe von einander ähnlichen Individuen, welche von anderen dergleichen Individuen hervorgebracht werden.

Diese Definition, so fährt er fort, ist richtig, denn jedes lebende Wesen ähnelt der oder denen, welche es hervorgebracht haben. Aber was nicht richtig ist, ist die Annahme, welche man damit verknüpft hat, daß die Individuen, welche eine Art bilden, nie in ihren Merkmalen variieren können und daß die Art demnach etwas absolut konstantes sei.

Diese Annahme, sagt er, und nur diese, will ich bestreiten; und bekämpft hat er sie, und, wenn auch nicht aus dem Wege geräumt, so doch jedenfalls erschüttert.

Mit Recht sagt er, daß es schwer hielt, bei den Pflanzen eine Verbindung zwischen den verschiedenen Gruppen zu sehen, viel schwerer als bei den Tieren, so daß bereits ARISTOTELES eine natürlichere Gruppierung für die Tiere aufstellte als den Botanikern zur Zeit von LINNAEUS für die Pflanzen bekannt war.

Wie unnatürlich sogar die nach LINNAEUS aufgestellten Systeme noch waren, möge aus den zwei Umständen hervorgehen, daß A. P. DE CANDOLLE noch 1819 den Pteridophyten unter den Monokotylen, BROGNIART noch 1843 den Gymnospermen unter den Dikotylen einen Platz einräumt.

Aber wie war es anders möglich, beschäftigte man sich doch fast noch ausschließlich mit der äußeren Gestalt der Pflanzen und wurde an eine Vertiefung unserer Kenntnisse noch kaum gedacht. Diese Vertiefung erhielt die Systematik durch Herbei-

ziehung der Entwicklungsgeschichte, ein Gebiet, auf welchem der unvergeßliche WILHELM HOFMEISTER seine Triumphe feierte.

Es ist wirklich nicht wunder zu nehmen, daß A. P. DE CANDOLLE 1819 die Pteridophyten den Monokotylen einverleibte, galten doch 1840 die Farngewächse noch fast allgemein für geschlechtslos oder machte man sich ganz willkürliche Vorstellungen über deren Geschlechtsorgane oder nahm man eine ebenso willkürliche Analogie mit den Blütenpflanzen an; ja, es erklärte SCHLEIDEN noch 1843, daß sämtliche Moose, Lycopodien, Farne und Equiseten geschlechtslos seien, und erklärte alle Versuche, in deren Spiralfäden oder Samentierchen ein Befruchtungsorgan zu erblicken, für reine Träumereien. Ja, 1847 hält NÄGELI noch die Auffassung der Spiralfäden als Sexualzellen oder als Infusorien für so ziemlich gleichberechtigt.

Ebensowenig braucht es uns zu verwundern, daß BROGNIART noch 1843 die Gymnospermen unter den Dikotylen aufnimmt, denn noch 1849 wurde zwar deren Analogie mit den Blütenpflanzen aufs eifrigste diskutiert, es hatte aber noch keiner an einen Vergleich mit den Pteridophyten gedacht.

Dies alles wurde mit einem Schlage durch die epochemachenden Untersuchungen eines damals sehr jungen Menschen, von WILHELM HOFMEISTER, geändert, Untersuchungen, bei welchen man nicht weiß, was man mehr bewundern soll, die erstaunliche Arbeitskraft, die fast übernatürliche manuelle Geschicklichkeit oder die geniale Einsicht.

Damit gewann die Systematik ihre wichtigste Stütze, ihre erste wesentliche Vertiefung, die Herbeiziehung der Entwicklungsgeschichte.

HOFMEISTERS Bedeutung läßt sich wohl nicht besser ausdrücken als mit JULIUS v. SACHS Worten:

„Vor dem Leser von HOFMEISTERS vergleichenden Untersuchungen entrollt sich ein Bild des verwandtschaftlichen genetischen Zusammenhangs der Kryptogamen und Phanerogamen, dessen Wahrnehmung mit dem damals herrschenden Glauben an die Konstanz der Arten nicht vereinigbar war. Es handelte sich hier nicht um Aufstellung von Typen, sondern um die Erkenntnis eines entwicklungsgeschichtlichen Zusammenhangs, der das Allerverschiedenste, die einfachsten Moose mit den Palmen, Coniferen und Laubbölzern eng verknüpft erscheinen ließ.

Mit der Annahme, daß jede natürliche Gruppe des Pflanzenreichs eine „Idee“ repräsentiere, war hier nichts mehr zu machen; die Vorstellung von dem, was das natürliche System zu bedeuten habe, mußte sich gänzlich ändern, ebenso wenig wie ein bloßes Fachwerk von Begriffen konnte es als eine Gesamtheit platonischer Ideen gelten. Aber auch in methodologischer Hinsicht war das Resultat der „vergleichenden Untersuchungen“ durchschlagend. Für die Morphologie standen jetzt die Kryptogamen im Vordergrund; die Muscineen waren das Maß, mit dem die niederen Kryptogamen, die Farne das Maß, mit dem die Phanerogamen gemessen werden mußten. Die Embryologie war der Faden, der in das Labyrinth der vergleichenden und genetischen Morphologie führte; die Metamorphose gewann jetzt ihren einzigen richtigen Sinn, in dem sich jedes Organ auf seine Stammform, die Staub- und Fruchtblätter der Phanerogamen, z. B. auf die sporentragenden Blätter der Gefäßkryptogamen zurückführen ließen. Was HAECKEL erst nach DARWINS Auftreten die phylogenetische Methode

nannte, hatte HOFMEISTER in seinen „vergleichenden Untersuchungen“ lange vorher und mit großartigstem Erfolge wirklich durchgeführt. Als acht Jahre nach HOFMEISTERS vergleichenden Untersuchungen DARWINS Deszendenzlehre erschien, lagen die verwandtschaftlichen Beziehungen der großen Abteilungen des Pflanzenreiches so offen, so tiefbegründet und so durchsichtig klar vor Augen, daß die Deszendenztheorie eben nur anzuerkennen brauchte, was hier die genetische Morphologie tatsächlich zur Anschauung gebracht hätte.“

Trotzdem dies ja im großen und ganzen richtig ist, scheint mir doch darin eine Verkennung der Evolutionslehre zu liegen, denn HOFMEISTER sah nur Analogien; kein Gedanke an Blutsverwandtschaft verknüpfte die errungenen Tatsachen, seine Untersuchungen waren — es sei in vollster Anerkennung seiner ungeheuren Verdienste gesagt — dennoch nur einen Haufen schön behauter Steine — welche den Baumeister erwarteten, der aus ihnen den Evolutionsbau zusammenstellen würde.

Dieser Baumeister war und bleibt CHARLES DARWIN. Vor ihm hat man zwar versucht, natürliche Systemen aufzustellen, aber trotz LAMARCKS wichtigen Vorarbeiten fühlte keiner dabei festen Boden unter den Füßen.

Will man ein anderes Bild, um DARWINS Bedeutung für die Systematik klarzulegen, so denke man sich die standesamtliche Eintragung sämtlicher Kinder in einem großen Lande zwar gewissenhaft ausgeführt, ja sogar mit sorgfältiger Eintragung des Curriculum vitae eines jeden Individuums, aber ohne daß dabei notiert wurde, von welchen Eltern die Kinder abstammten. Die Aufgabe, welche DARWIN erwartete, war zwar nicht, die Verwandtschaft des einzelnen genau festzustellen, aber dennoch in großen Zügen eine wahrscheinliche Theorie über die Blutsverwandtschaft dieser Individuen aufzustellen. Eine fast verzweifelnde Aufgabe, welche er dennoch gelöst hat.

Erst mit DARWINS Theorie trat die Systematik in die Reihe der eigentlichen Wissenschaften, fiel ihr die Aufgabe zu, ein System aufzubauen, welches die Blutsverwandtschaft der Gewächse zum Ausdruck bringt.

So stehen dann vier Männer verschiedener Nationalität als die Heroen der Systematik da. Der Schwede LINNAEUS, der in richtiger Beschränkung: „varietates minores non curat botanicus“ zunächst Ordnung schuf, der Franzose LAMARCK, der dem Dogma der Konstanz der Art angriff, der Deutsche WILHELM HOFMEISTER, der durch die Herbeiziehung der Entwicklungsgeschichte eine sehr wesentliche Vertiefung unserer Kenntnisse über die Beziehungen der Pflanzengruppen untereinander herbeiführte, und der Engländer CHARLES DARWIN, der uns lehrte, daß all dieses erst seine Bedeutung erhielt durch die Betrachtung der Gewächse als Zweige eines Stammbaumes, der uns auf die Blutsverwandtschaft der Pflanzen aufmerksam machte.

In dieser Periode, in die der phylogenetischen Systematik, leben wir noch heute und unser Streben ist nur darauf gerichtet, dieses System durch weitere Vertiefung unserer Kenntnisse auszubauen.

Zwar werden wir nie das Endziel, die vollständige Rekonstruktion des Stammbaumes, erreichen, aber einen möglichst großen Teil des dorthin führenden Weges wollen wir doch durchlaufen. Weshalb verzweifeln, weshalb soll ich nicht bis Wien

reisen, wenn ich auch weiß, daß hinter Wien noch viele tausend Kilometer von eisernen Schienen sich ausdehnen und ich Wladiwostock wohl nie besuchen werde?

Zwar stimme ich vollkommen meinem hochverehrten Lehrer SOLMS-LAUBACH bei, wenn er am Ende seiner Cruciferenstudien sagt<sup>1)</sup>: „Ein phylognetisches System, wie manch einer es mit jugendlicher Zuversicht von der Zukunft erhofft, wird stets ein *pium desiderium* bleiben“, und ich muß ihm glauben, wenn er sagt: „Es ist mir aber sehr unwahrscheinlich, daß man jemals wesentlich weiter in deren, der Cruciferen, Phylogenie wird eindringen können“, aber diesen Satz möchte ich nicht verallgemeinern und sagen, es sei eine wesentliche Vertiefung unserer phylogenetischen Kenntnisse kaum zu erwarten.

Das Gegenteil doch wurde uns von SCOTT und seinen Mitarbeitern gezeigt, welche durch ihre schönen Untersuchungen über die Gruppe der Cycadofilices einen wesentlichen Fortschritt des phylogenetischen Systems herbeigeführt haben, und auch HALLIERS Versuch eines phylogenetischen Systems, wenn auch noch recht phantasie-reich, scheint mir ein Schritt in der guten Richtung.

Mir scheint im allgemeinen eine zu große Abneigung gegen Phantasie in der Wissenschaft zu herrschen. Die Phantasie ist eine göttliche Gabe, welche auf Erden niedergekommen von uns Menschen nur zu gern gerupft wird. Und dieses Rupfen ist nicht nur nützlich, sondern geradezu notwendig, denn so tritt die nackte Wahrheit zum Vorschein. Phantasieren und rupfen wir also ruhig weiter, jeder nach seiner Art, so wird sich schließlich die Göttin der Wahrheit in ihrer unbedeckten Schönheit uns zeigen, und Phantasierender und Rupfender gelangen so zum gleichen Ziel!

Wir haben also schon gesehen, wie sich die Systematik der Hilfe der Paläontologie, der Deszendenzlehre und der Entwicklungsgeschichte bedient hat; sehen wir, ob sie sich nicht noch weiterer Hilfstruppen bedienen kann. Von der Entwicklungsgeschichte zur Cytologie ist nur ein Schritt, welcher jedoch selbstverständlich erst zuletzt getan wurde, denn ohne eine in allen Einzelheiten durchgearbeitete Methode konnte sie keine Resultate abwerfen.

Knüpfen wir, zu unserem eigentlichen Thema, dem Einfluß der Cytologie auf die Systematik übergehend, wiederum an HOFMEISTERS Untersuchungen an.

In dem Rückblick seiner vergleichenden Untersuchungen sagt er wörtlich:

„Der Vergleich des Entwicklungsganges der Laub- und Lebermoose einerseits, der Farne, Equisetaceen und Lycopodiaceen andererseits, zeigt die vollste Übereinstimmung der Fruchtbildung der einen mit der Embryologie der anderen. Das Archegonium der Moose, das Organ innerhalb dessen die Fruchanlage gebildet wird, ist vollkommen gleich gebaut dem Archegonium der Farne dem Teil in dessen Innerem der Embryo der wedeltragenden Pflanze entsteht.

Moose und Farne bieten somit eines der auffälligsten Beispiele eines regelmäßigen Wechsels zweier in ihrer Organisation weit verschiedener Generationen. Die erste derselben aus der keimenden Spore hervorgegangen, entwickelt Antheridien und Archegonien.

1) Bot. Ztg. 1903, p. 70.

In der Zentralzelle des Archegoniums entsteht infolge der Befruchtung durch die aus den Antheridien entleerten Spermatozoiden die zweite Generation, bestimmt Sporen zu erzeugen.

Das vegetative Leben ist bei den Moosen ausschließlich der ersten, die Fruchtbildung ausschließlich der zweiten Generation zuerteilt. Nur der belaubte Stengel wurzelt; die sporenbildende Generation zieht ihre Säfte aus jenem.

Die Art wie die zweite Generation auf der ersten entsteht, ist bei den Farnen weit mannigfaltiger als bei den Moosen“.

So war denn das Vorkommen eines Generationswechsels festgestellt bei Pteridophyten und Gymnospermen, aber eine Einsicht in das wie und warum und in den Zeitpunkt des Übergangs der einen in die andere fehlte uns noch.

Diese Einsicht verdanken wir der Cytologie und in erster Linie den Untersuchungen über Befruchtung. Es war 1883 (daß EDUARD VON BENEDE<sup>1)</sup> nachwies, daß die im Befruchtungsakt sich vereinigende Zellkerne eine gleiche Chromosomenzahl führen. Aus weiteren Untersuchungen ging dann hervor, daß die generativen Kerne nur die halbe Chromosomenzahl der vegetativen enthalten und daß der Zygotenkern wieder dieselbe Chromosomenzahl aufweist, als die vegetativen Kerne.

Bereits im nächsten Jahre zeigten GUIGNARD<sup>2)</sup> und STRASBURGER<sup>3)</sup>, daß bei den Angiospermen eine Reduktion der Chromosomenzahl stattfindet, in Verbindung mit der Bildung der reproduktiven Zellen, und zwar in den Pollenmutterzellen und in den Embryosackmutterzellen resp. im Kern des Embryosacks selber, wenn die morphologische Embryosackmutterzelle direkt zum Embryosack wird. Demnach enthalten also die reproduktiven Zellen der Angiospermen ob sie nun ungeschlechtliche Zellen, wie die Pollenkörner, oder geschlechtliche Zellen, wie die Eier, sind nur die Hälfte der Chromosomenzahl der vegetativen Zellen.

In seinem Artikel in den „Annals of Botany“ von 1893 sagt OVERTON, daß man daraus schließen möchte, daß die essentielle Differenz zwischen somatischen Zellen und reproduktiven Zellen eben in der geringeren Chromosomenzahl der letzteren liege.

Aber, fährt er fort, obwohl dieser Schluß ganz berechtigt erscheint, so fragt sich doch, ob er allen Tatsachen entspricht. Denn es soll nicht vergessen werden, daß die Spore das erste Stadium des Gametophyten ist, und so fragt es sich, ob, in Verbindung mit den obigen Funden, nicht die reduzierte Chromosomenzahl das Charakteristikum der ganzen Geschlechtsgeneration, des ganzen Gametophyten sei.

Um dies entscheiden zu können, sagt er weiter, ist die Untersuchung von solchen Pflanzen nötig, bei denen der Gametophyt aus einer größeren Zellzahl besteht als bei den Angiospermen. Als solche wären die Gymnospermen recht brauchbar, da dort das Endosperm den Gametophyten darstellt.

1) Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la div. cell. Arch. d. Biol., Vol. IV, 1883, p. 403.

2) Ann. Sc. nat. Bot. sér. 6, t. XX. Nouvelles recherches sur le Noyau cellulaire.

3) Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen.

Er wies dann in der Tat nach, daß bei *Ceratozamia*, *Tsuga canadensis*, *Larix decidua* und *Ephedra* der Gametophyt die halbe Chromosomenzahl des Sporophyten enthält.

Diese Untersuchungen OVERTONS bilden einen großen Fortschritt in unserer Kenntnis.

Weiter fragt er ob nun bei den Pteridophyten und Moosen wo die Zahl der Zellengenerationen in dem Gametophyten öfters noch viel größer als bei den Gymnospermen ist die Reduktion der Chromosomenzahl an derselben Stelle wie bei den Angiospermen oder an irgend einer anderen stattfindet.

Aus seinen Beobachtungen meint er in der Tat schließen zu dürfen, daß auch bei den Gymnospermen und Pteridophyten in den Sporenmutterzellen die Reduktion stattfindet, und daß auch dort der Gametophyt, bei den Farnen also das Prothallium, die halbe Chromosomenzahl des Sporophyten aufweist. Ganz bestimmt darf er dies der Kleinheit und der hohen Zahl der Chromosomen wegen, jedoch noch nicht behaupten. Der endgültige Beweis dafür wurde von STRASBURGER für *Osmunda regalis* und 1894 von FARMER für ein Lebermoos, für *Pallavicinia* erbracht.

Bereits 1891 hatte KLEBAHN<sup>1)</sup> bei der Keimung der Zygoten von *Closterium* und *Cosmarium* die Bildung von, im Prinzip, vier Keimlingen nachgewiesen und auf die notwendige Reduktion der Chromosomenzahl hingewiesen.

In seinem auf der Oxforder Versammlung der British Association 1894 gehaltenen Vortrag<sup>2)</sup> stellt dann STRASBURGER die gesammelten Erfahrungen zusammen, und wirft in überaus glücklicher Weise folgende Frage auf:

„Wie ist nun diese Reduktion der Chromosomenzahl in den Geschlechtsprodukten zu deuten?“

Und er antwortet: „Ihr physiologischer Nutzeffekt läßt sich ja leicht begreifen, denn er bewirkt es, daß die Chromosomenzahl nicht in jeder folgenden Generation sich verdoppelt, außerdem, daß beide Eltern mit einer gleichen Zahl von Chromosomen in dem Kinde vertreten sind, ihre Substanzelemente somit in gleichem Maße auf die Nachkommen übertragen. Die morphologische Ursache der Reduktion und der Gleichheit der Chromosomenzahl in den Geschlechtszellen bei derselben Art ist hingegen, meiner Ansicht nach, eine phylogenetische. Ich betrachte dieselbe als Zurückgehen auf die ursprüngliche Generation, aus der ja erst, nachdem sie geschlechtliche Differenzierung erlangte, die Produkte mit doppelter Chromosomenzahl hervorgingen. Nicht also um einen nachträglich ausgebildeten Reduktionsvorgang handelt es sich bei der Verminderung der Chromosomenzahl auf die Hälfte, vielmehr um die Wiederherstellung der ursprünglichen Chromosomenzahl, wie sie den Kernen jener Organismen zukam, die sich geschlechtlich erst differenziert haben.“

Dieser überaus fruchtbare Gedanke scheint mir für die Systematik von größtem Wert.

1) Studien über Zygoten. Jahrb. f. wiss. Bot., XXII, 1891, p. 415.

2) Biol. Centralbl. 1894.

Die hier bereits ausgesprochene Auffassung der höheren Lebewesen als ein Doppelwesen wurde von DE VRIES in seinem wichtigen Vortrag über Befruchtung und Bastardierung 1903 wieder aufgenommen und weiter ausgearbeitet.

Da DE VRIES seine Abhandlungen ohne Figuren publiziert hat, ist es nicht ganz leicht, sich eine detaillierte Vorstellung über das Verhalten der Chromosomen, sowie DE VRIES sich das denkt, zu machen. Um DE VRIES' Auseinandersetzungen, zu verstehen, war ich also gezwungen, mir die verschiedenen Möglichkeiten im Verhalten der Chromosomen während der Reifungsteilungen zurecht zulegen. Dies gab mir Veranlassung zu einer Auseinandersetzung der dabei erhaltenen Resultate in der Flora von 1903 und später im biologischen Zentralblatt von diesem Jahre.

Bevor ich diese Auseinandersetzungen publizierte, hatte BOHLIN in den grünen Algen auf Grund cytologischer Charaktere verschiedene Gruppen aufgestellt, unter denen wohl die der Heterokonten die wichtigste war, und hatten BLACKMAN und TANSLEY wesentlich auf cytologischen Gründen — Chromatophore, Pigment- und Assimilationsprodukte — ihr phylogenetisches Algensystem aufgestellt, welches zum größeren Teile von OLTMANNs in seinem schönen Algenbuche befolgt wurde, und zu dessen Annahme ich mich bereits vor Erscheinen seines Buches in meinen Vorlesungen in Leiden entschlossen hatte.

In meinem Aufsatz im Biologischen Zentralblatt bemühte ich mich die Erfahrungen der neuen Literatur der Systematik dienstbar zu machen. Wesentlich Neues enthält diese Publikation nicht, fast sämtliche dort zur Behandlung gelangten Fragen wurden von STRASBURGER bereits in seiner letzten Oxfordter Rede behandelt, dennoch ist es keineswegs eine direkte Ausarbeitung dieser Rede, denn obwohl mir selbige bekannt war und zweifellos Einfluß auf meine Gedanken gehabt hat, so hatte ich sie doch zuletzt vor Jahren gelesen und sie nicht beim Zusammenschreiben meiner Auseinandersetzungen benutzt. Sie waren im Gegenteil, wenn ich mich so ausdrücken darf, die mathematischen Schlußfolgerungen, aus den verschiedenen theoretisch möglichen Verhaltensweisen der Chromosomen gezogen. Ich erörtere dies keineswegs um mir irgend ein Verdienst in der Sache zuzusprechen, sondern nur um zu zeigen, wie ich auf anderem Wege zu wesentlich denselben Resultaten wie STRASBURGER gelangte, was also nur das Verdienst STRASBURGERS, der dies ja viel früher einsah, erhöht.

Es sei mir jetzt erlaubt. Ihnen meine damaligen Auseinandersetzungen, in der Gelegenheit entsprechend verkürzter Weise, vorzuführen.

Die ersten Lebewesen unserer Erde sind wohl monoenergide, frei schwimmende Organismen gewesen, welche selbst die Nahrung aus anorganischer Substanz bereiten konnten. Ob gefärbt oder farblos, läßt sich nach den an *Nitromonas* gewonnenen Erfahrungen nicht entscheiden. Das Entstehen und die Fähigkeit sich zu ernähren genügte aber nicht für die fortwährende Existenz des Lebens. Erst durch die Fähigkeit zur Fortpflanzung wurde diese gesichert.

Bei den nackten Flagellaten bestand diese in einer einfachen Längsteilung. Hätte ihnen nicht die Möglichkeit zur Vervollkommnung inne gewohnt, die jetzigen Organismen wären ja noch Flagellaten.

Ein erster Fortschritt lag in der Ausscheidung einer aus Zellulose bestehenden Membran, ein Schutzmittel, die Zelle war entstanden.

Die Fortpflanzung blieb zunächst dieselbe, die Membran, die Zelle hat daran keinen Anteil, nur die Energide teilt sich, und die so entstandenen Individuen werden, jedes von einer neuen Membran umgeben, frei. Von einer Mutter kann man noch nicht reden; dennoch bleibt jetzt bei der Teilung etwas zurück: das leere Gehäuse, die Zelle.

Es ist eben diese Zelle, mit welcher die Lebewesen in ihrer weiteren Vervollkommnung zu rechnen hatten. A priori standen den Organismen drei Wege zur weiteren Entwicklung offen.

1. Die Schwesterindividuen blieben, unter Beibehaltung ihrer Beweglichkeit miteinander in Verbindung, es entstehen so bewegliche Kolonien wie die der Volvocineen.
2. Das Gehäuse, die Zelle, wird erweitert, es entstehen also große Zellen, welche von vielen Energiden bewohnt werden: die Siphoneen und durch Aufgabe der selbständigen Nahrungsbereitung aus diesen die Phycomyceten.
3. Die Schwesterindividuen bleiben zwar zusammen, verlieren aber ihre Beweglichkeit und werden zu Zellenfäden, Platten oder Körpern. Auf diese Weise entstanden als höchste Repräsentanten: Coleochaete unter den grünen Algen, und Laminaria unter den braunen.

In diesem Entwicklungsgang ist für die höheren Organismen, für Moose, Pteridophyten und Samenpflanzen sowie für die Metazoen noch kein Platz. Ihr Entstehen beruht auf einem ganz anderem Prinzip. Während die bis jetzt beschriebenen Organismen, wenigstens im Prinzip, einelterlich sein können, also Einzelwesen sind, waren für die Bildung höherer Lebewesen zwei Eltern nötig, es sind die höheren Organismen, wie DE VRIES es nennt, Doppelwesen. Zwar findet sich bei manchen der obengenannten Organismen ebenfalls eine geschlechtliche Fortpflanzung, aber sie hat noch nicht zur Bildung des Körpers dieser Organismen beigetragen, während der Körper der höheren Organismen dem Zusammenbleiben väterlicher und mütterlicher Elemente sein Dasein verdankt.

Dennoch finden wir auch bei diesen Einzelwesen Andeutungen eines Doppelkörpers. Es sei uns darum erlaubt, der Entstehung der geschlechtlichen Fortpflanzung nachzuspüren. Sie bestand zunächst in der Vereinigung zweier gleichwertiger Energiden, welche überdies den ungeschlechtlichen Fortpflanzungsenergiden gleichwertig waren. Es zeigte dies KLEBS bei Protosiphon, wo die Schwärmer sich je nach den äußeren Bedingungen ohne Kopulation entwickeln oder erst kopulieren; man kann also nicht bestimmt sagen, was dies eigentlich für Dinge sind, Zoosporen oder Gameten.

Die hier entstandenen Zygoten keimen ohne weiteres zu neuen Individuen, dagegen bilden jene vom Hydrodictyon und Oedogonium zunächst vier große Schwärmer, welche erst später zu neuen Individuen auskeimen.

Hier tritt also ein deutlicher Einfluß der geschlechtlichen Fortpflanzung hervor, die Bildung einer speziellen Art von Schwärmern; und wenn wir der Sache auf den

Grund gehen, so zeigt sich, daß die geschlechtliche Fortpflanzung wohl in allen Fällen einen neuen Zustand ins Leben ruft.

Nachdem durch BOVERIS Versuche mit hybriden Seeigellarven, ohne mütterliche Eigenschaften, bewiesen war, daß der Kern als Träger der erblichen Eigenschaften zu betrachten ist, war zwar ein großer Fortschritt getan, aber es blieb dennoch schwer verständlich wie das Kind Eigenschaften vom Vater und von der Mutter haben konnte, denn nur bei wenigen Organismen bleiben die elterlichen Kerne nebeneinander in der Zelle existieren, und auch während der folgenden Teilungen der Energiden getrennt.

Als Beispiele: die Uredineen und Cyclops, wie wir durch die schönen Untersuchungen von BLACKMAN und HÄCKER wissen. Bei fast allen anderen Organismen aber verschmelzen die Kerne sofort zu einem einzigen, verlieren somit anscheinend ihre Individualität und scheinen demnach zum Tragen erblicher Eigenschaften recht wenig geeignet.

Diese Schwierigkeit war beseitigt, nachdem sich gezeigt hatte, daß als die eigentlichen Träger erblicher Eigenschaften die Chromosomen anzusprechen sind, und daß Chromosomen beider Eltern im Zygotenkern anwesend sind, welche nicht miteinander verschmelzen, sondern ihre Individualität behalten.

Wir wissen ja, daß die Chromosomen im Nucleus in (für jede Art, bisweilen nur für jede Varietät) bestimmter Zahl vorhanden sind, so daß man von einem Nucleus mit  $x$ -Chromosomen redet.

Gehen wir nun von einer Schwärmspore eines Ulothrix-Fadens z. B. aus, so zeigt sich, daß bei den aneinander folgenden Teilungen, welche schließlich zu dem Ulothrixfaden führen, die Chromosomenzahl bei sämtlichen Kernteilungen die gleiche bleibt, da bei jeder Teilung ein jedes Chromosom der Länge nach gespalten wird. Sämtliche Kerne des Ulothrixfadens enthalten demnach  $x$ -Chromosomen.

Ich schlug darum vor, hier von einer  $x$ -Generation zu reden.

Was wird nun geschehen, wenn eine geschlechtliche Fortpflanzung auftritt?

Wir sahen bereits, daß dies zu einem Generationswechsel, wie der der Farne führen kann, und wir wissen, daß dort die beiden Generationen, Prothallium und Farnpflanze auch äußerlich sehr verschieden sind. Da fragt sich also zunächst, ist diese Gestaltverschiedenheit eine notwendige Begleiterscheinung eines jeden Generationswechsels?

Eine einfache Überlegung lehrt uns, daß dies nicht der Fall; die aus einer Schwärmspore eines Oedogoniums und die aus einer Zygote desselben hervorgegangenen Pflanzen sind, nicht nur habituell einander ähnlich, sondern sogar vollkommen identisch, jede kann sowohl Eier und Spermatozoen als Schwärmsporen produzieren.

Die geschlechtliche Fortpflanzung braucht also nicht nur keine habituelle Verschiedenheit zu bedingen, sondern auch die örtliche Trennung von ungeschlechtlichen und geschlechtlichen Fortpflanzungsorganen ist keine notwendige Folge derselben.

Das führt zur Überlegung: ist vielleicht eins von beiden, Prothallium oder Farnpflanze eine Neubildung und wenn ja, welche? Die cytologische Untersuchung zeigt, daß die Kerne des Prothalliums die halbe Chromosomenzahl derjenigen der

Farnpflanze besitzen. Der Kern des Keimbläschens eines Hühnereies zeigt die halbe Chromosomenzahl der Kerne der Zellen, welche den Körper dieses Tieres zusammensetzen. Und so kommen wir zu der uralten, für unlöslich gehaltenen Frage der Philosophen, was war zuerst da, das Huhn oder das Ei? — Ich glaube dennoch, daß diese Frage, phylogenetisch gesprochen, sich lösen läßt.

Wir sahen, daß die nur ungeschlechtlich sich fortpflanzenden Wesen  $x$ -Chromosomen in den Kernen führen. Die Frage ist also, welche der beiden Generationen der Farnpflanzen ist die  $x$ -Generation? Falls die Farnpflanze die  $x$ -Generation wäre, würde das Prothallium eine  $\frac{1}{2}x$ -Generation sein, wäre das Prothallium das Homologon der  $x$ -Generation, so wäre die Farnpflanze eine  $2x$ -Generation. Letzteres ist nun sicher anzunehmen, denn die Bildung einer  $2x$ -Generation ist ein notwendiges Postulat der geschlechtlichen Fortpflanzung, während wir für eine Bildung einer  $\frac{1}{2}x$ -Generation gar keine Ursache würden finden können.

Was geschieht nämlich bei der geschlechtlichen Fortpflanzung? Die Vereinigung zweier Kerne, deren jeder eine bestimmte Chromosomenzahl mitbringt, was also zu einer Verdoppelung führen muß. Es zeigt uns übrigens, und dies scheint mir wichtig, daß sowohl bei Cyclops wie bei den Uredineen zwar eine Generation mit zwei Kernen in jeder Zelle vorkommt nicht aber eine mit einem halben Kern.

Selbstverständlich kann nun die  $2x$ -Generation keine Geschlechtszellen mit  $2x$ -Chromosomen bilden, denn dann würde die nächste Generation  $4x$ -Chromosomen besitzen, die folgende  $8x$  usw. und die Erfahrung lehrt, daß die  $2x$ -Zahl nicht überschritten wird.

Wir kommen also zu diesem Resultat: Die geschlechtliche Fortpflanzung führte zur Bildung eines Kernes mit  $2x$ -Chromosomen, brachte aber zugleich die Notwendigkeit einer nachträglichen Trennung der elterlichen Chromosomen mit sich.

Wir wissen nun, daß diese Rückkehr zur  $x$ -Generation bei den Farnen bei der Bildung der Sporen, bei den Tieren bei der Bildung der Eier und Spermatozoen stattfindet.

In beiden Fällen werden die Fortpflanzungszellen sozusagen in Paketen von vier abgeliefert, d. h. es entstehen immer aus einer bestimmten Zellenart vier Sexualzellen oder vier Sporen. Ungeschlechtliche und geschlechtliche Fortpflanzungszellen belegte ich mit dem Namen Gonen und schlug für die Zellen, welche die Gonen bilden, also für primäre Oocyte und für primäre Spermatoocyte einerseits und für die Sporenmutterzellen andererseits den gemeinsamen Namen Gonotokont vor. Dieser Name wurde bereits von STRASBURGER und anderen akzeptiert. Ich erblicke, wie weiter in meinem betreffenden Aufsatz auseinandergesetzt wurde, in der fast allgemein der Bildung von Gonen vorangehenden Verteilung eine Stütze für die Annahme, daß dabei die elterlichen Chromosomen sich verabschieden, so daß von je vier Gonen zwei nur mütterliche, zwei nur väterliche Chromosomen besitzen. Eine solche Annahme findet dann eine weitere Stütze in dem Verhalten der mendelnden Monohybriden, bei deren Studium MENDEL zu der Annahme geführt wurde, daß die hybriden Pflanzen nicht hybride, sondern reine Fortpflanzungszellen hervorbringen, und zwar so, daß die Hälfte der Eizellen dem Vater, die andere Hälfte der Mutter; die Hälfte der Pollen-

körner den Vater, die Hälfte der Mutter gleich seien. Diese Bedingung wird von obiger Voraussetzung erfüllt. Das Verhalten der Polyhybriden läßt sich, wie ich bald des näheren zu zeigen hoffe<sup>1)</sup>, durch Substanzenaustausch der Chromosomen erklären.

Es fragt sich jetzt, wie hat sich die 2x-Generation gebildet, trat sie sofort als solche auf oder nicht?

Es ist selbstverständlich, daß es im Prinzip gleichgültig ist, wann die numerische Reduktion der Chromosomen stattfindet. Man kann sich denken, daß die Zygote sofort zum Gonotokonten wird oder daß selbige sich erst viele Male teilt und so eine 2x-Generation bildet, die erst am Ende ihrer Entwicklung Gonotokonten hervorbringt.

Auch der Grund der Rückkehr zur x-Generation läßt sich in einer Abneigung der Chromosomen der mit einander kopulierenden Kerne deuten, und dies würde es plausibel machen anzunehmen, es sei die eigentliche 2x-Generation erst nach und nach entstanden.

Es treten doch bei der primitiven geschlechtlichen Fortpflanzung zum ersten Male Chromosomen verschiedener Organismen zusammen, es kann uns also nur natürlich erscheinen, daß diese die Neigung haben sich wieder zu trennen. Man kann sich vorstellen, daß diese Neigung nach und nach geringer wird und immer weiter hinausgeschoben wird, so daß zunächst die ersten Teilungen der Zygote ohne Trennung vollführt wurden und nach und nach eine ganze 2x-Generation entstand.

Dieser Auffassung scheinen mir die Tatsachen zwanglos einverleibbar. Es wird meiner Anschauung nach bei Pflanzen wie Hydrodictyon, Oedogonium, den Mesotaeniaceen, Closterium usw. die Zygote sofort zum Gonotokonten. Bei Formen wie Sphaeroplea, Coleochaete und Porphyra scheinen zwei, beide noch fertiele, Zellen der 2x-Generation zu entstehen, während bei Dictyota bereits eine große 2x-Generation vorhanden ist, welche jedoch noch habituell der x-Generation völlig gleich ist. Bei den Farnen tritt dann die morphologische Differenz bei der 2x-Generation voll zutage, um von dort an durch allmähliche Rückbildung der x-Generation je länger je größer zu werden.

Es zeigt sich also in der Entwicklung der Pflanzen eine völlige Ablösung der x-Generation durch die 2x-Generation; während bei Ulothrix die ganze Pflanze eine x-Generation darstellt, ist ein Baum eine 2x-Generation.

Es entrollt sich also vor unseren Augen ein sozusagen cytologisches Bild des ganzen Pflanzenreiches, eine Entwicklung, welche die notwendige Konsequenz der Vereinigung zweier Energiden in der geschlechtlichen Fortpflanzung war, eine Art zytologisches Grundsystem.

Es ist, meiner Ansicht nach, eine wesentliche Aufgabe der Systematik so bald wie möglich fest zu stellen, wo bei den verschiedenen Pflanzen die x- und die 2x-Generation liegt. Es wird dies eine bedeutende Vertiefung unsrer Systeme herbeiführen können, wie ich demnächst in einer größeren Abhandlung zu zeigen hoffe.

Ich brauche wohl kaum auf die Vorteile der hier verwendeten Ausdrücke x-Generation und 2x-Generation statt der üblichen „Gametophyt“ und „Sporophyt“

1) Siehe: LOTSY, Vorlesungen über Deszendenztheorie, 1. Teil. Jena 1905, Gustav Fischer.

hin zu weisen, würde man doch bei Übertragung auf das Tierreich einen Menschen ein Sporozoon schelten müssen. Aber auch im Pflanzenreich ist die Verwendung der Namen Sporophyt und Gametophyt oft mißlich genug; nennt man das Aglaozoniastadium einer *Cutleria* einen Sporophyten, so meint der Student das Homologon der Farnpflanze darin erblicken zu müssen, sagt man aber, bei *Cutleria* gehören Sporophyt und Gametophyt beide der  $x$ -Generation an, während bei den Farnen der Sporophyt eine  $2x$ -Generation, der Gametophyt eine  $x$ -Generation ist, so ist alles deutlich.

Es sei mir gestattet, auf einen Vorteil der Erkenntnis hinzuweisen, daß die  $x$ -Generation älter als die  $2x$ -Generation ist. Es kann uns dies die phylogenetische Abwesenheit von fossilen Vorläufern der Farne erklären. Keiner erwartet fossile freilebende Prothallien zu finden, aber wenn die  $2x$ -Generation zunächst ganz delikate gewesen ist, und sich im Anfang nur aus fertilen Zellen zusammensetzte, so können wir auch nicht erwarten, solche primitive Sporophyten zu finden. In dieser Auffassung liegt weiter vielleicht eine Stütze für BOWERS Sterilisierungstheorie.

Es sei mir gestattet, noch auf einige weitere Errungenschaften der Cytologie für die Systematik hinzuweisen.

Das von HOFMEISTER aufgebaute System, welches zur Annahme der Abstammung der Gymnospermen von den Pteridophyten führte, fand eigentlich erst den Schlußstein durch eine cytologische Entdeckung nämlich die der Spermatozoen der Cycadeen und des Ginkgo.

Die Florideen wurden erst durch die schönen cytologischen Untersuchungen OLTMANNS in natürliche Gruppen eingeteilt. Es sei mir erlaubt hier zu bemerken, daß ich mich in meinen beiden Aufsätzen an Prophezeiungen gewagt habe. Selbstverständlich wurden diese nur aufgestellt um zu Untersuchungen zu reizen, und machte ich mir nicht die Illusion, daß sie sämtlich erfüllt werden würden. So hielt ich es für wahrscheinlich, daß bei den Florideen die numerische Reduktion bei der Bildung der Tetrasporen stattfinden würde. Es hat aber bereits WOLFFE durch seine im vorigen Jahre in den *Annals of Botany* erschienene Nemaleonarbeit gezeigt, daß dies dort wenigstens nicht der Fall sei, sondern an irgend einer Stelle bei der Bildung der Karposporen stattfindet<sup>1)</sup>. Eines Lapsus sei hier auch gedacht, ich nannte in meinem letzten Aufsatz die Fucuspflanze eine  $x$ -Generation, während sie nach STRASBURGER und FARMER eine  $2x$ -Generation sein soll, deren Interpretierung allerdings nicht leicht ist, da die Stelle, wo die numerische Reduktion stattfinden soll, recht abweichend erscheint.

Selbstverständlich kann man ebensogut von einer  $2x$ -Generation als von einer  $2x$ -Zelle oder einem  $2x$ -Kern reden und letzterer Ausdruck scheint mir bei den Ceramieen, Rhodymeniales und dergleichen recht brauchbar, wo man einige Erscheinungen sehr klar ausdrücken kann, indem man sagt, es wird ein  $2x$ -Kern in der Auxiliarzelle deponiert, ohne jedoch mit dem sich dort befindlichen  $x$ -Kern zu verschmelzen.

Ich glaube, meine Herren, Ihnen den Einfluß der Cytologie auf die Systematik — sei es nur in einer Causerie — skizziert zu haben, und möchte nun noch auf eine

1) Möglicherweise aber ist hier der Zeitpunkt der Rückkehr zur  $x$ -Generation verschoben, da Nemaleon eine Pflanze ist, welche keine Tetrasporen bildet.

Gruppe hinweisen, für welche ich von der Cytologie recht große Hoffnungen hege. Es ist dies die Gruppe der Pilze.

Die schönen Untersuchungen von DAVIS, STEVENS und RUHLAND über die verschiedenen Albugoarten, die ganz vorzügliche Arbeit BLACKMANS über die Uredineen, die epochemachende Arbeit HARPERS, welche sich noch immer nicht der gebührenden Anerkennung erfreut über die Ascomyceten, die bedeutenden Leistungen WAGERS, MAIRES und VAN BAMBEKES über die Basidiomyceten, berechtigen da zu den besten Hoffnungen. Die Methode BREFELDS, deren große Verdienste ich keineswegs unterschätze, sondern die größte Anerkennung zolle, hat meines Erachtens geleistet, was sie leisten kann, und soll von der zytologischen Methode ergänzt werden.

Es wäre verfrüht, schon jetzt Detailschlüsse aus den zytologischen Befunden bei den Pilzen ziehen zu wollen, dennoch scheint es mir, daß der Horizont sich anfängt zu klären, und daß MÖLLERS sarkastische Äußerung „man wird auf den Kampf der beiden Sexualitäten bei den Ascomyceten gespannt sein dürfen“, bereits die Spitze abgebrochen ist durch die Erkenntnis, daß hier nicht von zwei Sexualitäten die Rede sein kann.

MAIRES neueste Untersuchungen an *Galactinia* zeigen zur Genüge, daß die Bildung von binukleären Hyphen aus den multinukleären Sporogenen-Fäden keinen prinzipiellen Unterschied zwischen diesen beiden Hyphenarten darstellt, sondern nur eine Vorbereitung zum Abschied der väterlichen und mütterlichen Chromosomen ist. Beide gehören der  $2x$ -Generation an. Das geht wohl aus dem Vergleich mit *Pyronema* hervor und aus der wichtigen Entdeckung MAIRES, daß die erste Teilung des Ascus-nucleus eine heterotypische ist, welche bis zu einem gewissen Grade der Reduktionsteilung im Gonotokonten der höheren Pflanzen vergleichbar ist.

Demnach scheint mir die Sache bei den Ascomyceten etwa so zu liegen. Die Ascomycetenpflanze ist eine  $x$ -Generation, welche ursprünglich wie *Pyronema* Oogonien und Antheridien bildete.

Offenbar ist es nun gleichgültig, ob in der  $2x$ -Generation  $x$ -Kerne nebeneinander liegen oder zu  $2x$ -Kernen verschmelzen.

Bei *Sphaerotheca* wird ein  $2x$ -Kern im Oogonium gebildet, bei der ersten Teilung entsteht aber aus dieser Zygote bereits wieder eine zweizellige  $2x$ -Generation. Die unterste Zelle teilt sich nicht weiter; in der oberen Zelle teilt sich der  $2x$ -Kern in zwei  $x$ -Kerne<sup>1)</sup>, welche sich wiederum teilen, so daß schließlich vier  $x$ -Kerne entstanden sind. Zwei dieser  $x$ -Kerne verschmelzen zusammen wieder zu einem  $2x$ -Kern, dem Ascuskern, der sofort als Gonotokontenkern fungiert und jetzt an die, der  $x$ -Generation angehörigen, Ascosporen das Dasein gibt.

Bei *Pyronema* scheinen sich, nach HARPERS Untersuchungen zu urteilen, die Antheridienkerne und Oogoniumkerne zu  $2x$ -Kernen zu vereinigen. Diese wandern in die ascogenen Hyphen ein, zum Schluß aber entsteht wieder eine Zelle mit zwei  $x$ -Kernen, welche, nachdem beide sich wieder zu einem  $2x$ -Kerne vereinigt haben, zum Ascus wird.

1) So möchte ich wenigstens die Erscheinungen interpretieren.

Die Schwierigkeiten bei Formen, wie *Pyronema* liegt in der Vielkernigkeit der Hyphen, aber nichts scheint mir gegen die Auffassung der sporogenen Fäden als eine  $2x$ -Generation zu sprechen; MAIRES Entdeckung, daß der Ascus als Gonotokont zu betrachten ist, zeigt das zur Genüge.

So hätten wir dann bei Ascomyceten, wie *Pyronema* einen Parallellfall zu den Florideen, wo zwar noch nicht genau bekannt ist, wo der Gonotokont sich befindet, wo selbige aber wie WOLFFE an *Nemalion* zeigte, sicher kurz vor der Bildung der Karposporen liegt.

Damit ist selbstverständlich nicht gesagt, daß alles was man jetzt als Ascomyceten auffaßt, diesem Weg folgt. Meiner Anschauung nach ist der Ascus von *Dipodascus* nicht demjenigen von *Pyronema* homolog. *Dipodascus* läßt sich vielleicht eher von Formen wie *Cystopus* ableiten. Aus der *Cystopus*-Zygote entstehen viele Zoosporen, aus dem „Ascus“ von *Dipodascus* viele unbewegliche Sporen, jetzt Ascosporen genannt. Das scheint mir der einzige wesentliche Unterschied. Ich möchte denn auch *Dipodascus* lieber von Phycomyceten als von Florideen ableiten, sehe auch nicht recht ein, was *Dipodascus* unter den Ascomyceten zu machen hat.

Ebensowenig will ich sagen, daß sich bei allen Ascomyceten Geschlechtsorgane werden nachweisen lassen, aber Verlust von Geschlechtsorganen ist noch kein Geschlechtsverlust; wo eine  $x$ - und eine  $2x$ -Generation vorhanden sind, ist eine wenn auch modifizierte Sexualität da, und daß diese bei den Ascomyceten vorhanden sind, scheint mir zweifellos.

Die Verhältnisse liegen bei den Basidiomyceten wohl der Einkernigkeit der Zellen wegen bereits viel übersichtlicher.

Es sind dies wohl sicher Formen, die ihre Geschlechtsorgane verloren haben, ihre Sexualität aber nicht. Das zeigen uns die schönen Untersuchungen BLACKMANS bei den Uredineen.

Dort ist die Spermarien- und Aecidien produzierende Generation die  $x$ -Generation; die Generation, welche die Teleutosporen hervorbringt, die  $2x$ -Generation. Ursprünglich wurden wohl die jungen Aecidien in freilich unbekannter Weise von den Spermarien befruchtet.

Jetzt aber findet die Bildung der  $2x$ -Generation durch seitliche Kopulation derjenigen der  $x$ -Generation gehörigen Hyphen statt, welche später die Aecidiensporen bilden werden.

Diese Aecidiosporen geben der  $2x$ -Generation das Dasein, und diese besteht aus binukleären Zellen; erst in der Teleutosporenmutterzelle verschmelzen beide und bald folgt wieder die Trennung.

Bei den höheren Basidiomyceten ist die  $2x$ -Generation nicht mehr unabhängig von der  $x$ -Generation, sondern mit selbiger verbunden. Geschlechtsorgane fehlen völlig, Sexualität aber nicht.

MAIRES „mycelium primitif“ ist der Aecidien produzierenden Generation der Uredineen vergleichbar, es besitzt uninukleäre Zellen und ist eine  $x$ -Generation.

Ans und auf ihr bildet sich in noch nicht näher bekannter Weise die  $2x$ -Generation, das „Mycelium adulte“ von MAIRE. Die  $x$ -Generation ist ephemere geworden, weitaus

der größere Teil des Basidiomycetenkörpers gehört der  $2x$ -Generation an, ist also nicht dem Ascomycetenkörper homolog; so besteht der ganze Fruchtkörper aus binukleären Zellen. In der Basidie, dem Homologon des Ascus, bilden zwei  $x$ -Kerne einen  $2x$ -Kern, der sofort als Gonotokontenkern fungiert und die vier, der  $x$ -Generation gehörenden, Basidiosporen bildet. Diese keimen dann zur  $x$ -Generation, das „Myzel primitiv“, das dann später wieder die  $2x$ -Generation bildet.

Ascomyceten und Basidiomyceten sind demnach sexuelle Pflanzen, von denen erstere bisweilen, letztere immer die Geschlechtsorgane, nicht aber die Sexualität verloren haben.

Wenn auch noch vieles unklar ist, so scheint mir die Cytologie doch dieses Resultat schon gewonnen zu haben.

Aber nicht nur auf das Studium der Kryptogamen beschränkt sich der Einfluß der Cytologie. Das Gegenteil lehren uns MURBECKS und STRASBURGERS Arbeiten über *Alchemilla*, RAUNKIAERS und JUELS *Taraxacum*-arbeiten und die von OSTENFELD über *Hieracium*; deren Bedeutung ist aber so evident, daß die zu meiner Verfügung stehende beschränkte Zeit mich wohl von einem Eingehen darauf enthebt.

Ich bin hiermit am Ende meiner Aufgabe angelangt, und möchte nur noch einige Worte sagen, damit ich nicht den gänzlich unbeabsichtigten Eindruck eines cytologischen Fanatikers auf Sie mache.

Ich will keineswegs behaupten, es sei die Zytologie ein Panazee sämtlicher systematischer Übel, im Gegenteil nur eins ihrer Hilfsmittel.

Äußere Morphologie, Entwicklungsgeschichte, Cytologie, die Pflanzengeographie, der Einfluß der Umgebung auf die Pflanzen, was ich mit dem Namen Biömetamorphose belegt habe, das Studium von Saisondimorphismus, von willkürlichen Entwicklungsänderungen, von fluktuierender Varietabilität, Erblchkeitslehre, Hybridisierung, Mutation, Paläontologie usw. sind gleichberechtigte Hilfsmittel der Systematik. Ich brauche nur Namen wie LINNAEUS, LAMARCK, HOFMEISTER, DARWIN, GOEBEL, ENGLER, WETTSTEIN, KLEBS, GALTON, PEARSON, BATESON, DE VRIES, MENDEL, CORRENS und TSCHERMACK, SOLMS. ZEILLER und SCOTT zu nennen, um Ihnen durch die Namen einiger Führer die Vielseitigkeit systematischer Hilfstruppen ins Gedächtnis zu rufen, und wenn ich weitere Namen nicht nenne, so ist damit keinerlei Verkennung anderer Disziplinen oder Forscher gemeint, ich nannte nur Beispiele.

Nur wenn sich die Systematik der Vielseitigkeit ihrer Aufgabe stets bewußt bleibt, nur wenn sie sich ihrer sämtlicher Hilfstruppen fortwährend bedient, kann die stolze Devise zur Wahrheit werden: Im System gipfelt die Wissenschaft.

## 2. Un institut botanique sous les tropiques.

Par B. P. G. Hochreutiner, Dr. Pr., Délégué du Jardin botanique de Buitenzorg, Java.

### Introduction.

MM.

Je viens de passer un an et demi à Buitenzorg dans la partie ouest de Java, et j'en ai tiré si grand profit au point de vue scientifique, que je voudrais engager tous les botanistes à en faire autant. Sans être fonctionnaire hollandais, comme ce fut le cas pour moi, ils recevront néanmoins une large hospitalité.

Pour vous convaincre, je crois qu'il me suffira de décrire cet institut modèle et de montrer les facilités qu'il offre aux savants étrangers. J'ajouterai cependant quelques détails au sujet de cette merveilleuse île, le berceau du genre humain, sinon le paradis du monde, comme l'ont baptisée les Indous<sup>1)</sup> qui la colonisèrent et la civilisèrent longtemp avant sa découverte par les Européens.

### Partie I. Historique.

Quelques mots d'histoire feront comprendre le développement de l'institution.

Buitenzorg se trouve dans l'intérieur des terres à 60 km. au sud de Batavia au pied du volcan le Salak. C'est une petite ville, habitée par un grand nombre d'indigènes et par environ 1200 Européens.

En 1816 l'Angleterre venait de remettre Java entre les mains des Hollandais et le gouvernement des Pays-Bas jugea bon d'y envoyer une commission, composée en majeure partie de savants, pour y étudier les voies et moyens à employer pour développer l'agriculture et ouvrir cette nature tropicale aux recherches scientifiques.

REINWARDT fut du nombre. Il présida même la dite commission et l'un de ses premiers actes fut de proposer l'établissement d'un jardin botanique.

Ainsi fut fait, et en 1817 le Hortus bogoriensis fut fondé à Buitenzorg à côté du palais du gouverneur, vice-roi des Indes. Il fut donc à l'origine un établissement scientifique et non un parc de plaisance comme on l'a dit à tort quelquefois.

Un mot d'explication au sujet de cette appellation de „bogoriensis“ qui est une énigme pour les étrangers. Bogoriensis ne dérive pas de Buitenzorg qui est un mot hollandais signifiant Sans Souci, mais bien de Bogor, nom malais, ou plutôt soundanais, désignant la ville de Buitenzorg. On en a dérivé par latinisation le nom de Bogoria et l'adjectif bogoriensis.

Je disais donc que le jardin de Buitenzorg fut fondé par REINWARDT; mais, au bout de peu de temps, cet homme qui avait à veiller à tout ce qui concerne l'agriculture aux Indes ne put suivre les plantations d'assez près et un jeune botaniste hollandais fut appelé pour s'en occuper spécialement. Ce fut BLUME qui remplit ce poste pendant 4 ans seulement et repartit ensuite pour la Hollande.

1) La partie centrale de Java, où se trouve la capitale, porte encore le nom de Kedou, le paradis.

Après cela suivit une période d'effacement absolu du jardin pour raison d'économie. C'est à ce moment qu'il fut rattaché au parc du gouverneur général des Indes et dirigé par l'intendant militaire du palais.

Un jardinier fut conservé et constitua longtemps tout le personnel scientifique.

Heureusement qu'en 1830 un homme d'une forte intelligence et d'une grande énergie occupa cette place de jardinier en chef. Je veux parler de TEYSMANN, un nom bien connu de tous ceux qui se sont occupés de la flore des Indes néerlandaises.

Pendant près d'un demi-siècle, il lutta avec une infatigable persévérance pour le maintien et le développement de notre Institut. Et certes la tâche ne fut pas aisée, car il eut à s'opposer même à BLUME, devenu professeur en Hollande et qui aurait voulu monopoliser toute la botanique des Indes.

Au milieu de difficultés dont on ne peut se faire une idée qu'après en avoir lu les détails, TEYSMANN obtint d'abord un soutien au point de vue scientifique en la personne de HASSKARL qui vint à Buitenzorg vers le milieu du siècle et le quitta pour s'occuper des plantations de Kina dont il avait introduit la culture au jardin.

Ce fut TEYSMANN aussi qui fonda les stations annexes à différentes altitudes sur les flancs du mont Guedéh et au sommet du Pangerango, les deux plus hauts sommets dans l'Ouest de l'île.

Une seule a subsisté et a pris un développement considérable, c'est Tjibodas, un sujet sur lequel nous aurons à revenir.

De tout temps, l'homme remarquable qu'était TEYSMANN avait senti son insuffisance au point de vue scientifique et il avait réclamé un directeur ayant reçu l'éducation universitaire nécessaire. L'assistance momentanée de HASSKARL avait été une première satisfaction et plus tard, en 1868 SCHEFFER un jeune botaniste hollandais des plus distingués fut envoyé à Buitenzorg comme directeur. Et l'on vit ce spectacle touchant: Le vieux TEYSMANN, qui aimait le jardin comme son enfant, mettant au courant le jeune directeur. Pendant une année il l'initia aux difficultés techniques et je puis dire diplomatiques de la situation. Puis il se retira et consacra le reste de sa vie à des voyages dans les îles voisines, voyages au cours desquels il enrichit considérablement les plantations et le musée de l'Institut par des envois sans nombre de plantes vivantes et de spécimens d'herbier.

TEYSMANN a laissé une trace si marquée que, depuis lui, les jardiniers chefs ont toujours occupé une place prépondérante à Buitenzorg et l'on a toujours choisi pour ce poste des hommes particulièrement distingués. Je n'en veux mentionner pour preuve que le titulaire actuel, M. WIGMAN qui est une des personnalités les plus populaires de l'Institut et qui connaît son jardin à fond. Si vous allez à Buitenzorg, n'oubliez pas d'aller frapper à sa porte, il vous fournira des renseignements précieux et impossibles à se procurer par ailleurs.

On peut dire que c'est à TEYSMANN qu'est dû le fond, la majorité des richesses systématiques de Buitenzorg, car la plupart des botanistes hollandais ont traité trop légèrement leur colonie et n'y ont guère laissé de collections. Ils ont tout emporté dans la mère patrie.

SCHEFFER donna de suite une extension énorme à l'Institut. Il y ajouta une école d'agriculture coloniale, des champs pour les cultures nouvelles, des stations d'étude pour les cultures coloniales, un atelier de photographie et il obtint un bâtiment spécial pour loger la bibliothèque et les collections. C'est le bâtiment actuel qui contient l'herbier et qui porte le nom indigène de Kantor batoe, c'est-à-dire de comptoir des pierres parce qu'autrefois il était utilisé par le service des mines pour y loger une collection minéralogique.

SCHEFFER aussi commença la publication des célèbres Annales du Jardin botanique de Buitenzorg que vous connaissez tous, mais sa fougueuse énergie fut brisée par le climat tropical. Atteint d'un abcès au foie, la maladie classique des Européens aux Indes, il mourut en 1880, 12 ans après son arrivée.

Le professeur TREUB, le directeur actuel, lui succéda en 1882 et ajouta à l'Institut une foule d'annexes : Station pour l'étude de la culture du café, du thé, du tabac, de l'indigo » un laboratoire de chimie appliquée à l'agriculture«, un atelier de lithographie et autres modes d'illustration, une imprimerie, une bibliothèque et enfin un musée de produits végétaux, pour lequel, lors de mon départ de Buitenzorg, on construisait un bâtiment considérable.

Inutile de parler ici du professeur TREUB, que la plupart d'entre vous connaissent personnellement ou tout au moins par ses travaux. Je rappellerai seulement que ses éminentes qualités d'administrateur ont été si bien appréciées par le gouvernement hollandais que ce dernier vient le placer à la tête du nouveau département d'agriculture fondé pour les Indes.

## Partie II. Le Jardin et ses annexes.

### § 1. Le Jardin.

Tel est le passé. Examinons maintenant l'état actuel de l'Institution et surtout les parties les plus susceptibles d'intéresser les étrangers qui s'y rendent pour étude.

La partie principale est constituée par les cultures s'étendant en demi-cercle autour du palais du gouverneur général sur la rive gauche du Tjiliwong.

Elles sont rangées en quartiers qui portent tous un chiffre et une lettre, et dans chaque quartier les plantes sont numérotées. La plupart de ces quartiers sont de vertes pelouses soigneusement entretenues et plantées d'arbres superbes, car la richesse de Buitenzorg est les arbres. Le nombre des espèces, y compris les buissons et les lianes, est estimé à 10 000 et il y a, dans la règle, deux spécimens de chaque espèce. Tous deux portent le même numéro, mais le ou les doubles — lorsqu'ils existent — sont désignés par les lettres A, B, C etc.

Ces numéros sont imprimés avec le nom sur des étiquettes en bois. Chaque espèce possède une telle étiquette plantée généralement au pied de l'arbre principal. Puis comme ces étiquettes, fichées dans le sol, pourraient être déplacées, chaque arbre est pourvu d'une petite étiquette de zinc portant seulement le No. et fixée au tronc au moyen d'un clou. Cette plaque de zinc porte aussi les lettres A, B ou C, mentionnées ci-dessus, lorsqu'il s'agit de doublets.

Une comptabilité est tenue de tous les Nos. du jardin, avec, pour chacun d'eux, le nom indigène de la plante, l'indication de son origine, la date de sa plantation, le nom du collecteur etc.

Les registres contenant tous ces détails étant devenus très compliqués, j'ai introduit lors de la confection du nouveau catalogue, pour laquelle j'avais été appelé à Buitenzorg, un système de fiches qui sera continué, je l'espère, et permettra de tenir constamment à jour un catalogue rangé alphabétiquement et un autre rangé par numéros.

Outre les quartiers de l'arboretum, il en est d'autres qui demandent un traitement spécial, ce sont les espèces frutescentes et herbacées. Elles sont rangées par plates-bandes à l'intérieur de quartiers particuliers et sont toujours une des principales attractions du jardin, car on y voit toute l'année des fleurs en grand nombre.

Le vert domine dans la forêt tropicale et les fleurs y sont relativement rares, aussi les parterres étoilés de corolles aux riches couleurs des quartiers XV I et XV K sont-ils l'objet de l'admiration générale et le rendez-vous de tous ceux qui s'intéressent à la biologie florale.

Ces parterres s'étendent au delà de la rivière Tjiliwong sur une île récemment acquise par l'Institut et comprise entre deux bras du fleuve.

Plus rapprochés du centre sont encore deux quartiers plus ou moins exceptionnels. C'est le jardin des Orchidées, dont la plupart, épiphytes, sont cultivées sur de petits arbres (*Plumiera*).

Les plus belles espèces s'épanouissent là en liberté, sans autre protection que l'ombre mystérieuse du petit bois. Un clair ruisseau circule parmi elles et la douceur du climat fait le reste. Ce quartier des Orchidées est situé au sommet de la côte qui domine la rivière et au bas de laquelle sont les étangs à *Nymphaea* et à *Nelumbo*. C'est certainement l'une des vues les plus exquises et les plus caractéristiques du jardin.

Dans la partie ouest est le second quartier dont l'intérêt nous attire aussi plus spécialement: c'est le quartier forestier. Il est planté de grands arbres très rapprochés les uns des autres de façon à constituer un dôme de feuillage très dense comparable à celui de la forêt vierge. Au milieu d'eux serpentent les lianes et foisonnent les épiphytes et les buissons. Tous les débris, feuilles mortes etc., soigneusement conservés et accumulés sur le sol, y constituent un humus profond permettant la culture des espèces les plus délicates des forêts équatoriales.

C'est la réalisation des conditions biologiques du „tropischer Regenwald“ ainsi que les botanistes allemands ont nommé cette association avec beaucoup de raison. Aussi peut-on voir s'épanouir là des Aroïdées étranges et une magnifique collection de Zingiberacées, d'où M. VALETON a tiré ses intéressantes observations et que même des botanistes de l'autre côté du globe, comme le regretté Prof. SCHUMANN de Berlin ont mises à contribution.

Mais je n'en finirais plus si je voulais énumérer seulement les catégories de végétaux pour lesquelles Buitenzorg offre des facilités particulières d'étude. Il me faudrait citer encore la collection de palmiers qui est de toute importance au point

de vue systématique vu l'impossibilité qu'il y a de réduire ces végétaux aux dimensions d'un exsiccata pratique, la collection des lianes, cultivée à part dans une partie du jardin spécialement aménagée pour cela, et tant d'autres choses encore. mais je dois me borner afin de dire quelques mots au moins des musées et des laboratoires, ainsi que des stations annexes.

## § 2. Laboratoires.

C'est d'abord le laboratoire des savants étrangers, car il y a un laboratoire, pourvu de nombreuses tables et de tous les instruments et réactifs nécessaires, mis généreusement à la disposition de tous les chercheurs qui veulent faire un séjour à Buitenzorg.

A ce laboratoire est attaché un personnel habitué aux recherches et capable d'aider dans une large mesure tous les visiteurs.

C'est ensuite la bibliothèque, très considérable, formée, non seulement par les acquisitions du jardin, mais à laquelle ont été ajoutés tous les livres appartenant à la principale société scientifique des Indes néerlandaises. Quoique maintenues séparées afin de respecter les droits de chaque propriétaire, ces deux collections de livres sont consultées sans distinction et sans difficulté par tous ceux qui en ont besoin.

C'est enfin l'herbier, dont j'ai déjà parlé et qui est composé d'une série de collections diverses: Un herbier général contenant, groupé géographiquement à l'intérieur de chaque espèce, les plantes de l'Archipel malais, celles d'Australie, celles des Indes anglaises et celles du reste du monde.

Vu l'emploi qu'on est obligé de faire de la main-d'oeuvre indigène, les espèces ne peuvent être classées systématiquement; elles sont rangées par ordre alphabétique, à l'intérieur de chaque genre et les genres à l'intérieur de chaque famille.

Il s'ajoute à cela une série des plantes du jardin, laquelle est très précieuse à cause des exsiccata qu'elle nous a conservé d'une foule d'espèces autrefois cultivées à Buitenzorg, mais qui ont péri par la suite. Cet herbier est accompagné de spécimens de fruits et de fleurs conservés dans l'alcool ou séchés sans être pressés. Ils m'ont été du plus grand secours pour les déterminations précises, à cause de leur numérotation très exacte correspondant aux indications des étiquettes du jardin.

Dans un autre bâtiment se trouve un autre herbier dit herbier forestier, collection considérable de plantes javanaises amassée principalement par les soins de M. le Dr. KOORDERS et qui a servi de base à la flore forestière publiée autrefois par KOORDERS et VALETON et depuis deux ans par M. VALETON seul. A côté de cet herbier local se trouve encore une série de collections particulières qui n'ont pas été intercalées dans l'herbier général pour des raisons spéciales, mais qui le seront probablement plus tard. Ce sont, pour n'en citer que quelques-unes: les collections de Koorders, de Celebes et de Halmaheira, les plantes de Hallier de Bornéo, celles de Treub de Saleier et autres Moluques, un exsiccata de Forbes, une série de plantes de Teysmann qui sont actuellement en voie d'intercalation, et bien d'autres encore.

C'est surtout parmi ces collections spéciales que les amateurs de nouveauté auront à diriger leurs investigations.

Le temps me manque pour énumérer encore les stations d'étude des différentes cultures coloniales. Je les ai déjà mentionnées à propos de l'histoire, mais il est important de rappeler que le laboratoire de chimie agricole est monté de façon à pouvoir effectuer n'importe quelles recherches d'ordre chimique. Cette considération est d'une grande importance pour les physiologistes. En outre un musée et un laboratoire de zoologie ont été fondés; ils sont à leurs débuts, il est vrai et sont spécialement dirigés en vue d'étudier les animaux utiles et nuisibles aux cultures du pays, mais ils n'en offrent pas moins de grandes facilités pour la zoologie générale. Je crois même ne pas me tromper en disant que la tendance actuelle est d'embrasser le champ le plus vaste possible. Ainsi: le directeur de cette section, M. Koningsberger, vient de publier une substantielle étude sur le tripang, c'est-à-dire les holoturies pêchées dans l'Archipel malais et consommées en grande quantité par les Chinois. Ce simple détail, montre que l'étude des animaux en relation avec le règne végétal n'est pas l'exclusive préoccupation de cette section.

### § 3. Stations Annexes.

J'ai hâte d'arriver aux stations annexes de l'Institut. Je pourrais parler ici du Jardin de Tjikeumeuh qui couvre 72 hectares dans la banlieue de Buitenzorg et où l'on fait des essais de toutes les cultures coloniales. Je pourrais même parler des biens-fonds considérables de Tjipetir, 1500 hectares environ, où des arbres à gutta ont été plantés en grand qui assureront dans l'avenir de beaux revenus au gouvernement des Indes, comme le font déjà les plantations de quinquina. Mais étant limité par le temps, je dois me borner, car je voudrais donner quelques détails au sujet de Tjibodas la perle scientifique de Java: un laboratoire doublé d'une maison hospitalière, situé à 1500 mètres d'altitude environ sur les flancs du Mont Guedéh. C'est un petit chalet, adossé à la forêt vierge dont 283 hectares ont été et seront réservés intacts pour l'étude des naturalistes. La propriété tout entière couvre 314 hectares. Je ne saurais décrire la poésie du lieu, une autre plume que la mienne serait nécessaire. Un romancier, un poète, nous dirait le charme de ces vertes pelouses descendant en pentes rapides vers le haut plateau de Tjipanas, il saurait rendre la parfaite harmonie du parc arrangé et entretenu avec un soin tout maternel par M. Wigman, horticulteur hors de pair et surtout par M. Treub, le directeur, qui est non seulement un savant, mais un artiste. Enfin il faudrait un peintre pour vous montrer la forêt équatoriale des hautes montagnes de Java, telle qu'elle nous apparaît. On y pénètre déjà en sortant par la porte de la salle à manger située sur l'arrière de la maison. Les gigantesques *Rassamalas* (*Liquidambar Altingiana*) dont la taille atteint celle des fameux *Sequoia* de Californie, les figuiers (*Ficus elastica*) à la couronne immense, où s'ébattent des essaims d'oiseaux et des tribus de singes, les lianes et les épiphytes de toutes sortes, les élégantes fougères arborescentes (principalement les *Alsophila*) et le fouillis des herbacées.

Je renonce à toute description et je dois me borner à indiquer seulement l'emplacement et les ressources. On parvient à Tjibodas à cheval ou à pied. On peut monter en voiture, soit depuis Buitenzorg, soit depuis Tjandjour, jusqu'à Tjipanas,

où se trouve le palais d'été du gouverneur général. La route la plus pittoresque est certainement celle du Pountjak, contrefort du Pangerango, volcan éteint, juxtaposé au Guedéh et couvert de forêts impénétrables. Ce chemin conduit de Buitenzorg jusqu'au sommet du col par une pente dont l'inclinaison ferait reculer tous les chevaux d'Europe, mais qui ne paraît pas intimider les poneys javanais. Arrivé sur le col, à 1500 mètres d'altitude, on découvre tout-à-coup le panorama qui s'étend de Tjipanas jusqu'aux lointaines montagnes du centre de l'île. Le tout est encadré, d'un côté par le Guedéh et de l'autre, par la prolongation de la chaîne du Pountjak qui s'étend au loin vers l'Est et y forme plusieurs sommets de moindre importance.

Depuis le col, la route descend aussi rapidement vers l'Est qu'elle était montée sur le versant Nord-Ouest et à 400 mètres en contre-bas on a atteint le sanatorium de Tjipanas (Sindanglaia), où peuvent rester ceux qui préfèrent leurs aises à la vie un peu aventureuse d'un endroit situé en dehors des chemins battus.

Depuis Tjipanas, un sentier à mulets s'élève en serpentant le long des flancs du Mt. Guedéh et nous conduit en une heure de cheval à la station même. Cette dernière contient un grand laboratoire assez bien fourni d'instruments: microscopes et autres; l'on y peut trouver même un certain nombre de réactifs.

Une minuscule usine à gaz, située derrière la maison, alimente les becs Bunsen et les lampes pour l'éclairage des locaux.

Enfin, et cela est très important, un personnel spécial composé d'un surveillant et d'une série d'indigènes habitués à ce genre de travaux, est capable de rendre les plus grands services aux savants visiteurs. Il y a là en particulier un Javanais nommé Sapihin, qui connaît tous les sentiers de la forêt et qui vous mènera directement et sans perte de temps aux lieux d'origine de toutes les espèces que vous désirez observer. Ceux qui ont herborisé en forêt vierge, apprécieront l'importance de ces détails.

Ce personnel est également capable d'organiser en quelques heures une expédition de plusieurs jours dans les parties élevées de la montagne. Une excursion de ce genre est du plus haut intérêt, car en un jour et demi, il est possible d'atteindre une altitude de 3100 m, au sommet du Pangerango, où l'on pourra récolter le fameux *Primula imperialis*. On pourra aussi visiter le cratère encore actif du Guedéh et y recueillir, presque au complet, toute la flore des volcans et solfatares de Java.

En passant, on admirera aussi Tjibeureum, un cirque rocheux où miroitent et poudroient quatre cascades de belles dimensions, dont les eaux argentées tombent par-dessus des rochers couverts de mousses multicolores et ornés de rhodendrons et d'orchidées épiphytes.

Au pied de cet escarpement croissent à foison, à côté des violettes et des crucifères, indiquant l'influence d'un climat déjà froid, des *Nepenthes* aux urnes rubescentes et le *Gunnera*, l'hôte de ce *Nostoc* singulier dont l'aire de dispersion discontinue comme celle du *Gunnera*, est une des énigmes de la géographie botanique.

Au-dessus de Tjibeureum on peut observer aussi une source chaude très abondante: Tjipanas, laquelle provoque la réapparition, à une altitude considérable,

(2100 mètr. environ) de plusieurs espèces confinées ordinairement dans les zones inférieures.

En un mot, il est à recommander à tous ceux qui visitent Buitenzorg, de réserver un espace de temps suffisant pour un séjour prolongé à la station de Tjibodas, ils en tireront toujours grand profit et en jouiront profondément pour peu qu'ils soient sensibles aux beautés de la nature.

### Part. III. Java en général.

J'ai parlé jusqu'ici de l'Institut scientifique de Buitenzorg, mais il est impossible de passer sous silence tout le reste de la colonie. J'admets que pour un botaniste, le jardin soit une des principales attractions, mais il est d'autres points absolument dignes d'attention. Impossible de les énumérer tous, j'en choisirai donc quelques-uns des plus importants.

#### § 1. Noesa Kambangan et les *Rafflesia*.

Il est peu de naturalistes qui ne désirent pas voir les *Rafflesia* dans leur station originale. Ces fameuses fleurs dont le diamètre atteint 1 m. à Sumatra, mais ne dépasse pas 50 cm. à Java (c'est déjà raisonnable) et dont l'appareil végétatif est réduit à des filaments à peu près microscopiques, vivent en parasites à l'intérieur d'un *Cissus*, liane au tronc aplati de l'apparence la plus singulière.

Il en est plusieurs espèces dont l'une vit sur les flancs du Salak, à peu de distance de Buitenzorg, sur le versant sud de la montagne, lequel est assez difficilement accessible. C'est le *Rafflesia Rochusseni*. Mais l'espèce la plus connue est le *Rafflesia Patma* qui est probablement le même que le *R. Arnoldi*, et qui croit dans la petite île de Noesa Kambangan (île des fleurs) sur la côte méridionale de Java.

Pour y parvenir on utilise le chemin de fer allant de Buitenzorg à Tjilatjap, le seul port de quelque importance de cette côte. Ce port est situé dans les marais et il est réputé pour son insalubrité. On fera donc bien de prendre dès l'arrivée des précautions minutieuses contre les moustiques et il est à conseiller de ne consommer que de l'eau minérale. Qu'on ne se laisse pas décourager pourtant, car le site en vaut la peine, c'est un des recoins les plus beaux de l'île; non pas la ville elle-même, bâtie dans des marais nauséabonds; mais le port qui est bordé au sud par les collines rocheuses de Noesa Kambangan, et qui se prolonge en un canal étroit. Ce canal, bordé de palétuviers délicieusement verts, sépare cette île de la terre ferme; il conduit dans une lagune immense, ressemblant à un beau lac, et appelée Segara Anakan.

Les *Rafflesia* se trouvent dans les forêts vierges qui couvrent l'île. Je dis forêt vierge dans le vrai sens du mot, car les Javanais croient cette région hantée par un esprit malfaisant et ils ont respecté jusqu'ici ces futaies magnifiques. Il est même extrêmement difficile de les décider à pénétrer dans la partie occidentale de l'île, celle qui avoisine le Segara Anakan.

J'en ai fait moi-même l'expérience. Malgré la recommandation de l'aimable assistant-résident de Tjilatjap et malgré les ordres formels du régent — le prince

indigène qui m'avait prêté sa propre praow —, mes hommes s'arrangèrent de telle façon que la marée arriva juste à temps pour nous empêcher d'aborder et je dus rentrer bredouille à Tjilatjap. Je pris ma revanche sur les *Rafflesia*, dans la portion orientale de l'île où il y a un chemin, un petit village indigène et un phare, toutes choses qui, il faut le croire, ont éloigné le mauvais esprit, car les naturels ne craignent pas trop d'y aller.

Dans toutes ces forêts, le *Cissus*, l'hôte du *Rafflesia*, est très commun: mais en trois ou quatre stations seulement, dans des fourrés très denses, on peut admirer les fleurs du parasite. Elles sont d'un brun-rouge clair et leur tissu de consistance cartilagineuse tient le milieu entre le végétal et l'animal.

Elles fleurissent deux fois par an seulement et comme elles se décomposent rapidement, il faut arriver au bon moment. J'en ai récolté deux exemplaires en excellente condition au mois de Novembre, mais on en trouve aussi en avril, ai-je oui-dire.

La côte Sud de Noesa Kambangan est atteinte facilement par le chemin dont j'ai parlé. Elle se compose d'une falaise de rochers très abrupts, au pied de laquelle les longues vagues de l'océan Indien accourent de l'infini pour se briser avec furie. Elles lancent leur écume blanche jusqu'aux buissons éternellement verts, penchés sur l'abîme et pendant en longs festons le long de la paroi brune. Cette côte, vue de la lanterne du phare est un des spectacles les plus impressionnants que je connaisse. Quoique nous soyons à 200 mètr. au-dessus du rivage, le grondement des flots est si formidable qu'il nous assourdit.

## § 2. Archéologie.

Après Noesa Kambangan, il faut continuer vers l'Est et visiter le centre de Java, ce que les Hollandais appellent les *Vorstenlanden*, c'est-à-dire le pays des princes. Là nous ferons bien de faire taire un peu le botaniste pour laisser parler le simple touriste. Cette région est le centre de la civilisation javanaise, les villes de Djokjakarta et de Soerakarta abritent toutes deux les vieilles dynasties indigènes du pays. A Djokjakarta réside le sultan et à Soerakarta ou Solo, l'empereur, le Sousouhounan, comme il se nomme lui-même.

Il est vrai que chacun de ces deux monarques a dans la même ville un concurrent, de sorte que les deux trônes sont doubles. Mais ceci n'est que le résultat de l'habile politique des Hollandais qui ont mis en pratique la devise: diviser pour régner.

Ces souverains sont intéressants par leur histoire et parce qu'ils ont conservé dans leur palais quelques-unes des vieilles coutumes des anciens conquérants indous. Ils sont en effet leurs descendants plus ou moins directs, et le sousouhounan que j'ai eu l'occasion de voir de près, a certainement un type un peu différent de celui des Javanais en général. Du reste, ce type se retrouve un peu dans toute l'aristocratie du pays qui possède à n'en pas douter une forte proportion de sang hindou.

C'est non loin des deux capitales que je viens de nommer qu'on peut admirer aussi les plus belles ruines de l'île. A une petite distance de Djokjakarta se trouve

le fameux Bourouboudour et, entre Djokja et Solo, on voit les mille temples de la plaine de Prambanan.

Pour donner une idée des merveilles d'architecture et de sculpture accumulées là, il me suffira de mentionner l'opinion d'un homme compétent en la matière: M. DE LAMOTHE, le résident général du Cambodge français que j'ai rencontré comme je visitais ces fastueuses pagodes, et qui convenait que cela était à mettre en parallèle avec les fameuses ruines d'Anchor au Cambodge, lesquelles passent pour le meilleur morceau connu d'art bouddhique.

### § 3. L'est de Java.

S'il faut être botaniste pour admirer les *Rafflesia*, archéologue pour apprécier les ruines des Vorstenlanden, il suffit d'être homme pour être empoigné par le massif du Tenger. C'est un complexe de montagnes volcaniques, situées au Sud de Sourabaya, et formé principalement par un cirque immense: le Tenger. Les pentes extérieures s'élèvent en ressauts successifs jusqu'à 2200—2400 mètr., où elles se terminent par une arête subcirculaire et tombent presque à pic sur une arène de sable parfaitement plane, appelée le Zandzee, ou la mer de sable. Au milieu de ce cirque qui peut avoir 20—25 klm. de diamètre, sont trois cônes volcaniques juxtaposés. Ce sont le Bromo, encore actif, le Batok et le Widodaren qui sont éteints. Lorsqu'on arrive au niveau de l'arête Nord et que ce cratère, qu'on pourrait comparer à ceux de la lune, se présente brusquement à l'œil stupéfié, lorsque le regard plongeant vers la mer de sable remonte le long des pentes du Bromo couronné de vapeurs, lorsqu'il mesure enfin les dimensions de ce cirque, il s'arrête involontairement pour laisser à l'esprit saisi par tant de grandeur et de beauté, le temps de réaliser un pareil spectacle.

Comme si ce n'était pas encore assez, il y a par delà le Tenger, un volcan, le plus haut et le plus actif de l'île. Il élève son cône dénudé à 3600 mètr. d'altitude, c'est le Smeroe. Estompé par l'éloignement, il forme un fond délicieux. Ajoutez à cela que tous les quarts d'heure il lance dans l'azur du ciel un gigantesque panache de fumée ressemblant à un faisceau de plumes d'autruche et vous vous imaginez peut-être d'une façon bien imparfaite, ce qu'est le panorama inoubliable de l'arête du Tenger au-dessus du sanatorium de Tosari.

Passionné admirateur des montagnes de la Suisse, ma patrie, je les ai parcourues dès ma prime jeunesse, escaladant les plus hauts sommets et visitant leurs vallées les plus sauvages. Eh bien, je ne connais rien d'aussi grandiose, d'aussi étrange et d'aussi extraordinaire que le Bromo, le Smerol et le massif du Tenger.

Est-il besoin d'ajouter que la flore de ces altitudes est d'un puissant intérêt? Comment pourrait-il en être autrement d'une flore insulaire tropicale possédant en même temps un caractère alpin marqué!

### Conclusion.

Je m'arrête, je crois en avoir assez dit, pour vous convaincre qu'un voyage à Java est une de ces choses qu'un naturaliste doit accomplir. Je pense avoir montré

suffisamment les merveilles botaniques de cette île et combien il est aisé de parvenir jusqu'à elles, grâce à la civilisation de ce pays et grâce au régime hollandais qui, en unissant la douceur à la fermeté, a su faire de cette colonie un lieu où la sécurité la plus absolue est assurée à tous les voyageurs.

J'ai dit que, si vous allez à Java comme savant, comme naturaliste, vous y trouverez toutes les facilités possibles pour vos études à cause de la générosité du gouvernement des Indes. J'ajouterai que ce titre seul vous ouvrira toutes les portes et que tous, depuis les douaniers qui vous recevront au quai de débarquement, jusqu'au planteur de l'intérieur du pays, s'efforceront de vous faciliter la tâche et de vous rendre le séjour agréable.

Enfin et surtout, il est un homme auquel je suis heureux de pouvoir rendre un hommage public dans cette assemblée: Je veux parler du Prof. TREUB, le directeur de l'Institut. Tous, vous connaissez le savant, mais il faut avoir vécu à Buitenzorg pour apprécier à sa juste valeur la courtoisie et l'amabilité de ce parfait homme du monde.

Si la contrée n'était pas si belle, ce serait à se demander si l'enthousiasme que Buitenzorg a inspiré à tous ses visiteurs n'est pas dû en grande partie au milieu que le Prof. TREUB a su créer là, et où il fait vivre ses hôtes.

### 3. Über Bildung neuer Formen durch Kreuzung.

Von Prof. Dr. Erich Tschermak (Wien).

Im Anschlusse an die Wiederentdeckung und Bestätigung der MENDELSchen Vererbungsgesetze für Hybriden, welche nach 35jähriger Verborgenheit im Jahre 1900 gleichzeitig von DE VRIES, CORRENS und dem Verfasser erfolgte, hat das Studium der Bastarderzeugung einen neuen Aufschwung genommen. Für eine ganze Anzahl von Pflanzenformen ist bereits die Wertigkeit und das Vererbungsschema der einzelnen Merkmale festgestellt. Speziell bei Blütenfarben gelang die Auflösung in mehrere Komponenten, welche MENDELSches Verhalten zeigen. Durch die experimentelle Analyse der Unterscheidungscharaktere zweier Formen nach bisexueller oder unisexueller Vererbungsweise, d. h. in mendelnde und in nichtmendelnde Merkmale, in variative und in spezifische (im Sinne von DE VRIES) hat die Hybriderzeugung nicht bloß für die Physiologie und Cytologie der Vererbung, sondern auch für die Systematik erhöhte Bedeutung gewonnen. Auch wurde die Möglichkeit, neue Kombinationen der elterlichen Merkmale in bestimmtem Zahlenverhältnis und von bestimmter Vererbungsweise zu erzeugen, bereits für die praktische landwirtschaftliche

Pflanzenzüchtung verwertet. Doch nicht über diese Ergebnisse will ich hier berichten, es sei vielmehr gleich zur Spezialfrage übergegangen, ob durch Fremdkreuzung eigentlich neue Merkmale, nicht bloß neue Kombinationen der an den Eltern bereits sichtbaren Eigenschaften, zu entstehen vermögen. Die älteren Bastardforscher, auch DARWIN, bestritten geradezu das Vorkommen eigentlicher Kreuzungsнова; höchstens ließen sie gelegentliche Hybridatavismen gelten. In jüngster Zeit noch hat DE VRIES jenen Fall als höchst selten bezeichnet. Durch Beobachtungen der letzten Jahre<sup>1)</sup> glaube ich jedoch den Nachweis erbracht zu haben, daß Kreuzungsнова oder Hybridmutationen bei einer ganzen Anzahl von Erbsen-, Bohnen-, Levkojen- und Getreiderassen unstreitig vorkommen, und daß das Auftreten der neuen Merkmale, wenigstens vielfach, mit ganz gesetzmäßiger Wertigkeit — zusammenhängend mit dem MENDELSchen Vererbungsschema — erfolgt. Allerdings sind diese Hybridmutationen, wenn ich mich der Bezeichnung von DE VRIES bedienen darf, meines Erachtens als einseitige oder degressive, bezw. als rückläufige oder retrogressive zu betrachten, nicht als vielseitige, progressive, wie es die Spontanmutationen von *Oenothera Lamarckiana* sind. Es handelt sich also in meinen Beobachtungen um Entstehung neuer Rassen oder Varietäten (nach DE VRIES) im Anschlusse an Fremdkreuzung, nicht um Bildung neuer elementarer Arten: die von mir erhaltenen, zum Teil gesetzmäßigen Hybridmutationen sind, kurz gesagt, Rassenmutationen, nicht Artmutationen. Auch lassen sich nicht wenige Fälle als gesetzmäßige Hybridatavismen betrachten. Zweifellos ergibt sich aber aus meinen Versuchen, daß die Fremdkreuzung einen Faktor darstellt, welcher in gewissen Fällen den Zustand der Merkmale wesentlich zu verändern vermag, und zwar entweder in aufsteigender Richtung von Latenz zu Aktivität oder in absteigender Richtung von Aktivität zu Latenz. Dieser zustandsändernde Einfluß, welcher in gleicher Weise der Spontanmutation, nicht aber der Selektion zukommt (JOHANNSEN), läßt also aus einer Defektrasse eine Rasse mit vollkommener Erblichkeit des positiven Merkmals, also eine Vollrasse, oder eine Rasse von unvollkommener Erblichkeit, nämlich eine Halb- oder Teilrasse, oder schließlich eine Mittelrasse, hervorgehen. Umgekehrt kann dadurch eine Vollrasse zur Mittel-, Teil- oder Defektrasse herabgedrückt werden. Dieser Umwandlungsprozeß wird auf dem nachstehenden Schema übersichtlich dargestellt:

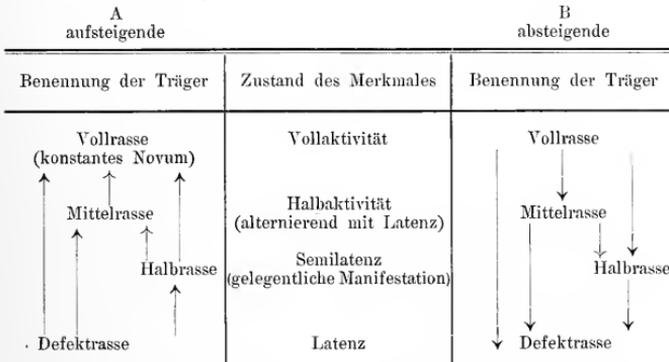
(Siehe Tabelle S. 325.)

Durch die Erkenntnis dieser Bedeutung der Fremdkreuzung, wie überhaupt durch den Nachweis einer gesetzmäßigen Hybridmutation ist meines Erachtens eine neue Entwicklungsrichtung auf dem von MENDEL eröffneten Forschungsgebiete angebahnt.

Die Eigentümlichkeit gewisser Formen, latente Eigenschaften zu besitzen und speziell im Anschlusse an Fremdkreuzung — im Gegensatze zur Konstanz bei Irrzucht — plötzlich neue Eigenschaften aufzuweisen, habe ich als Kryptomerie bezeichnet. Ein solches Verhalten konnte an nicht wenigen Fällen, und zwar an etwa

1) Vgl. meine Arbeiten: Die Theorie der Kryptomerie und des Kryptohybridismus. Beih. z. Botan. Zentralbl., Bd. XVI, Heft 1, 1903 und Weitere Kreuzungsstudien an Erbsen, Levkojen und Bohnen. Zeitschr. f. d. landw. Versuchswesen in Österreich 1904.

## Zustandsänderung von Merkmalen durch Fremdkreuzung.



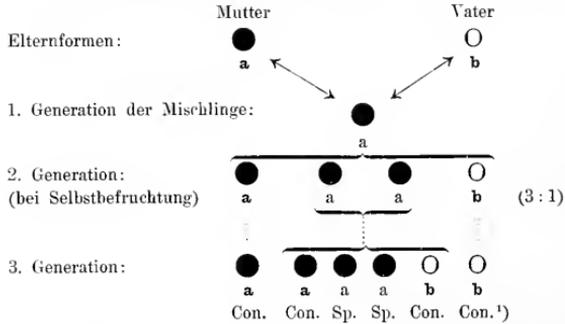
20, aufgedeckt werden. In einem gewissen, heute noch nicht abgrenzbarem Umfange scheint es jedoch auch an solchen Pflanzenformen nachweisbar zu sein, welche ursprünglich aus einer hybriden Kreuzung hervorgegangen sind, aber bei Inzucht bereits konstant bleiben. In diesem Falle liegt also ein Kryptohybridismus vor.

Im Vorhinein sei die Gesetzmäßigkeit der angedeuteten Hybridmutationen als eine solche der Vererbungsweise bzw. der Keimzellbildung bezeichnet. Das analoge Verhalten bezüglich der manifesten elterlichen Merkmale hat bekanntlich MENDEL zu der Lehre geführt, daß Rassenmischlinge verschiedene Arten von Geschlechtszellen und zwar in gleicher Anzahl produzierien, in welchen die elterlichen Anlagen in allen überhaupt möglichen Kombinationen vertreten sind. Die geschlechtliche Vereinigung dieser verschiedenen Arten von Gameten liefert infolge der Ungleichwertigkeit je zweier konkurrierender Anlagen nicht gleichviel Träger der einen und der anderen Eigenschaft, sondern erzeugt dominant merkmallige und rezessivmerkmallige Hybriden zweiter Generation im Verhältnisse 3:1 — es machen ja die mischmerkmallig veranlagten Individuen (50%) äußerlich denselben Eindruck wie die einfach merkmallig veranlagten (je 25%). Bezüglich der Details der MENDELSchen Lehre, die ich hier als bekannt voraussetzen darf, verweise ich auf die zwei nachstehenden Diagramme (vergl. nächste Seite):

Hier sei des Näheren nur ausgeführt, daß die Kreuzungsnova nach Wertigkeit und Vererbungsweise das eine Mal die Rolle eines überwertigen oder dominierenden, das andere Mal die Rolle eines rezessiven oder unterwertigen Merkmals spielen können. Im ersteren Falle erscheinen sie an allen Hybriden der ersten Generation und an der Mehrzahl der Individuen der zweiten Generation; im zweiten Falle tritt das Novum erst in der zweiten Generation und zwar an einer Minderzahl von Individuen in Erscheinung. Aber damit noch nicht genug: die Hybridmutation kann auch im Verhältnisse 3:1 angeschlossen an die dominante Elternform, also als „mitdominierend“, oder im Verhältnisse 3:1 angeschlossen an die rezessive Elternform, also als „mitrezessiv“, in der zweiten Generation erscheinen. Es resul-

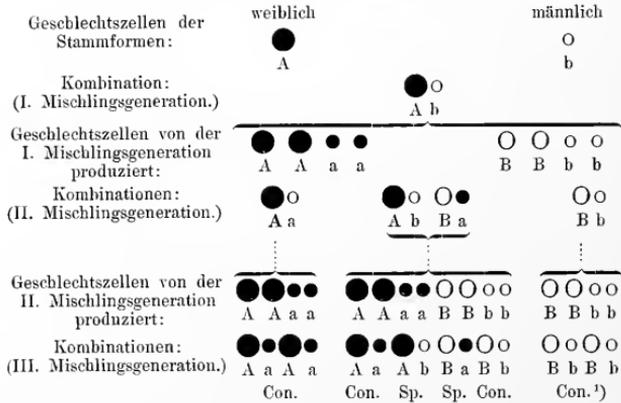
## Mendelsches Vererbungsschema

für die Erzeugung von Mischlingen (einfachster Fall, Pisumschema.)



## Mendelsches Verhalten der Geschlechtszellen

bei der Erzeugung von Mischlingen.



tieren demnach bei der Spaltung immer drei Gruppen, nämlich Träger des Novum und Vertreter der einen und der anderen Elternform. Je nachdem die Zweiteilung unter den im ganzen dominierenden oder unter den im ganzen rezessiven Vertretern erfolgt, lautet das Spaltungsverhältnis 9:3:4 (bzw.  $(9+3):4 = 12:4 = 3:1$ ) oder 12:3:1 (bzw.  $12:(3+1) = 3:1$ ). Die folgende Tabelle veranschaulicht die genannten vier Fälle.

Zu derselben sei gleich noch eine Bemerkung über die weitere Vererbungsweise gemacht. Diejenigen Deszendenten nämlich, welche äußerlich der kryptomeren Elternform glichen, erwiesen sich bei neuerlicher Fremdkreuzung selbst wieder als

1) Con. = konstant. Sp. = spaltend.

kryptomer. Die Kreuzung führte also in den bisher untersuchten Fällen nicht zu einer Abspaltung des latenten Nebenmerkmals von dem manifesten Hauptmerkmal.

### Gesetzmäßiges Auftreten von Kreuzungsnova.

a = Elternform I		b = Elternform II		c = Novum	
I. Generation		II. Generation			
Fall I Novum (c) dominant	c	c : a : b = 9 : 3 : 4	(c + a) : b = (9 + 3) : 4 = 12 : 4 = 3 : 1		
Fall II Novum (c) mitdominant	a	a : c : b = 9 : 3 : 4	(a + c) : b = (9 + 3) : 4 = 12 : 4 = 3 : 1		
Fall III Novum (c) rezessiv	a	a : c : b = 12 : 3 : 1	(a : (c + b) = 12 : (3 + 1) = 12 : 4 = 3 : 1		
Fall IV Novum (c) mitrezessiv	a	a : b : c = 12 : 3 : 1	a : (b + c) = 12 : (3 + 1) = 12 : 4 = 3 : 1		

Für das Auftreten eines positiven neuen Merkmales, welches beiden Elternformen fehlte, also für eine aufsteigende Zustandsänderung seien folgende Beispiele genannt. Rote Blütenfarbe aus der Kreuzung von rosablühenden *Pisum arvense*-Rassen mit weißen *Pisum sativum*-Rassen, ferner Runzelform der Samen aus rundsamigen *P. arvense*  $\times$  rundsamigen *P. sativum*. Ferner roter Makel in den Blattachsen bei Makellosigkeit der Eltern *P. arvense*  $\times$  *P. sativum*, endlich violette Blüte bei Levkojenmischlingen aus Rot  $\times$  Weiß oder umgekehrt, ebenso aus einer weißblütigen Rasse mit behaarten Blättern und einer gleichfalls weißblütigen Rasse mit glatten Blättern. Interessant ist auch der Fall, daß die Kreuzung *Verbena teucrioides* Niveni (weißblühend)  $\times$  *Verbena erinoides* (weißblühend) hellviolett blühende Mischlinge erster Generation liefert, die bezüglich der Gestaltung ihrer Blätter Spaltung (Pleiotypie) in zwei Formen aufweisen. In den genannten Fällen tritt das neue Merkmal als dominierend auf und ist wenigstens in gewissen Fällen allerdings nur an bestimmten Individuen sofort konstant. Die drei bezüglich *Pisum* angeführten Kreuzungsnova sind übrigens wohl als Rückschläge nach dem Grundtypus von *Pisum arvense* zu betrachten. Ein direktes Hervorgehen einer Vollrasse aus einer Defektrasse wurde ferner bezüglich der Samenschalenfarbe an gewissen Bohnenmischlingen beobachtet. Es handelt sich um gleichmäßige Färbung in schwarz oder in dunkelbraun bei Kreuzung einer weißen mit einer hellbraunen Elternrasse; an Wertigkeit liegt hier ein besonderer Fall von Mitdominanz vor (nämlich 1:1 statt 3:1 in der zweiten Generation). Als mitdominierend im gewöhnlichen Sinne tritt das neue Merkmal aschviolette Blütenfarbe an Levkojenmischlingen aus rot  $\times$  weiß hervor — als mitrezessiv das Novum aschrosa Blütenfarbe aus derselben Levkojenkreuzung<sup>1)</sup> ebenso das Novum Sechszelligkeit aus der Kreuzung *Hordeum*

1) d. h. mitrezessiv, wenn man die pigmentblütigen Mischlinge für sich betrachtet. Von den Mischlingen dieser Gruppe erweist sich nur ein Teil, etwa ein Viertel, als bereits konstant, die Mehrzahl, etwa drei Viertel, spaltet sich noch weiter in aschrosa : weiß = 3 : 1.

distichum zeocrithum  $\times$  H. tetr. trifurcatum. — In den bisher genannten Fällen handelt es sich um Bildung einer neuen Vollrasse, d. h. bei Hervortreten des neuen Merkmales als dominierend, mitdominierend oder rezessiv stellt ein bestimmter Teil der Träger des Novums einer Vollrasse dar, ein anderer spaltet sich weiter in bestimmte Formen und in bestimmtem Zahlenverhältnis. Nur wenn das neue Merkmal — z. B. Sechszelligkeit bei Gerste — als mitrezessiv sensu stricto auftritt, sind bereits alle Träger desselben sofort konstant. Von ganz anderer Art ist die Inkonstanz, welche wir bei der Bildung einer Mittelrasse<sup>1)</sup> oder einer Teilrasse aus einer Defektrasse beobachten. Hier sind nämlich die Träger des Kreuzungsnovums durchweg inkonstant, sie liefern in ihrer Deszendenz neben dem Novum elterngleiche Individuen entweder in etwa gleicher Zahl oder sogar in der Mehrzahl. Beispiele solcher Hybridmutationen mit unvollkommener Vererbungsweise stellen dar: Die Violett-punktierung der Samenschale bei Erbsenmischlingen aus nichtpunktierterm *Pisum arvense*  $\times$  *P. sativum* ebenso die Marmorierung der Samenschale bei Bohnenmischlingen aus gleichmäßig gefärbten Elternformen weiß oder schwarz  $\times$  hellbraun oder violettbraun. Während in diesen beiden Fällen eine Mittelrasse neu entsteht, dürften die kriechenden und die Riesenformen unter den Bohnenbastarden *Phaseolus vulgaris*  $\times$  *Ph. multiflorus* Halbassen darstellen. Der eben gegebenen Übersicht seien solche Fälle gegenüber gestellt, in welchen ein Merkmal der einen oder der anderen Elternform infolge von Fremdkreuzung verschwindet, also eine absteigende Zustandsänderung stattfindet. Auch hier kann das negative Novum vollkommene oder unvollkommene Erblichkeit aufweisen. Als konstante Defektrassen wurden erhalten: Gleichmäßig braunschalige Deszendenten in der zweiten Generation aus marmoriert-samigem *Pisum arvense*  $\times$  *P. sativum*, ebenso aus punktiertsamigem *P. arvense*  $\times$  *P. sativum*. Des Weiteren wurden an Bohnenmischlingen aus dunkel marmorierter Samenschale  $\times$  weißer Samenschale konstante Individuen mit gleichmäßig gefärbter Samenschale von der zweiten Generation ab erhalten. Noch deutlicher sind als Defektmutationen zu bezeichnen die wenigstens teilweise konstanten weißblühenden Bastarde in der zweiten Generation und die weißschaligen in der vierten Generation aus *Phaseolus vulgaris* (violettblühend und braunschalig)  $\times$  *Ph. multiflorus* (rotblühend und marmoriert-samig). Es gehören ferner hierher die Nova unter den Gerstenhybriden, nämlich vierzeilige aus zweizeilig  $\times$  sechszeilig und die bekannte granenlose Gerste *Rimpaus* aus der begranneten Stedelgerste  $\times$  der kapuzentragenden- oder Gabelgerste. — Herabsetzung einer Vollrasse zu einer Mittelrasse, also Degradierung eines Merkmales aus dem vollaktiven Zustand zum halbaktiven Zustand, wurde erhalten bei Kreuzung des konstant marmoriertsamigen *Pisum arvense*  $\times$  *P. sativum*: kein einziger der marmoriertsamigen Abkömmlinge aus der Kreuzung erwies sich als konstant, wie es doch der *P. arvense*-Elter gewesen war. Ein gleiches Verhalten ist bezüglich gewisser Merkmale an Bohnenmischlingen und Bohnenbastarden zu vermuten.

1) Scheinbare Mittelrassen stellen ihrer Deszendenz nach jene Formen dar, welche sich durch die natürliche Kreuzung zweier bei Selbstbefruchtung völlig oder in bestimmtem Prozentsatz konstanter Formen immer wieder neu erzeugen. Ein solcher Fall ist beispielsweise durch die Heterostylie bei den Primeln gegeben.

Bezüglich der Bildungsweise der angeführten Hybridmutationen ist es, wenigstens in der Mehrzahl der Fälle, ganz zweifellos, daß das Novum nicht einfach durch eine Verbindung manifester Merkmale der beiden Eltern entsteht, sondern ein wirklich neu aufgetretenes Merkmal darstellt. Das Vorkommen gelegentlicher spontaner Andeutungen nach der betreffenden Richtung hin bei der einen oder der anderen Elternform, das Vorkommen des betreffenden Merkmals bei nahen Verwandten der Mutter- oder Vaternasse berechtigt zu der Annahme, daß die Kreuzungsnova in dem einem Elter, eventuell auch in beiden bereits latent vorhanden sind. Die Fremdkreuzung gibt also bloß die Auslösung zum Manifestwerden ab oder ändert den Zustand des Merkmals nach der Latenz hin. Allerdings ist es nicht in allen Fällen, die ich früher anführte, zweifellos, welche der beiden Elternformen als kryptomer, d. h. als Trägerin des Kreuzungsnovum, und welche als bloß auslösend aufzufassen ist. Sicher kryptomer sind jene Formen, welche ein sogenanntes typisches, mit den anderen Merkmalen sonst verkoppeltes Merkmal vermissen lassen, welche dadurch geradezu als Korrelationsbrecher erscheinen. Dies gilt z. B. von den angeführten Defektrassen von *Pisum arvense*. Ja man darf wohl überhaupt Defektrassen — speziell pigmentlose, albinotische Formen — als der Kryptomerie verdächtig bezeichnen. Allerdings ist der experimentelle Beweis hierfür oft nicht durch Kreuzung mit jedweder anderen Rasse zu erbringen. Nicht selten erweisen sich nur ganz bestimmte fremde Rassen als geeignet zur Aktivierung des Merkmals, welches in der kryptomeren Form schlummert. So gibt nur Kreuzung einer glattblättrigen und einer behaartblättrigen weißen Leukojenrasse violette Hybriden, nicht aber Kreuzung zweier weißer Rassen, welche im Charakter ihrer Blätter übereinstimmen. Es scheint, wenigstens in manchen Fällen, ein ganz bestimmter Grad systematischer Fremdheit der Elternform zur Auslösung einer Hybridmutation erforderlich zu sein.

Ein bemerkenswerter Unterschied besteht zwischen der Hybridmutation, also dem Auftreten einer neuen, diskontinuierlichen Abänderung und der Hybridverstärkung einer kontinuierlichen Variation. So beobachtete ich, daß die in continuo variierende Grünfärbung des Speichergewebes bei *Pisum sativum* oder die Purpurpigmentierung der Fruchtheile bei *P. arvense* im Anschlusse an Fremdkreuzung eine zweifellose Verstärkung erfahren kann. Niemals resultierte jedoch daraus eine neue Form von gesetzmäßiger Vererbungsweise, speziell keine konstante oder Vollrasse. Ob dabei etwa eine Hybridmutation des Liniencharakters im Sinne JOHANNSENS stattfindet (was recht wohl möglich wäre) vermag ich allerdings noch nicht mit Sicherheit zu entscheiden.

Zum Schlusse sei die Frage nach der Herkunft der kryptomeren Formen behandelt. In den meisten oben geschilderten Fällen ist leider die Aszendenz unbekannt, nur erscheinen die betreffenden Rassen nicht durch kontinuierliche Variation mit der typischen Form verknüpft, vielmehr diskontinuierlich oder mutativ davon verschieden. Sie dürften daher nicht durch kontinuierliche Variation und Selektion, sondern durch Rassenmutation, sei sie eine retrogressive oder degressive, entstanden sein. Für einzelne Formen ist es sogar festgestellt, daß eine Hybridisation und Merkmalsaufspaltung ursprünglich zu ihrer Bildung geführt hat, daß sie selbst einfache Kryptohybriden sind und bei einer neuerlichen Fremdkreuzung diese ihre Natur durch einen anscheinenden gesetzmäßigen Atavismus verraten. In diesen Fällen, aber auch

in einigen anderen, mit unbekannter Herkunft der kryptomeren Elternform, dürften die sogenannten Kreuzungsnova nichts anderes darstellen, wie stammelterliche Merkmale, welche nach vorübergehender Latenz neuerlich manifest werden. — Doch will ich damit keineswegs sagen, daß sämtliche latente Merkmale bezw. Kreuzungsnova atavistischer Natur seien. Gewiß sind wohl viele kryptomere Rassen nicht auf einfache Kreuzung und Aufspaltung, sondern auf Spontanmutation oder auf eigentliche Hybridmutation zurückzuführen. Die Bildung von Defektformen, z. B. des makellosen *Pisum arvense* oder des weißblühenden *Phaseolus multiflorus* ist als eine retrogressive Mutation, die Bildung des rosablühenden oder marmorierten *Pisum arvense* als eine degressive Mutation zu bezeichnen. Die kryptomeren Formen sind also anzusehen als latent veranlagt zur sprungweisen Änderung ihres Rassencharakters, als eventuell vor einer Spontanmutation stehende Formen.

Nicht minder interessant als die eigentlichen Kreuzungsnova erscheint das neuerliche Auftreten stammelterlicher Merkmale an solchen Abkömmlingen aus einer ursprünglichen Kreuzung, welche jener Merkmale entbehren und bei Inzucht bezw. isomorpher Xenogamie bereits konstant sind. Solche Formen sind als einfache Kryptohybriden zu bezeichnen. Bei einer neuerlichen Kreuzung mit andersgearteten Abkömmlingen aus derselben ursprünglichen Kreuzung oder mit einer der Elternrassen oder mit einer geeigneten fremden Rasse lassen sie ihren latenten atavistischen Besitz hervortreten. Es fanden sich Individuen dieser Art in gewissen Kreuzungsfällen sowohl unter den bereits konstanten Trägern des dominierenden Merkmales als unter den samenbeständigen Trägern des rezessiven Merkmales. So hatte ich aus einer roten und einer weißen Levkojenrasse von der zweiten Generation ab violette, aschviolette, rosafarbene, aschrosafarbene und weiße Kreuzungsdeszendenten erhalten. Einzelne Träger der genannten Pigmentierungen erwiesen sich als bereits konstant, verrieten jedoch bei neuerlicher Fremdkreuzung den latenten Besitz bestimmter anderer Farbstufen. Ein gleiches zeigten die von den einzelnen Farbgruppen abgespaltenen Albinos — obwohl äußerlich einander gleichend, zeigten sie doch bei neuerlicher Fremdkreuzung einen verschiedenartigen Charakter. — Auch die mitunter beobachtete Mehrgestaltigkeit oder Pleiotypie der ersten Mischlingsgeneration bei Kreuzung verschiedener Rassen, z. B. bezüglich der Blütenfarbe (Verbenen, Primeln, Levkojen und Antirrhinum) oder bezüglich der Behaarung unter Levkojen — könnte auf kryptohybride Natur eines oder beider Eltern hinweisen.

Zweifellos besteht demnach die Möglichkeit, daß aus einer Kreuzung konstante Träger eines Merkmales resultieren, welche noch die Anlage zu dem konkurrierenden stammelterlichen Merkmale latent in sich enthalten.

Nach dem Gesagten können wir wohl die Erkenntnis als gesichert bezeichnen, daß eine gesetzmäßige Manifestation von latenten Merkmalen durch Fremdkreuzung ausgelöst werden kann, daß die Hybridisation einen gewichtigen Faktor für die Rassenmutation (nach DE VRIES), ein wichtiges experimentelles Hilfsmittel für die Systematik und die Abstammungslehre wie auch für die praktische Pflanzen- und Tierzüchtung darstellt. Die Ursachen für die Entstehung neuer Merkmale an sich, die Grundlagen der progressiven oder Artmutation bleiben allerdings unaufgeklärt.

## 4. Eine auf die Struktur und Entwicklungsgeschichte begründete Klassifikation der Uredineen.

Von J. C. Arthur, Prof. an der Purdue Universität, Lafayette, Indiana.

Die Klassifikation der Uredineen ist bis jetzt für den systematischen Mykologen ein Problem gewesen, das nur eine ungenügende Lösung gefunden hat. Einige von den Schwierigkeiten mögen ihre Erklärung finden in der großen Verschiedenheit der Entwicklung, der Kompliziertheit des Lebenslaufs, den Veränderungen infolge des Parasitismus und im Mißlingen der Bestrebungen, den Verlauf oder die wirkliche Natur und den Sitz geschlechtlicher Vorgänge zu erkennen.

Das ausschließliche Interesse der Uredinologen von den Zeiten PERSOONS bis auf den heutigen Tag hat sich auf die zahlreichen Arten des Genus *Puccinia* und seines Konsorten *Uromyces* konzentriert, und hier fast ausschließlich auf die Teleutosporen. Die Teleutosporen dieser Gattungen sind sehr in die Augen fallend und lassen sich behufs mikroskopischer Untersuchung leicht loslösen, da sie nur lose in einem nackten Lager vereinigt sind. Ihre verhärteten Wände, die sie für den Ruhezustand geeignet machen, weisen eine dunkle Farbe und verschiedenartige Skulptur auf, und dies macht sie zu schönen Objekten für mikroskopische Untersuchungen. Diese hervorragenden Züge haben die Uredinologen davon abgehalten, anderen Sporenformen die ihnen gebührende Aufmerksamkeit zu schenken und die große Bedeutung der Kenntnis der vollen Entwicklungsgeschichte einer jeden Art als Erfordernis für ihre spezifische Bestimmung in Schatten gestellt. Infolge dieser Situation ist die Klassifikation auf der Grundlage natürlicher Verwandtschaft am wenigsten in der von dem Genus *Puccinia* und *Uromyces* repräsentierten Gruppe fortgeschritten und am meisten in der Gruppe der *Melampsoraceen*, wo die Teleutosporen weniger in die Augen fallen und sich viel weniger leicht untersuchen lassen, daher die anderen Sporenformen mehr in den Vordergrund treten.

Um ein auf natürlicher Gruppierung beruhendes Klassifikationssystem aufzubauen, war es zu allererst wünschenswert, zwischen solchen Merkmalen, die von der Anpassung an die Umgebung abhängen, und solchen zu unterscheiden, die wesentlich zur Natur der Arten gehören. So kann man die Germination der Teleutosporen unmittelbar nach der Reife oder nach einer Ruheperiode als einen untergeordneten Anpassungszug ansehen, und deshalb ist die Einteilung SCHROETERS in *Lepto-* und *Mikroformen* außer acht gelassen worden. Aus ähnlichem Grunde sind die „*Auteu-*“ und „*Hetero-*“-Formen nicht getrennt worden.

Nach Beseitigung einiger geringfügiger Schwierigkeiten trat die Notwendigkeit ein, zwei grundlegende und voneinander unabhängige Fragen zu beantworten: 1. In welchem Stadium des Entwicklungszyklus existierte der geschlechtliche Prozeß oder dessen Äquivalent? und 2. Welches ist die geschichtliche Entwicklung der Sporenformen, d. h. besaßen die Roste ursprünglich alle Sporenformen und verloren sie in

ihrer Entwicklung einige der Formen in gewissen Gattungen, indem sie so die Brachy-, Opsi-, Lepto- und Mikrogruppen hervorbrachten, oder gab es ursprünglich nur eine Sporenform, zu der die anderen nach und nach hinzukamen? Viel ist über diese Fragen geschrieben worden, aber keine Antwort hat allgemeinen Beifall gefunden. Ohne eine Kritik der von verschiedenen Autoren aufgestellten Ansichten vorzunehmen, möge es mir gestattet sein, die Theorie vorzulegen, auf die ich meine Klassifikation aufgebaut habe, und kurz die Gründe dafür anzuführen.

Ich habe angenommen, daß der Geschlechtsakt entweder in der Teleutospore stattfindet, oder in Verbindung mit den Pykniden, die das zuerst daraus entstehende Gebilde sind. Demnach liefert die Teleutospore und ihre Keimart die Grundmerkmale des Systems, und an zweiter Stelle kommen die Pykniden. Um irgend einer Form in diesem Entwurf ihren Platz anzuweisen, ist es notwendig, den Bau der Teleutospore und ihre Germinationsart zu kennen oder anzunehmen. Sind die Merkmale der Pyknide gleichfalls bekannt, so wird alles Weitere leicht. Meine Gründe dafür, daß ich der Teleutospore und der Pyknide solche Bedeutung beilege, beruhen z. T. auf Erwägungen zytologischer Natur, z. T. auf beobachtetem physiologischem Verhalten. Es würde zu viel Zeit in Anspruch nehmen, diese Gründe hier wieder darzulegen. Einige Hinweise auf diese Punkte finden sich in meinen früheren Artikeln.

In bezug auf die ursprüngliche Anzahl von Sporengelbilden habe ich angenommen, daß es deren in allen Fällen vier gab: Pyknide, Aecidium, Uredo und Teleutosorus, und daß die Teleutospore durch Bildung eines Basidiums keimte, das vier Basidiensporen trug. Ich glaube auch, daß die Arten zuerst plurivor waren. Als sie mehr und mehr spezialisiert und auf weniger Wirte beschränkt wurden, verloren einige Arten entweder die Uredo oder das Aecidium oder beide und vielleicht auch die Pyknide. Dies ist im wesentlichen FISCHERS<sup>2)</sup> Theorie, der freilich zu seinen Schlüssen von einem von des Verfassers verschiedenen Standpunkt kam. Ich beschränke meine Theorie nicht auf eine Gruppe, die die pucciniaartigen Rostpilze enthält, sondern ziehe in Erwägung, daß sie alle Rostformen jeglichen Charakters umfaßt, obwohl in einzelnen Fällen unsere gegenwärtige Kenntnis zu dürftig sein mag, den Beweis dafür zu liefern.

Diese Theorie erklärt die Gegenwart aller Sporenformen in Gattungen verschiedensten Charakters, wie Coleosporium, Melampsora, Phragmidium und Puccinia, die den ganzen Umfang der Familie der Uredineen repräsentieren, und erklärt auch die Spuren von Sporenformen in Arten, wo sie normalerweise nicht vorkommen, wie Uredosporen in den Lagern der Opsi- und Mikroformen, und die Peridienzellen und Uredosporen in den Teleutolagern der Puccinia Xylorrhizae und ähnlicher Arten.

1) The aecidium as a device to restore vigor to the fungus. Proc. Soc. Prom. Ag. Sci. for 1902, p. 65—69, 1903.

Taxonomic Importance of the Spermogonium. Bull. Torr. Bot. Club 1904, Vol. XXXI, p. 113—123.

2) ED. FISCHER, Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über Rostpilze. Beitr. z. Krypt. d. Schweiz 1898, Bd. I, p. 115.

Wie FISCHER gezeigt hat, vermeidet diese Theorie die Notwendigkeit, die Art und Weise zu erklären, wie ähnliche Sporenformen in einer späten Entwicklungsperiode aus sehr verschiedenen Stammformen entstehen konnten.

Eine andere Frage, deren Beantwortung ich für notwendig hielt, ehe ich ein auf natürlicher Verwandtschaft beruhendes Klassifikationsschema aufstellte, war die nach der Bedeutung, welche dem parasitischen Einfluß zugeschrieben werden muß. Inwieweit hat der strikte Parasitismus der Uredineen deren Entwicklung modifiziert oder in bestimmte Richtungen gelenkt? Wenn man im Auge behält, daß das besondere Genus *Ravenelia* sich fast nur auf Leguminosen, *Phragmidium* auf Rosaceen und *Hyalopsora* auf Farne beschränkt, während es andere weniger auffallende Beispiele der Beschränkung eines Rostgenus auf eine einzige Phanerogamenfamilie gibt, und wenn man des weiteren die engen Grenzlinien der Arten und ihrer biologischen Unterabteilung, wie sie durch Kulturenzüchtung beleuchtet werden, in Betracht zieht, dann kann man ohne Zögern behaupten, daß die phylogenetische Entwicklung von Rostpilzen in großem Umfang der späteren phylogenetischen Entwicklung der Phanerogamen und Farne gefolgt und von derselben eingeschränkt worden ist. Die Anerkennung dieses Prinzips gewährt nicht so sehr ein positives Mittel, die Spezies und Gattungen der Rostpilze zu sondern, obwohl es in dieser Beziehung wertvoll ist, als sie ein negatives Kennzeichen zur Feststellung von Formen an die Hand gibt, die an einer falschen Stelle des Schemas eingereiht worden sind.

Indem wir nun die im vorstehenden niedergelegten Prinzipien anwenden, zeigt es sich, daß die Ordnung der Uredineen, je nach der Natur der Teleutosporen und ihrer Germination, einfach in drei Familien zerfällt, die von einer Anzahl Gelehrter *Coleosporiaceae*, *Melampsoraceae* und *Pucciniaceae* genannt worden sind. Jede dieser Familien kann in drei oder mehr Gruppen oder Unterfamilien eingeteilt werden, die sich auf morphologische, allen Sporenformen entnommene Merkmale gründen. Die Unterfamilien zeigen einen gewissen Fortschritt in ihrer Beziehung zu dem Wirt und können in einer aufsteigenden Reihe angeordnet werden, in der ein Teil oder alle Sporenformen entstehen 1. zwischen der Cuticula und den Epidermiszellen, 2. zwischen den Epidermiszellen und dem Mesophyllgewebe, oder 3. zwischen den Zellen der Mesophyllgewebe eingelagert. Es gibt natürlich verschiedene Abstufungen zwischen den drei Ursprungsarten der Sporengelände, z. B. Teleutosporen kommen in den Epidermalzellen in einigen Spezies der Unterfamilie, die *Pucciniastrum* enthält, vor, obgleich sie meist gerade unter den Epidermalzellen sind. Im allgemeinen zeigt die Tiefe in den Geweben des Wirtes, den sich der Pilz zum Sitz seines Lagers ausgewählt hat, eine gewisse Beziehung zu der phylogenetischen Entwicklung.

Es ist in einigen Fällen möglich, die Unterfamilie in Tribus einzuteilen, indem man morphologische Merkmale anwendet. In den übrig bleibenden Fällen, kann man die Erwägung gelten lassen, daß die ganze Unterfamilie, wie sie jetzt besteht, eine einzige Tribus bildet. Der Tribus untergeordnet sind die Gattungen, und in der Begrenzung der Gattungen findet sich die einschneidendste Neuerung, die die vorgeschlagene Klassifikation vorzulegen hat, und von der nach des Vortragenden Ansicht der nachhaltigste Antrieb zu einem besseren Verständnis der Systemkunde der Ure-

dineen kommen wird. Wenn wir zugeben, wie wir nach meiner Ansicht müssen, daß jedes Phylum oder jede zusammengehörige Gruppe von Phyla, aus denen eine Tribus entstanden ist, zwei Arten in seiner Entwicklung zeigt, eine, die sich auf die Zahl und Lage der Teleutosporenzellen, und die andere, die sich auf die Anzahl der beibehaltenen Sporengelände bezieht, so können wir uns nicht der Notwendigkeit entziehen, diese beiden Merkmale in der Diagnose der Gattungen zu verwenden. Nie ist die Richtigkeit des Verfahrens ernsthaft in Frage gestellt worden, die Zahl und Lage der Teleutosporenzellen als generische Merkmale zu benutzen, wenn diese überhaupt in Prominenz sind. So unterscheidet sich *Phragmopyxis* von *Uropyxis* dadurch, daß sie drei statt zwei Zellen in der Teleutospore hat, und von *Triphragmium* durch reihenförmige Anordnung der Zellen, anstatt daß diese sich gegenseitig in Kugelform gezwängt haben. Aber die hervorragendsten Beispiele sind *Puccinia* und *Uromyces*, die sich durchaus nicht unterscheiden, ausgenommen dadurch, daß die erstere zweizellige und der letztere einzellige Teleutosporen hat. Bei *Puccinia* und *Uromyces* variiert die Deutlichkeit des Septums sehr, wodurch die Bestimmung der Gattung sehr erschwert wird; so wiegen oft einzellige Teleutosporen bei *Puccinia Allii*, *P. simplex*, *P. Sonchi* und anderen Arten vor. FISCHER<sup>1)</sup> hat darauf hingewiesen, daß oft eine nähere Beziehung zwischen Arten von *Uromyces* und *Puccinia*, die auf demselben oder auf ähnlichen Wirtenleben, besteht, als zwischen diesen und anderen Spezies von *Uromyces* und *Puccinia*, eine Tatsache, die ich selbst in meinen Studien gleichfalls beobachtet habe.

Diese Tatsachen werden hier erwähnt, nicht um zu zeigen, daß *Puccinia* und *Uromyces* in eine Gattung vereinigt werden sollten, was durchaus nicht wünschenswert wäre, sondern um den augenfälligen Parallelismus vieler Gattungen der Rostpilze zu betonen. Wenn eine Anzahl Phyla gegeben ist, von denen solche Gattungen wie *Puccinia*, *Phragmidium*, *Ravenelia*, *Melampsora* und *Coleosporium* abgeleitet worden sind, so muß das Bestreben nach paralleler Entwicklung wegen der Einheitlichkeit der durch strikten Parasitismus auferlegten Bedingungen so groß sein, daß wir uns nicht wundern dürfen, wenn die Gruppen, die jene Gattungen repräsentieren, große Ähnlichkeit aufweisen. Nichts illustriert dies besser als der Umstand, daß in jeder Gruppe viererlei Spezies vorwiegen: 1. solche, die alle Sporenformen besitzen, 2. solche ohne *Uredo*, 3. solche ohne *Aecidia* und 4. solche ohne *Uredo* und *Aecidia*. Eine derartige Reduktion von Sporenformen ist nicht ein Spiel der Laune, sondern unter günstigen Entwicklungsbedingungen weist eine Spezies dieselbe Anzahl und Art von Sporenformen mit unveränderlicher Reihenfolge auf. Dieses Merkmal wird jetzt oft gebraucht, um Arten zu unterscheiden, außer anderen Merkmalen, oder wo diese undeutlich sind. Manchmal gebraucht man es für Gattungen, aber bis jetzt immer nicht ohne Zweifel an seiner Gültigkeit; so unterscheidet sich *Calyptospora* von *Pucciniastrum* hauptsächlich durch die Abwesenheit von *Uredo*. Es scheint mir, daß darin ein gültiges Merkmal liegt, nicht nur für die Unterscheidung der Arten, sondern auch der Gattungen, das sich in Verbindung mit anderen Merkmalen gebrauchen läßt, ferner,

1) ED. FISCHER, Die Uredineen der Schweiz 1904, p. XLVI.

daß es auf phylogenetischen Gründen beruht. Deshalb ist es in die hiermit vorgelegte Klassifikation mit aufgenommen.

Nachdem wir die Arten der Rostpilze in Gattungen eingeteilt haben, in denen die Anzahl der Sporenformen als Kennzeichen gewählt ist, wird es sich zeigen, daß in jeder Tribus die Gattungen in vier natürliche Gruppen zerfallen, für die ich die Namen Eugyrinae, Aeciogyrinae, Urogyrinae und Teliogyrinae vorschlage. Diese Gruppen repräsentieren die parallelen Entwicklungslinien, die von jeder Tribus der Uredineen befolgt werden, soweit unsere gegenwärtige Kenntnis uns zu einem Urteil befähigt. Es kommt daher vor, daß die Gattungen in benachbarten Gruppen zuweilen mehr Kennzeichen naher Verwandtschaft zeigen als diejenigen, die zu derselben Gruppe gehören, eine Tatsache, die allerdings ihren Grund nicht in enger Verwandtschaft, sondern im Parallelismus der Entwicklung hat.

Nachdem ich nun die Hauptgründe vorgeführt habe, die der Klassifikation in ihren hervorragendsten Zügen zugrunde liegen, wie sie sich nach meiner Ansicht gestalten, ohne daß der Versuch gemacht wäre, den vollen Beweis für ihre Unterstützung anzutreten, bleibt nur noch übrig, ein Wort inbezug auf die hier angewendete Nomenklatur zu sagen. Diese gründet sich auf die amerikanische Idee von Typen und befolgt den Philadelphischen Kodex, der jetzt dem botanischen Publikum wohl bekannt ist. Eine Anzahl bereits veröffentlichter Gattungen sind nicht in der Klassifikation untergebracht aus Mangel an Kenntnis ihrer vollen Lebensgeschichte. Viele Arten, die zu den in Ungnade gefallenen Gattungen *Puccinia* und *Uromyces* gehören und deren Entwicklungszyklus so unvollständig bekannt ist, daß man sie nicht mit gutem Gewissen in ihren korrekten Gattungen unterbringen kann, können wohl unter diesen Namen bleiben, bis man weitere Kenntnis hat. Die formalen Gattungen *Aecidium* und *Uredo* (nicht die wirklichen Gattungen desselben Namens), *Roestelia*, *Caecoma* und *Peridermium* können wie bisher benutzt werden, die Formen unter sich zu subsumieren, für die man die Kenntnis ihrer vollen Verwandtschaft nicht erlangen kann. In der vorstehenden Darstellung habe ich die Nomenklatur der Gattungen und höheren Gruppen im Einklang mit dem gewöhnlichen Gebrauch der Klarheit wegen angewandt, mache aber Gebrauch von der revidierten Nomenklatur in dem folgenden Klassifikationsumriß. In der Darlegung habe ich die gewöhnlich in bezug auf Sporenformen angewandte Terminologie gebraucht; aber in den folgenden Diagnosen habe ich anstatt *Pykniden*, *Aecidium*, *Uredo* und *Teleutosorus* als Namen von Sporenstrukturen *Pycnium*, *Aecium*, *Uredinum* und *Telium* mit ihren Ableitungen gebraucht<sup>1)</sup>. Da der volle Entwicklungszyklus vieler Gattungen noch nicht bekannt ist, kann deren genaue Stelle im System nur angenommen werden. Sind genügende Tatsachen bekannt, ihre annähernde Stelle anzudeuten, so sind solche Gattungen durch Fragezeichen kenntlich gemacht. In anderen Fällen kann nicht einmal deren annähernde Stelle angegeben werden, und solche nicht eingeordnete Gattungen stehen allein am Ende.

1) Ausführliche Darstellung in Bot. Gaz., 1905.

Ordnung **Uredinales** Diet.

ENGLER u. PRANTL, Pfl.-Fam. 1897, Bd. I, Abt. 1\*\*, p. 24.

**Familie Coleosporiaceae** Diet. — Basidien innerhalb; Telien wachsartig, Teliosporen meist seitlich zu kompakten Polstern zusammengedrängt, sessil, oder zuweilen mit dicken Stielen, Membran schwach gallertartig.

Unterfamilie **Coleosporiatae** nom. nov. — Basidiosporen auf langen Sterigmata; Pyknien und andere Sporenstrukturen zwischen der Epidermis und dem Mesophyll entstehend; Aecien, wenn vorhanden, mit blasigem, unregelmäßig aufbrechendem Peridium; Uredinien, wenn vorhanden, nackt, mit kettenförmigen Sporen.

Tribus I. Coleosporieae Diet.

A. Eugyrinae: 0, I, II, III besitzend.

1. **Coleosporium** Lév. Ann. Sci. Nat., 3rd. Ser. 1847, Tome VIII, p. 373. Typus: *Uredo Rhinanthacearum* DC., auf *Rhinanthus glaber*; France. (Syn. *Erannium* Bon. 1860; *Stichospora* Diet. 1899.)

D. Teliogyrinae: 0, III besitzend.

2. **Gallowaya** gen. nov. Telien hervorbrechend, in die Augen fallend, gallertartig, Teliosporen sessil, seitlich zusammengedrückt, einzellig, Membran glatt, farblos, am Scheitel verdickt und gallertartig; Aecien und Uredinien abwesend. Typus: *Coleosporium Pini* Gall., auf *Pinus Virginiana*; District of Columbia, U. S. A.  
*Gallowaya Pini* (Gall.) n. n.

Unterfamilie **Ochropsoratae** nom. nov. — Basidiosporen sessil; Pyknien subkutikular, andere Sporenstrukturen zwischen der Epidermis und dem Mesophyll entstehend; Aecien, wenn vorhanden, mit am Scheitel aufbrechendem Peridium; Uredinien, wenn vorhanden, von schwachen Paraphysen umgeben, Sporen einzeln auf Stielen gebildet.

Tribus I. Ochropsoreae nom. nov.

A. Eugyrinae: 0, I, II, III besitzend.

3. **Ochropsora** Diet. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1895, Bd. XIII, p. 401. Typus: *Melampsora pallida* Rostr., auf *Sorbus*; Europa.

4. **Mikronegeria** Diet. ENGLERS Bot. Jahrb. 1899, Bd. XXVII, p. 16. Typus: *Mikronegeria Fagi* D. u. N., auf *Fagus procera*; Chile.

Unterfamilie **Chrysopsoratae** nom. nov. — Basidiosporen auf kurzen Sterigmata; Pyknien und andere Sporenstrukturen im Mesophyll entstehend; Aecien ungewiß; Uredinien, wenn vorhanden, nackt, Sporen einzeln auf Stielen gebildet.

Tribus I. Chrysopsoreae nom. nov. — Teliosporen gestielt.

A. Eugyrinae: 0, I, II, III besitzend.

?5. **Zaghouania** Pat. Bull. Soc. Myc. Fr. 1901, Tome XVII, p. 187. Pl. 7. Typus: *Zaghouania Phillyreae* Pat., auf *Phillyrea media*; Tunis.

D. Teliogyrinae: 0, III besitzend.

6. **Chrysopsora** Lagh. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1891, Bd. IX, p. 345. Typus: *Chrysopsora Gynoxidis* Lagh., auf *Gynoxis pulchella* DC.; Ecuador.

Tribus II. Trichopsoreae nom. nov. — Teliosporen in Säulen.

D. Teliogyrinae: 0, III besitzend.

7. *Trichopsora* Lagh. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1891, Bd. IX, p. 347.  
 Typus: *Trichopsora Tournefortiae* Lagh., auf *Tournefortia* sp.;  
 Ecuador.

**Familie Uredinaceae** Lindl. — Basidien außerhalb; Telien fest, Teliosporen seitlich in Krusten oder Säulen vereinigt, sessil, Membran fest.

Unterfamilie **Pucciniastratae** nom. nov. — Pyknien subkutikular, andere Sporenstrukturen zwischen der Epidermis und dem Mesophyll entstehend, oder Telien in den Epidermiszellen oder zwischen den Mesophyllzellen; Teliosporen durch vertikale Scheidewände geteilt oder einzellig, unvollkommene Schichten bildend, oder solitär; Aecien, wenn vorhanden, mit zylindrischem Peridium, welches unregelmäßig oben aufbricht; Uredinien, wenn vorhanden, mit Peridium, Sporen einzeln auf Stielen gebildet.

Tribus I. **Pucciniastraeae** nom. nov. — Teliosporen in Schichten.

A. **Eugyrinae**: 0, I, II, III besitzend.

8. **Pucciniastrum** Otth, Mitt. d. nat. Ges. in Bern aus 1861, Bd. LXXI, p. 71. Typus: *Pucciniastrum Epilobii* Otth, auf *Epilobium angustifolium*; Schweiz. (Syn. *Phragmopsora* Magn. 1875; *Thekopsora* Magn. 1875.)

*Pucc. Pyrolae* (Pers.) n. n. (*Aecidium Pyrolae* Pers., *Thekopsora Pyrolae* Karst.); *P. minimum* (Schw.) n. n. (*Uredo minima* Schw.); *P. Myrtilli* (Schum.) n. n. (*Aecidium?* *Myrtilli* Schum., *Melamp-sora Vaccinii* Wint.); *P. Hydrangiae* (B. u. C.) n. n. (*Uredo Hydrangiae* B. u. C., *Thekopsora Hydrangiae* Magn.).

9. **Melampsoridium** Kleb. Zeitschr. f. Pfl.-Kr. 1899, Bd. IX, p. 21.  
 Typus: *Melamp-sora betulina* Tul., auf *Betula alba*; Europa.
10. **Melamp-sorella** Schröt. Hedw. 1874, Bd. XIII, p. 85. Typus: *Melamp-sorella caryophyllacearum* Schröt., auf *Stellaria media*; Deutschland.
- ? 11. **Hyalopsora** Magn. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1901, Bd. XIX, p. 582. Typus: *Uredo Aspidiotis* Pk., auf *Phegopteris Dryopteris*; New York.

B. **Aeciogyrinae**: 0, I, III besitzend.

12. **Calyptospora** Kühn, Hedw. 1869, Bd. VIII, p. 81. Typus: *Calyptospora Goeppertiana* Kühn, auf *Vaccinium Vitis-Idaea*; Deutschland.

Tribus II. **Milesieae** nom. nov. — Teliosporen solitär.

A. **Eugyrinae**: 0, I, II, III besitzend.

- ? 13. **Milesia** White, Scott. Nat. 1877, Bd. IV, p. 162. Pl. 2, Fig. 5.  
 Typus: *Milesia Polypodii* White, auf *Polypodium vulgare*;  
 Scotland. (Syn. *Uredinopsis* Magn. 1893.)

*Milesia mirabilis* (Pk.) n. n.; *M. Atkinsonii* (Magn.) n. n.; *M. Pteridis* (D. u. H.) n. n.; *M. Osmundae* (Magn.) n. n.; *M. Copelandi* (Syd.) n. n.

Unterfamilie **Chryso-myxatae** nom. nov. — Pyknien und andere Sporenstrukturen zwischen der Epidermis und dem Mesophyll entstehend; Teliosporen seitlich in Krusten vereinigt, hyphoidisch; Aecien, wenn vorhanden, mit nicht zylindrischem Peridium, welches am Scheitel aufbricht; Uredinien, wenn vorhanden, mit zartem oder ohne Peridium und kettenförmigen Sporen.

Tribus I. **Chryso-myxae** Diet.

A. **Eugyrinae**: 0, I, II, III besitzend.

14. **Melampsoropsis** (Schröt.) nom. nov. Typus: *Chrysomyxa Ledi* (A. u. S.) De B., auf *Ledum palustre*; Europa.

Mel. *Ledi* (A. u. S.) n. n.; *M. ledicola* (Pk.) n. n. (*Uredo ledicola* Pk.); *M. Pirolae* (DC.) n. n. (*Aecidium? Pirolae* DC.); *M. Empetri* (Pers.) n. n.; *M. Chiogenes* (Diet.) n. n.; *M. Arctostaphyli* (Diet.) n. n.; *M. Cassandrae* (P. u. C.) n. n.; *M. Rhododendri* (DC.) n. n.

D. Teliogyrinae: 0, III besitzend.

15. **Chrysomyxa** Ung. Beitr. z. vergl. Path. 1840, p. 24, Fig. 1—8. Typus: *Chrysomyxa Abietis* Ung., auf *Pinus Abietis* (*Abies alba* Mill.); Europa.

16. **Barclayella** Diet. Hedw. 1840, Bd. XXIX, p. 266. Pl. 15, Fig. 1. Typus: *Barclayella deformans* Diet., auf *Abies Smithiana* (*Picea Morinda*); India.

Unterfamilie **Uredinatae** nom nov. — Pyknien subkutikular, andere Sporenstrukturen zwischen der Epidermis und dem Mesophyll entstehend, manchmal mit subkutikularen Teliien; Teliosporen in Schichten; Aecien, wenn vorhanden, nackt; Uredinien, wenn vorhanden, nackt oder mit Peridium, Sporen einzeln auf Stielen gebildet.

Tribus I. **Uredineae** (Ung.) nom nov.

A. Eugyrinae: 0, I, II, III besitzend.

17. **Uredo** Pers. RÖMERS Neue Mag. f. d. Bot. 1794, Bd. I, p. 93. Typus: *Uredo Helioscopiae* Pers., auf *Euphorbia Helioscopia*; Europa. (Syn. *Melampsora* Cast. 1843; *Physonema* Lévl. 1847; *Podosporium* Lévl. 1847; *Podocystis* Fries, 1849; *Caeoma* Tul. 1854.)

*Uredo Medusae* (Thuem.) n. n.; *U. Amygdalinae* (Kleb.) n. n.; *U. Larici-Pentandri* (Kleb.) n. n.; *U. Allii-Salicis-albae* (Kleb.) n. n.; *U. Allii-fragilis* (Kleb.) n. n.; *U. Galanthi-fragilis* (Kleb.) n. n.; *U. Larici-Capraearum* (Kleb.) n. n.; *U. Larici-epitea* (Kleb.) n. n.; *U. repentis* (Plowr.) n. n.; *U. Euonymi-Capraearum* (Kleb.) n. n.; *U. alpina* (Juel) n. n.; *U. Allii-populina* (Kleb.) n. n.; *U. Bigelovii* (Thuem.) n. n.; *U. Euphorbiae-dulcis* (Othth) n. n.; *U. Laricis* (Hartig) n. n.; *U. Larici-populina* (Kleb.) n. n.; *U. Magnusiana* (Wagn.) n. n.; *U. pinitorqua* (Rostr.) n. n.; *U. Ribesii-auritae* (Kleb.) n. n.; *U. Ribesii-purpureae* (Kleb.) n. n.; *U. Ribesii-viminalis* (Kleb.) n. n.

- ? 18. **Schroeteriaster** Mag. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1896, Bd. XIV, p. 130, Taf. 9, Fig. 1—5. Typus: *Uromyces alpinus* Schröt., auf *Rumex alpinus*; Silesia.

- ? 19. **Physopella** gen. nov. — Pyknien und Aecien unbekannt. Uredinien von zahlreichen eingebogenen Paraphysen umgeben, ohne Peridium; Urediniosporen einzeln auf Stielen gebildet, Membran farbig, stachelig, Keimporen undeutlich; Teliien unter der Epidermis, mehr oder weniger linsenförmig, mehr als eine Schicht dick, Teliosporen kompakt, Membran farbig, dünn, oder die obersten Zellen oben verdickt. Typus: *Uredo Vitis* Thuem., auf *Vitis vinifera*; South Carolina.

*Phys. Vitis* (Thuem.) n. n.; *P. Fici* (Cast.) n. n. (*Uredo Fici* Cast., *U. Citri* Cke., *U. ficicola* Speg., *U. citrina* De T.); *P. Maclurae* (Speg.) n. n.; *P. Chermoliae* (Lagh.) n. n.

- ? 20. **Bubakia** gen. nov. — Pyknien und Aecien unbekannt. Uredinien ohne Paraphysen oder Peridium; Urediniosporen einzeln auf Stielen gebildet, Membran gefärbt, stachelig, Keimporen undeutlich; Teliien

subepidermal, mehr als eine Schicht dick, Teliosporen kompakt, Membran farbig, dünn oder in den obersten Zellen oben verdickt. Typus: *Melampsora Crotonis* Burr., auf *Croton capitatus*; Illinois.

*Bubakia Crotonis* (Burr.) n. n.

- ? 21. **Phakopsora** Diet. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1895, Bd. XIII, p. 333. Typus: *Melampsora punctiformis* B. u. D., auf *Galium Aparine*; India.

D. Teliogyrinae: 0, III besitzend.

22. **Chaconia** Juel. Bih. k. Sv. Vet. Akad. Handl. 1897, Bd. XXIII, afd. III, no. 10, p. 12. Typus: *Chaconia alutacea* Juel, auf *Calliandra Harrisii*; Paraguay.

Unterfamilie **Cronartiateae** nom. nov. — Pyknien und andere Sporenstrukturen im Mesophyll gebildet; Teliosporen in Säulen; Aecien, wenn vorhanden, mit blasenförmigem Peridium; Uredinien, wenn vorhanden, mit Peridium, Sporen einzeln auf Stielen gebildet.

Tribus I. Cronartieae Diet.

A. Eugyrinae: 0, I, II, III besitzend.

23. **Cronartium** Fries. Obs. Myc. 1815, Bd. I, p. \*220. Typus: *Cronartium asclepiadeum* Fr., auf *Asclepias* sp.; Sweden.

D. Teliogyrinae: 0, III besitzend.

24. **Alveolaria** Lagh. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1891, Bd. IX, p. 346. Typus: *Alveolaria Cordiae* Lagh., auf *Cordia* sp.; Ecuador.

25. **Baeodromus** Arth. Ann. Myc. 1905, Tome III, p. 19, Fig. 1. Typus: *Baeodromus Holwayi* Arth., auf *Senecio cinerarioides*; Mexico.

26. **Didymopsora** Diet. Hedw. 1899, Bd. XXXVIII, p. 254. Typus: *Didymopsora Solani-argentei* Diet., auf *Solanum argenteum*; Brazil.

27. **Dietelia** Henn. Hedw. 1897, Bd. XXXVI, p. 215. Typus: *Cronartium verruciforme* Henn., auf *Sida macrodon intermedia*; Argentine.

28. **Endophyllum** Lév. Mém. Soc. Linn. Paris 1825, Vol. IV, p. 208. Pl. 11, Fig. 1—3. Typus: *Endophyllum Persoonii* Lév., auf *Sempervivum tectorum*; France.

29. **Puccinosira** Lagh. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1891, Bd. IX, p. 344. Typus: *Puccinosira Triumphettae* Lagh., auf *Triumphetta* sp.; Ecuador. (Syn. *Schizospora* Diet., 1895; *Aecidiella* E. u. K. 1897.)

Familie **Aecidiaceae** Corda. — Basidien außerhalb; Telien gewöhnlich hervorbrechend, fest oder pulverig, Teliosporen frei oder in Bündeln, gestielt, Membran fest, oder selten mit äußerer hygroskopischer Schicht.

Unterfamilie **Raveneliatae** nom. nov. — Pyknien und andere Sporenstrukturen unter der Cuticula oder zwischen der Epidermis und dem Mesophyll entstehend; Teliosporen mit bündeligen oder freien Stielen; Aecien, wenn vorhanden, mit am Scheitel aufbrechendem Peridium oder selten ohne Peridium; Uredinien, wenn vorhanden, nackt, Sporen einzeln auf Stielen gebildet.

Tribus I. Raveneliatae nom. nov. — Teliosporen vereinigt.

A. Eugyrinae: 0, I, II, III besitzend.

30. *Neoravenelia* Long, Bot. Gaz. 1903, Bd. XXXV, p. 131. Pl. 3, Fig. 24. Typus: *Neoravenelia* *Holwayi* Long, auf *Prosopis juliflora*; Texas.

C. Urogyrinae: 0, II, III besitzend.

31. *Ravenelia* Berk. Gard. Chron. 1853, p. 132, Fig. 1. Typus: *Ravenelia glandulosa* B. u. C., auf *Tephrosia* sp.: South Carolina. (Syn. *Pleoravenelia* Long, 1903.)

- ? 32. *Anthomyces* Diet. Hedw. 1899, Bd. XXXVIII, p. 253. Typus: *Anthomyces brasiliensis* Diet., auf einer unbekanntem Leguminosenart; Brazil.

D. Teliogyrinae: 0, III besitzend.

33. *Dendroecia* gen. nov. — Pyknien subkutikular; Telien subkutikular oder subepidermal, Teliosporen in zusammengesetzten Köpfen, die Cysten tragen. Typus: *Ravenelia Farlowiana* Diet., auf *Acacia anisophylla*; Mexico.

*Dendroecia Farlowiana* (Diet.) n. n.; *D. verrucosa* (Cke. u. Ell.) n. n.; *D. Lysilomae* (Arth.) n. n.

Tribus II. • *Pileolarieae* nom. nov. — Teliosporen und Stiele frei.

A. Eugyrinae: 0, I, II, III besitzend.

- ? 34. *Uromycladium* McA. Ann. Myc. 1905, Bd. III, p. 305, Taf. 8, Fig. 21—24. Typus: *Uromycladium simplex* McA., auf *Acacia pycnantha*; Australia.

C. Urogyrinae: 0, II, III besitzend.

35. *Pileolaria* Cast. Obs. 1842, Bd. I, p. 22, mit 3 Figuren. Typus: *Pileolaria Terebinthi* Cast., auf *Pistacia Terebinthus*; France.

D. Teliogyrinae: 0, III besitzend.

36. *Macalpinia* gen. nov. — Teliosporen mehr als eine auf einem Stiel gebildet, einzellig. Aecien und Uredinien fehlen. Typus: *Uromyces Tepperianus* Sacc. auf *Acacia salicina*; Australia.

Tribus III. *Tranzschelieae* nom. nov. — Teliosporen frei und Stiele vereinigt.

A. Eugyrinae: 0, I, II, III besitzend.

37. *Tranzschelia* gen. nov. — Pyknien subkutikular, kegelförmig; Aecien mit Peridium, das am Scheitel aufbricht, Aeciosporen mit farbiger, warziger Membran; Uredinien nackt, mit Paraphysen, die mit den einzeln auf Stielen gebildeten, warzigen, oben dunkler gefärbten Sporen vermischt sind; Telien etwas pulverig, Teliosporen zweizellig und sich leicht in zwei Teile spaltend, Membran stark warzig. Typus: *Puccinia cohoesa* Long, auf *Anemone Caroliniana*; Texas.

*Tranzschelia cohoesa* (Long) n. n.; *T. punctata* (Pers.) n. n. (*Puccinia Pruni-spinosae* Pers., *Aecidium punctatum* Pers.).

B. Aeciogyrinae: 0, I, III besitzend.

38. *Lysospora* gen. nov. — Merkmale der Gattung *Tranzschelia*, aber ohne Uredinien. Typus: *Puccinia singularis* Magn., auf *Anemone ranunculoides*; Österreich.

*Lysospora singularis* (Magn.) n. n.

D. Teliogyrinae: 0, III besitzend.

39. **Polythelis** gen. nov. — Merkmale der Gattung *Tranzschelia*, aber ohne Aecien und Uredinien. Typus: *Puccinia Anemones* Pers., auf *Anemone nemorosa*; Europa.

*Polythelis fusca* (Pers.) n. n. (*Aecidium fuscum* Pers., *Puccinia Anemones* Pers.); *P. Pulsatillae* (Opiz) n. n. (*Pucc. Pulsatillae* Rostr.); *P. Thalictri* (Chev.) n. n.; *P. retecta* (Syd.) n. n.

Unterfamilie **Uropyxidatae** nom. nov. — Pyknien subkutikular, andere Sporenstrukturen subkutikular oder subepidermal; Teliosporen frei mit hygroskopischer Schicht; Aecien, wenn vorhanden, nackt; Uredinien, wenn vorhanden, nackt, Sporen einzeln auf Stielen gebildet und von Paraphysen umgeben.

Tribus I. Uropyxideae nom. nov. — Teliosporen mit hygroskopischer Schicht, Keimporen seitlich.

A. Eugyrinae: 0, I, II, III besitzend.

40. **Phragmopyxis** Diet. Engler u. Prantl, *Natürl. Pfl.* 1897, Bd. I, Abt. 1\*\*, p. 70, Fig. 47 A. Typus: *Phragmopyxis deglubens* (Berk. u. Curt.) Diet., auf *Leguminosae* sp. indet.; Texas.

C. Urogyrinae: 0, II, III besitzend.

41. **Uropyxis** Schröt. Hedw. 1875, Bd. XIV, p. 165. Typus: *Uropyxis Amorphae* (Curt.) Schröt., auf [*Amorpha* sp.]; South Carolina.

D. Teliogyrinae: 0, III besitzend.

42. **Calliospora** Arth. Bot. Gaz. 1905, Bd. XXXIX, p. 390. Typus: *Calliospora Holwayi* Arth., auf *Eysenhardtia orthocarpa*; Mexico.

Unterfamilie **Phragmidatae** nom. nov. — Pyknien subkutikular, andere Sporenstrukturen zwischen der Epidermis und dem Mesophyll entstehend; Teliosporen frei, Keimsporen oft mehr als eine und seitlich in jeder Zelle; Aecien, wenn vorhanden, nackt; Uredinien, wenn vorhanden, nackt, Sporen einzeln auf Stielen gebildet, gewöhnlich von Paraphysen umgeben.

Tribus I. Phragmidieae nom. nov. — Teliosporen mehr oder weniger warzig, Keimsporen gewöhnlich seitlich.

A. Eugyrinae: 0, I, II, III besitzend.

43. **Phragmidium** Link, *Ges. Nat. Freunde Mag.* 1813, Bd. VII, p. 30. Typus: *Puccinia mucronata* Pers. (Syn. *Puccinia* Pers. 1794; *Caeoma* Link, 1809; *Hypodermium* Link, 1813; *Aregma* Fries, 1815; *Puccinia Nees*, 1816; *Epitea* Fries, 1832; *Lecythea* Lévl. 1847.)

B. Aeciogyrinae: 0, I, III besitzend.

44. **Earlea** gen. nov. — Pyknien subkutikular; Aecien ohne Peridium, unbestimmt, Aeciosporen mit farbloser, warziger Membran; Telien subepidermal, Teliosporen vier- oder mehrzellig durch Querwände, Membran gefärbt, Keimsporen zwei in jeder Zelle und seitlich. Uredinien nicht vorhanden. Typus: *Aregma speciosa* Fr., auf *Rosa Carolina*; North Carolina.

*Earlea speciosa* (Fr.) n. n.

C. Urogyrinae: 0, II, III besitzend.

45. **Trachyspora** Fekl. Bot. Zeit. 1861, Bd. XIX, p. 250, Taf. 11, Fig. 3. Typus: *Trachyspora Alchemillae* Fekl. (*Uredo Alchemillae* Pers.), auf *Alchemilla vulgaris*; Europa.

46. *Triphragmium* Link, Linné, Sp. plant. cur. Willdenow, 6<sup>th</sup> ed. 1825, Tome VI, Heft 2, p. 84. Typus: *Triphragmium Ulmariae* Link, auf *Ulmaria* sp.; Europa.

D. Teliogyrinae: 0, III besitzend.

47. *Ameris* gen. nov. — Teliosporen nackt, Teliosporen einzellig, Membran farbig, stark warzig, Keimporen zwei oder mehr, seitlich. Aecien und Uredinien fehlen. Typus: *Uromyces rosicola* E. u. E. auf *Rosa acicularis*; Nebraska.

*Ameris rosicola* (E. u. E.) n. n.

48. *Nyssopsora* gen. nov. — Teliosporen in drei dreieckige Zellen durch schräge Scheidewände geteilt, Membran farbig, stachelig, Keimporen zwei oder mehr, seitlich. Aecien und Uredinien fehlen. Typus: *Triphragmium echinatum* Link, auf *Meum athamanticum*; France.

*Nyssopsora echinata* (Lk.) n. n.

Tribus II. *Gymnoconieae* nom. nov. — Teliosporen mehr oder weniger glatt, Keimporen gewöhnlich scheidelständig.

B. Aeciogyrinae: 0, I, III besitzend.

49. *Gymnoconia* Lagh. Tromso Mus. Aarsh. 1894, Bd. XVI, p. 140. Typus: *Puccinia Peckiana* Howe, auf *Rubus arcticus*; Swedish Lapland.

*Gymnoconia biloculare* (D. u. H.) n. n. (*Phragmidium biloculare* D. u. H.).

50. *Xenodochus* Schlecht. Linnæa 1826, Bd. I, p. 237, Pl. 3, Fig. 3. Typus: *Xenodochus carbonarius* Schl., auf *Sanguisorba officinalis*; Westphalia.

51. *Pucciniostele* Tr. u. Kom. Arb. d. Nat.-Ges., St. Petersburg. 1899, Bd. XXX, p. 138. Typus: *Pucciniostele Clarkiana* (Bardl.) Tr. u. Kom., auf *Astilbe rivularis*; India (Syn. *Klastopsora* Diet. 1904).

C. Urogyrinae: 0, II, III besitzend.

52. *Kuehneola* Magn. Botan. Centr. 1898, Bd. LXXIV, p. 169. Typus: *Phragmidium albidum* (Kühn) Ludw., auf *Rubus fruticosus*; Europa.

*Kuehneola Uredinis* (Lk.) n. n. (*Oidium Uredinis* Link; *Chryso-myxa albida* Kühn; *Phragmidium albidum* Ludw.); *K. Potentillae* (Schw.) n. n. (*Puccinia Potentillae* Schw.; *Phragmidium Potentillae-Canadensis* Diet.); *K. Tormentillae* (Fckl.) n. n.

Unterfamilie *Aecidiatae* nom. nov. — Pyknien und andere Sporenstrukturen im Mesophyll gebildet; Teliosporen frei, mehr oder weniger in Gallerte gelagert, Keimporen mehr als eine und seitlich; Aecien bestimmt, Peridium in seitlichen Schlitzen aufspringend. Uredinien unbekannt.

Tribus I. *Aecidieae* nom. nov.

B. Aeciogyrinae: 0, I, II, III besitzend.

53. *Aecidium* Pers. Linné, Syst. nat. cura Gmelin 1791, 13<sup>th</sup> ed., Bd. II, p. 1472. Typus: *Aecidium cornutum* Pers., auf *Sorbus Aucuparia*; Denmark. (Syn. *Roestelia* Reb. 1804; *Gymnosporangium Hedw.* f. 1805; *Podisoma* Link 1809; *Cancellaria* Brongn. 1824; *Centridium* Chev. 1826; *Cigliide* Chev. 1826; *Hamaspora* Körn. 1877.)

*Aecidium juniperinum* (L.) n. n. (*Tremella juniperina* L.; *A. cornutum* Pers.); *A. germinale* (Schw.) n. n. (*Caecoma germinale* Schw.; *Roestelia aurantiaca* Peck; *Gymnosporangium clavipes* C. u. P.); *A. clavariiforme* (Jacq.) n. n.; *A. Botryapites* (Schw.) n. n. (*C. Botryapites* Schw.; *G. biseptatum* Ellis); *A. transformans* (Ellis) n. n. (*R. transformans* Ellis; *G. Ellisii* Farl.); *A. hyalinum* (Cke.) n. n. (*R. hyalina* Cke.; *G. flaviformis* Atks.); *A. globosum* (Farl.) n. n.; *A. Juniperi-Virginianae* (Schw.) n. n.

Unterfamilie *Dicaeomatae* nom. nov. — Pyknien und andere Sporenstrukturen im Mesophyll gebildet; Teliosporen frei, Keimsporen scheidelständig, eine in jeder Zelle; Aecien, wenn vorhanden, mit oder ohne Peridium, am Scheitel aufplatzend. Uredinien, wenn vorhanden, nackt, Sporen einzeln auf Stielen gebildet.

Tribus I. *Eriosporangieae* nom. nov. — Aecien unbestimmt, nackt.

A. *Eugyrynae*: 0, I, II, III besitzend.

54. *Eriosporangium* Bert. Léveillé in Ann. Sci. Nat., 3rd. Ser. 1846, Tome V, p. 269. Typus: *Uredo Baccharidis* Lév., auf *Baccharis* sp.; Rancagua, Chile.

*Eriosporangium Baccharidis* (Lév.) Bert. (*Uredo Baccharidis* Lév.); *E. evadens* (Harkn.) n. n. (*Coleosporium Baccharidis* Cke. u. Harkn.; *Puccinia evadens* Harkn.); *E. Oaxacana* (D. u. H.) n. n. (*P. Oaxacana* D. u. H.); *E. Baccharis-multiflorae* (D. u. H.) n. n.; *E. Baccharis-hirtellae* (D. u. H.) n. n.

C. *Urogyrynae*: 0, II, III besitzend.

55. *Argotelium* gen. nov. — Pyknien kugelförmig oder flaschenförmig; Uredinien pulverig, Uredinosporen mit farbiger Membran, stachelig; Teliosporen zweizellig durch Querwände, Membran farblos; Aecien fehlen. Typus: *Uredo Hyptidis* Curt., auf *Hyptis radiata*; South Carolina.

*Argotelium Hyptidis* (Curt.) n. n. (*Uredo Hyptidis* Curt.; *Puccinia Hyptidis* Tr. u. Earle; *Gymnoconia Hyptidis* Lagh.).

D. *Teliogyrynae*: 0, III besitzend.

? 56. *Sphenospora* Diet. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1892, Bd. X, p. 63, Fig. 2. Typus: *Diorchidium pallidum* Wint., auf *Dioscorea* sp.; Brazil.

Tribus II. *Dicaeomeae* nom. nov. — Aecien bestimmt, gewöhnlich mit Peridium.

A. *Eugyrynae*: 0, I, II, III besitzend.

57. *Nigredo* Rouss. Fl. du Calvados 1806, p. 47. Typus: *Uredo Betae* Pers., auf *Beta vulgaris*; France. (Syn. *Caecomurus* S. F. Gr. 1821; *Uromyces* Ung. 1833; *Capitularia* Rab. 1851; *Puccinella* Fekl. 1869.)

*Nigredo Betae* (Pers.) n. n. (*Uredo Betae* Pers.; *Uromyces Betae* Kühn); *N. acuminata* (Arth.) n. n.; *N. Aegopogonis* (D. u. H.) n. n.; *N. Alopecuri* (Seym.) n. n.; *N. Andropogonis* (Tracy) n. n.; *N. appendiculata* (Pers.) n. n.; *N. Aristidae* (E. u. E.) n. n.; *N. bicolor* (Ellis) n. n.; *N. Caladii* (Schw.) n. n.; *N. caricina* (E. u. E.) n. n.; *N. Chlorizanthidis* (E. u. H.) n. n.; *N. cucullata* (Syd.) n. n.; *N. digitata* (Halst.) n. n.; *N. Epicampus* (D. u. H.) n. n.; *N. Eragrostidis* (Tracy) n. n.; *N. Euphorbiae-hypericifoliae* (Schw.) n. n.; *N. Geranii* (DC.) n. n.; *N. graminicola* (Burr.) n. n.; *N. Hedysari-paniculati* (Schw.)

n. n.; *N. Hyperici-frondosi* (Schw.) n. n.; *N. Lespedezae-procumbentis* (Schw.) n. n.; *N. Lillii* (Clint.) n. n.; *N. Limonii* (DC.) n. n.; *N. Lupini* (B. u. C.) n. n.; *N. Martini* (Farl.) n. n.; *N. Medicago-falcatæ* (DC.) n. n.; *N. minima* (Davis) n. n.; *N. minuta* (Diet.) n. n.; *N. Orob.* (Pers.) n. n.; *N. Panici* (Tracy) n. n.; *N. Peckiana* (Farl.) n. n.; *N. perigynia* (Halst.) n. n.; *N. Pisi* (Pers.) n. n.; *N. plumbaria* (Peck) n. n.; *N. Polygoni* (Pers.) n. n.; *N. Rhynchosporæ* (Ellis) n. n.; *N. Scirpi* (Burr.) n. n.; *N. Scleriae* (Henn.) n. n.; *N. Solidagini-Caricis* (Arth.) n. n.; *N. Sporoboli* (E. u. E.) n. n.; *N. Trifolii* (Hedw.) n. n.; *N. Zygadeni* (Peck) n. n.

58. *Dicaeoma* (Nees) S. F. Gr. Nat. Arr. Brit. Pl. 1821, Bd. I, p. 541. Typus: *Dicaeoma Persicariae* S. F. Gr., auf *Persicaria amphibia*; Great Britain. (Syn. *Solenodonta* Cast. 1845; *Ceratitium* Rab. 1851; *Cutomyces* Thuem. 1878; *Rostrupia* Lagh. 1889; *Jackya* Bub. 1902; *Puccinia* Auct.)

*Dicaeoma atro-fuscum* (Dudl. u. Th.) n. n. (*Puccinia atro-fusca* Holw.); *D. atrum* (D. u. H.) n. n.; *D. Buchloes* (Schof.) n. n.; *D. Burnettii* (Griff.) n. n.; *D. calthaecola* (Schröt.) n. n.; *D. Cenchr.* (D. u. H.) n. n.; *D. Cladii* (E. u. T.) n. n.; *D. Clematidis* (DC.) n. n. (*Aecidium Clematidis* DC.; *Puccinia Agropyri* E. u. E.); *D. Cnici* (Mart.) n. n.; *D. Cooperiae* (Long.) n. n.; *D. Crandallii* (P. u. H.) n. n.; *D. Cryptandri* (E. u. B.) n. n.; *D. Diplachnis* (Arth.) n. n.; *D. Dulichii* (Syd.) n. n.; *D. Eatoniae* (Arth.) n. n.; *D. Erigeronatum* (Schw.) n. n. (*Caecoma Erigeronatum* Schw.; *P. Caricis-Erigerontis* Arth.); *D. Eslavensis* (D. u. H.) n. n.; *D. Fraxini* (Schw.) n. n. (*Aecidium Fraxini* Schw.; *Uredo peridermiospora* E. u. T.; *P. fraxinata* Arth.); *D. grumosum* (D. u. H.) n. n.; *D. Helianthi mollis* (Schw.) n. n. (*P. Helianthi* Schw.); *D. Helianthellae* (Pk.) n. n. (*P. Helianthellae* Arth.); *D. hemisphaericum* (Pk.) n. n.; *D. Hibisciatum* (Schw.) n. n. (*P. Hibisciata* Kellerm.); *D. Impatientis* (Schw.) n. n. (*P. Impatientis* Arth.); *D. Jamesianum* (Pk.) n. n. (*P. Bartholomaei* Diet.); *D. Kansensis* (E. u. B.) n. n.; *D. lineare* (Pk.) n. n. (*P. linearis* Pk.; *P. striatula* Pk.); *D. Majanthae* (Schum.) n. n. (*P. Majanthae* Arth.); *D. Melicae* (Syd.) n. n.; *D. Milii* (Erikss.) n. n.; *D. minutum* (Diet.) n. n.; *D. opacum* (D. u. H.) n. n.; *D. Pammelii* (Trel.) n. n. (*P. Panici* Diet.); *D. Paniculariae* (Arth.) n. n.; *D. Paspali* (T. u. E.) n. n.; *D. Peckii* (De T.) n. n. (*P. Peckii* Kellerm.); *D. polysorum* (Und.) n. n.; *D. pustulatum* (Curt.) n. n. (*P. pustulata* Arth.); *D. riparium* (Holw.) n. n.; *D. roseum* (D. u. H.) n. n.; *D. Sambuci* (Schw.) n. n. (*P. Bolleyana* Sacc.; *P. Sambuci* Arth.); *D. Sarcobati* (Pk.) n. n. (*Aecid. Sarcobati* Pk.; *P. subnitens* Diet.); *D. scaber* (E. u. E.) n. n. (*P. tosta* Arth.); *D. sejunctum* (Syd.) n. n.; *D. Setariae* (D. u. H.) n. n.; *D. verbenicola* (E. u. K.) n. n. (*P. Sydowiana* Diet.; *P. verbenicola* Arth.); *D. substriatum* (E. u. B.) n. n.; *D. triannulatum* (B. u. C.) n. n. (*Uromyces triannulatum* B. u. C.; *P. mirifica* D. u. H.); *D. Tripsaci* (D. u. H.) n. n.; *D. Triseti* (Erikss.) n. n.; *D. versicolor* (D. u. H.) n. n.; *D. vile* (Arth.) n. n.; *D. Zexmeniae* (D. u. H.) n. n.

B. *Aeciogyrinae*: 0, I, III besitzend.

59. **Uromycopsis** (Schröt.) nom. nov. — Pyknien kugelartig oder flaschenförmig, mit Mündungsparaphysen; Aecien mit Peridium, Aeciosporen mit farbloser (selten goldgelber) Membran; Telien gewöhnlich zuerst in den Aecien oder um dieselben entstehend, später unabhängig, Teliosporen einzellig, Membran farbig; Uredinien fehlen. Typus: *Uromyces excavatus* (DC.) Magn., auf *Euphorbia dulcis*; Europa.
- Uromycopsis* *Aconiti-Lycocconi* (DC.) n. n. (*Uromyces* *Aconiti-Lycocconi* Wint.); *U. affinis* (Wint.) n. n.; *U. astragalicola* (Henn.) n. n.; *U. aurea* (D. u. H.) n. n.; *U. Behenis* (DC.) n. n.; *U. Brodiaeae* (E. u. H.) n. n.; *U. Cestri* (Mont.) n. n.; *U. Chlorogali* (D. u. H.) n. n.; *U. compacta* (Pk.) n. n.; *U. elegans* (Berk.) n. n. (*Uromyces* *elegans* Lagh.); *U. Erythronii* (DC.) n. n.; *U. excavata* (DC.) n. n.; *U. Hedysari-obscuri* (DC.) n. n.; *U. indurata* (S. u. H.) n. n.; *U. Jonesii* (Pk.) n. n.; *U. lapponica* (Lagh.) n. n.; *U. Lychnidis* (T. u. E.) n. n.; *U. minor* (Schröt.) n. n.; *U. porosa* (Pk.) n. n. (*Aecidium* *porosum* Pk.; *Uromyces* *albus* D. u. H.); *U. primaverilis* (Speg.) n. n.; *U. Psoraleae* (Pk.) n. n.; *U. Rickeriana* (Arth.) n. n.; *U. Scrophulariae* (DC.) n. n.; *U. Spragueae* (Hark.) n. n.; *U. Suksdorfii* (D. u. H.) n. n.; *U. unita* (Pk.) n. n.
60. **Allodus** gen. nov. — Pyknien kugelartig oder flaschenförmig, mit Mündungsparaphysen; Aecien mit Peridium, Aeciosporen mit farbloser (selten goldgelber) Membran; Telien gewöhnlich zuerst in den Aecien oder um dieselben entstehend, später unabhängig; Teliosporen zweizellig mit farbiger Membran; Uredinien fehlen. Typus: *Puccinia Podophylli* Schw., auf *Podophyllum peltatum*; Nordamerika.
- Allodus* *ambigua* (A. u. S.) n. n. (*Puccinia* *ambigua* Lagh.); *A. areolata* (D. u. H.) n. n.; *A. Batesiana* (Arth.) n. n.; *A. Bouvardiae* (D. u. H.) n. n. (*P. Bouvardiae* Griff.); *A. Calochorti* (Pk.) n. n.; *A. Chamaesarachae* (Syd.) n. n.; *A. Claytoniata* (Schw.) n. n. (*P. Claytoniata* Pk.); *A. commutata* (Syd.) n. n.; *A. crassipes* (B. u. C.) n. n.; *A. Cryptotaeniae* (Pk.) n. n.; *A. Desmanthodii* (D. u. H.) n. n.; *A. Dichondrae* (Mont.) n. n.; *A. effusa* (D. u. H.) n. n.; *A. Epilobii-Fleischeri* (Ed. Fisch.) n. n.; *A. gigantispora* (Bub.) n. n.; *A. Gnaphaliata* (Schw.) n. n. (*P. investita* Schw.); *A. graminella* (Speg.) n. n.; *A. Honstoniae* (Syd.) n. n.; *A. intermixta* (Pk.) n. n.; *A. Jonesii* (Pk.) n. n.; *A. Liliacearum* (Duby) n. n.; *A. melanconioides* (E. u. H.) n. n.; *A. mellifera* (D. u. H.) n. n.; *A. Nesaeae* (Ger.) n. n. (*P. Nesaeae* E. u. E.); *A. Oregonensis* (Earle) n. n.; *A. Palmeri* (And.) n. n. (*P. Palmeri* D. u. H.); *A. plumbaria* (Pk.) n. n.; *A. Podophylli* (Schw.) n. n.; *A. rufescens* (D. u. H.) n. n.; *A. Senecionis* (Lib.) n. n.; *A. splendens* (Vize) n. n.; *A. subcircinata* (E. u. E.) n. n.; *A. tenuis* (Schw.) n. n. (*P. tenuis* Burr.); *A. Valerianae* (Carest.) n. n.; *A. vertisepta* (Tr. u. Gall.) n. n.
- C. *Urogyrinae*: 0, II, III besitzend.
61. **Klebahnna** gen. nov. — Pyknien kugelartig oder flaschenförmig, mit Mündungsparaphysen; Urediniosporen mit farbiger Membran; Teliosporen einzellig mit farbiger Membran; Aecien fehlen. Typus: *Uromyces Glycyrrhizae* Magn., auf *Glycyrrhiza lepidota*; Nordamerika.
- Klebahnna* *Glycyrrhizae* (Rabh.) n. n. (*Uredo* *Leguminosarum Glycyrrhizae* Rabh.; *Uromyces* *Glycyrrhizae* Magn.).

62. *Bullaria* DC. Fl. franc. 1805, Tome II, p. 226. Typus: *Bullaria umbelliferarum* DC., auf *Umbelliferae* sp.; France.

*Bullaria Angelicae* (Schum.) n. n. (*Puccinia Angelicae* Fekl.); *B. Balsamitae* (Strauß) n. n. (*P. Balsamitae* Rabh.); *B. Bardanae* (Cda.) n. n.; *B. bullata* (Pers.) Wint. (*Uredo bullata* Pers.); *B. umbelliferarum* DC. (*P. Bullaria* Lk.); *B. Centaureae* (Mart.) n. n.; *B. Chrysanthemi* (Roze) n. n.; *B. Cirsii* (Lasch) n. n.; *B. Cnidii* (Lindr.) n. n.; *B. Cyani* (Schleich.) n. n. (*P. Cyani* Pass.); *B. Enceliae* (D. & H.) n. n.; *B. Helvetica* (Schröt.) n. n.; *B. Hieracii* (Schum.) n. n. (*P. Hieracii* Mart.); *B. Libanotidis* (Lindr.) n. n.; *B. Oreoselini* (Strauß) n. n. (*P. Oreoselini* Fekl.); *B. Stachydis* (DC.) n. n.; *B. suaveolens* (Pers.) n. n. (*P. suaveolens* Rostr.); *B. Taraxaci* (Plowr.) n. n.; *B. Vincae* (DC.) n. n.; *B. Ziziae* (E. u. E.) n. n.

D. *Teliogyrinae*: 0, III besitzend.

63. *Telospora* gen. nov. — Pyknien kugelförmig oder flaschenförmig mit Mündungsparaphysen; Teliosporen einzellig, Membran farbig; Aecinien und Uredinien fehlen. Typus: *Uromyces hyalinus* Peck, auf *Sophora sericea*; Colorado.

*Telospora hyalina* (Pk.) n. n.; *T. banhiniicola* (Arth.) n. n.; *T. Cacaliae* (DC.) n. n. (*Uromyces Cacaliae* Wint.); *T. Gageae* (Beck) n. n.; *T. montana* (Arth.) n. n.; *T. Pavoniae* (Arth.) n. n.; *T. Phyteumatis* (DC.) n. n. (*U. Phyteumatis* Ung.); *T. Rudbeckiae* (A. u. H.) n. n.; *T. Scillarum* (Grev.) n. n. (*U. Scillarum* Wint.); *T. Solidaginis* (Somm.) n. n. (*U. Solidaginis* Niefßl.).

64. *Dasyspora* B. u. C. Jour. Phila. Acad. Sci. 1853, Bd. II, p. 281. Typus: *Dasyspora foveolata* B. u. C., auf unbestimmter Pflanze [*Xylopiopsis* sp.]; Surinam.

*Dasyspora Actinellae* (Webb.) n. n. (*Puccinia Actinellae* Syd.); *D. acuminata* (Pk.) n. n.; *D. Adenostegiae* (Arth.) n. n.; *D. Adoxae* (Hedw.) n. n.; *D. Aegopodii* (Schum.) n. n. (*P. Aegopodii* Lk.); *D. alpina* (Fekl.) n. n.; *D. Anemones-Virginianae* (Schw.) n. n.; *D. annularis* (Strauß) n. n. (*P. annularis* Schlecht); *D. Arenariae* (Schum.) n. n. (*P. Arenariae* (Schröt.); *D. asarina* (Kze.) n. n.; *D. aspera* (D. u. H.) n. n.; *D. Asteris* (Duby) n. n.; *D. Astrantiae* (Kalchbr.) n. n.; *D. australis* (Speg.) n. n.; *D. Betonicae* (A. u. S.) n. n. (*P. Betonicae* DC.); *D. bicolor* (E. u. E.) n. n.; *D. Buxi* (DC.) n. n.; *D. Canadensis* (Arth.) n. n.; *D. Chrysoplenii* (Grev.) n. n.; *D. cinnamomea* (D. u. H.) n. n.; *D. Circaeae* (Pers.) n. n.; *D. Cnici-oleracei* (Pers.) n. n.; *D. Comandrae* (Pk.) n. n.; *D. compacta* (Kze.) n. n.; *D. conferta* (D. u. H.) n. n.; *D. conglomerata* (Strauss) n. n. (*P. conglomerata* Kze. u. Schum.); *D. cruciferarum* (Rud.) n. n.; *D. Dayi* (Clint.) n. n.; *D. DeBaryana* (Thnem.) n. n.; *D. distorta* (Holw.) n. n.; *D. Drabae* (Rud.) n. n.; *D. Emiliae* (Henn.) n. n.; *D. enormis* (Fekl.) n. n.; *D. Epilobii* (DC.) n. n.; *D. Erigerontis* (E. u. E.) n. n.; *D. expansa* (Bk.) n. n.; *D. Fergussoni* (Berk. u. Br.) n. n.; *D. Geranii-silvatici* (Karst.) n. n.; *D. Glechomatis* (DC.) n. n.; *D. Gonolobi* (Rav.) n. n.; *D. Grindeliae* (Pk.) n. n.; *D. grisea* (Strauss) n. n. (*P. grisea* Wint.); *D. Haleniae* (A. u. H.) n. n.; *D. Helenii* (Schw.) n. n.; *D. heterospora* (B. u. C.) n. n.; *D. Huteri* (Syd.) n. n.; *D. Imperatoriae*

(Jacky) n. n.; D. Jaliscensis (Holw.) n. n.; D. Jueliana (Diet.) n. n.; D. Lantanae (Farl.) n. n.; D. lateritia (B. u. C.) n. n.; D. Lobeliae (Ger.) n. n.; D. Malvacearum (Bert.) n. n.; D. Mesneriana (Thuem.) n. n.; D. mesomegala (B. u. C.) n. n.; D. Millefolii (Fekl.) n. n.; D. ornata (A. u. H.) n. n.; D. palefaciens (D. u. H.) n. n.; D. Parnassiae (Arth.) n. n.; D. Pazschkei (Diet.) n. n.; D. Polemonii (D. u. H.) n. n.; D. praemorsa (D. u. H.) n. n.; D. Pyrolae (Cke.) n. n.; D. Ranunculi (Seym.) n. n.; D. recedens (Syd.) n. n.; D. Ribis (DC.) n. n.; D. rubefaciens (Johans.) n. n.; D. Saxifragae (Schlecht.) n. n.; D. scandica (Johans.) n. n.; D. Seymouriae (Burr.) n. n.; D. Sherardiana (Körn.) n. n.; D. Silphii (Schw.) n. n.; D. Solidaginis (Pk.) n. n.; D. Spargulacae (DC.) n. n.; D. Suksdorfii (E. u. E.) n. n.; D. Syndrellae (Henn.) n. n.; D. tuberculans (E. & E.) n. n.; D. turrita (Arth.) n. n.; D. uralensis (Tranz.) n. n.; D. variolans (Hark.) n. n.; D. Veronicarum (DC.) n. n.; D. verruca (Thuem.) n. n.; D. Virgaureae (DC.) n. n.; D. Vossii (Körn.) n. n.; D. Xanthii (Schw.) n. n.; D. Xylorrhizae (Arth.) n. n.

### Ungeordnete Gattungen.

65. *Coleopuccinia* Pat. Rev. Myc. 1889, Tome XI, p. 35. Typus: *Coleopuccinia Sinensis* Pat., auf *Amelanchier* sp. [*Crotoneaster* fide Dietel]; China.
66. *Diorchidium* Kalkbr. Grev. 1882, Bd. XI, p. 26. Typus: *Diorchidium Woodii* K. u. Cke., auf *Milletia caffra*; Natal.
67. *Gambleola* Mass. Bull. Misc. Inform. Kew for 1898, p. 115. Typus: *Gambleola cornuta* Mass., auf *Berberis Nepalensis*; Chakrata, India.
68. *Goplana* Rac. Par. Algen u. Pilze Javas 1900, Heft II, p. 24. Typus: *Goplana Micheliae* Rac., auf *Michelia velutina*; Java.
69. *Hapalophragmium* Syd. Hedw. Beibl. 1901, Bd. XXXX, p. 64. Typus: *Hapalophragmium Derridis* Syd., auf *Derris uliginosa*; Tanga, Afrika.
70. *Hemileia* Berk. u. Br. Gard. Chron. 1869, p. 1157, Figur. Typus: *Hemileia vastatrix* Berk. u. Br., auf *Coffea*; Ceylon.
71. *Hemileiopsis* Rac. Par. Algen u. Pilze Javas 1900, Heft I, p. 25. Typus: *Hemileiopsis Wrightiae* Rac., auf *Wrightia javanica* DC.; Java.
72. *Masseella* Diet. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1895, Bd. XIII, p. 332, Taf. 26, Fig. 14. Typus: *Masseella Capparis* Diet., auf *Capparis* sp.; India.
73. *Monosporidium* Barcl. Jour. Asiat. Soc. Bengal. 1887, Bd. LVI, Heft 2, p. 367. Typus: *Monosporidium Euphorbiae* Barcl., auf *Euphorbia cognata*; India.
74. *Skierka* Rac. Par. Algen u. Pilze Javas 1900, Heft II, p. 30. Typus: *Skierka Canarii* Rac., auf *Canarium commune*; Java.
75. *Sphaerophragmium* Magn. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1891, Bd. IX, p. 12. Typus: *Triphragmium Acaciae* Cke., auf *Albizzia* Lebeck; India.

## Alphabetisches Verzeichnis der Gattungen.

Bei beigefügten Zahlen geben die Nummern in Texte an. Mit *Cursiv*schrift sind die Synonymen bezeichnet.

- Aecidiella*, E. & K. 29.  
*Aecidium*, Pers. 53.  
*Allodus*, Arth. 60.  
*Alveolaria*, Lagerh. 24.  
*Ameris*, Arth. 47.  
*Anthomyces*, Diet. 32.  
*Aregma*, Fr. 43.  
*Argotelium*, Arth. 55.
- B**  
*Baeodromus*, Arth. 25.  
*Barclayella*, Diet. 16.  
*Bubakia*, Arth. 20.  
*Bullaria*, DC. 62.
- Caeoma*, Link 43.  
*Caeoma*, Tul. 17.  
*Caecomurus*, S. F. Gr. 57.  
*Calliospora*, Arth. 42.  
*Calyptospora*, Kühn 12.  
*Cancellaria*, Brongn. 53.  
*Capitularia*, Rab. 57.  
*Centridium*, Chev. 53.  
*Ceratitium*, Rab. 58.  
*Chaonia*, Juel 22.  
*Chrysomyxa*, Ung. 15.  
*Chrysospora*, Lagerh. 6.  
*Ciglide*, Chev. 53.  
*Coleopuccinia*, Pat. 65.  
*Coleosporium*, Lév. 1.  
*Cronartium*, Fries 23.  
*Cutomyces*, Thuen. 58.
- D**  
*Dasyspora*, B. & C. 64.  
*Dendroecia*, Arth. 33.  
*Dicaeoma* (Nees), S. F. Gr. 58.  
*Didymopsora*, Diet. 26.  
*Dietelia*, Henn. 27.  
*Diorchidium*, Kalkbr. 66.
- E**  
*Earlea*, Arth. 44.  
*Endophyllum*, Lév. 28.  
*Epîtea*, Fries 43.  
*Erannium*, Bon. 1.  
*Eriosporangium*, Bert. 54.
- G**  
*Gallowaya*, Arth. 2.  
*Gambleola*, Mass. 67.  
*Goplana*, Rac. 68.  
*Gymnoconia*, Lagerh. 49.  
*Gymnosporangium*, Hedw. f. 53.
- Hamaspora*, Körn. 53.  
*Hapalophragmium*, Syd. 69.  
*Hemileia*, Berk. & Br. 70.  
*Hemileiopsis*, Rac. 71.  
*Hyalopsora*, Magn. 11.  
*Hypodermium*, Link 43.
- Jackya*, Bub. 58.
- Klastospora*, Diet. 51.  
*Klebahnna*, Arth. 61.  
*Kuehneola*, Magn. 52.
- Lecythea*, Lév. 43.  
*Lysospora*, Arth. 38.
- M**  
*Macalpinia*, Arth. 36.  
*Masseella*, Diet. 72.  
*Melampsora*, Cast. 17.  
*Melampsorella*, Schröt. 10.  
*Melampsoridium*, Kleb. 9.  
*Melampsoropsis* (Schröt.), Arth. 14.  
*Mikronegeria*, Diet. 4.  
*Milesia*, White 13.  
*Monosporidium*, Barcl. 73.
- N**  
*Neoravenelia*, Long 30.  
*Nigredo*, Rouss. 57.  
*Nyssopsora*, Arth. 48.
- O**  
*Ochropsora*, Diet. 3.
- P**  
*Phakopsora*, Diet. 21.  
*Phragmidium*, Link 43.  
*Phragmopsora*, Magn. 8.  
*Phragmopyxis*, Diet. 40.  
*Physenema*, Lév. 17.  
*Physopella*, Arth. 19.  
*Pileolaria*, Cast. 35.
- Pleoravenelia*, Long 31.  
*Podisoma*, Link 53.  
*Podocystis*, Fries 17.  
*Podosporium*, Lév. 17.  
*Polythelis*, Arth. 39.  
*Puccinella*, Fekl. 57.  
*Puccinia*, Pers. 43.  
*Puccinia*, Nees 43.  
*Puccinia*, Auct. 58.  
*Pucciniastrum*, Otth 8.  
*Puccinosira*, Lagerh. 29.  
*Pucciniostele*, Tr. & Kom. 51.
- R**  
*Ravenelia*, Berk. 31.  
*Roestelia*, Reb. 53.  
*Rostrupia*, Lagerh. 58.
- Schizospora*, Diet. 29.  
*Schioeteriaster*, Magn. 18.  
*Skierka*, Rac. 74.  
*Solenodonta*, Cast. 58.  
*Sphaerophragmium*, Magn. 75.  
*Sphenospora*, Diet. 56.  
*Stichospora*, Diet. 1.
- T**  
*Telospora*, Arth. 63.  
*Thekopsora*, Magn. 8.  
*Trachyspora*, Fekl. 45.  
*Tranzschelia*, Arth. 37.  
*Trichospora*, Lagerh. 7.  
*Triphragmium*, Link 46.
- Uredinopsis*, Magn. 13.  
*Uredo*, Pers. 17.  
*Uromyces*, Ung. 57.  
*Uromycladium*, McA. 34.  
*Uromycopsis* (Schröt.), Arth. 59.  
*Uropyxis*, Schröt. 41.
- X**  
*Xenodochus*, Schlecht. 50.
- Z**  
*Zaghouania*, Pat. 5.

## 5. Sur le développement du *Botrytis cinerea*.

Par le Dr. Gy. de Istvánffi, Prof. de l'Université, Directeur de l'Institut Central Ampélogique Roy. Hongr. à Budapest.

### I. Développement sur les organes de la vigne.

Le mycélium du *Botrytis* répandu dans les grains, tire sa nourriture avec des filaments très fins et puis devenant plus fort, plus épais, il se jette sur l'hypoderme.

Sous la cuticule les filaments forment une couche d'hyphes plus ou moins dense, souvent gélatineuse.

Dans la baie le *Botrytis* chemine à côté des tissus libéro-ligneux.

La paroi des filaments du *Botrytis* est très encline à la gélification. Dans les cellules courtes l'on compte 3 à 4, et dans les cellules longues beaucoup de noyaux.

Dans le cas d'une sclérose générale, on trouve sous la cuticule une couche d'une épaisseur variable, qui forme dans quelques endroits des émergences. Ce sont les commencements des jeunes formations sclérotiques.

Hyphes scléreuses. Lors d'une sclérose générale, les hyphes incluses par la cuticule se sclérotisent et peuvent ainsi servir probablement pour l'hivernation.

Types du développement des sclérotés. La formation des sclérotés n'a pas encore été étudiée. Je distingue 4 types. Des sclérotés peuvent se former:

1. de pelottes solitaires;
2. d'un tissu de hyphes feutré homogène;
3. d'un tissu de hyphes feutré avec une couche de pelottes intermédiaires;
4. d'un tissu de hyphes à beaucoup de pelottes.

Selon le développement, les sclérotés se forment des commencements feutrés ont une structure moins dense, tandis que les sclérotés se forment d'un commencement à pelottes sont plus forts, plus denses.

Les grands sclérotés déjà presque mûrs, formés sur des baies et entourés d'une couche corticale brun foncé, — présentent dans une coupe transversale une structure imitant les tissus:

1. sous la couche corticale on peut distinguer: la partie formant l'écorce et enfin la partie médullaire;
2. Après une couche corticale formée de plusieurs assises, il y a l'écorce extérieure, puis l'écorce intérieure et enfin la partie la plus considérable, la moëlle.

La structure 1. peut se développer du 4-e type, tandis que la structure 2. prend son origine probablement du 3-e type. À l'aouêtement ces différences s'effacent.

La formation de la couche corticale commence lorsque la cuticule est déjà tombée, — les extrémités gonflés des filaments s'associent, leur membrane s'épaissit et se brunit. Vue d'en haut la couche corticale est formée de cellules 4 à 5 angulaires. L'épaisseur de la couche corticale formée des plusieurs assises est en moyenne 30  $\mu$ . Elle se forme aussi sur les parties du sclérote enfoncées dans le milieu solide.

Lors de la germination, la couche corticale est tout simplement déchirée par l'apothèque ou les conidiophores en formation.

Outre les sclérotés vrais j'ai trouvé encore des organes sclérotiques nouveaux, que je viens de décrire sous le nom de petits sclérotés de la forme d'un cône ou pseudosclérotés (1<sup>er</sup> type); ils sont formés d'une seule pelotte enveloppée par des hyphes. Plus tard les hyphes épaisses sortent comme des conidiophores.

D'autres ont une couche corticale brun-clair, percée par les conidiophores en germination. Leur temps de repos est court.

La germination des sclérotés par des conidiophores s'effectue de deux manières:

1. Germination immédiate, sans tissu stromatique. Le conidiophore prend son origine des branches des cellules multipolaires du sclérote mi-aoûté. La germination commence déjà en Septembre et dure jusqu'à la fin d'Octobre.

2. Germination à tissu stromatique.

Petites pelottes dans les sclérotés. Sont des formations toutes nouvelles et se forment par une ramification abondante de hyphes. Elles peuvent être considérées comme des foyers servant à la production des hyphes.

Germination des sclérotés par des apothèques. Lors de la germination la couche corticale se fendille et le point végétatif apparaît. Il s'allonge et se différencie. Dans sa coupe (tête) se développe assez tôt l'assise de l'hyménium, tandis que la partie inférieure est formée par un tissu moins dense.

La couche de l'hyménium ne contient d'abord que des paraphyses stériles. Les asques bourgeonnant de la base, se forcent un chemin entre les paraphyses. Puis la coupe s'ouvre.

La déhiscence et l'aoûtémeut de l'hyménium vont parallèlement.

Les jeunes asques n'ont qu'un seul noyau qui se divise successivement.

Les matières plastiques du sclérote et de la tige sont entièrement employées à la production de l'apothèque.

Les sclérotés conservés pendant une année et neuf mois, ne forment que des apothèques stériles.

#### Organes d'attachement:

1. Les organes d'attachement sur les grains se développent ordinairement des conidiophores et servent à accaparer les grains voisins.

2. Des organes d'attachement se développent aussi sous la cuticule et servent à la déchirer.

3. Les organes d'attachement supprimés, forment en quelques cas de corps ronds, pseudoparenchymatiques (tubercules mycéliens?).

La formation des conidiophores se fait en groupe ou isolément. Autour des bases des conidiophores on trouve souvent des sphérites de sucre.

Différentes formes de sclérotés peuvent se produire par la croissance irrégulière. De grands sclérotés sont formés, par la fusion plusieurs groupes des hyphes voisins qui s'unissent.

Inclusions. Outre les différents éléments des tissus qu'on observe dans les sclérotés, je viens de signaler des grains d'amidon provenant de l'écorce primaire du sarment.

## II. Cultures artificielles.

Thalle. Cultivé dans du moût le *Botrytis* développe un thalle fort à six couches, dont la couche inférieure est gélatineuse, la suivante est rougeâtre, la troisième contient beaucoup d'air et des conidiophores périss. Les hyphes en croissance correspondent à la quatrième couche, qui porte les organes d'attachement (5<sup>e</sup> couche). La sixième est formée par un mycèle ordinaire.

Par une action de contact prolongé il se forme des organes d'attachement de différents types (palmiformes, lobés, imitant le bois [ramure d'un cerf]) qui donnent origine à des touffes, dont les plus fortes, grâce à une nutrition continue, deviennent des corps considérables. Les organes d'attachement volumineux sont de deux espèces:

- a) organes d'attachement à disques, ils se brunissent avec le temps et périssent, (pseudosclérotés 2<sup>e</sup> type);
- b) Organes d'attachement sans disques.

Considérons le développement des grands organes d'attachement sans disques, (sclérotigènes).

Les branches primitives, en se ramifiant successivement plusieurs fois, produisent des touffes obtuses d'une couleur vert-jaune. Au cours de l'accroissement les branches principales arrêtent leur croissance au bout d'un certain temps et forment une couche solide, collée, distinguée par une couleur plus foncée.

Ensuite chacune des branches principales pousse une hyphe, qui se ramifie dichotomiquement. Ces hyphes poussent de branches latérales, fusionnent entre elles; ainsi est formée la nouvelle couche plus claire et plus haute. Là, les terminaisons des filaments s'associent et forment de nouveau une couche plus dense et plus foncée.

L'alternement de ces couches plus denses et moins denses peut se répéter plusieurs fois. Par la formation continue de couches, souvent 15 à 20 étages peuvent être formés. L'assise la plus foncée, correspond toujours à la zone où la croissance s'arrête temporairement.

Par suite de la croissance unipolaire et excessive des couches, éventuellement par l'intercalation de nouveaux centres de ramification, ils se forme des corps hémisphériques ou de la forme d'un éventail, coniques ou même ramifiés, imitant les types du *Codium*, *Pavonia* ou les Cactées à phylloclades.

### Développement des sclérotés.

Les sclérotés se forment des grands organes d'attachement dépourvus de disques. Ces organes engendrent et nourrissent aussi les jeunes sclérotés.

Il faut remarquer que les grands organes d'attachement n'adhèrent pas immédiatement à la paroi du flacon, mais ils en sont séparés par une couche mycélienne peu dense.

Sur leur base inférieure on voit pousser une pelotte peu serrée. C'est le commencement du sclérote. Les filaments de la pelotte s'unissent aussitôt en une écorce, tandis que l'intérieur reste creux.

La base de l'organe d'attachement peut s'enfoncer profondément dans le jeune sclérote en développement, et elle envoie un tissu de remplissage dans la cavité du jeune sclérote, mais le sclérote remplit aussi lui seul la cavité en poussant des filaments gonflés en massue, qui se ramifient dans la cavité et y forment un tissu serré.

Le jeune sclérote, enveloppé déjà à sa périphérie libre d'une couche corticale brune se sépare de la houppie nourricière de telle façon, que sur les bornes ses filaments brunissent et cloisonnent tangentiellement et forment ainsi la couche corticale séparatrice ou complémentaire intercalée, qui cicatrise pour ainsi dire l'ombilic et détache le sclérote de sa mère.

Le processus d'aoûtement du sclérote exige un temps long, des mois, pendant lequel les hyphes se fortifient, rabougrissent et forment un tissu plus dense, homogène.

Je considère donc d'après mes recherches les grandes houppes d'attachement comme des organes formant des sclérotés, comme des sclérotogènes. Il faut donc modifier considérablement l'idée des mycologues qui se sont occupés préalablement de cette question.

La germination. Les sclérotés développés en 3 mois, ne sont pas encore complètement mûrs, semés sur du sable humide, ils germent après 4 semaines avec des conidiophores.

Il faut mentionner ici encore une chose curieuse. J'ai aussi observé la production de nouvelles hyphes sur des organes d'attachement dans de la glycérine.

Dans les préparations faites des organes d'attachement dans une goutte d'eau et mises sous le couvre-objet, — après addition de la glycérine à 50 %, — au bout de 3 jours commençait la production des hyphes nouvelles, — extrêmement minces qui atteignent la longueur de 7,5 mm et se sont portés vers les bords du couvre-objet. Les organes plus forts montraient même la bifurcation des branches principales à la façon ordinaire.

Je signale encore certains détails intéressant l'appareil conidien. La base des conidiophores, ainsi que leurs hyphes on souvent montré un certain degré de gélification.

L'on peut très bien voir sans traitement les ponctuations, en forme de trous ovales sur les cloisons des cellules vivantes.

Dans le cycle du développement de *Botrytis* j'ai observé plusieurs sortes des conidiophores nains à sporidies:

a) les uns produisent les conides en chaîne,

b) les autres en petits groupes, sur des stérigmates en forme de faucille.

Hyphes à disques. Dans les cultures en moût gélatiné, les hyphes cheminant dans le milieu, produisent sur la partie en contact avec le verre de vrais dis-

ques (comme les organes d'attachement), qui poussent en bas des branches courtes effilées, en forme de fouet.

La fragmentation à la façon de l'Oïdium est un phénomène tout-à-fait nouveau, pas encore observé.

Cette fragmentation s'est effectuée de la façon suivante:

Les organes d'attachement, prises d'une culture de 19 jours, ont été placé dans du moût gélatiné sur le couvre-objet de la chambre humide, où ils ont poussé beaucoup de filaments forts cheminant sur la face de la gélatine, qui se sont richement ramifiés au bout 4 jours. Puis les filaments ils se sont articulés en des cellules plus ou moins longues, la cellule terminale était d'ordinaire pyriforme. Les cellules des filaments s'arrondissent ensuite et elles se séparent, se détachent comme dans la cas de l'Oïdium.

La fragmentation des filaments se fait dans un temps relativement court, en 1 à 2 jours les cellules sont complètement isolées.

Les cellules ovoïdes ont un aspect réfringent opaque, — le contenu est à peine visible, disparaît vite et les cellules séparées sont plus ou moins vides.

Dans le plasme des filaments cheminant dans les couches internes de la gélatine, on voit de très grandes vacuoles. Le contenu de ces cellules est en communication directe avec les voisins à travers la ponctuation de la cloison.

Enfin je signale encore un cas curieux que j'appelle exsudations des hyphes. Dans les cultures sur gélatine dans la dernière période, quand le milieu est à-peu-près épuisé, on observe au bout des hyphes ou autour des filaments, des corps d'un aspect singulier, très réfringents qui correspondent probablement à des exsudations protoplasmiques, c'est la dernière phase de la désorganisation.

## 6. Sur la flore algologique d'eau douce de Bulgarie.

Par Dr. St. Petkoff, Docteur de Botanique à l'université de Sofia.

C'est M<sup>r</sup> le Dr. Gy. DE JSTVÁNFFI qui a publié encore en 1890 la toute première contribution à l'étude des Algues d'eau douce de la Bulgarie du Sud<sup>1)</sup>. Dans cette contribution on trouve 50 espèces, dont 42 appartiennent aux Bacillariaceae, 3 aux Desmidiaceae, 1 aux Protococcaceae, 1 aux Vaucheriaceae, 2 aux Oedogoniaceae et 1 aux Coleochaetaceae. Quelques années après lui j'ai repris la recherche des Algues d'eau douce, excepté les Diatomaceae, en commençant par la partie s-ouest, ouest et n-ouest de la Bulgarie, représentée justement par les plus hautes chaînes balkaniques. Ainsi au S-Ouest on a le grand et le plus haut massif Rilo-rhodopeen d'une hauteur jusqu'à 2923 m; à l'Ouest la haute montagne de Vitoscha (2280 m) et toute une série d'autres montagnes plus petites; au N-Ouest on a la partie ouest du Balkan proprement dit, lequel, allant d'abord au Sud, tourne à l'Est et va jusqu'à la mer Noire, séparant ainsi la Bulgarie du Nord de celle du Sud; elle a une hauteur jusqu'à 2400 m. Ajoutons encore que surtout sur le massif Rilo-rhodopeen on trouve beaucoup de lacs et de courants, qui eux-mêmes et leurs environs sont très propices au développement des Algues.

Donc nos matériaux d'étude proviennent de toute la Bulgarie du S-Ouest, Ouest et N-Ouest ainsi que de trois régions algologiques sur le Balkan proprement dit. Quelques endroits seulement de la Bulgarie du Nord ont fourni un certain nombre d'espèces.

Nos contributions antérieures<sup>2)</sup> ainsi que la quatrième, que nous présentons maintenant, n'ont rapport qu'aux quatre groupes: Florideae, Phacophyceae, Chlorophyceae et Cyanophyceae.

Concernant nos contributions antérieures nous trouvons inutile de décrire ici les lieux de provenance des espèces ni de les dénombrer une à une; nous les rapporterons seulement par nombre aux différents groupes, familles et genres dans un tableau comparatif, qui vient après la liste des espèces de la quatrième contribution.

1) Dr. JSTVÁNFFI GYULA, *Algae nonnullae a beato E. Frivaldszky in Rumelia lectae*. Budapest, 1890. Tiré à part p. 71—77.

2) PETKOFF, Dr. St., *Prinoce za izoutchvaneto bulgarskité ednokletichni, zeleni, sladkovodni vodorasli*. — Rev. de Soc. litt. bulg., 1898, l. 57, p. 111—135; 1899, l. 58, p. 595—618; l. 59, p. 791—806 + 5 t. Sofia.

PETKOFF, Dr. St., *Deuxième contribution à l'étude des Algues d'eau douce de Bulgarie*. — Travaux de Soc. nat. bulg., l. I, p. 1—21 + 2 t. Sofia.

PETKOFF, St., *Troisième contribution à l'étude des Algues d'eau douce de Bulgarie*. — Rev. per. de Soc. litt. bulg. 1904, l. 65 (1—2), p. 383—416.

PETKOFF, St., *Contribution supplémentaire à la flora algologique de Rila-planina*. — Rev. per. de Soc. litt. bulg. 1905, l. 66, (3—4), p. 223—239.

## I. Quatrième contribution à l'étude des Algues d'eau douce de Bulgarie.

(Avec une figure dans le texte.)

Les Algues d'eau douce qui font l'objet de cette liste proviennent de nombreux endroits marécageux à eau stagnante ou à courant lent ou rapide. Pour éviter la répétition des différents habitats après chaque espèce, nous rapporterons ces habitats à neuf régions algologiques que nous citerons dans la liste par les abréviations suivantes:

B = Endroits humides dans les environs de la ville de Roustchouk.

C = Endroits marécageux-turbeux, endroits humides et endroits à courant lent ou rapide dans les environs de Joumrouk-tchal, le plus haut sommet du Balkan (2400 m), et d'ici à l'Est jusqu'aux environs de la ville de Gabrovo et au Sud jusqu'à la ville de Kalofère.

D = Les sources et les environs du lac de Devna près de la ville de Varna.

J = Petits courants et lieux marécageux ou eaux stagnantes sur les pentes est de la partie la plus est du Balkan vers la mer Noire.

M = Endroits humides, eaux stagnantes, courants, lents ou rapides, sur tout le long de la rive bulgare de la mer Noire.

O = Les endroits marécageux entre la station balkanique de Petrochan et le sommet Kome — le plus haut sommet de la partie ouest du Balkan (environ 1700 m), ainsi que les endroits dans les environs. De même les sources et le rivage de la petite rivière d'Iscretz et les environs du village de Vrchetz.

P = Eaux stagnantes dans les environs de la ville de Philipopoli, dans la Bulgarie du Sud.

R = Endroits marécageux ou humides et eaux stagnantes ou courantes sur le massif Rilo-rhodopeen, signalés dans mes précédentes contributions.

S = Endroits marécageux et eaux stagnantes dans les environs de Sofia.

### Rhodophyceae — Florideae<sup>1)</sup>.

#### Lemaneaceae.

*Lemanea* BORY.

*L. fluviatilis* Ag.

Hab.: C, S.

#### Bangiaceae.

*Bangia*.

*B. atropurpurea* (DILLW.) Ag.; Cooke British Fresh-Water Algae, p. 283, pl. 117 I. ad *c. roseopurpurea* RABH. Flora Europaea Algarum p. 399; *B. roseopurpurea* Ktz. Tabulae Phycologicae III, t. 30, fig. II.

Hab.: M.

### Phaeophyceae. — Syngeneticiae.

#### Hydruraceae.

*Hydrurus* Ag.

*H. foetidus* (VILL.) KIRCH.; *H. penicillatus* Ag., Ktz. l. c. I, t. XXXIII.

Hab.: O, S.

1) Le liste de la littérature qui nous a servi à la détermination des espèces a été donnée dans nos contributions antérieures.

**Chlorophyceae.****Oedogoniaceae** (DE-BARY) WITTR.**Bulbochaete** AG.

- B. nana* WITTR. *Prodromus Monographiae Oedogoniarum*, p. 50.  
Hab.: O.

**Oedogonium** LINK.

- Oe. ciliatum* (HASS.) PRINGSCH., *Cooke l. c.* p. 163, pl. 61, fig. 3.  
Hab.: M.  
*Oe. capillare* (L.) KTZ. *l. c.* III, t. 40; *Cooke l. c.* p. 165, pl. 42, fig. 3.  
Hab.: O, C.  
*Oe. Pringsheimii* CRAM., *Cooke l. c.* p. 166, pl. 68, fig. 2.  
Hab.: M.  
*Oe. longatum* KTZ., *Cooke, l. c.* p. 171, pl. 64, fig. 4.  
Hab.: M. (dans l'eau stagnante saumâtre sur les filaments de *Chaetomorpha gracilis* KTZ.  $\beta$ ) *breviarticulata* Hauck.  
*Oedogonium* sp. (stérile). Diam. des cellules 15—18  $\mu$ .  
Nos exemplaires ressemblent beaucoup à *Oe. acrosporium* De-Bary Ueber die Algengattungen *Oedogonium* und *Bulbochaete*, t. III, fig. 1—12.  
Hab.: C.

**Ulvaceae** (LAMOUR.) RABENH.**Monostroma** THUR.

- M. bullosa* (ROTH.) THUR., HAUCK et RICHTER *Phycoth. universalis Fasc. XV*, n° 736.  
Hab.: O, R, C.

**Ulothrichiaceae** (KTZ.) BORZI.**Hormiscia** FRIES.

- H. zonata* (WEB. et MOHR.) Arch.  
Hab.: S.  
— — var.  $\xi$  *rigidula* (KTZ.) HANSG., *Prodromus I*, p. 58.  
Hab.: C.  
C'est une forme très proche de *Ulothrix rigidula* KTZ. *l. c.* II, *c* et *δ* et ressemblant jusqu'à un certain point à *U. muscicola* KTZ., *l. c.* II, t. 92.  
*H. moniliformis* (KTZ.) RABH., *Kooke, l. c.* p. 179.  
Hab.: C.  
Nos exemplaires répondent mieux à *H. moniliformis* KTZ., *l. c.* II, t. 88.  
*H. subtilis* KTZ. *e* *stagnorum* (KTZ.) KRCH., HANSG., *l. c.* I, p. 59; *Ulothrix tenerima*,  $\beta$ ) *stagnorum* KTZ., *l. c.* II, t. 85.  
Hab.: C.  
Dans les mêmes matériaux on trouve des exemplaires, dont les uns répondent à la var.  $\beta$ ) *radicans* HANSG. et les autres à la var. *g*) *tenerrima* (KTZ.) KRCH., HANSG. *l. c.* I, p. 59.  
*H. flaccida* (KTZ.) LAGERH.; *Ulothrix flaccida* KTZ., HAUCK et RICHTER, *l. c.* Fasc. X, n° 488.  
Hab.: S, C.  
— — var. *b*) *minor* HANSG., *l. c.* I, p. 61.  
Hab.: S.

— — var. *varia* KtZ., l. c. II, t. 964, fig. IV.

Hab.: S.

*Hormiscia* sp.

Hab.: S.

### **Chaetophora** SCHRANK.

*Ch. pisiformis* (ROTH.) AG.

Hab.: C.

*Ch. elegans* (ROTH.) AG. *a) genuina* (ROTH.) HANSG.

Hab.: O.

*Ch. tuberculosa* (ROTH.) HOOK.

Hab.: C, S.

### **Stigeoclonium** KtZ.

*St. tenue* (AG.) RABH. var. *a) genuinum* (KtZ.) KRCH.

Hab.: S.

n° 279.

— — var. *b) lubricum* (DILLW.) RABH., HAUCK et RICHTER, l. c. Fasc. VI,

Hab.: D.

*St. subspinosum* KtZ. l. c. III, t. II.

Hab.: C.

*St. flagelliferum* KtZ., CHODAT, *Algues vertes de la Suisse* p. 301, fig. 216.

Hab.: S.

### **Conferva** L.

*C. bombicina* (AG.) LAGERH.

Hab.: C.

— — var. *genuina* WILLE.

Hab.: O. P. S.

— — var. *pallida* KtZ., l. c. III, t. 44 c, d.

Hab.: C.

### **Chroolepidaceae** (RABH.) BORZI.

#### **Microthamnium** NAEG.

*M. Kützingianum* NAEG.

Hab.: S.

— — var. *β) strictissimum* (RABH. Sub. Sp.) SCHMIDLE, CHODAT, l. c., p. 288.

Hab.: R.

### **Cladophoraceae** (HASS.) WITTR.

#### **Cladophora** KtZ.

*Cl. fracta* (DILLW.) KtZ. var. *genuina* (KtZ.) KRCH.

Hab.: M.

*Cl. glomerata* (L.) KtZ.

Hab.: O.

— — var. *rivularis* RABH., HAUCK et RICHTER, l. c. Fasc. V, n° 225.

Hab.: S.

*Cl. nitida* KtZ. (*Cl. longicoma* KtZ. l. c. IV, t. XXIX, fig. I), DE-TONI,

Syll. Allg. I, S. I, p. 320.

Hab.: M.

### **Vaucheriaceae** (GRAY.) DUMORT.

#### **Vaucheria** D. C.

*V. aversa* HASS., Cooke, l. c. t. XLVII, p. 121, fig. 1—3.

Hab.: S (avec *V. sessilis* et *V. geminata*).

- V. sessilis* (Vauch.) DC., KtZ. l. c. VI, t. LIX, fig. 2.  
 Hab.: S.  
*V. geminata* (Vauch.) D. C.  
 Hab.: C.  
 — — var. *racemosa* VALZ.<sup>1)</sup>  
 Hab.: S.  
 — — var. *verticillata* (KtZ.) RABH.; *V. verticillata* KtZ., l. c. t. LXIV,  
 fig. 1.  
*Vaucheria* sp. (stérile).  
 Hab.: C.

### **Volvocaceae** (COHN) KRCH.

#### **Volvox** (L.) EHRB.

*V. globator* (L.) EHRB., OVERTON Beitrag zur Kenntnis der Gattung Volvox, in Bot. Centralbl., Bd. XXXIX, p. 275; MEYER, A. Die Plasmaverbindungen und die Membranen von Volvox globator, aureus, tertius etc. Bot. Zeitung 1896, p. 187, Tafel III.

Hab.: R, S.

*V. aureus* EHRB., OVERTON, l. c.; MEYER, A., l. c.

Hab.: S (avec le *V. globator*).

#### **Eudorina** EHRB.

*E. elegans* EHRB.

Hab.: S.

#### **Pandorina** BORY.

*P. morum* BORY.

Hab.: S.

#### **Sphaerella** SOMMERF.

*S. lacustris* (GIROD) WITTR., HANSG., l. c. I, p. 105.

Hab.: R et dans le lac de Dragoman.

#### **Chlamidomonas** EHRB.

*Ch. pulvisculus* (MÜLL.) EHRB., HANSG. l. c. I, p. 107.

Hab.: R et le lac de Dragoman.

#### **Cylindromonas** HANSG.

*C. fontinalis* HANSG. l. c. p. 107.

Hab.: R.

### **Palmellaceae** (DECAISNE) NAEG.

#### **Hydrodictyon** ROTH.

*H. reticulatum* (L.) LAGERH.

Hab.: P. M.

#### **Scenedesmus** MEYEN.

*S. quadricauda* (TURP.) BRÉB.

Hab.: M, O, C.

— —  $\beta$ ) *ecornis* (EHRB.) RALFS.

Hab.: O.

1) Découverte premièrement par le Dr. ISTVÁNFYI pour la Bulgarie du Sud.

*S. obtusus* (MEYEN) RALFS.  
Hab.: C, O, R.

**Coelastrum** KTZ.

*C. cubicum* NAEG.  
Hab.: R.

**Pediastrum** MEYEN.

*P. tetras* (EHRB.) RALF.  
Hab.: C, O.

*P. bidentulum* A. BR. var. *ornatum* NORDST. De Algis et Characeis Sandwicensibus, p. 8, t. I, fig. 7.  
Hab.: R.

**Rhaphidium** KTZ.

*R. polymorphum* FRES.  
Hab.: C, O.

De cette espèce on trouve encore deux formes appartenant à la var. fusiforme (CORDA) RABH., dont l'une répond au *R. fasciculatum* KTZ., l'autre au *R. fasciculatum* KTZ.  $\delta$ ) spirale CHODAT, l. c. p. 198, fig. 115.

*R. Braunii* (NAEG.) KTZ., CHODAT, l. c. p. 199.  
Hab.: R.

**Eremosphaera** DE-BARY.

*E. viridis* DE-BARY.  
Hab.: C, O.

**Tetraspora** LINK.

*T. gelatinosa* (VAUCH.) Desv. ad var.  $\beta$ ) *micrococca* KTZ., HANSG., l. c. I, p. 127.  
Hab.: O.

**Oocystis** NAEG.

*O. solitaria* WITTR.  
Hab.: C.

*O. solitaria* WITTR. var.  $\beta$ ) *rupestris* (KROH.) HANSG.  
Hab.: C, O.

**Gloeocystis** NAEG.

*G. vesiculosa* NAEG., HANSG. l. c. I, p. 135, fig. 83.  
Hab.: O.

**Pleurococcus** MENEGH.

*P. vulgaris* NAEG., HAUCK et RICHTER, l. c. Fasc. XIV, n° 690 B.

*P. aureo-viridis* (KTZ.) RABH., Hansg., l. c. I, p. 134, n° 210; *Protococcus aureo-viridis* Ktz. l. c. I, t. II.  
Hab.: S.

**Protococcus** AG.

*P. viridis* AG., KTZ. l. c. I, t. III d.  
Hab.: B.

**Trochiscia** KTZ.

*T. aciculifera* (LAGERH.) HANSG. l. c. I, p. 145.  
Hab.: C.

**Zygnemaceae** (MENEGH.) RABH.

**Mougeotia** AG.

*M. scalaris* HASS., KTZ. l. c. V, t. V.  
Hab.: R, C.

- M. nummuloides* HASS., DE-BARY Conjug., t. VIII, fig. 9, 10.  
Hab.: S.  
*M. parvula* HASS., COOKE l. c. p. 104, pl. 42, fig. 3.  
Hab.: C.  
*M. recurva* (HASS.) DE-TONI, Mesocarpus recurvus HASS. Cooke l. c. p. 105, pl. 42, fig. 2.  
Hab.: C.

**Zygnema** AG.

- Z. chalibeospermum* HANSG., DE-TONI l. c. I, Sect. II, p. 728.  
Hab.: O.  
*Z. pectinatum* (VAUCH.) AG., DE-BARY l. c. p. 77, t. I, fig. 15—19.  
Hab.: S.  
— — var. *anomalum* (HASS.) KRCH. (Tyndaridea anomala HASS.) DE-BARY l. c. t. I, fig. 20; *Z. anomalum* (HASS.) COOKE, l. c. p. 81.  
Hab.: C, O.  
*Zygnema* Sp. (stérile). Hab.: C.

**Spirogyra** LINK.

- S. longata* a) *genuina* (VAUCH.) KTZ., HANSG. l. c. I, p. 159; *S. longata* (VAUCH.) KTZ., Petit Spirogyra des environs de Paris, p. 20, pl. V, fig. 4 et 5.  
Hab.: S.  
— — var. *reversa* (HASS.) KRCH., HANSG. l. c. I, p. 159; *Rhynchonema reversum* (HASS.) KTZ., DE-BARY l. c. t. I, fig. 6.  
Hab.: O.  
*S. arcta* (AG.) KTZ. var. ? *nodosa* (KTZ.) RABH.; *S. nodosa* KTZ. l. c. V, t. XX, fig. 3.  
Hab.: S.  
— — var. *catenaeformis* (HASS.) KRCH.; *S. catenaeformis* (HASS.) KTZ., Petit l. c., p. 17, pl. III, fig. 9—10.  
Hab.: S.  
*S. varians* (HASS.) KTZ., Petit l. c., p. 19, pl. IV, fig. 3—7.  
Hab.: S, C.  
Les exemplaires de cette espèce varient beaucoup: il y en a, qui sont très proches de *S. torulosa* KTZ. l. c. t. XX, fig. II, tandis que d'autres ressemblent plus au *S. nodosa* KTZ. l. c. V, t. XX, fig. III.  
*S. communis* (HASS.) KTZ., Petit l. c. p. 16, pl. V, fig. 1, 2.  
Hab.: S,  
— — a) *genuina* (HASS.) KRCH., HANSG. l. c. I, p. 158, *Rhynchonema reversum* KTZ., DE-BARY l. c. pl. I, fig. 6.  
Hab.: O, C.  
*S. neglecta* (HASS.) KTZ., Petit l. c. p. 26, pl. IX, fig. 1—5.  
Hab.: S.  
*S. nitida* (DILLW.) LINK., Petit l. c. p. 28, pl. X, fig. 6—10.  
Hab.: S.  
*S. maxima* (HASS.) WITTR., HAUCK et RICHTER l. c. Fasc. IX, n° 439; *S. orbicularis* (HASS.) KTZ., Petit l. c. p. 31, pl. XII, fig. 1—2.  
Hab.: S.  
*S. affinis* (HASS.) Petit l. c. p. 18, pl. II, fig. 12. rarement et fig. 13.  
Hab.: C.  
*S. dubia* KTZ. l. c. V, t. XXIV, fig. 4.  
— — var.  $\beta$ ) *longiarticulata* KTZ., l. c. V, t. XXV, fig. 1.  
Hab.: S.

S. Weberi Ktz., Petit l. c. p. 9, pl. I, fig. 10—11.

— — f. intermedia HASS.

Hab.: S.

S. Grevilleana (HASS.) Ktz., Petit l. c. p. 10, pl. II, fig. 1—2.

Hab.: C.

? S. Lagerheimii WITTR., WITTR. et NORDST. Algae exsicc., XX, n° 961.

Hab.: O.

S. stictica (Engl. Bot.) WITTR.; Sirogonium sticticum (E. B.) Ktz., Petit l. c. p. 34, pl. VII.

Hab.: S.

Spirogyra sp. (STÉRILE).

Hab.: C.

### Desmidiaceae (Ktz.) DE-BARY<sup>1)</sup>.

#### Hyalotheca EHRB.

H. dissiliens (SMITH.) BRÉB.

Hab.: C, O.

— — var. minor DELP.

Hab.: C.

#### Gonatozygon DE-BARY.

G. asperum (BRÉB.) NORDST.

Hab.: C.

#### Spirotaenia BRÉB.

S. condensata BRÉB.

Hab.: C.

S. obscura RALFS.

Hab.: C.

#### Cylindrocystis MENEGH.

C. Brebissonii MENEGH.

— —  $\beta$  Jenneri (RALFS) REINSCH.

Hab.: C. O.

#### Closterium NITZSCH.

C. pusillum HANTZSCH.

Hab.: O.

C. didymotocum CORDA var. Baileyanus BRÉB. f. major NORDST.

Hab.: O.

C. acerosum (SCHRANK.) EHRB., Delponte Specimen Desmidiacearum subalpinarum p. 193, t. XVI, fig. 4—13.

Hab.: O, S.

C. lanceolatum Ktz.

Hab.: C.

C. striolatum EHRB.

Hab.: C, O.

C. Lunnula (MUELL.) NITZSCH.

Hab.: C, S.

C. Dianae EHRB.

Hab.: C, O.

1) Cosmarium Botrytis (BORY) MENEGHINI; Calocylindrus Cucumis (CORDA) ISTVÁNFFI et Closterium Lunnula (O. F. MÜLLER) E. ? Sont découvertes premièrement par le DR. ISTVÁNFFI pour la Bulgarie de Sud.

- C. Ehrenbergii MENEGH.  
 Hab.: S.  
 C. moniliferum (BORY) EHRB.  
 Hab.: C, O, S.  
 C. Leibleinii KTZ., RALFS l. c. t. XXVIII, fig. 4.  
 Hab.: S.  
 C. rostratum EHRB.  
 Hab.: C, O.  
 C. arcuatum BRÉB. Delponte l. c. p. 202, t. XVII, fig. 55-57.

**Penium BRÉB.**

- P. cylindrus BRÉB.  
 Hab.: O.  
 — — var. silesiacus forma SCHMIDLE.  
 Hab.: C, O.  
 P. margaritaceum (EHRB.) BRÉB.  
 Hab.: C, O.  
 P. interruptum BRÉB.  
 Hab.: C.  
 P. Naegelii BRÉB.  
 Hab.: C, O.  
 P. navicula BRÉB. f. apicibus rotundatis WILLE.  
 Hab.: C, O.  
 P. didymocarpum LUND.  
 Hab.: C, O.  
 P. oblongum DE-BARY.  
 Hab.: O.

**Tetmemorus RALFS.**

- T. loevis (KTZ.) RALFS.  
 Hab.: C, O.  
 — — var. ornatus SCHMIDLE.  
 Hab.: C.

**Disphinctium NAEG.**

- D. curtum (BRÉB.) REINSCH.  
 Hab.: C, O.  
 — — var. exiguum HANSG., l. c. p. 184.  
 Hab.: C.  
 D. Palangula (BRÉB.) HANSG.  
 Hab.: O.  
 D. globosum (BULNH.) HANSG.; Cosmariium globosum BULNH.  
 Hab.: O.  
 — — var. minus HANSG.  
 Hab.: O.  
 D. annulatum NAEG.  
 Hab.: C, O.  
 D. cucurbita (BRÉB.) REINSCH.  
 Hab.: C, O.  
 Disphinctium sp.  
 Hab.: C.

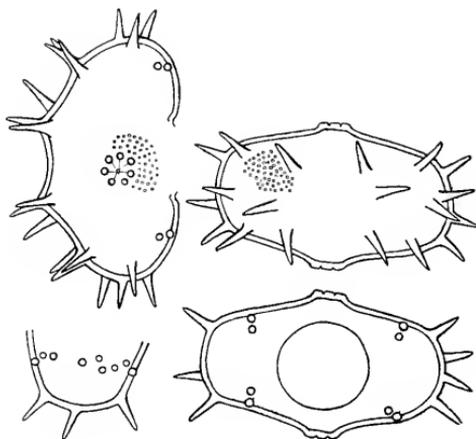
**Pleurotaeniopsis LUND.**

- P. Cucumis (CORDA) LAGERH.  
 Hab.: C, O.

**Xanthidium** EHRB.

*X. Brébissonii* RALFS  
var.  $\beta$ ) *basidentatum* BÖR-  
GES., LUTKEMÜLLER, Dr. J.  
Desmid. aus der Umgebung  
des Millstättesees in Kärnten.  
Verh. Zool. bot. Gesellschaft  
1900, Wien.

Nos exemplaires ont les  
dimensions et le nombre d'épi-  
nes des exemplaires de Kärn-  
ter, toutefois en différent-ils  
un peu par la disposition plus  
régulière des épines, par la  
sculpture de la membrane et  
par leur aspect général, comme  
on peut le voir sur la figure.

**Cosmarium** CORDA.

*C. loeve* RABENH.

Hab.: C, O.

*C. Meneghinii* f. *rodundata* JACOBS.

Hab.: O, C.

*C. homalodermum* NORDST.

Hab.: C.

*C. crenatum* RALFS.

Hab.: C, R, S.

*C. tinctum* RALFS.

Hab.: C, O.

*C. retusifforme* GUTW.

Hab.: R.

*C. Osteri* SCHMIDLE, Beiträge zur alp. Algenflora. Österr. bot. Zeitschr.,  
XLV. Jahrg., p. 458, t. XV, fig. 32 (= *C. Vogesiacum* LEM. Liste des Desmid.  
pl. I, fig. a).

Hab.: C, R.

*C. Botrytis* MENECH., DE-BARY Conjug. t. VI, fig. 1—24.

Hab.: C, S.

*C. Botrytis* MENECH.  $\beta$ ) *emarginatus* HANSG.

Hab.: O.

*C. ochtodes* NORDST. b) *obtusatum* GUTW. Flora Glenów okolic Lwowa  
II, fig. 3.

forma qui varie beaucoup.

Hab.: C.

*C. coelatum* RALFS.

Hab.: C, O.

*C. pygmaeum* ARCH., Cooke. l. c. t. XXXVII, p. 91, fig. 8.

Hab.: O.

*C. venustum* (BRÉB) ARCH.

Hab.: C.

- C. Turpinii* BRÉB.  
Hab.: C.  
*C. anceps* DELP., l. c. t. IX, p. 128, fig. 26—29.  
Hab.: S.  
*Cosmarium* sp.

**Euastrum** EHRB.

- E. binale* (BRÉB.) KTZ.  
Hab.: C, O.  
— — *f. hians* WEST.  
Hab.: C.  
*E. oblongum* (GREV.) RALFS.  
Hab.: C, O.  
*E. didelta* RALFS.  
Hab.: C, O.  
— — *f. scrobiculata* NORDST.  
Hab.: C, O.  
*E. ausatum* RALFS.  
Hab.: O.  
— — *var. suprapositum* NORDST.  
Hab.: O.  
*E. elegans* (BRÉB.) KTZ.  
Hab.: C.  
— — *a)* RALFS.  
Hab.: C, O.  
*E. subamoenum* SCHMIDLE.  
Hab.: O.  
*E. rostratum* RALFS forma NORDST. in *Algae aquae dulcis exsiccatae* p. 9f.  
Hab.: O.

**Microsterias** AG.

- M. truncata* (CORDA) BRÉB.  
Hab.: C, O.  
*M. rotata* (GREV.) RALFS.  
Hab.: C.  
*M. denticulata* (BRÉB.) RALFS.  
Hab.: C, O.  
*M. papilifera* BRÉB.  
Hab.: C.  
— — *var. verrucosa* SCHMIDLE.  
Hab.: O.

**Staurastrum** MAYEN.

- S. lunatum* RALFS.  
Hab.: O.  
*S. hirsutum* (EHRB.) BRÉB.  
Hab.: O.  
*S. muticum* BRÉB.  
Hab.: C.  
*S. orbiculare* (EHRB.) RALFS.  
Hab.: O.  
*S. pygmaeum* BRÉB.  
Hab.: C.

*S. punctulatum* BRÉB.

Hab.: C, O.

*S. amoenum* HILSE forma.

Hab.: C.

*S. Sebaldi* REINSCH.; WEST, W. NORTH Amerik. Desmid. (Trans. Linn. Soc. 1896, London, p. 267, pl. XVIII, fig. 2, 3).

Nous avons trouvé dans nos matériaux trois sortes d'exemplaires: les uns tout-à-fait identiques avec l'espèce de REINSCH, d'autres de mêmes forme et grandeur, présentant seulement des petits dents sur le bord des demi-cellules et d'autres encore, plus grands et à sculpture beaucoup plus prononcée. Ces derniers sont 68—72  $\mu$  (rarement 76—84  $\mu$ ) longs, 80—84  $\mu$  larges et à isthm. 20  $\mu$ .

Pour nous ce sont là des variations instables d'une même espèce.

Hab. R.

*S. sexcostatum* BRÉB.

Hab.: O.

*S. tetracerum* (KTZ.) RALFS.

Hab.: C.

*Staurastrum* sp.

Hab.: O.

## Cyanophyceae.

### Scytonemaceae.

#### *Stigonema* Ag.

*S. paniforme* (AG.) BZI. var.  $\beta$ ) *alpinum* (KTZ.) HANSG. l. c. II, p. 23.  
*Sirosiphron alpinus* KTZ. l. c. II, t. XXXV.

Hab.: C, O.

#### *Scytonema* Ag.

*S. figuratum* AG.  $\beta$ ) *Leprieurii* BOR. et FLAH. Tab. Synop., p. 217.  
*S. Leprieurii* MONT., KTZ. l. c. II, t. XXIII.

Hab.: C.

### Rivulariaceae.

#### *Rivularia* (ROTH.) Ag. em Thr.

*Rivularia* sp.

Hab.: O.

### Nostocceae (KTZ.) BOR. et FLAH.

#### *Nostoc* Vauch.

*N. sphaericum* Vauch., WITTR. et NORDST. Alg. exs. n° 685.

Hab.: C.

*Nostoc* sp.

Hab.: C.

#### *Anaboena* (BORY) WITTR.

*A. variabilis* KTZ., HANSG. l. c. II. p. 69; HAUCK et RICHTER, l. c. Fasc. XII, n° 569.

Hab.: C.

*A. oscillarioides* BORY, HANSG. l. c. II, p. 69; HAUCK et RICHTER, l. c. Fasc. X, n° 481a.

Hab.: C, M, O.

*A. inaequalis* BOR. et FLAH., l. c. p. 146. *Sphaerozyga inaequalis* KTZ.  
Hab.: C.

*A. licheniformis* (*Cylindrospermum licheniforme*) (BORY) KTZ., BOR.  
et FLAH., l. c. p. 149; WITTR., NORDST., LAGERH., Alg. esc., n° 1346.

### Oscillariaceae.

#### Oscillaria.

*O. tenuis* (AG.) HANSG. l. c. II, p. 111; HAUCK et RICHTER, l. c. Fasc. XXV,  
n° 1192.

Hab.: C.

— — b) *viridis* KTZ.

Hab.: C.

— — d) *limicola* KTZ. *Phormidium limicola* KTZ. l. c. I, t. XLVII,  
fig. 2.

Hab.: C.

— — e) *limosa* (AG.) KIRCH.

Hab.: C.

Dans le même habitat on trouve des exemplaires solitaires tout-à-fait identiques avec *O. coerulea* KTZ. l. c. I, t. XXXXII. fig. II.

#### *Spirulina* (TURP.) LINK.

*S. subtilissima* KTZ. l. c. I, t. XXXVII, fig. 6; HANSG. l. c. II, p. 120.

Hab.: C. O.

### Chroococaceae.

#### *Gloeocapsa*.

*Gloeocapsa* sp.

Hab.: O.

### Cryptoglenaceae.

#### *Asterothrix* KTZ.

*A. tripus* A. BR., HANSG. l. c. II, p. 167.

Hab.: R.

Comme on peut le voir, le nombre des Algues, dont les noms spécifiques sont contenus dans la liste ci-dessus, monte à 191 unités, lesquelles se répartissent aux Rhodophyceae, Phaeophyceae, Chlorophyceae et Cyanophyceae et appartiennent à 19 familles, 54 genres, 143 espèces, 45 variétés, 10 formes et 11 species. Introduites comme nouvelle pour la flore algologique bulgare il y a 54 espèces et 15 variétés.

## II. Tableau comparatif sur le nombre des Algues d'eau douce de Bulgarie, découvertes jusqu'à présent.

Le tableau suivant nous représente le nombre total des familles, des genres, des espèces, des variétés et des formes, repartis aux quatres groupes d'eau douce de Bulgarie y indiqués. Sous ces quatres groupes figure par une seule espèce encore le groupe des Characeae.

Groupes	Nombre des familles	Nombre des genres	Nombre des espèces	Nombres des variétés	Nombre des formes	Unités en tout
Rhodophyceae-Frodideae . . . . .	3	5	5	—	2	7
Phaeophyceae - Syngeneticae . . . . .	1	1	1	—	—	1
Chlorophyceae . . . . .	11	58	247	62	45	354
Cyanophyceae . . . . .	7	11	16	9	—	25
Characeae . . . . .	1	1	1	—	—	1

Laissant de côté le groupe des Characeae, dont une série d'espèces sera publiée bientôt à part, le tableau ci-dessus montre que le nombre des Chlorophyceae est incomparablement plus grand. Cela provient tout simplement de ce que nous nous sommes occupés jusqu'à présent surtout des Chlorophyceae et nous n'avons que commencé l'étude des Cyanophyceae.

Comme on le verra plus bas, des Florideae d'eau douce nous manque pour le moment seulement la famille des Hildebrandiaceae.

Et voici comment le nombre des espèces, des variétés et des formes se répartit parmi les familles et les genres des quatres groupes.

#### Rhodophyceae — Florideae.

Familles	Genres	Nombre des espèces	Nombre des variétés	Nombre des formes	Species
Lemnaceae	Lemanea	1	—	1	—
Batrachospermaceae	Thorea	1	—	—	—
	Batrachospermum	1	—	—	—
	Chantransia	1	—	—	—
Bangiaceae	Bangia	1	—	1	—

#### Phaeophyceae — Syngeneticae.

Hydruraceae	Hydrurus	1	—	—	—
-------------	----------	---	---	---	---

#### Chlorophyceae.

Oedogoniaceae	Bulbochaete	2	—	—	—
	Oedogonium	6	1	—	2
Ulvaceae	Monostroma	1	—	—	—
Ulothrichiaceae	Hormiscia (Ulothrix)	4	6	—	1
	Chaetophora	4	2	—	—
	Draparnaldia	1	1	—	—
	Stigeoclonium	3	1	—	—
	Conferva	1	2	—	—
Chroolepidaceae	Microthamnium	1	1	—	—
Cladophoraceae	Cladophora	3	2	—	—
Vaucheriaceae	Vaucheria	4	2	—	1
Botrydiaceae	Botrydium	1	—	—	—
Volvocaceae	Volvox	2	—	—	—
	Eudorina	1	—	—	—
	Pandorina	1	—	—	—
	Gonium	1	—	1	—
	Sphaerella	1	—	—	—

Familles	Genres	Nombre des espèces	Nombre des variétés	Nombre des formes	Species
Volvocaceae	Chlamidomonas	1	—	3	—
	Cylindromonas	1	—	—	—
Palmellaceae	Hydrodictyon	1	—	—	—
	Pediastrum	6	3	—	—
	Coelastrum	2	—	—	—
	Sorastrum	1	1	—	—
	Scenedesmus	4	1	—	1
	Sciadium	1	—	—	—
	Ophiocytium	2	—	—	—
	Rhaphidium	3	—	—	—
	Polyedrium	2	—	—	—
	Eremosphaera	1	—	1	—
	Haracium	1	—	—	—
	Tetraspora	3	2	—	—
	Oocystis	2	—	1	—
	Pleurococcus	2	—	—	—
	Glaecystis	2	—	—	—
	Protococcus	1	—	—	—
	Trochiscia	1	—	—	—
	(Acanthococcus)				
	Botryococcus	1	—	2	—
Zygnemaceae	Mougeotia	5	—	4	—
	Zygnema	3	—	2	2
	Spirogyra	15	6	—	2
Desmidiaceae	Gonatozygon	2	—	—	—
	Hyalotheca	1	1	1	—
	Sphaerozosma	1	—	1	—
	Desmidium	2	—	5	—
	Spirotaenia	2	—	—	—
	Cylindrocystis	2	1	6	—
	Penium	14	2	—	—
	Closterium	20	3	15	2
	Disphinctium	8	2	—	1
	Tetmemorus	2	—	—	1
	Pleurotaeniopsis	4	1	—	—
	Xanthidium	2	1	—	—
	Cosmarium	36	12	—	—
	Arthrodesmus	2	1	—	—
	Euastrum	10	4	—	—
	Micrasterias	7	1	4	—
	Staurastrum	30	1	—	—
<b>Cyanophyceae.</b>					
Scytonemaceae	Stigonema	2	2	—	—
	Scytonema	1	1	—	—
Rivulariaceae	Rivularia	1	1	—	1
Nostocae	Nostoc	2	—	—	1
	Anabaena	4	—	—	—
Lyngbyaceae	Lyngbya	1	1	—	—
Oscillariaceae	Oscillaria	2	3	—	—
	Spirulina	1	—	—	—
Choococcaceae	Merismopedium	1	—	—	—
	Glaeocapsa	—	—	—	1
Cryptoglenaceae	Astherothrix	1	—	—	—
<b>Characeae.</b>					
Characeae	Chara	1	—	—	—

Sauf les quelques unités que nous avons signalées pour différents endroits de la Bulgarie du Nord, toutes les restes appartiennent à la Bulgarie de l'Ouest et surtout aux environs de Sofia, au plus haut massif Rilo-rhodopeen, à la haute montagne de Vitoscha et à certains endroits des plus hautes parties des versants est, sud et ouest du Balkan.

Parmi toutes ces espèces il y a un grand nombre qui sont tout-à-fait identiques avec celles des hautes régions des Alpes, des Karpathes et des régions arctiques.

Sur les régions alpines et subalpines on trouve surtout les Desmidiaceae, les Palmellaceae et les Cyanophyceae, tandis que vers les plaines on trouve plus en abondance les Chlorophyceae filamenteuses simples ou ramifiées.

## 7. Zur Genesis der afrikanischen Flora.

Von Prof. Dr. J. Palacký (Prag).

Das allmähliche Anwachsen der Kontinente aus Archipelen ist in Afrika noch am wenigsten bekannt. Das marine Miozän bei Timbuktu (CHEVALIER-LAPPARENT), die Meresfauna der ostafrikanischen Seen, der Clarias der Westsahara (BARY), endlich die von PELLEGRIN nachgewiesene weite Verbreitung des *Chromis desfontainii* (Sahara-Sudan, Biskra-Ubangi-Tanganyika), des *Hemichromis bifasciatus* (Ziban-Cap) zeigen wohl auf ähnliche Erscheinungen hin.

Begreiflicherweise hängt die Florenbildung — außer der fortschreitenden Differenzierung — auch von der Bildung der Kontinente ab.

In folgendem will ich für zwei der westafrikanischen Regionen — 1. Berberei und Sahara und 2. Kongo-Angola einen ersten Versuch wagen — und mit Bemerkungen über Madagaskar (ex flora msc.) schließen.

Da über Algerien COSSON eine erschöpfende Übersicht gegeben, sei auf diese hier verwiesen. Reicher und eigentümlicher ist Marokko, während Tunis fast nichts eigentümliches besitzt. DOUMET ADANSON (Préface) erwähnt dort 28 end. sp. (von 1947), doch fast lauter einzelne sp. großer weitverbreiteter mediterraner genera, die auch noch in Südwesttripolitanien gefunden werden könnten. Hievon sind 1733 sp. aus Algier bekannt, gegenüber 1536 aus Marokko — davon 133 exklusiv. MURBECK hat ca. 10 neue sp., 1 gen. (*Meringurus*) aus Tunis und 43 sp., die von dort nicht bekannt waren, streicht aber wieder andere.

Marokko ist schon durch seine alpine Vegetation reicher, die leider wohl noch nicht vollständig bekannt ist<sup>1)</sup>. Algier besitzt nur einige montane Formen, die im Osten und Süden fehlen.

Eine fast gleichartige Wüstenvegetation schließt im Süden die Berberei ab, die noch DOUMET auf ca. 600 sp. schätzt, eine Ziffer, die speziell durch P. CHEVALIER überschritten wurde, der selbst an die Erschöpfung derselben glaubt (in lit). BALL gibt für ganz Marokko 1627 Phan. an, BATTANDIER (Fl. Syn.) im Ganzen 3167 (jetzt mit Tunis 3316 — DEBEAUX schätzt Algier allein auf 3800.)

Reicher ist jedenfalls Marokko an endemischen Formen, schon BATTANDIER hatte ihrer 171 — ohne 182, die in Algier fehlen — und diese Zahl, die allerdings nach den Ansichten der Autoren variabel ist, dürfte hinter der Wirklichkeit zurückbleiben, da fast der ganze Osten Marokkos unbekannt ist. Insbesondere ist es POMEI, der das Gleichgewicht der sp. verrückt hat. — BALL hat mehr subsp. geschaffen, sowie MURBECK. Eine Zählung der beschriebenen Arten aus Marokko — bei starker Kontraktion — ergab 1721 sp., die sonst leicht auf 2000 anwachsen würden. Von den Endemismen notieren wir besonders Hemicrambe, Ceratocnemon, Argania, die drei kaktoiden Euphorbien (resinifera, beaumeriana, echinus), die Boucerosia maroccana, von den auch iberischen Pflanzen Drosophyllum lusitanicum, Quercus lusitanica, Iberis gibraltaria, Celastrus europaeus (= senegalensis), Calluna vulgaris, Pinguicula lusitanica. Sonst erwähnen wir Sagina Linnaei (alp.), Erophila verna (noch im Süden), Prunus prostrata (bis 3000 m), Arabis albidia (2600 m).

Die merkwürdigste Pflanze scheint uns Callitris quadrivalvis [Thuja (Tetraclinis Batt.) articulata], eine wohl (geologisch) alte Form, die nach BATTANDIER in der Berberei nach Westen stets zunimmt, wie denn noch BALANSA einen Wald bei Mogador traf, aber auch bei Tetuan, in Cyrene und im Lande der Tuareg (Duveyrier) vorkommt. Man bedenke, daß das genus über Madagaskar nach Australien und Neukaledonien reicht. Im Altertum scheint sie noch häufiger gewesen zu sein. Die sehr eigentümliche Alpenflora ist durch BALL teilweise bekannt. WILKOMM hat das Verhältnis zu Spanien näher beleuchtet. Doch sind auch in der berberischen Bergflora Anklänge an Mitteleuropa, besonders in der Kabylia: Ficaria ranunculoides, Epimedium (end. sp. perralderianum), Eudianthe corsica, Hedysarum pallasii, Spiraea filipendula, Circaea luteiflora, Saxifraga haborana (end.), Sanicula europaea, Atropa belladonna, Erinus alpinus, Pedicularis numidica (Bona), Androsace maxima, Cerasus avium, Pimpinella tragium bis Südmarokko (Djebel Uensa).

Das meiste Neue brachte die südliche (zumeist algerische) Sahara besonders ex coll. CHEVALIER. So sind neu (47 Arten): Cocculus leaba, Enarthrocarpus chevalieri, Farssetia ovalis, Morettia canescens, Helianthemum brachypodium, Frankenia florida, Silene deserticola (Murbeck), Spargula flaccida (Murbeck), Spargularia battandieri, Fagonia flamandi (et isotricha Murbeck), Crotalaria saharae, Lotus jolyi, roudairei, Prosopis stefaniana (Gabés etc. Bonnat Expl. p. 147), Acacia tortilis (früher nur aus Tunis bekannt), Reaumuria vermiculata, Aizoon hispanicum (Gardaja), Deverra intermedia,

1) COLMEIRO gibt drei Viertel der marokkanischen Flora in Iberien an (Resumen p. 12).

*Daucus sahariensis* (Murbeck), *Crucianella herbacea*, *Anvillea australis*, *Iflaga mareotica*, *Calendula aegyptiaca*, *Centaurea cossoniana*, *contracta*, *Amberboa sahararum*, *Carduus chevalieri*, *Andryala chevalieri*, *Cuscuta Tenorei*, *Anchusa aegyptiaca*, *Trichodesma africanum*, *Linaria albifrons*, *Salvia pseudojaminiana*, *Marrubium deserti*, *Statice caspia* (Tunis), *Atriplex leptostachys*, *Suaeda vesceritensis*, *Nucularia perrini*, *Euphorbia flamandi*, *Erythrostictus punctatus*, *Urginea noctiflora*, *Scirpus thermalis*, *Panicum turgidum*, *Pennisetum elatum*, *parisii*, *Aristida sahelica* und die *Populus euphratica*.

Durch die coll. FLATTERS ist wenigstens ein Teil des Tuareglandes bekannt. Wir können nun die Berberei als eine geographische Einheit mit ca. 4000 sp. auffassen, wobei die mediterrane Flora vorherrscht; in den Gebirgen und an den Ecken sind fremde Vorposten vorhanden, — dort, speziell bei Lacalle<sup>1)</sup>, mitteleuropäische, hier im Süden afrikanische, von denen die *Bucerosia* bei Oran den nördlichsten Rest bildet. Auf beiden Seiten bilden die ebenen Meeresküsten Steppen mit südlicher Vegetation, wo die alten Waldreste von *Argania*, *Callitris*, *Acacia* (ab Mogador) auf eine frühere andere Vegetation hinweisen. Sind doch heute eigentliche Wälder nur im berberischen Gebiete vorhanden. Die östlichen niedrigen Canarien ähneln darum, nicht aber die hohen westlichen oder Madeira.

Das typischste Merkmal für die Berberei bleibt die Menge der Cistineae (bei Großer 60 von 142), die mit der in Spanien rivalisiert (wo auf einem Berge bei Murcia 33 sp. wachsen sollen, — Willkomm zählt 61. Colmeiro 36 *Helianthemum* allein auf; Portugal hat bei Machado schon nur 33, Frankreich nach Grenier 33, nach Acloque 31 (ohne die 2 end. in Korsika), Italien 29 nach Arcangeli. Aber Tunis ist schon ärmer (25 nach Doumet Adanson, 27 nach Battandier Flore Synoptique [1904]). Selbst die Fl. Orientalis hat nur 361, Fl. Rossica 10 etc. Die amerikanischen Anklänge der westmakaronesischen Flora (*Bystropogon*, *Laurineae* etc.) fehlen.

DOUMET ADANSON in der Exploration de la Tunisie hat bereits die Ostgrenze der berberischen Flora besprochen. Von 636 sp. der Cyrenaika und Tripolitanien sind 391 auch in Tunis. Ebenso gibt er nach BONNET 1347 tunesische Pflanzen in Italien und 1261 weiter im Osten an. Für Palästina siehe Magyar botanyai Lapok 1904.

Das kleine Verzeichnis orientalischer Pflanzen in Tunis (daselbst ca. 18 sp.) könnte man leicht vermehren. Die endemischen Genera (*Randonia*, *Cossonia*, *Oudneya*, *Selinopsis*, *Anvillea*, *Perralderia*, *Rhetinolepis*, *Cladanthus*, *Bubania*, *Oreobliton* etc.) setzen wir als bekannt voraus, ebenso COSSENS allgemeine Einleitung. Die Hauptmasse der Pflanzen bleibt doch mediterran, setzt sich doch das mediterrane Klima noch auf den Ostkanaren fort. Man nehme nur die Familien der Syn.: 409 Compositen (Tunis 247), 402 Leguminosen (Tunis 223), 286 Gräser (Tunis 207), 194 Cruciferen (Tunis 97), 143 Umbelliferen (92), 156 Labiaten (77), 114 Caryophyllaceae (ohne *Paronychia*), 106 Scrophularineae (47), 72 Borragineae (44), 67 Liliaceae (47), 60 Salsoleaceae (43) etc.

1) Lacalle hat Erlen- und Eschenwälder, einige nordische Wasserpflanzen (*Nymphaea alba*, *Nuphar luteum*, *Trapa natans*, 2 *Cardamine*, *Parnassia palustris*, *Roripa amphibia*, *Butomus umbellatus*, *Hydrocharis morsus ranae*).

Kongo<sup>1)</sup>.

Noch sind große Teile unbekannt, so der östliche Urwald<sup>2)</sup> und das westliche Randgebirge; der größte Teil der coll. Dybovski ist noch unbeschrieben. FRANCHET schätzte (1899) die beschriebenen Pflanzen auf ein Drittel aller, doch ist seit der Zeit — zumeist durch DURAND und WILDEMAN — sehr viel zugewachsen. Als Beispiel führen wir an, daß durch FRANCHET (freilich inkl. Gabun) allein 86 Gräser zugewachsen sind, darunter das interessante gen. *Guadnella* (Bambusaceen) amerikanischer Verwandtschaft, obwohl schon früher *Zwergbambus* (selbst aus Natal) bekannt waren. Mit dieser Reserve führen wir das Resultat provisorischer Zählungen an: 343 Leguminosen, 246 Gräser (inkl. Gabun und Loango), 267 Rubiaceen, 161 Compositen (nach HIERN  $\frac{1}{33}$  der Flora), 126 Apocynen, 157 Cyperaceen, 135 Farne, 128 Orchideen, 129 Acanthaceen, 117 Euphorbiaceen, 94 Labiaten, 78 Asclepiadeen, 72 Liliaceen, 69 Urticaceen, 64 Scitamineen, 61 Convolvulaceen, 58 Malvaceen, 55 Scrophulariaceen, 51 Loganiaceen, 50 Verbenaceen, 46 Combretaceen, 45 Anonaceen, 44 Ampelideen, 43 Commelinaceen, 39 Tiliaceen, 37 Connaraceen, 37 Cucurbitaceen, 35 Ochnaceen, 33 Melastomaceen. 31 Solanaceen, 30 Amarantaceen, 30 Sterculiaceen, 28 Loranthaceen, 28 Capparidaceen, 24 Aroideen, 23 Olacineen, 23 Amaryllideen, 27 Dioscoreaceen, 19 Anacardiaceen, 18 Passifloraceen, 17 Sapindaceen, 17 Iridaceen, 16 Palmen, Flacourtiaceen, Mollugineen, 15 Rosaceen, Borragineen, 14 Celastrineen, Bignoniaceen, Thymelaeaceen, Polygalaceen, 13 Utriculariaceen, 12 Geraniaceen, Chailletiaceen, 11 Lythraceen, Sapotaceen, Gentianeen, Violaceen, Guttiferen, Meliaceen, Polygonaceen, 10 Dilleniaceen, Myrtaceen, Menispermaceen, 9 Ranunculaceen, 8 Lineen, Malpighiaceen, Rutaceen, Chenopodiaceen, 7 Campanulaceen, Hypericineen, Portulacaceen, Ebenaceen, Onagraceen, 6 Umbelliferen, Oleaceen, Nyctagineen, Sesameen, Caryophyllaceen, Crassulaceen, Rhizophoreen, Simarubeen, 5 Haemodoraceen, Rhamnaceen, Phytolaccaceen, Myrsineen, Begoniaceen, Podostemonaceen, 4 Nymphaeaceen, Xyris, Piper, Cruciferen, 3 Lemna, Hypoxis, Eriocaulaceen, Proteaceen, Dipsaceen, Aristolochiaceen, 2 Bursaceen, Pandanus, Cycadeen, Selago, Drosera, Turneraceen, 1 Hydrolea, Plantago, Vatica, Pilstyles, Plumbago, Gnetum, Ceratophyllum, Flagellaria, Juncus, Pittosporum, Moringa, Lophira, Salvadoria, Ericinella, Rhipsalis, Cussonia, Sambucus, Tacca, Thonningia, Typha, Scaevola, Streptocarpus, Myristica, Osyris, Sauvagesia. Es ist also die Zahl von 132 Familien eine relativ bedeutende.

Den afrikanischen xerophilen Charakter zeigt der Mangel an Palmen, Aroideen, Begoniaceen, die Menge der Apocynen, Asclepiadeen, Ochnaceen, Combretaceen, Labiaten, Connaraceen, die Armut an Farnen und Myrtaceen an, doch muß man hierbei auf die ungleiche Bearbeitung der einzelnen Familien Rücksicht nehmen (Scitamineen, Apocynen, Anonaceen, Combretaceen etc.).

Man kann drei Regionen unterscheiden: den feuchten Westen, den Nordosten und den trockenen Süden — leider ist der einzige (östliche) Urwald uns noch un-

1) Der Vortragende legte einen msc. Katalog der Kongoflora vor, der über 3000 Arten Phanerogamen (ca. 3450) enthielt.

2) FOA zitiert *Spondias lutea*, *birrea*, *Adansonia*, *Pterocarpus*, *Monodora*, *Myristica*, *Xylopia aethiopica*, *Trichilia emetica*, *Carapa gujanensis*, *Dialium nitidum*, *Herminiera elaphroxylon*,

bekannt. Der Westen wird vom Gabún bis Angola allmählich trockener, der Süden, wie es scheint, ebenso, so daß der Übergang von der tropischen zur trockenen subtropischen Flora sich allmählich vollzieht, wobei der Mensch durch Vernichtung der Wälder (siehe z. B. DUPONT; noch WELWITSCH sah vor einem halben Jahrhundert große Proteaceenwälder) gewaltig eingegriffen hat. Die gemeine Unkrautvegetation der Felder ist paläotropisch und ähnelt dem Norden.

Die Zahl der endemischen oder typischen Genera und besonders der Monotypen ist bei der ungenügenden Kenntnis der umgebenden Länder noch unsicher — reich an solchen scheinen zu sein: die Menispermaceen (5: *Cleistopholis*, *Stenantha*, *Desmonema*, *Monanthotaxis*, *Dioscoreophyllum*), Flacourtiaceen (6—7: *Poggea*, *Dionophyllum*, *Phylloclinium*, *Barteria*, *Buchnerodendron*, *Byrsanthus*, *Cochlospermum*), Sterculiaceen (*Cephalonema*, *Scaphopetalum*, *Pterygota*), Tiliaceen (*Brazzeia*, *Pentadiplandra*, *Oubangia*, *Grewiopsis*, *Vausagesia*, *Kleinedoxa*), Meliaceen (*Lovoa*, *Entandrophragma*), Olacineen (*Scytopetalum*, *Rhaptopetalum*, *Egassea*, *Polycephalum*, *Strombosiopsis*, *Rhopalopilina*, *Alsodeiopsis*, *Lavalleopsis*), Celastraceen (*Campylostema*), Sapindaceen (*Aporhiza*, *Clytranthus*, *Paucowia*), Anacardiaceen (*Thyrsodium*), Connaraceae (*Paxia*), Leguminosen (*Dewrewrea*, *Liebrechtsia*, *Drogmansia*, *Camoensia*, *Dewintia*, *Vignopsis*), dann die Gattungen *Barbeyastrum*, *Dewildemania*, *Stironeurom*, *Vahadenia*, *Picrolima*, *Gabunia*, *Nanostelma*, *Giletiella*, (?) *Poggeophyton*, *Bosquieuopsis*, *Verdickea*, *Euclasta*, *Microcalame*, *Puelia*, *Attractocarpa*, *Guaduella*.

Die artenreichsten genera sind *Cyperus* (ohne *Mariscus* mit 66 Arten), *Panicum* mit 45, *Ipomea* 42, *Combretum* 39, *Vernonia* 38, *Andropogon* 37, *Vitis* 34, *Hibiscus* 31, *Crotalaria* 28, *Clerodendron* 24, *Loranthus* 22, *Lissochilus* 21, *Landolfia* 20 etc.

Die häufigste Pflanze soll *Gleichenia dichotoma* sein. Von paläarktischen Gattungen nennen wir *Clematis* (6), *Delphinium* (noch Katanga), *Nymphaea*, *Nasturtium*, *Polygala* (12), *Portulaca* (3—4), *Hypericum* (noch Katanga), *Rubus*, *Drosera* (2), *Pimpinella* (noch Katanga), *Peucedanum* (3), *Galium*, *Cephalaria*, *Scabiosa columbaria* (Katanga), *Inula* (3), *Lactuca* (6), *Sonchus* (4), *Crepis*, *Mentha*, *Stachys*, *Scutellaria*, *Viscum* (5—6), *Habenaria*, *Anthericum*, *Allium*, *Tamus* — ohne die Kosmopoliten (*Euphorbia*, *Senecio* etc.).

Sehr reich sind die capischen Genera vertreten, obwohl in eigenen Arten (*Oxalis*, *Helichrysum*, *Cyphia*, *Xysmalobium*, *Dregea*, *Belmontia*, *Harveya*, *Cycnium*, *Selago*, *Protea*, *Staerothylax*, *Gnidia* (9), *Encephalartos*, *Disa*, *Satyrium*, *Listrostachys*, *Angraecum*, *Lissochilus*, *Bulbophyllum*, *Eulofia* (14), *Morea*, *Gladiolus*, *Antholyza*, *Butane*, *Vellozia*, *Kniphofia*, *Aloe* (3), *Bulbine*, *Albuca*, *Littonia* etc.). Der südliche Winkel — Katanga — ist besonders reich daran: *Walleria*, *Verdickea*, 2 end. *Haemanthus*, 2 end. *Moraea*, 2 *Antholyza*, 2 end. *Dioscorea*, 4 *Disa*, *Protea lemairei*, *Albuca Katangensis*, 2 *Oxalis*, *Xyris capensis* etc., wie überhaupt an endemischen Arten (3 *Impatiens*, 1 *Farao*, 1 *Begonia*, *Dewildemania*, 4 *Strophanthus*, 2 *Urophyllum*, 2 *Oldenlandia*, 1 *Heliotropium*, *Ehretia*, *Mimusops*, 4 *Combretum*, 4 *Vangueria*, 2 *Plectronia* etc.).

Ärmer scheint der untere Kongo: noch 2 *Encephalartos*, 1 *Anubias*, 1 *Asparagus*, 3 *Sabicea*, 2 *Ptychopetalum*, 3 *Xylopien*, 2 *Cissus*, 2 *Loranthus* etc. Wir bemerken *Ranunculus sardous*, *Glinus spergula*, *Phoenix reclinata*, *Allium angolense*, *Trichomanes*

radicans, *Phragmites communis*, *Tacca pinnatifida*, *Brasenia peltata*, *Portulaca oleracea*, *Sclerocarya birrea*. Aus dem Nordosten könnten wir sonst nicht bekannte Spezies zitieren, so z. B.: *Tetracera strigillosa*, *Popowia schweinfurthii*, *Cleome njamjamenis*, *Psorospermum salicifolium*, *Leptonychia chrysoarpa*, *Lophira alata*, *Dichapetalum mombuttense*, *Aporrhiza paniculata*, *Cnestis urens*, *Baphia schweinfurthii*, *Amblygonocarpus schweinfurthii*, *Osbeckia saxicola*, 2 *Dissotis*, *Phaeoneuron dicellandroides*, *Embelia retusa*, *Butyrospermum parkii*, *Aristolochia schweinfurthii*, 5 *Ficus*, *Albuca schweinfurthii*, *Hydrosme fischeri*, *Donax azurea*, *Encephalartos septentrionalis*, — doch ist dies nur provisorisch.

Um zum Schlusse eine Hypothese zu wagen: das Kongotal scheint spät, und zwar vom Norden und Süden, besiedelt worden zu sein, da von dort bis zur Ngamisenke keine Niederung bekannt ist. Über den Norden haben wir ungenügende Nachrichten, ebenso über das westliche Randgebirge, das erst in Angola durch WELWITSCH erforscht worden ist. Die Wanderung der Kongoflora nach Norden haben (nach HIERN) schon DREGE, WELWITSCH (und HOOKER) behauptet, sowie die Südwanderung der tropischen Ostflora zum Kongo.

#### Madagaskar<sup>1)</sup>.

Solange die nächstliegende afrikanische Küste nicht vollständig bekannt ist, ist es voreilig, über den Endemismus von Madagaskar zu sprechen. Doch dürften  $\frac{2}{3}$  bis  $\frac{3}{4}$  der Pflanzen Madagaskars endemisch sein. Alle nachfolgenden Ziffern sind nur approximativ; erst die Zukunft wird das definitive Resultat bringen. Die Manier DRAKE DEL CASTILLOS, z. B. 3 *Ranunculus*arten von FREYN oder 6 *Clematis*arten HOOKERS, ohne einen Grund anzugeben, zusammenziehen, ist unwissenschaftlich.

Wir geben nur einen provisorischen Überblick über die Artenzahl der größten Familien<sup>2)</sup>: Leguminosen 448 (335 endemisch), Compositen 378 (77 *Vernonia*, end. 316?), Euphorbiaceen 324 (end. 278), Cyperaceen 230 (nur 56 end., 81 *Cyperus*), Orchideen 228 (end. 154), nur 181 Gräser (56 end.), Rubiaceen 191 (end. 158), 156 Acanthaceen (124), Melastomaceen 113 (end. c. 100), Ürticeen 102 (72), Sterculiaceen 100 (75), Malvaceen 92 (58), Labiaten 88 (58), Guttiferen incl. *Hyperic.* 86 (72), Tiliaceen 83 (52 *Grewia*), Myrsineen 87 (83), 77 *Convolvulaceen* (54?), 72 *Apocynaceen* (50), 64 *Asclepiadeen* (53), 60 *Verbenaceen* (45), 59 *Loganiaceen* (27), 56 *Liliaceen* (37), 56 *Bignoniaceen* (52), 54 *Sapindaceen* (inkl. *Didierea* 37), 54 *Samydeen* (48), 54 *Celastrineen* (47), 49 *Scrophularineen* (19), 48 *Geraniaceen* (34), 43 *Anonaceen* (30), 41 *Combretaceen* (29), 40 *Meliaceen* (35), 39 *Crassulaceen* (35), 36 *Palmen* (30), 36 *Capparideen*, *Myrtaceen*, 34 *Solaneen* (12?), 35 *Araliaceen*, 33 *Loranthaceen*, *Ebenaceen*, *Piperaceen* (16), *Lineen* 32, 31 *Amarantaceen* (20), *Ericineen* (26), 29 *Cucurbitaceen* (10), 29 *Malpighiaceen*, 28 *Rutaceen* (8), *Chlaenaceen* (alle), *Ampeli-*

1) Der Vortragende legte das Manuskript eines Florenkatalogs von Madagaskar (weit über 400 sp. Phanerogamen und 400 Farne) vor.

2) Von Farnen sind bereits über 500 sp. (c. 90 end. ?) bekannt, doch liegt die Synonymie sehr im argen, so daß selbst H. CHRIST, der mir freundlichst die Liste durchsah, nicht überall mit ihr im Reinen war.

deen (20), Gentianeen (18), Laurineen (22), Lythraceen, 27 (?) Pandanceen, Olacineen (23), Ochnaceen (15), Passifloreen, 25 Bixineen (20), 24 Violaceen (20), 33 Rhizocarpeen, 22 Rhamnaceen, 21 Menispermaceen, Umbelliferen (incl. *Sanicula europaea*), 20 Ranunculaceen. 19 Rosaceen, Polygalaceen, Burseraceen, 18 Commelinaceen, 17 Podostemonaceen, Campanulaceen, Eriocauloneen, Asperifoliaceen, Polygonaceen, 15 Chailletiaceen, Thymelaeaceen, 14 Amaryllideen, Connaraceen, Hamamelideen, 13 Onagrariaceen, Scitamineen, Begoniaceen. 12 Pittosporeen, Hydrocharideen, 11 Ficoideen, 10 Pedalineen, Sapotaceen, Oleaceen, Cyrtandraceen, Dilleniaceen, Monimiaceen, 9 Irideen, Dioscoreen, 8 Cruciferen, 7 Halorrhageen, Aroideen, Nyctagineen, 6 Cacteen, Nymphaeaceen, Primulaceen, 5 Vacciniaceen, Chenopodiaceen, Aristolochiaceen, 4 Santalaceen, Corneen, 3 Turneraceen, Salvadoraceen, 2 Goodeniaceen, Hydrophyllaceen, Cytineen, Balanophoraceen.

Auffällig ist die geringe Zahl der Proteaceen (2), Cycadeen (1–2), Coniferen (2), Palmen (36, von denen einige Baillonsche Arten wenig bekannt sind [30 end.]); sehr auffällig der Mangel an Aroideen (7), Scitamineen, überhaupt an hygrophilen Formen. Reich sind Hamamelideen, Acanthaceen (in Indien 516, Deutschostafrika 215), Melastomaceen, Myrsineen, Pedalineen.

Der Unterschied zwischen Deutschostafrika und Madagaskar zeigt sich gleich in den Familien; das erste hat mehr Gräser (257), Rubiaceen (226), Acanthaceen (215), Labiaten (140), Liliaceen (136), Convolvulaceen (105); weniger Farne (419), Orchideen (161), Melastomaceen (20), Malvaceen (70). Mozambique (das z. B. nach FORBES 2 Chlaenaceen besitzen soll), ist noch zu wenig bekannt; aus der Flora von PETERS ist wenig Gemeinsamkeit zu entnehmen, ebenso aus der Flora of tropical Africa.

Indien hat (in runden Zahlen) nur ca. 300 sp. (95 Monocotyled.) mit Madagaskar gemein (meist weitverbreitete), aber Afrika ca. 600 (227 Monocot.); davon 408 Deutschostafrika (80 Farne, 20 Copos., 18 Rubiaceen). Die Ähnlichkeit mit den Maskarenen ist nicht so groß, als man glaubte. Nach BAKER hat Mauritius 290 sp. gemeinsam mit Madagaskar (117 Monocotyledonen, 57 Farne), nach CORDEMOY Bourbon 303 Phanerogamen und 161 Farne. Auffällig ist der Mangel an Verwandtschaft mit Ceylon, Sokotra, den Komoren, Seyschellen. Ceylons Bergflora ist paläarktisch. Die lokalen Unterschiede sind noch zu wenig bekannt; scheinen doch selbst die Ankaratraberge wenig Typisches zu besitzen<sup>1)</sup>. Es sind hier doch eher afrikanische als paläotropische oder gar indische Typen.

Die paläarktischen Genera Madagaskars sind *Clematis*, *Ranunculus*, *Nymphaea*, *Cardamine*, *Nasturtium*, *Senebiera*, *Viola*, *Polygala*, *Cerastium*, *Portulaca*, *Hypericum*, *Linum* (2), *Geranium*, *Oxalis*, *Impatiens*, *Ilex*, *Rubus*, *Alchemilla*, *Drosera*, *Myriophyllum*, *Callitriche*, *Epilobium*, *Hydrocotyle*, *Sanicula* (*europaea*), *Carum*, *Pimpinella*, *Peucedanum*,

1) Wir zitieren aus den Ankaratrabergen *Clematis dissecta*, *Viola abyssinica* (= *emirnsis*), *Polygala emirnsis*, *Geranium simense*, *Oxalis xiphophylla*, *Impatiens trichoceras*, *Crotalaria orthoclada*, *Rubus pauciflorus*, *Alchemilla bifurcata*, 2 *Kalanchoe*, *Dicoryphe viticoides*, *Ammania cordifolia*, *Telephium madag.*, *Hydrocotyle tussilagifolia*, *Pimpinella ebracteata*, *Peucedanum bojerianum*, *Anthospermum polyacanthum*, 2 *Vernonia*, *Psidia stenophylla*, 2 *Helichrysum*, *Hieracium mad.*, *Lighthfootia subaphylla*, *Agauria litoralis*, *Philippia pilosa*, *Lysimachia parviflora*, *Anagallis peploides*, *Tetraspidium laxiflorum*, *Micromeria flagellaris*, *Salvia porphyrocalyx*, *Stachys mad.*, *Ajuga robusta*, *Acalypha radula*.

Caucalis, Conyza, Gnaphalium, Bidens (?), Senecio, Cichorium, Crepis, Hieracium, Lactuca, Sonchus, Vaccinium, Lysimachia, Anagallis, Heliotropium, Cynoglossum, Convolvulus, Cuscuta, Solanum, Physalis, Limosella, Utricularia, Salvia, Stachys, Ajuga, Plantago, Chenopodium, Salicornia, Salsola, Polygonum, Rumex, Aristolochia, Viscum, Thesium, Euphorbia, Myrica, Salix, Habenaria, Anthericum, Lemna, Typha, Alisma, Potamogeton, Zostera, Cyperus, Scirpus, Carex, Agrostis, Aira, Calamagrostis, Avena, Cynodon, Arundo, Phragmites, Eragrostis, Poa, Bromus, also über 80 Genera.

Von südlichen, d. h. antarktischen Formen erwähnen wir *Pelargonium madagascariense*, *Nertera depressa*, *Cardamine africana*, *Drosera ramentacea*, *Gunnera perpensa*, 2 *Stoebe*, *Pittosporum* (9), *Phyllica*.

Während die Fauna einen sehr alten (eoziänen) Typus darstellt, fehlen in der Flora gerade die älteren Typen (Coniferen, Cycadeen usw.) bis auf wenige Repräsentanten, von denen *Gleichenia* (nach BARON die häufigste Pflanze) einen alten Kosmopoliten darstellt, der sich z. B. noch auf den Falklandsinseln erhielt. Leider ist die Kohle Madagaskars noch nicht untersucht, von der ich schöne Stücke in Paris sah. Das Unkraut ist paläotropisch.

Den Florencharakter zeigen am besten die Familienzahlen bei Vergleichung mit anderen Ländern. In allen tropischen Ländern sind die Leguminosen die zahlreichste Familie (Brasilien 1439 Arten, Deutschostafrika 419, Tropisch-Afrika 791). Manchmal herrschen sie auch in nicht rein tropischen Ländern vor (Australien 1058 Arten), sogar in der Flora orientalis (1726 Arten), dagegen stehen sie zurück in Indien (846), Zentralamerika (944), am Kap (798). Mit ihnen rivalisieren die Compositen [sie stehen an zweiter Stelle in Madagaskar, im trop. Afrika (474), Deutschostafrika (363), Brasilien (1280) — an erster Stelle am Kap (1392), in Zentralamerika (1518) — aber in Indien erst an der sechsten Stelle, am Kongo an der vierten].

Typisch ist die Menge der Euphorbiaceen, denn sie stehen z. B. in der Flora Indiae batavae an der neunten Stelle, im *Catalogus Niloticus* an der siebenten, in Deutschostafrika an der achten (169), selbst in Indien an der vierten (606), in Brasilien an der fünften (872), in Australien an der neunten (224), in der Flora orientalis an der fünfzehnten Stelle. Die Orchideen sind an der fünften Stelle — dagegen an der ersten in Indien (1263), in Java, Mauritius, auf den Philippinen, an der zweiten in der Flora Indiae batavae, an der dritten in Ceylon, in der *Biologia centraliamericana* (936), — aber in Deutschostafrika an der neunten, im *Catalogus niloticus* an der zwanzigsten, in Australien an der achten. Die Rubiaceen stehen in der Fl. Ind. batavae an der dritten Stelle (594), ebenso in Brasilien (1002), Tropisch-Afrika (468), aber in Sumatra gar an der ersten, — in Madagaskar dagegen erst an der sechsten (wie Fl. Ind. brit. 633), in der *Biologia centr.-americ.* an der siebenten (386).

## 8. Über regulatorische Vorgänge im Pflanzenkörper in ihrer Bedeutung für die Pflanzenzüchtung.

Von Prof. F. Schindler (Brünn).

Überblicken wir die Fundamente, auf denen sich die Theorie des landwirtschaftlichen Pflanzenbaues aufbaut, so tritt zunächst die Tatsache hervor, daß die Ernährungslehre der Pflanzen durch Jahrzehnte hindurch bis in die neueste Zeit für diese Theorie die einzige Grundlage bildete. Ernährungs- und Düngungsfragen waren von so augenscheinlicher praktischer Bedeutung, daß dagegen alle anderen Lebensäußerungen der Kulturpflanzen, weil scheinbar weit weniger wichtig, zurücktreten mußten, d. h. vernachlässigt wurden.

Es war das zum Teil eine Folge des Umstandes, daß diese Ernährungsfragen hauptsächlich von Chemikern, nämlich Agrikulturchemikern, bearbeitet wurden und nur ausnahmsweise von Physiologen. Wenn wir nun auch den Agrikulturchemikern manche bedeutungsvolle Entdeckung auf physiologischem Gebiet zu verdanken haben — ich brauche hier nur an den glänzenden Namen HELLRIEGELS zu erinnern — so kann es doch nicht Wunder nehmen, daß die Behandlung physiologischer Probleme durch Chemiker an einer gewissen Einseitigkeit leiden mußte. Gewiß ist, daß man sich um die organische Entwicklung der Kulturpflanzen nach ihren besonderen Eigentümlichkeiten, um die Gesetze des Wachstums, und um biologische Fragen nicht bekümmerte.

Später hat man freilich einsehen gelernt, daß der Erfolg des Ackerbaues nicht nur von der Ernährung der Kulturpflanzen abhängt, sondern daß auch andere Momente, wie die physikalische Beschaffenheit des Bodens, klimatische Faktoren, endlich das Kulturverfahren selbst: Bodenbearbeitung, Zeit und Ausführung der Saat, dargebotener Wachsraum usw. einen maßgebenden Einfluß ausüben.

Aus dieser Erkenntnis heraus hat sich, namentlich unter Führung WOLLNYS in München, die sogenannte Agrikulturphysik entwickelt. Jedoch verfiel auch sie in einen ähnlichen Fehler wie ihre ältere Schwester, die Agrikulturchemie, indem sie nämlich den Organismus der Kulturpflanze nicht in der erforderlichen Weise würdigte.

Wie früher die Agrikulturchemie ihre Hauptaufgabe in der Erforschung des Einflusses der Nährstoffzufuhr, der Düngung, auf den Ertrag an Körnern und Stroh, an Eiweißstoffen, Stärke und Zucker sah, so hat auch die Agrikulturphysik den Einfluß der erwähnten physikalischen Faktoren vornehmlich in dieser Richtung festzustellen gesucht.

Auf beiden Seiten spitzten sich demnach die Fragen im wesentlichen darauf zu: in welcher Weise wird durch willkürliche Änderung der chemischen Ernährungsverhältnisse bzw. der physikalischen Umstände der Ertrag an geernteter organischer Substanz, an Körnern und Stroh, an Eiweißstoffen, an Stärke und Zucker etc. beeinflußt?

Es muß zugegeben werden, daß diese Untersuchungen im großen und ganzen, so schätzenswertes Material durch sie beigebracht worden ist, zum Verständnis des Lebens unserer Kulturpflanzen nur wenig beitragen konnten. Zwischen den gegebenen oder künstlich hergestellten Bedingungen und dem schließlichen Erfolge fehlte nur zu oft das verknüpfende geistige Band.

Die Sache verhielt sich etwa so, wie wenn jemand eine Dampfmaschine lediglich nach der geleisteten Arbeit und dem Kohlenverbrauch beurteilen wollte, ohne Kenntnis ihres inneren Getriebes und ihrer regulatorischen Einrichtungen.

Wenn auch der Vergleich eines lebendigen organischen Systems mit der Dampfmaschine bekanntlich hinkt, so zeigt er doch deutlich, was uns bisher bei der agrikulturchemischen und agrikulturphysikalischen Forschungsrichtung am meisten gefehlt hat, nämlich die Kenntnis der Kulturpflanze an sich.

Gerne räume ich ein, daß der Einfluß sich nicht verkennen läßt, den in neuester Zeit die Lehre von der Vererbung und von der Variabilität, bezw. von der Arten- und Rassenbildung auf die Behandlung pflanzenzüchterischer Fragen zu nehmen beginnt. Ich brauche nur im Hinblick darauf die Namen DARWIN, NÄGELI, MENDEL und DE VRIES zu nennen, um den großen Fortschritt auf diesem Gebiete zu kennzeichnen. Durch diese Forscher, sowie durch die jüngere Generation, die sich in der erwähnten Richtung erfolgreich betätigt, sind die Vererbungs- und Variationserscheinungen in ein System gebracht und nach Kategorien abgegrenzt worden. Es ist dieses ordnende Beginnen von großer Wichtigkeit auch deshalb, weil bei der herrschenden Unklarheit über die Abgrenzung und Definition der Kulturformen die Pflanzenzüchtung nicht in stande war, sich zu einer Theorie aufzuschwingen, die der wissenschaftlichen Kritik hätte standhalten können.

Allein, meine Herren, das Problem, mit dem sich die Theorie der Pflanzenkultur beschäftigen muß, hat noch eine andere Seite. Diese andere Seite umfaßt einen Komplex von Erscheinungen, wie sie unsere Kulturpflanzen, ich spreche hier nur von den landwirtschaftlichen, unter den spezifischen Kulturverhältnissen des Ackerlandes darbieten.

Im Betriebe der Pflanzenkultur finden, teils durch Standortswechsel, der bei dem Bezug fremder Kulturformen zugleich ein Klimawechsel ist, teils durch den Einfluß künstlicher Ernährung, der Bodenbearbeitung und des wechselnden Kulturverfahrens, fortwährend von außen kommende Störungen des physiologischen Gleichgewichtes statt, welches die Pflanze durch Selbstregulierung resp. durch innere Selbststeuerung der Lebensprozesse wiederzugewinnen trachtet. Gelingt ihr dies, d. h. vermag sie ihren Apparat auf die neuen Bedingungen einzustellen — bei gedankenlosem Import fremder Kulturformen ist dies häufig nicht der Fall — dann hat sie sich denselben zwar angepaßt, allein sie ist dann nicht mehr dieselbe, die sie war, und der Maßstab für ihre Beurteilung muß sich dementsprechend ändern.

Auf diese Weise können bei den äußerst wechselnden Kulturverhältnissen durch die kausale Verkettung aller Regulationsvorgänge sowohl im inneren Betrieb, oder in der Arbeitsweise, als auch in der formativen Ausgestaltung sehr weitgehende Modifikationen herbeigeführt werden, wenn die Variationsbreite der betreffenden Kultur-

form eine genügend große ist. Daß die Kenntnis dieser Modifikationen in jedem einzelnen Falle für den Pflanzenbau und die Züchtung von eingreifender Bedeutung sein muß, liegt auf der Hand.

Da die äußeren Einwirkungen, die ein lebendiges System beeinflussen, im Sinne der modernen Physiologie nichts anderes sind als Reize, und die Kulturpflanze auf jene Reize ebenso reagiert wie jede andere Pflanze, d. h. durch regulatorische Veränderung der Lebensprozesse in quantitativer und qualitativer Beziehung, so haben wir es im letzten Grunde bei der Beurteilung unserer Nutzpflanzen unter den verschiedenen Kulturverhältnissen mit einem Problem der Reizphysiologie zu tun. Hieraus erhellt zugleich, daß die moderne physiologische Richtung, die auf die Erforschung der Reizwirkungen und auf die durch sie hervorgerufenen organischen Regulationen ein so großes Gewicht legt, für den Pflanzenbau und für die Pflanzenzüchtung grundlegend sein muß.

Die ältere agrikulturechemische Betrachtungsweise, die sich um jene physiologischen Reaktionen, auch soweit sie bekannt waren, nicht kümmerte, und den Erfolg verschiedener Kulturmaßregeln nur nach dem Ertragseffekte maß, mußte sofort in Widersprüche verwickelt werden, sobald die Wirkung jener Kulturmaßregeln an einem anderen Orte, unter abweichenden klimatischen und Ernährungsverhältnissen, oder aber an einer anderen, wenn auch nahe verwandten Kulturform einer Prüfung unterzogen wurde. Welche ungeheure Verwirrung ist Jahrzehnte lang durch die unter den verschiedensten Vegetationsbedingungen kritiklos angestellten Düngungsversuche angerichtet worden! — Und ähnlich erging und ergeht es noch teilweise mit den sog. Sortenanbauversuchen. — Eine allmähliche Klärung trat erst dann ein, als man sich darauf besann, daß die Kulturpflanze nicht ein unter allen Umständen nach einem Schema funktionierender Automat, sondern ein lebensvoller, reaktionsfähiger und fein abgestimmter Organismus ist.

Auch die eigentlichen Züchtungsbestrebungen sind in ihren Erfolgen von den von außen induzierten regulatorischen Vorgängen im Pflanzenkörper in hohem Grade abhängig, denn wenn die Züchtung auf die Steigerung bestimmter Leistungen einer bisher unveredelten Landrasse mit allen Kräften hinarbeitet, so stört sie das physiologische Gleichgewicht, in welchem sich das Züchtungsobjekt vor dem Eingriffe befand. Wenn es sich auch in der Züchtung, wie sie bisher betrieben wurde und zumeist noch wird, nur um die Steigerung in der Ausbildung einzelner Organe oder Leistungen handelte, so wurden doch zufolge der inneren physiologischen Verkettungen andere Organe und Leistungen mit in die Störung hineingezogen und zwar in vielen Fällen in so unerwünschter Weise, daß der Erfolg jahrelanger Bemühungen schließlich völlig illusorisch wurde. Der Steigerung der Vorzüge auf der einen Seite standen immer greller zutage tretende Fehler und Mängel (zunehmende Empfindlichkeit, Verlängerung der Vegetationsperiode über das normale und zuträgliche Maß, bei Qualitätsverbesserung abnehmender Ertrag etc.) auf der anderen Seite gegenüber.

Die Folge war, daß man das Zuchtverfahren entweder überhaupt aufgeben mußte oder aber, daß man sich in der einseitigen Steigerung der Leistungen eine gewisse

Mäßigung aufzuerlegen begann, die ihren Lohn in einer größeren Sicherheit des Erfolges fand.

Überhaupt macht sich, in zunehmender Erkenntnis der Sachlage, in der modernen landwirtschaftlichen Pflanzenzüchtung das Bestreben bemerkbar, den lockenden Extremen höchster Leistungen im Ertrage, in der Güte usw. aus dem Wege zu gehen. Der verständige und erfahrene Pflanzenzüchter begnügt sich lieber mit einem guten und relativ sicheren Mittel, wobei jedoch betont werden muß, daß dieses gute Mittel die Durchschnittsleistungen unserer unveredelten Landrassen schon recht erheblich überschreitet. Es ist dies eine Folge der durch die Züchtung gesteigerten physiologischen Elastizität unserer Kulturpflanzen.

In dieser wahrhaft modernen Tendenz der landwirtschaftlichen Pflanzenzüchtung, erkennen wir den Reflex derjenigen physiologischen Vorgänge, welche als regulatorische bezeichnet werden, und welche in ihrem Endzweck, wenn von einem solchen gesprochen werden darf, auf ein harmonisches Ineinandergreifen aller Lebensäußerungen abzielen. Auf diesen Punkt muß künftighin bei allen Kultur- und Züchtungsmaßnahmen, das größte Gewicht gelegt werden, da jede bleibende Störung, die durch Regulation nicht wieder ausgeglichen werden kann, auch den Kulturzweck beeinträchtigt.

Diese Tatsache wird im Laufe der Zeit unbedingt zu der alle Züchtungsbestrebungen durchdringenden Erkenntnis führen, daß die richtige Würdigung der Leistungen einer Kulturpflanze nur unter gleichzeitiger Berücksichtigung ihrer Gesamtfunktionen angebahnt werden kann.

An dieser Stelle darf daran erinnert werden, daß dieser Standpunkt bereits bei dem internationalen land- und forstwirtschaftlichen Kongresse in Wien, im Jahre 1890, von dem Vortragenden im Vereine mit dem rühmlichst bekannten österreichischen Pflanzenzüchter E. von PROSKOWETZ jun. vertreten worden ist. Wir hatten den Gegenstand damals an der korrelativen Variabilität der Gerste und der Zuckerrübe erläutert. Es ist uns hierfür die Genugtuung geworden, daß die Bedeutung des Gegenstandes, wenn auch von mancher Seite angefochten oder mißverstanden, seitdem von berufenen Vertretern der Theorie und Praxis der Pflanzenzüchtung immer mehr und mehr anerkannt wird.

Was die praktische Erfahrung dem Pflanzenzüchter an Kenntnissen und Fertigkeiten zuzubringen vermochte, das ist ihm bereits zugebracht worden. Ein weiterer Fortschritt auf diesem Gebiete kann derzeit nur von der wissenschaftlichen Forschung ausgehen. Es kann nicht zweifelhaft sein, nach welcher Richtung sich dieselbe künftighin zu bewegen haben wird.

War es durch Jahrzehnte hindurch die Agrikulturchemie und die Agrikulturphysik, welche die wissenschaftliche Begründung pflanzenbaulicher Lehrsätze übernommen hatten, so wird die Führung unter den begründenden Wissenschaften in Zukunft unbedingt an die Pflanzenphysiologie übergehen.

Agrikulturchemie und Agrikulturphysik haben der Wissenschaft und Praxis durch Erforschung der stofflichen Zusammensetzung und der Nahrungsmittel der Kulturpflanzen, sowie durch Erforschung der Vegetationsbedingungen an sich, überaus große Dienste geleistet. Dabei ist jedoch unsere Kenntnis von dem Apparate, mit

dem der Pflanzenzüchter arbeitet, d. h. es ist unsere Kenntnis von der Kulturpflanze und ihrem Leben eine sehr unvollständige und lückenhafte geblieben. Diese Lücken allmählich auszufüllen, wird die Aufgabe der Pflanzenphysiologie — dieses Wort im weitesten Sinne genommen — werden müssen.

Und so lassen Sie mich mit dem Wunsche schließen, daß die Physiologen von Fach sich mehr wie bisher mit den Kulturpflanzen und mit den auch in wissenschaftlicher Beziehung bedeutsamen pflanzenzüchterischen Problemen beschäftigen möchten. Die Pflanzenzüchter aber sollten sich mit den Physiologen, die ihnen solcher Art entgegenkommen, zu gemeinsamer Arbeit vereinigen.

Ich verspreche mir von einem solchen Zusammenschluß sehr viel, denn wenn in unserem Tagen mit Recht ein so hoher Wert auf die Organisation der Arbeit gelegt wird, so leuchtet ein, daß diese Organisation auch auf unseren Gebiete sich erfolgreich erweisen muß.

Wissenschaft und Praxis dürfen auch auf dem Gebiete der Pflanzenzüchtung nicht mehr getrennt marschieren, denn wenn die Praxis durch wissenschaftliche Einsicht gewinnt, so gewinnt die Wissenschaft durch die lebensvollen Anregungen der Praxis.

## 9. Die südrussischen Steppen.

Von **G. J. Tanfiljew** (Odessa).

Vortrag, gehalten auf dem internationalen Botaniker-Kongreß in Wien, am 16. Juni 1905<sup>1)</sup>.

(Mit 2 Textabbildungen.)

Kommt ein Reisender aus dem Westen Europas über die russische Grenze, so wird er beim Überschreiten derselben meist keinen Unterschied im Charakter der sich ihm bietenden Landschaft finden. Dieselben Ebenen, dieselben hellgefärbten, sandigen und lehmigen Böden, dieselbe Vegetation wiederholt sich diesseits und jenseits der Grenze.

Ganz andere Eindrücke erhält ein aus dem Norden von Rußland kommender Reisender, wenn er eintritt in das Gebiet der Steppe oder in das dem Steppengebiet vorgelagerte Gebiet der Eichenwälder. Meist ist die Grenze zwischen diesen beiden

1) Dieser Vortrag bietet wesentlich einen Auszug aus einem Kapitel einer in russischer Sprache erschienenen Arbeit des Verfassers, wo auch die einschlägige Literatur zusammengestellt ist („Grundzüge der Vegetation Rußlands“ mit einer pflanzengeographischen Karte von Rußland. Bd. XXVII der naturwissenschaftlichen Bibliothek von Brockhaus-Ephron. St. Petersburg 1903).

Gebieten, dem Gebiete der Nadelwälder und dem der Steppe sehr scharf, da sich der Habitus der Landschaft beim Passieren der Grenze sofort ändert. Nordwärts ziehen sich sandige und lehmige, von Nadelwald bestandene, meist schwach gewellte Flächen hin, südwärts dagegen sehen wir den charakteristischen hellgrauen Löß oder lößartige hellbraune Lehme, oben von einer mehr oder weniger dunkelgefärbten Bodenschicht bedeckt. In seinem nördlichen Teile ist dieses Lößgebiet entweder waldlos oder schwach bewaldet, wobei dann ausschließlich Laubwälder vorkommen, in denen die Eiche (*Q. pedunculata*) vorherrscht. Sehr reich ist das Gebiet an Regenschluchten



Fig. 1. Eine Regenschlucht im Steppengebiete (Gouvern. Poltawa).

oder Ravinen (Fig. 1), die große Strecken netzförmig durchziehen und sowohl den Verkehr, als auch die Bearbeitung des sehr fruchtbaren Bodens bedeutend hemmen.

Je weiter nach Süden, desto dunkler gefärbt erscheint der anfangs graue Boden, bis er endlich eine pechschwarze Farbe annimmt und wir in das Gebiet der Schwarzerde, des Tschernosjóm, treten.

Wälder, sowie die für die nördlicheren Steppengebenden so charakteristischen Regenschluchten werden bedeutend seltener. Etwa in der Mitte zwischen der Nordgrenze des Löß und dem Schwarzen und Asowschen Meere ist die Färbung des Bodens am dunkelsten, südlicher nimmt der Boden allmählich eine kastanienbraune Farbe an und wird die Steppe zugleich vollständig waldlos.

Die Steppe ist waldlos und es muß als festgestellt gelten, daß sie stets waldlos gewesen ist, trotzdem dies bis heute noch von einigen Botanikern, die beim Studium der Steppe nur die Vegetation in Betracht ziehen, nicht zugegeben wird. Die Seen und Flüsse in der Steppe seien früher wasserreicher gewesen, heißt es, so daß die Steppe selbst feuchter gewesen sei und sehr wohl Wald getragen haben könne. Es wird hierbei hingewiesen auf Funde von Baumresten im Steppenboden und in Steppenflüssen, auf das Vorkommen von Wäldchen in Regenschluchten der Steppe und auf einzelstehende Bäume in der Steppe. Auch Angaben von Reisenden und sogar von alten Leuten werden herangezogen, um als Beweis für die einstige Bewaldung der Steppe zu gelten.

Dagegen läßt sich nun einwenden, daß Bäume und Baumreste im Steppenboden nur unter besonders günstigen Bedingungen — von denen unten die Rede sein wird — und zwar nur in nördlichen Teilen der Steppe vorkommen. Es finden sich

wohl Baumreste in Flüssen, doch kommen auch jetzt noch an Flußufern zuweilen sogar recht ausgedehnte Auenwälder vor, die mit eigentlichen Steppenwäldern, außer den Baumarten, nichts gemein haben. Einzelstehende Bäume in der Steppe können auch nicht für eine frühere Bewaldung derselben reden, da es nicht Überreste früherer, sondern Vorboten künftiger Wälder sind und stets nur bestimmten Baumarten angehören, nämlich *Ulmus campestris*, *Pirus malus*, *Pirus communis*, *Acer tatarica*, seltener *Quercus pedunculata*. Was nun die Angaben früherer Reisender betrifft, so haben dieselben meist nicht Steppenwälder von Auenwäldern unterschieden, was jedoch sehr wichtig ist, da beide Waldarten unter ganz verschiedenen Bedingungen vorkommen.

Urkundliche Nachrichten, von WESSELSKY (1857) und MAIKOW (1874) zusammengestellt, beweisen, daß in der historischen Zeit die Steppen dort begannen, wo sie auch jetzt noch beginnen. Die Völker der Vorzeit haben in ihren Gräbern, den „Kurganen“, uns auch ein beredtes Zeugnis für die damalige Waldlosigkeit der Steppe überliefert. Es nehmen nämlich diese für die südrussischen Steppen so überaus charakteristischen Kurgane immer die allerhöchsten Punkte der sehr flachen Steppenwasserscheiden ein. Die Wahl solcher hochgelegener Punkte konnte nur zweierlei Bedeutung haben. Entweder sollten die Kurgane von weitem sichtbar sein, oder sie selbst sollten als Aussichtspunkte dienen. Es müssen also die Steppen damals, als die Kurgane aufgeworfen wurden, waldlos gewesen sein, auch wäre die Wahl solcher hochgelegener Punkte in einem bewaldeten Lande überaus schwierig, wenn nicht undurchführbar gewesen.

Naturwissenschaftliche Methoden erlauben uns den Zustand der Steppe in einer noch früheren Zeit aufzudecken. K. E. v. BÄR hatte schon im Jahre 1856 darauf hingewiesen, daß den Wäldern der Krym das Eichhörnchen fehlt. Wären die Steppen bewaldet gewesen, so müßte das Eichhörnchen aus dem europäischen Waldgebiete auch in die Wälder der Krym gelangt sein. Wie breit dieser waldlose Gürtel gewesen ist, können wir erst dann entscheiden, wenn wir, wie es DOKUTSCHAJEF und seine Schule getan haben, dem Steppenboden größere Aufmerksamkeit zuwenden. Wir werden dann sehen, daß sich dieser Boden sehr scharf vom Waldboden unterscheidet.

Ein Durchschnitt (Fig. 2) durch den schwarzen Steppenboden zeigt uns, daß die dunkelgefärbte Bodenschicht meist eine Mächtigkeit von 0,65 bis 0,80 m besitzt und nach unten allmählich in den hellgelben Löß oder bräunlichgelben, stets stark kalkhaltigen Lehm übergeht. Der Durchschnitt zeigt hier schwarze, scharf umgrenzte, runde, ovale, oft wurstförmig gebogene Flecke. Eben solche Flecke, doch von der Farbe des Untergrundes, sieht man auch in der schwarzen Bodenschicht. Diese „krotowiny“, d. h. Maulwurfslöcher genannten Bildungen gehen bis zu einer Tiefe von 6—8 m. Es sind von Erde erfüllte Gänge verschiedener im Boden wohnender und wühlender Steppentiere, meist von *Spalax typhlus*<sup>1)</sup>, *Spermophilus*, *Alactaga jaculus*, *Arctomys bobac*. Die Dimensionen der Flecke entsprechen genau den Dimensionen

1) Dieses in der Steppe sehr gewöhnliche, seiner unterirdischen Lebensweise nach dem Maulwurf, *Talpa europaea* sehr ähnelnde, auch blinde Nagetier, wird in der Steppe „Szepez“ d. h. Blinder, oder „Krot“ d. h. Maulwurf genannt. Daher der Name „Krotowiny“.

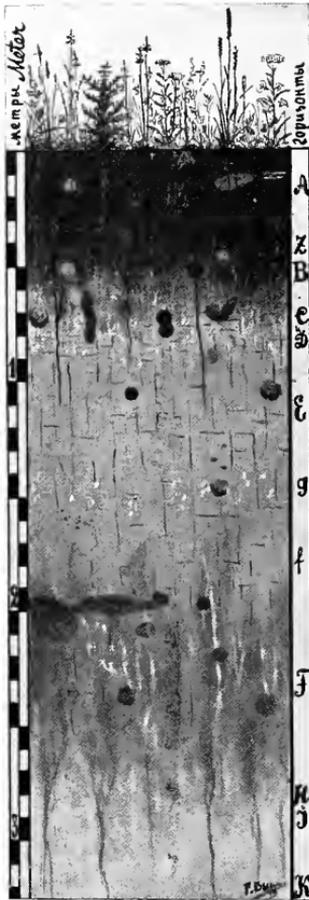


Fig. 2. Ein Durchschnitt durch schwarzen Steppenboden. Die schwarzen Flecke im Untergrunde sind von schwarzem Boden angefüllte Gänge von wühlenden Steppentiere. Die bei 2 Meter beginnenden dunklen Streifen sind von oben eingeschwennter Humus. Die kleinen weißen Punkte und Streifen sind Kalkkonkretionen (Gouvern. Woronesch).

weniger Ton enthält, fehlt die Haselnußstruktur und wird hier durch aschgraue, verschwommene Flecke und Streifen ersetzt, die der Oberfläche der Durchschnitte ein

bestimmter Tiere. Die Form hängt von der Richtung des die Gänge treffenden Schnittes ab. An manchen Stellen kreuzen sich die Gänge und erhält dann der Durchschnitt durch diese Gänge eine entsprechende Form. Es sind nicht Reste von Baumwurzeln, wie man früher glaubte, da Baumwurzeln in dieser Dicke nie so tief reichen, auch verzüngen sich die Gänge nie nach unten, sondern, im Gegenteil, erweitern sich oft zu Schlafkammern, in denen man Skelette von ihren früheren Bewohnern findet.

Alle diese Tiere sind echte Steppentiere und kommen in Wäldern nie vor, so daß die Steppe auch früher unbewaldet gewesen sein muß. Im nördlichen Teile des Steppengebietes findet man dieselben Tiere auch in Wäldern, doch hat dann der Inhalt der Gänge, wie wir unten sehen werden, eine ganz veränderte, unter dem Einfluß des Waldes entstandene, chemische Zusammensetzung. Solche Flecke beweisen, daß der Wald einstmaligen Steppenboden in Besitz genommen hatte. Sehr charakteristisch für viele Steppengebieten sind ferner die selbst im festesten Untergrunde massenhaft auftretenden, bis 7 mm breiten Gänge eines Regenwurmes, des von G. Wyszorszky im Kreise Mariupol (Gouvern. Ekatarinoslaw) entdeckten *Allolobophora mariupoliensis*.

Der Steppenboden ist von schwarzer oder brauner Farbe und hat eine krümelige Struktur, indem die einzelnen Krümchen etwa von der Größe eines Hirse oder Buchweizenkorns sind. Der Waldboden hat dagegen eine ausgeprägt graue Farbe und zerfällt selbst in feuchtem Zustande in erbsen- bis haselnußgroße Körner, die von einem mehligem, aschgrauen, aus Kieselsäure bestehenden Pulver bestreut erscheinen. In nördlicher gelegenen Teilen des Steppengebietes, wo der Boden

marmoriertes Aussehen verleihen; der Waldboden kann hier auch eine für die Böden des nördlichen Rußlands charakteristische Bleisandstruktur erhalten.

In einer gewissen Tiefe findet sich im Untergrunde eine an weißen Kalkkonkretionen, den sog. „Löbkindeln“, besonders reiche Schicht. Hier hat sich der aus den oberen Schichten ausgelaugte Kalk abgelagert. Im Steppenboden liegt diese Schicht schon in einer Tiefe von ca. 0,60 bis 1 m, während sie im Waldboden bis zu einer Tiefe von 1,25 und mehr Metern hinabsinkt. Der Waldboden ist stets tiefer ausgelaugt, als der Steppenboden und braust, mit einer Säure übergossen, eine im Walde entnommene Bodenprobe stets in einer größeren Tiefe auf, als der danebenliegende Steppenboden. Sehr selten steigt die kalkhaltige Schicht im Waldboden bis auf 1 m Tiefe, gewöhnlich findet sie sich erst bei 1,25 m, während die Steppenböden schon bei 0,40—0,50 m brausen und nur in nördlicheren Teilen kann auch der Steppenboden bis zu 1 und mehr Meter ausgelaugt sein.

Siedelt sich Wald auf einem Steppenboden an, so erscheinen nicht nur der Boden, sondern auch die blendendweißen Konkretionen völlig entkalkt und brausen dann mit Säuren nicht auf. Das durch den Waldboden hindurchsickernde, an Kohlen- und Humussäuren reiche Wasser drückt dem Boden einen Stempel auf, an dem wir seine Natur in den allermeisten Fällen sicher erkennen können.

Alle oben erwähnten Methoden beweisen nun überzeugend, daß die Steppen auch früher immer waldlos gewesen sind. Es ist eben der schwarze Steppenboden meist weiter nichts, als ein von einer Humusschicht bedeckter Lößboden; da aber der Löß überall, wo er auftritt, waldlos ist und überall Steppenbildung hervorruft, so muß er auch im Süden Rußlands stets waldlos gewesen sein.

Wie ist nun diese schwarze obere, durch ihre Fruchtbarkeit ausgezeichnete Bodenschicht, der Tschernosjóm, entstanden?

PALLAS meinte im Jahre 1787, daß die Steppe einst von Wäldern bedeckt gewesen sei, die während früherer Kriege oder von nomadisierenden Völkern ausgerodet seien. Der zurückgebliebene Humus ist, seiner Auffassung nach, Wald- oder Torfhumus. Im Jahre 1799 sprach sich PALLAS dahin aus, der Tschernosjóm könne eine Meeresablagerung sein. Dieser letzteren Meinung waren auch MURCHISON (1840) und EICHWALD (1850), während WANGENHEIM VON QUALEN (1853) und BORISSJAK (1852) sich den schwarzen Boden aus in Mooren gebildetem Torf entstanden dachten.

Der erste, der eine einfache und richtige Erklärung gab, war GÜLDENSTÄDT, der im Jahre 1768 in seinem Tagebuche sagt, daß der schwarze Stoff von Pflanzen herrührt, die auf dem schwach bewohnten und an pflanzenfressenden Tieren armen Boden ungestört wuchsen und dann verwesten. Näher ausgearbeitet wurde diese Ansicht von RUPRECHT im Jahre 1865 und besonders von DOKUTSCHAJEF im Jahre 1883. Es steht gegenwärtig fest, 1. daß der Tschernosjóm durch Ansammlung von aus verwesenden Steppenpflanzen entstandenem Humus hervorgegangen ist; 2. daß diese Ansammlung von Humus wesentlich durch den hohen Kalkgehalt des Löß bedingt wird; 3. daß der Tschernosjóm nur auf kalkreichem Untergrunde vorkommt; 4. daß der Humusgehalt nach unten allmählich abnimmt, während der Gehalt an Mineral-

stoffen in der Bodenschicht nach unten zunimmt; 5. daß sich in Wäldern kein Tschernosjóm bildet.

Jenseits der Wolga ist der Humusgehalt am höchsten und erreicht hier 16—18 Proz., im Südwesten des Gebietes beträgt er dagegen nur etwa 3—4 Proz. Nach Norden und Süden nimmt der Humusgehalt wiederum ab, wobei nach Norden zu der Boden zugleich mineralstoffärmer, nach Süden dagegen mineralstoffreicher wird. Am äußersten Nordrande des Lößgebietes existiert in einer Breite von 50 bis 70 km kein Tschernosjóm mehr, sondern die Böden sind hier hellfarbig und unterscheiden sich in ihrer Färbung nicht mehr von den hellen Böden des nördlichen Rußlands. Der Untergrund ist hier jedoch derselbe Löß, wie weiter im Süden. Nach Auslaugung des Kalkes ist in diesem Grenzgebiete auch der früher wahrscheinlich vorhandene Tschernosjóm verschwunden.

Außer Laubwäldern finden sich in der Nordhälfte des Steppengebietes auch Nadelwälder, doch fast ausschließlich Wälder aus *Pinus silvestris*. Die Kiefer steht meist auf Sandboden und trägt dann eine gewöhnliche Kiefernwaldflora, hin und wieder mit wenigen eingestreuten Steppenpflanzen, oder, bedeutend seltener, auf tertiärem oder noch älterem Kalk- und Kreideboden. Es sind dann Wälder, die möglicherweise Überreste einer reicheren Tertiärflora sind. Ihre Flora hat mit der Flora der Wälder auf Sandboden nichts gemein, sondern besteht aus Steppenpflanzen mit einigen sonst seltenen, teils sogar endemischen Arten.

Laubwälder sind, wie schon erwähnt, entweder Auenwälder oder Steppenwälder. Auenwälder gehen sehr weit nach Süden und erreichen als Weidendickichte mit eingestreuten Pappeln und Espen das Kaspische und Schwarze Meer. In der Waldregion des Steppengebietes, auch etwas südlicher in die waldlose Steppe hinein, bestehen die Auenwälder, ebenso wie die Steppenwälder, aus *Quercus pedunculata*, *Ulmus effusa*, *campestris* und *suberosa*, *Acer platanoides*, *campestris* und *tatarica*, *Fraxinus excelsior*, *Tilia parvifolia*, mit *Corylus avellana*, *Ligustrum vulgare*, *Prunus padus*, *Euonimus verrucosa* und *europaea* u. a.

Wenn jedoch von Wäldern in der Steppe die Rede ist, so versteht man darunter nicht diese Auenwälder, sondern Wälder auf der Hochsteppe, wo der Boden allerdings kein Tschernosjóm mehr ist, wo aber der Untergrund meist echter Löß oder lößartiger Lehm ist.

Diese Steppenwälder erscheinen auf der Steppe nur unter gewissen Bedingungen. Der Waldboden ist stets von einem dichten Schluchtennetz durchschnitten, wobei sowohl die Käme zwischen den einzelnen Schluchten als auch die Abhänge und der Talweg bewaldet sind. Wo es keine Schluchten gibt, gibt es auch keine Wälder. Der schluchtenreiche Norden des Steppengebietes ist oder war auch verhältnismäßig reich bewaldet, während der ebene und schluchtenarme Süden waldlos ist. Östlich von der Wolga und westlich vom Dnjepr, wo das Land hügelig wird, stehen Wälder auf den Höhen, während die Abhänge und die Ebenen waldlos sind.

Wo liegt nun der Grund dieses eigentümlichen Verhaltens der Wälder im Steppengebiet?

Es kann derselbe nicht im Klima liegen, da das Klima im Walde und der daneben liegenden Steppe doch dasselbe ist. Auch kann er nicht in der Einwirkung des Menschen zu suchen sein, schon darum nicht, weil der Boden im Walde und auf der Steppe ein ganz verschiedener ist. Es muß also am Boden selbst liegen.

Bei näherer Betrachtung eines Steppen- oder Auenwaldes fallen uns Waldblößen auf, die von Steppen- oder sogar Salzpflanzen bedeckt sind. Am Rande solcher Blößen, die offenbar nicht durch Menschenhand entstanden sein können, finden sich oft abgestorbene oder dem Absterben nahe Bäume. Dieselben Baumarten stehen auch an der Steppe zugekehrten Waldsäumen. Es sind meist *Acer tatarica*, *Ulmus campestris*, *Pirus communis* und *malus*, seltener *Quercus pedunculata*.

Der Grund des Fehlens von Bäumen auf Waldblößen und auf der Steppe muß derselbe sein und im Salzgehalte des Bodens oder des Untergrundes liegen.

An allen Durchschnitten, an den Wänden von Gräben, Brunnen etc. findet man im Untergrunde immer Salzauswitterungen. An einzelnen Lokalitäten gelingt es Gipskristalle schon durch die Lupe wahrzunehmen. Das Brunnenwasser ist in der Steppe auch salzhaltig, oft sogar nicht trinkbar, während es daneben im Walde, wenn erreichbar, salzarm ist. Nach einer großen Menge von Analysen beträgt im südlichen Teile des Steppengebietes der Chlorgehalt des Brunnenwassers 0,02 bis 0,8 g auf ein Liter, der Schwefelsäuregehalt 0,01 bis 0,7 g und noch mehr. Außerdem finden sich auf ausgeprägt salzigen Stellen kohlen saure Alkalien. Wo es Steppen gibt — sei es in der alten oder neuen Welt — gibt es in Steppengebieten auch Salzböden, besonders an Stellen, wo sich das aus dem Steppenboden ausgelaugte Salz ansammelt.

Alle diese Beobachtungen zeigen auf das deutlichste, daß wir im Steppenboden einen mehr oder weniger salzhaltigen Boden vor uns haben, dessen Waldlosigkeit eben in diesem Salzgehalte des Bodens oder des Untergrundes seinen hauptsächlichsten Grund hat. Das Klima hat insofern seine Bedeutung, als es die Auslaugung des Salzes fördern oder hemmen kann.

Nun wird es uns erklärlich, warum der Wald Regenschluchten und höhergelegene Punkte aufsucht. Es sind hier eben die Bedingungen für eine Auslaugung des Bodens besonders günstig, da das durch den Boden sickern mineralstoffbeladene Wasser rascher einen Abfluß findet, als auf einer ebenen Fläche.

Wird die Waldlosigkeit der Steppe durch den Boden bedingt, so muß der Wald allmählich auf Kosten der Steppe an Ausdehnung gewinnen, da ja der Steppenboden einem beständigen Auslaugungsprozeß unterworfen ist. Es läßt sich durch Bodenuntersuchungen auch wirklich feststellen, daß die Steppe durch den Wald nach und nach verdrängt wird, und daß wohl alle Steppenwälder sich auf ursprünglich waldlosem Steppenboden angesiedelt haben. Dafür reden die Schluchten im Walde, die sich nur in einer waldlosen Gegend gebildet haben können. Ferner finden sich tief im Untergrunde des Waldbodens die oben erwähnten „Krotowiny“, die bestimmt auf eine frühere Steppennatur des Bodens deuten. Ein Durchschnitt durch einen Waldboden in der Nähe des der Steppe zugekehrten Waldsaumes hat ganz das charakteristische äußere Aussehen eines Steppendurchschnittes mit schwarzen Krotowiny,

weißen Konkretionen etc., wobei jedoch der Boden und sogar die Konkretionen keinen merklichen Kalkgehalt mehr zeigen. Auch finden sich hin und wieder an Waldsäumen ganz vom Walde überwachsene und von Waldboden bedeckte Kurgane, die sicherlich nicht im Walde erbaut gewesen sein können.

Versuche, Wald in der Steppe anzupflanzen zeigen auch, daß der Steppenboden einer Waldvegetation wenig günstig ist. Zwar gibt es alte — bis 80 und mehr Jahre zählende — Waldpflanzungen im Steppengebiete, doch nur im Norden, wo es auch natürliche Wälder gibt, wo auch der Steppenboden schon bedeutend ausgelaugt ist. Wälder dagegen, die in den 40er und 50er Jahren des vorigen Jahrhunderts im Süden auf wenig ausgelaugtem Boden angepflanzt wurden und noch am Ende der 80er Jahre ein gutes Aussehen hatten, so daß selbst bedeutende Autoritäten für die völlige Möglichkeit einer Bewaldung der Steppe eintraten, begannen bald darauf zu kränkeln und haben jetzt teils schon ein sehr elendes Aussehen, so daß die schönen Hoffnungen von früher aufgegeben werden mußten, trotzdem es immer noch Praktiker gibt, die den Grund des Eingehens der Wälder nicht in der Natur der Steppe, sondern im schlechten Können des Menschen suchen.

Noch einige Schlußbetrachtungen über den Begriff „Steppe“ und über den Unterschied zwischen Steppen und Wüsten, welch letztere irrümlicherweise zuweilen auch Steppen genannt werden.

Steppe ist kein pflanzengeographischer Begriff, da Steppenpflanzen formationsbildend auch auf Flußauen, steilen Abhängen und im Gebirge vorkommen können, ohne dadurch Steppen zu erzeugen. Ebensowenig ist es ein geologischer oder zoogeographischer Begriff. Der Begriff Steppe ist ein rein geographischer, dessen größtes, am meisten in die Augen springendes Charakteristikum allerdings die Vegetation ist.

Wie läßt sich nun die Steppe definieren?

Steppe ist eine in natürlichem Zustande waldlose, über dem Überschwemmungsniveau der Flüsse liegende, von einer Humus- und mehr oder weniger zusammenhängenden Pflanzendecke bekleidete mehr oder weniger ebene, nicht versumpfte Fläche, wobei die mehr oder weniger dunkle Humusdecke auf einem kalkreichen Untergrunde ruht, der, außer kohlen-saurem Kalk, leicht lösliche Salze nicht im Überschuß enthält.

Wüsten besitzen keine Humusdecke, auch keine einigermaßen zusammenhängende Pflanzendecke, wobei der Boden oder Untergrund meist stark salzhaltig ist.

In mancher Hinsicht haben Steppen eine Ähnlichkeit mit Wiesen, doch sind Wiesen entweder Auenwiesen und liegen dann im Überschwemmungsgebiete der Flüsse, oder sie sind Kunstprodukte und aus früherem Waldboden entstanden, passen also auch nicht unter die obige Definition der Steppe.

## 10. Über die Schübelerschen Anschauungen in betreff der Veränderungen der Pflanzen in nördlichen Breiten.

Von Prof. Dr. N. Wille (Christiania).

Nach ca. 25-jährigen Anbauversuchen mit Kulturpflanzen im botanischen Garten in Christiania und bei verschiedenen Privatleuten hie und da in Norwegen, stellte Professor Dr. F. CHR. SCHÜBELER im Jahre 1879 sechs Sätze<sup>1)</sup>, die er später „Naturgesetze“ nannte<sup>2)</sup>, über die Veränderungen auf, denen seiner Annahme nach Pflanzen unterworfen sein sollten, wenn man sie einige Zeit hindurch weiter nördlich oder in größerer Höhe über dem Meere, als sie gewohnt waren zu leben, kultivierte.

Diese sechs Sätze lauten<sup>3)</sup>:

1. Wenn Getreide in Skandinavien nach und nach aus dem Tiefland in eine Gebirgsgegend versetzt wird, so kann es sich daran gewöhnen, seine volle Entwicklung in derselben, ja selbst in kürzerer Zeit, aber mit einer niedrigeren Mitteltemperatur als vorher zu erreichen, und wenn es, nachdem es einige Jahre hindurch auf der vermutlich größten Höhe über dem Meere, in welcher Getreide noch reifen kann, wieder an seinen ursprünglichen Ausgangspunkt zurückgebracht wird, so wird es in den ersten Jahren früher reifen als dieselbe Sorte, sobald sie die ganze Zeit hindurch nur im Flachlande angebaut worden ist.

2. Ebenso verhält es sich mit Getreide, das allmählich aus einer südlichen in eine nördlichere Breite gebracht wird, obwohl die Wärme geringer und die Wolkenbedeckung größer wird, sowie auch mit Hinsicht auf frühere Entwicklung, wenn das Getreide wieder nach Süden zurückgebracht wird.

3. Der Same verschiedener Pflanzen nimmt bis zu einem gewissen Grade an Größe und Gewicht zu, je weiter die Pflanze nach Norden geführt wird, vorausgesetzt, daß sie ihre vollständige Entwicklung durchlaufen kann; er nimmt aber wieder bis auf seine ursprüngliche Größe hin ab, wenn die Pflanze an ihren Ausgangspunkt zurückgebracht wird. Dasselbe findet statt mit den Blättern verschiedener Baumarten und anderer Gewächse.

4. Samen, die in nördlichen Gegenden gereift sind, geben größere und kräftigere Pflanzen und sind gleichzeitig widerstandsfähiger gegen raue Witterung, als wenn dieselben Arten oder Formen aus Samen aus südlichen Ländern erzogen werden.

5. Je weiter man nach Norden kommt, desto stärker wird, wenigstens bis zu einem gewissen Grade, die Farbstoffabsonderung an Blüten, Blättern und Samen im Verhältnis zu denselben Arten oder Varietäten, wenn sie in südlichen Breiten wachsen.

1) F. C. SCHÜBELER, „Væxtlivet i Norge med særligt Hensyn til Plantegeografien“, Christiania 1879, p. 85.

2) F. C. SCHÜBELER, „Fröavl i Norge“, Christiania 1889, p. III.

3) In dieser Abhandlung sind die ursprünglich norwegisch geschriebenen Zitate so genau wie möglich übersetzt worden.

6. Bei denjenigen Pflanzen, an welchen gewisse Organe sich durch irgend ein Aroma auszeichnen, nimmt dieses Aroma, vorausgesetzt, daß die Pflanze ihre volle Reife erlangt, zu, je weiter nach Norden man kommt, während dagegen die Zuckermengen, wenigstens in den Früchten, abnehmen.

Diese Sätze erregten innerhalb der botanischen Fachkreise große Aufmerksamkeit, und man konnte sie sogar bis auf die neueste Zeit hinab<sup>1)</sup> als Beweis dafür angeführt sehen, daß durch direkte Anpassung der Pflanze an äußere Lebensverhältnisse Mutationen entstehen können.

Es mußte ja nun nahe liegen, diese ausgezeichneten, erworbenen Eigenschaften von Pflanzen, die in nördlichen Breiten wuchsen, in der Praxis auszunützen; denn es mußte in südlicheren Ländern ja vorteilhaft sein, sich derartig wertvolle Samen zur Aussaat zu verschaffen, selbst wenn sie etwas mehr kosteten. Es wurden denn auch von praktischen Leuten besonders in Schweden Versuche gemacht, die SCHÜBELERSchen Naturgesetze ökonomisch auszunützen durch einen Export nordischer Samen nach südlicheren Ländern. Es zeigte sich aber doch sehr bald, daß die großen Hoffnungen, die man anfänglich in dieser Hinsicht hatte, sich nicht erfüllten; in der Praxis kam nämlich zutage, daß Samen aus nördlichen Gegenden eine besondere Überlegenheit nicht aufwiesen, wenn sie in südlichen Ländern ausgesät wurden, und der beabsichtigte Samenexport schrumpfte bald zu einer Unbedeutendheit zusammen.

Es dürfte daher an der Zeit sein, die SCHÜBELERSchen Behauptungen einer kritischen Untersuchung zu unterziehen, zumal da die Forschungen des letzten Dezenniums über Mutationen, Bastardierung und die ökologischen Verhältnisse der Pflanzen bedeutungsvolle und zum Teil ganz unerwartete Resultate gebracht haben. Es erscheint daher schon a priori als möglich, daß man jetzt bei näherem Studium der Tatsachen, welche die Grundlage der SCHÜBELERSchen Gesetze bilden; zu anderen Folgerungen gelangt, als wie sie vor 20—40 Jahren natürlich und möglich waren.

Es sind vier verschiedene Arbeiten, in denen F. C. SCHÜBELER<sup>2)</sup> nach und nach die Tatsachen niedergelegt hat, auf welchen er die erwähnten sechs Gesetze aufgebaut hat. In Wirklichkeit stellt er indessen diese Gesetze in ihren Hauptzügen schon in der ersten jener Arbeiten (1862) auf und sammelt später Beobachtungen offenbar mit dem Ziele vor Augen, jene Sätze ausführlicher zu begründen.

Schlägt man in der erstgenannten Arbeit („Kulturpflanzen“, p. 24) nach, so findet man, daß SCHÜBELERS Versuche nur darin bestanden, daß er Samen verschiedener Pflanzenarten, welche in Kanada, Frankreich oder Deutschland gesammelt waren, in Norwegen (den größten Teil in Christiania, einige in Trondhjem) aussäen ließ;

1) R. VON WETSTEIN, „Der gegenwärtige Stand unserer Kenntnisse betreffend die Neubildung von Formen im Pflanzenreiche“. (Bericht d. Deutsch. bot. Ges., Berlin 1901, Bd. XVIII, p. 198). — Idem, „Über direkte Anpassung“, Wien 1902, p. 15.

2) F. C. SCHÜBELER, „Die Kulturpflanzen Norwegens“. Christiania 1862. — Idem, „Die Pflanzenwelt Norwegens. Ein Beitrag zur Natur- und Kulturgeschichte Nordeuropas“. Christiania 1873—75. — Idem, „Växtlivet i Norge med särskilt Hensyn til Plantegeografien“. Christiania 1879. — Idem, Viridarium norvegicum. Norges Växtrige. Et Bidrag til Nord-Europas Natur- og Kulturhistorie, Christiania 1886—1889, Bd. I bis III.

er beobachtete dann an den Samen eine Gewichtszunahme von bis 71 Proz. Auf der anderen Seite ließ er Samen aus Norwegen in Breslau aussäen, wo man eine Gewichtsabnahme von bis 27,6 Proz. feststellte. Diese Versuche sind jedoch im allgemeinen nur ein einziges Jahr lang und in Massenkultur ausgeführt worden, und man hat keine Bürgschaft dafür, daß die ausgesäten und die abgeernteten Samen nach einheitlichen Grundsätzen verglichen sind, da nämlich die Einsammlung an den verschiedenen Stellen von verschiedenen Personen vorgenommen zu sein scheint. Die Versuche ermangeln daher der wesentlichsten Bedingungen, um wirklich als streng komparativ gelten zu können.

Daß die Vegetationsdauer sich nach Norden zu stark verkürzt, schließt SCHÜBELER ebenda („Kulturpflanzen“, p. 26), wie es scheint, im wesentlichen aus dem, was man ihm über Getreideaussaat und Erntezeit in Alten (in Norwegen 70° n. Br.) erzählt hat, sowie aus den Angaben eines schwedischen Journals über Saat- und Erntezeit in Piteå (65° 19' 13" n. Br.) aus den Jahren 1740—51 und in Upsala (59° 51' 34" n. Br.) aus den Jahren 1747—52. Daß der Farbstoff in den Früchten nach Norden hin zunimmt, schließt SCHÜBELER („Kulturpflanzen“, p. 29) aus sehr wenigen und keineswegs einwandfreien Versuchen unter anderem mit Weizen aus Bessarabien, der, nachdem er einige Jahre in Norwegen gewachsen war, mehr gelbbraun wurde, mit Bohnen aus Kanada, die in Trondhjem ausgesät und dort größer und farbiger wurden; während umgekehrt Erbsen und Bohnen aus Norwegen, die in Breslau ausgesät wurden, sowohl an Größe als Färbung abnahmen. Ganz besonders hebt er als beweiskräftig hervor, daß Erbsen, die in Christiania angebaut worden waren und eine weißgelbe Farbe hatten, wenn sie im nördlichsten Norwegen einen Sommer hindurch kultiviert wurden, grasgrüne Samen bekamen; wurden sie dann wieder einen Sommer lang in Christiania angebaut, so kehrte die weißgelbe Färbung der Samen zurück. Da hierbei auf den ungleichen Reifegrad der in Rede stehenden Samen kaum Rücksicht genommen worden sein kann, ebensowenig wie auf mögliche Kreuzungen und latente Eigenschaften entsprechend dem MENDELSCHEN Gesetze, erscheinen diese Beweise bei kritischer Betrachtung ziemlich schwach.

Betreffs der stärkeren Farbenpracht der Blüten im Norden beruft sich SCHÜBELER im wesentlichen auf eine Beobachtung von Professor GÖPPERT auf einer Reise in Norwegen. Bezüglich des stärkeren Aromas der Früchte weist er auf seinen eigenen Geschmack und den einzelnen anderer Personen hin, also auf vollkommen subjektive Tatsachen. Später hat freilich CH. FLAHAULT<sup>1)</sup> Untersuchungen veröffentlicht, welche die Behauptungen über die reichere Farbenpracht der Blüten sowie über bedeutende Größenzunahme der Blätter in nördlichen Ländern zu stützen scheinen; indessen lassen sich auch gegen diese Untersuchungen einige Einwände erheben, so daß es wünschenswert wäre, wenn die Forschungen über diesen Gegenstand in etwas größerem Maßstabe wieder aufgenommen würden.

In den folgenden der erwähnten SCHÜBELERSCHEN Arbeiten vermehrt er die Zitate aus anderen Verfassern und teilt die weiteren, nicht sehr zahlreichen Versuche

1) CH. FLAHAULT, „Nouvelles observations sur les Modifications des Végétaux suivant les Conditions physiques du Milieu“. (Annales des Sciences naturelles. 6<sup>e</sup> Sér., Botanique, I. 9, Paris 1880.)

mit, die seiner Meinung nach die in der ersten Arbeit aufgestellten Behauptungen unterstützen, und in der letzten Arbeit („Viridarium norvegicum“) endlich sammelt er überhaupt alles, was nach seiner Auffassung als Beweis für dieselben dienen kann.

Ich will hier im wesentlichen nur eine der verschiedenen Fragen behandeln, nämlich die behauptete kurze Vegetationsperiode bei Pflanzen, besonders Getreidearten und Kartoffeln, die im hohen Norden oder hoch im Gebirge angebaut werden.

Es zeigt sich auch hier, daß einwandfreie, vergleichende Versuche nicht vorliegen. Es werden nur nach anderen eine Reihe Angaben über die Zeit zwischen Aussaat und Ernte gemacht, indessen sind diese Angaben nicht immer mit der notwendigen Kritik behandelt. So wird z. B. („Viridarium“, Bd. I, p. 117) über Kartoffelbau in Alten (70° n. Br.) gesagt: „Die Kartoffeln werden gewöhnlich in den ersten Tagen des Juni gelegt und blühen Mitte Juli oder einige Tage später.“ Hier ist es offenbar dem Verfasser nicht bekannt gewesen, daß man in diesen nördlichen Gegenden die Kartoffeln immer erst auskeimen läßt, ehe man sie legt; die Angabe über die auffallend kurze Zeit zwischen Aussaat und Blüte ist demnach irreleitend.

Außer Pflanzensamen aus hohen nördlichen Breiten sollen auch („Viridarium“, Bd. I, p. 141) Samen von in größerer Höhe über dem Meere lebenden Pflanzen bei der Aussaat eine auffallend kurze Vegetationsperiode besitzen. Indessen beruhen diese Behauptungen im wesentlichen auf Angaben in der Literatur, nicht auf vergleichenden Versuchen.

Während meines Aufenthalts als Lehrer an der höheren Landwirtschaftsschule in Aas bei Christiania erhielt ich im Sommer 1891 eine Probe von Gerste aus einem der höchstgelegenen Höfe in Thelemarken (ca. 2300' ü. M.), welche zusammen mit in Aas (300' ü. M.) geernteter Gerste ausgesät wurde. Das Resultat war, daß die Gerste aus Thelemarken zwar einige Tage früher keimte und daher eine kurze Zeit einen kleinen Vorsprung hatte, dann aber im Laufe der Entwicklung bald von der aus Aas stammenden Gerste eingeholt wurde. Ein Unterschied in der Reifezeit ließ sich nicht nachweisen. Leider hatte ich keine Gelegenheit, diesen durchaus nur vorläufigen Versuch fortzusetzen, dem ich daher auch keine wissenschaftliche Beweiskraft beilege, doch machte mich dieser Versuch schon damals mißtrauisch gegenüber den SCHÜBELERSchen sogen. „Naturgesetzen“.

Ursprünglich nahm SCHÜBELER an, daß es in nördlichen Breiten das Licht wäre, welches die von ihm angenommene, merkwürdige Wirkung hervorbrächte („Kulturpflanzen“, p. 9): „In dem Folgenden werde ich versuchen, durch bestimmte Tatsachen den auffallenden Einfluß nachzuweisen, den das Licht der Sonne (unabhängig von der Wärme gedacht) auf die Vegetation Norwegens ausübt.“ Man ersieht aus seiner Arbeit, daß er durch eine Abhandlung von ROBERT HUNT über verschiedene Arten von Lichtstrahlen auf diesen Gedanken gebracht worden ist. SCHÜBELER betont also das Licht als den wesentlichen Faktor im Pflanzenleben und unterzieht („Kulturpflanzen“, p. 1—5) die früheren Forscher: A. DE CANDOLLE, QUETELET, BABINET und BOUSSINGAULT, die das Hauptgewicht auf die Wärme gelegt hatten, einer ausführlichen Kritik. Später wurde indessen diese SCHÜBELERSche Annahme einer im hohen Norden während des Sommers weit größeren Lichtmenge von dem Professor

der Astronomie an der Universität Christiania FEARNLEY bestritten, der in einer kleinen Abhandlung<sup>1)</sup> zu dem Ergebnis kommt, „daß Christiania (59° 9' n. Br.) zu jeder Zeit tagsüber weniger Licht und Wärme genießt als Proskau (50° 5' n. Br.), nämlich der erste Ort durchschnittlich 0,90, der letztere 0,95 in den fünf Monaten Mai—September, ferner daß Piteå (65° 3' n. Br.) minder reich bedacht ist als Upsala (59° 9' n. Br.), nämlich jenes mit durchschnittlich 0,98 täglich, dieses mit 1,00 in den vier Monaten Mai—August.“

Infolgedessen gibt SCHÜBELER, wenngleich widerstrebend, in seiner letzten Arbeit („Viridarium“, Bd. I, p. 147) seine frühere Behauptung bezüglich der eigentümlichen Einwirkung des Lichtes auf: „Nach dem hier Angeführten kann man, wenigstens was die Gerste betrifft, irgend einen sicheren Zusammenhang zwischen der Belichtung (ebensowenig, wie früher gezeigt, zwischen der Erwärmung) und vielleicht auch zwischen der Summe von Belichtung und Erwärmung und der Vegetationsperiode der Pflanzen nicht nachweisen. Indessen deuten die zahlreichen Tatsachen, welche beweisen, daß die Entwicklung der Pflanzen in gewissen Hinsichten in einem bestimmten Abhängigkeitsverhältnis zu der geographischen Breite steht, unabweislich darauf hin, daß diese Entwicklung in dieser oder jener Wirksamkeit der Sonne ihren Grund haben muß. Da diese jedoch nicht an und für sich auf einer direkten Wirkung der Wärmestrahlen, ebensowenig wie auf einer ähnlichen Wirkung des Lichtes beruhen kann, es sei denn, diese Wirkung läge in den oben nachgewiesenen ununterbrochenen Andauern des Lichtes, so erscheint es nicht unwahrscheinlich, daß diese Ursache, zum mindesten teilweise in sekundären, tellurischen Wirkungen der Sonnenstrahlung zu suchen ist, ohne daß man indessen bei dem gegenwärtigen Standpunkt der Wissenschaft nachweisen kann, welcher Art diese sind oder sein können.“

Es ist jedoch wohl kaum notwendig, derartige besondere mystische Wirkungen seitens der Sonne anzunehmen, um das Verhalten der Kulturpflanzen im nördlichen Norwegen zu erklären.

Vor allem ist nämlich die Temperatur während der eigentlichen Sommermonate in diesen Gegenden keineswegs so niedrig, wie man geneigt sein könnte, zu glauben.

Nach H. MOHN<sup>2)</sup> ist nämlich nach 50jährigen Beobachtungen die Mitteltemperatur für drei verschiedene Orte im südlichen, westlichen und nördlichen Norwegen während der Sommermonate Mai bis einschließlich September:

(Siehe Tabelle p. 394.)

Da es nur die Monate Juni, Juli und August sind, welche für das Wachstum der Pflanzen in diesen nördlichen Gegenden eine entscheidende Bedeutung haben, so wird man sehen, daß die Wärme, welche die Pflanzen genießen, im nördlichen Norwegen nicht sehr viel kleiner ist als im westlichen, ja selbst im südlichen Nor-

1) FEARNLEY, „Fordelingen af den Lys-og Varmemængde, som Jorden modtager fra Solen“. (Forhandling i Videnskabs-Selskabet i Christiania Aar 1868, Christiania 1869, p. 350.)

2) H. MOHN, „Klima-Tabeller for Norge. I. Luftens Temperatur.“ (Videnskabs-Selskabets Skrifter, I. Mat. nat. Kl. 1895, Nr. 10, Christiania 1895, p. 18, 19.)

## Mitteltemperatur 1840—1890 in Norwegen.

	Mai	Juni	Juli	August	September	
Aas (59° 40' n. Br.) . . . . .	9,2°	14,0°	15,6°	14,7°	10,5°	} Südnorwegen
Christiania (59° 55' n. Br.) . . . . .	10,5°	15,5°	17,0°	15,9°	11,5°	
Hamar (60° 48' n. Br.) . . . . .	8,5°	13,5°	15,2°	13,9°	9,5°	
Ullensvang (60° 20' n. Br.) . . . . .	9,8°	13,5°	14,8°	14,4°	10,9°	} Westnorwegen
Bergen (60° 23' n. Br.) . . . . .	9,4°	12,8°	14,4°	14,2°	11,5°	
Florø (61° 36' n. Br.) . . . . .	8,5°	11,9°	13,8°	13,7°	11,3°	
Karasjok (69° 17' n. Br.) . . . . .	2,6°	9,1°	12,5°	11,3°	5,6°	} Nordnorwegen
Tromsø (69° 39' n. Br.) . . . . .	3,8°	8,5°	11,0°	10,6°	7,1°	
Alten (69° 58' n. Br.) . . . . .	3,4°	8,8°	12,1°	11,8°	7,0°	

wegen. An einzelnen Tagen hat man in Alten während des Sommers eine Lufttemperatur von 30,5° C, in Südvaranger sogar 31° C beobachtet.

Hierzu kommt indessen noch ein anderer sehr wesentlicher Umstand, auf den SCHÜBELER nur wenig Rücksicht genommen hat, nämlich die Lage des Bodens gegen das einfallende Sonnenlicht sowie die Bodenbeschaffenheit selbst. Schon in den ein wenig höher liegenden, engen Tälern Südnorwegens findet man, daß im wesentlichen nur Abhänge gegen Süden bebaut werden. Ich habe in einer früheren Abhandlung<sup>1)</sup> diese Tatsache in folgender Weise kurz besprochen: „Auf den ‚Oplandene‘ (Umgebungen des Mjösen) werden die schrägen Abhänge nach Norden ‚Lushatsiden‘ genannt, weil sie im allgemeinen reich mit *Aconitum septentrionale* (in der Volkssprache ‚Lushat‘ genannt) bewachsen sind; diese Abhänge werden als wenig geeignet zum Ackerbau angesehen, da das Getreide sehr schwer reif wird. Ihre Exposition nach Norden führt nämlich mit sich, daß sie wenig Sonnenwärme empfangen und sie sind infolgedessen kalt und feucht.“

Im nördlichen Norwegen spielt diese Rücksicht aber noch eine viel größere Rolle, dort wird überhaupt nicht die Rede davon sein, einen anderen als warmen und trockenen Boden, der gegen kalte Winde gut geschützt ist und eine günstige Lage gegen das einfallende Sonnenlicht hat, als Acker anzubauen. Unter diesen Umständen wird die Wärme des Erdbodens bedeutend größer werden als dort, wo man, wie im südlichen Norwegen verhältnismäßig flachere Böden bebaut. Da auch im nördlichen Norwegen die Sonne während des größten Teiles der Vegetationsperiode Tag und Nacht über dem Horizonte bleibt, wird dort der Boden während der Nacht auch nicht so stark abgekühlt werden wie im südlichen Norwegen, wo die Sonne nachts verschwindet. Im Flachlande des südlichen Norwegens, wo größere Flächen feldmäßig bebaut werden, hat man im allgemeinen nur ziemlich wenig Dünger für seinen Acker; hingegen hat man in den Tälern und besonders im nördlichen Norwegen, wo die Viehzucht eine größere Rolle spielt und die Ackerstücke sehr klein sind, Gelegenheit, sein Feld reichlicher zu düngen.

1) N. WILLE und JENS HOLMBOE, „*Dryas octopetala* bei Langesund. Eine glaziale Pseudorelikte“. (Nyt Magazin for Naturvidenskaberne, Christiania 1903, Bd. XLI, p. 40.)

Die Angaben über die Vegetationsperiode der Getreidearten werden im allgemeinen immer in der Weise gemacht, daß man die Zeit zwischen dem Tag der Aussaat und dem der Ernte angibt. Im südlichen Norwegen, wo größere Ackerflächen bebaut werden, beginnt die Aussaat früher, weil der Boden eher schneefrei wird, indessen kann hier viel längere Zeit zwischen Aussaat und Keimung vergehen als auf den nach Süden gelegenen Abhängen, wo die Bodenwärme ziemlich rasch die notwendige Höhe erreicht, sobald die Erde schneefrei geworden ist. Hierzu kommt noch, daß man im südlichen Norwegen, wo man im Herbst keine Nachtfröste zu fürchten hat, das Getreide so lange stehen läßt, bis es vollständig reif ist, während man es in den höher gelegenen Tälern und im nördlichen Norwegen so zeitig als möglich aberntet und es nach der Ernte nachreifen läßt. Eine Folge hiervon wird dann auch sein, daß im Norden in Wirklichkeit eine sehr wirksame Auswahl des am frühesten reifenden Getreides stattfindet; denn diejenigen Getreideähren, die bei der Ernte noch nicht so weit sind, daß sie bei der Nachreife völlig keimfähige Körner liefern, bilden das sog. Leichtkorn, das bei der Reinigung des Getreides abgeschieden und somit zur Aussaat im nächsten Jahre nicht gebraucht wird. Im Flachlande des südlichen Norwegens erntet man im allgemeinen nicht eher als bis alles roif ist, und da nun die spätreifenden Ähren oft schwere Körner enthalten, werden gerade diese hier ins Saatkorn gelangen und sich im folgenden Jahre vermehren. Da man ja in der Landwirtschaft tatsächlich immer mit Mischungen vieler verschiedener Mutationen arbeitet, die durch den Einfluß stark ausgeprägter Standortverhältnisse so gesichtet werden können, daß eine einzige oder einige wenige Mutationen die herrschenden werden, so kann die Bildung früh oder spät reifender Sorten befriedigend genug durch diese Auswahl erklärt werden, ohne daß man eine direkte Anpassung anzunehmen braucht. Auf alle diese Faktoren, die man berücksichtigen muß, um sich eine Meinung darüber bilden zu können, inwieweit der Anbau von Kulturpflanzen in nördlichen Breiten neue Mutationen mit anderen Eigenschaften hervorgebracht hat, hat SCHÜBELER indessen keine Rücksicht genommen und konnte zum Teil auch keine Rücksicht auf sie nehmen, da sie außerhalb der Gesichtspunkte, die zu seiner Zeit bekannt oder maßgebend waren, lagen.

Indessen ist es auch noch die Frage, ob nicht das ganze, von SCHÜBELER benutzte Material an und für sich ungenügend war, um daraus irgendwelche Schlüsse zu ziehen, SCHÜBELER hat sich bezüglich der kurzen Vegetationsperiode der Getreidearten im nördlichen Norwegen wesentlich auf Angaben einzelner, dort ansässiger Personen gestützt, die teils in Abhandlungen, teils ihm persönlich Mitteilungen über die Saat- und Erntezeit in einzelnen Jahren gemacht haben. Es scheint, als ob hier der Lokalpatriotismus insofern eine Rolle gespielt hat, als man hauptsächlich Angaben aus besonders günstigen Jahren gemacht, dagegen solche aus schlechten Jahren verschwiegen hat.

Vor einigen Jahren wandte sich ein bekannter norwegischer Landwirtschaftslehrer, L. P. NIELSSEN, der Direktor der nördlichsten Landwirtschaftsschule Norwegens bei Bodö (67° 17' n. Br.) geworden war, an mich, da er fand, daß die Vegetationsperiode der Getreidearten dort oben nicht mit den SCHÜBELERSchen Gesetzen über-

einstimmte. Ich forderte ihn auf, seine Beobachtungen, sowie die Sammlung statistischer Angaben mehrere Jahre hindurch fortzusetzen, um so zu zuverlässigeren Ergebnissen zu gelangen. Dies hat er auch getan und in mehreren, später herausgegebenen, höchst interessanten Arbeiten <sup>1)</sup> ein umfassendes Vergleichsmaterial vorgelegt, aus welchem hervorgeht, daß die vorgebliche kurze Wachstumsdauer von Pflanzen im nördlichen Norwegen wenigstens bezüglich der Getreidearten keineswegs den tatsächlichen Verhältnissen entspricht. Er hat in seiner letzten Arbeit für die Gerste Angaben über die Vegetationsdauer aus allen norwegischen Ämtern zusammengestellt. Diese Angaben sollen hier wiedergegeben werden:

Anzahl der Wachstumstage für Gerste in Norwegen:

Amt	Kürzeste Anzahl von Tagen	Längste Anzahl von Tagen	Im Mittel
Smaalenene . . . . .	65	103	85,6
Hedemarken . . . . .	78	97	86,0
Jarlsberg und Laurvik . . . . .	80	98	87,9
Christians . . . . .	73	102	90,5
Buskerud . . . . .	80	100	91,4
Romsdal . . . . .	90	134	95,4
Nedenäs . . . . .	87	103	95,8
Lister und Mandal . . . . .	84	112	96,8
Akershus . . . . .	80	107	97,0
Tromsø . . . . .	81	113	99,6
Bratsberg . . . . .	92	108	99,8
Søndre Bergenhus . . . . .	87	112	100,7
Nordre Bergenhus . . . . .	76	121	100,9
Nordland . . . . .	87	130	104,2
Finmarken . . . . .	104	— <sup>2)</sup>	105,0
Søndre Trondhjem . . . . .	92	115	105,2
Nordre Trondhjem . . . . .	97	123	106,5
Stavanger . . . . .	95	122	106,7

Diese Tabelle weist ganz andere Ziffern auf, als wie man sie den SCHÜBELER'schen Gesetzen entsprechend erwarten sollte, sie zeigt nämlich, daß die Vegetationsperiode der Gerste am längsten ist in den Küstenämtern, am kürzesten aber in den Ämtern des Binnenlandes. Mit anderen Worten, wo in Norwegen Küstenklima herrscht, dauert im allgemeinen die Wachstumszeit der Gerste lange, ganz gleich ob sie unter niedrigeren oder höheren Breiten wächst. Dort aber, wo kontinentales Klima herrscht, ist die Vegetationsperiode der Gerste im allgemeinen kurz. Diese Tatsachen würden vielleicht noch stärker hervortreten, wenn man in jedem Amt diejenigen Orte, aus denen die betreffende Angabe stammt, genau verzeichnet hätte.

1) L. P. NILSSEN, „Har Planterne kortere Vegetationstid i Nordland end søndenfelds?“ (Naturen, Aarg. 22. Bergen 1898.) — Idem, „Kort Beskrivelse af Nordlands Amts Herreder med Hensyn til Korn dyrkingen sammesteds samt en liden Redegjørelse angaaende den midlere Væxttid for Kornet i Nordland“. Bodø 1898. — Idem, „Lidt om Planternes Vegetationstid m. m. En sammenlignende Fremstilling mellem Forhold i Nord og Syd. (Tidsskrift for det norske Landbrug, Aarg. 11. Christiania 1904.)

2) Die Höchstzahl der Wachstumstage kann hier nicht angegeben werden, da die Gerste in Finmarken oft nicht mehr reift.

Denn in vielen Ämtern sind sowohl Gegenden mit ozeanischem als auch solche mit kontinentalem Klima vorhanden. Selbstverständlich können auch in der oben wiedergegebenen Tabelle Fehler sein und lassen sich überhaupt pflanzenphysiologische Gesetze nicht allein mit statistischen Daten beweisen; indessen zeigt die Tabelle jedenfalls, daß die Daten, auf welche SCHÜBELER seine Behauptung betreffs einer viel kürzeren Vegetationsperiode im nördlichen Norwegen gründete, einer eingehenderen Prüfung nicht standhalten, weshalb es auch unnütz wäre, diese Behauptung in ihrer Allgemeinheit aufrecht erhalten zu wollen, so lange wenigstens, als sie nicht durch neue Untersuchungen bewiesen ist.

Vor einigen Jahren wurden von dem Landwirtschaftschemiker F. WERENSKJOLD<sup>1)</sup> eine Reihe Analysen der sechszeiligen Gerste aus verschiedenen Gegenden in Norwegen ausgeführt, aber auch das Ergebnis dieser Analysen spricht, wie man aus der untenstehenden Tabelle ersehen kann, nicht dafür, daß die Gerste im nördlichen Norwegen andere Eigenschaften besitzen sollte als im südlichen:

Die Körner der sechszeiligen Gerste enthalten im Mittel nach Trockensstoff berechnet:

Gerste aus	Asche	Fett	Eiweiß	Amid	Fasern	Stärke	Extrakt
Nordland . . . .	2,65—3,36	1,96—2,33	9,79—14,67	0,59—0,73	4,59—7,31	51,01—63,43	15,88—21,61
Gudbrandsdal . . .	2,65	2,03	8,92	0,48	4,63	65,33	15,96
Hedemarken . . . .	2,96—3,40	2,03—2,22	9,35—11,96	1,14—2,00	4,68—5,58	58,50—60,05	16,88—18,86
— von 1897	2,41	1,87	11,86	0,70	4,84	65,02	13,30
Smaalene . . . .	2,84	2,08	12,68	0,88	4,78	55,41	21,33

Sämtliche Proben sind (mit Ausnahme einer einzigen aus Hedemarken von 1897) in dem für das südliche Norwegen ungünstigen Jahre 1898 geerntet. Aus den Analysen geht hervor, daß die verschiedenen Bestandteile der Gerstenkörner in ihrer Menge stark schwanken können, indessen läßt sich kaum ein besonderes Übergewicht für einen dieser Bestandteile nachweisen, wenn man Körner aus dem nördlichen mit solchen aus dem südlichen Norwegen vergleicht. Denn daraus, daß in einem Einzelfalle bei Gerste aus Nordland sich die Eiweißmenge als größer, in einem anderen Einzelfalle die Stärkemenge sich als geringer erwiesen hat als bei Gerste aus Gudbrandsdalen oder Hedemarken, kann man selbstverständlich ein allgemeines Gesetz nicht ableiten, da in anderen Fällen wieder das Umgekehrte vorkommt. Eher darf man annehmen, daß die Düngung und andere zufällige Umstände hier eine Rolle gespielt haben.

Wenn SCHÜBELER in dem sechsten seiner Gesetze sagt, daß bei Früchten das Aroma nach Norden hin zunimmt, die Zuckermenge aber abnimmt, so beruht diese Behauptung nur auf subjektiven Urteilen verschiedener glaubwürdiger Personen, nicht aber auf direkten Untersuchungen und genauen Messungen.

1) F. H. WERENSKJOLD, „Nogle Byganalyser“. (Tidsskrift for det norske Landbrug, Aarg. 7, Christiania 1900, p. 68).

Da der Sommer im nördlichen Norwegen kurz ist, so ist es klar, daß spät reifende Sorten, die ihre volle Reife nicht erlangen, eine geringere Zuckermenge aufweisen können, wenn sie im hohen Norden gebaut werden. Jedoch zeigen die von WERENSKJOLD bei der aus dem nördlichen Norwegen stammenden Gerste festgestellten Stärkemengen, daß diese nicht zurückzustehen braucht.

Da man nicht annehmen kann, daß der Zucker als Reservestoff so völlig verschiedenes Verhalten werde, so liegt es a priori nahe, sich vorläufig gegenüber den noch unbewiesenen Angaben über das verschiedene Auftreten des Zuckers bei Früchten derselben Sorte aus dem südlichen und aus dem nördlichen Norwegen abwartend zu verhalten. Man könnte vermuten, daß es sich hier wie mit der Wachstumsdauer verhält, nämlich, daß das Küstenklima die Zuckermenge herabsetzt, das kontinentale Klima sie dagegen verneehrt. Jedoch müssen, ehe man dies konstatieren kann, eine größere Anzahl von Bestimmungen der Zuckermenge bei Pflanzen derselben Art, aber aus verschiedenen Klimaprovinzen vorliegen. G. BONNIER<sup>1)</sup> und CH. FLAHAULT haben bezüglich der Honigabsonderung bei denselben Pflanzen einerseits aus Dovre in Norwegen, andererseits aus Frankreich vergleichende Untersuchungen vorgenommen, deren Resultate aber auch nicht mit den SCHÜBELERSchen Gesetzen übereinstimmen, insofern nämlich die Honigmenge bei Pflanzen aus nördlichen Breiten größer war als bei solchen aus südlicheren Breiten.

Mit Hinsicht auf SCHÜBELERS Behauptung, daß das Aroma mit zunehmender geographischer Breite steigt, liegen genügend zahlreiche direkte und objektive Beobachtungen, nach denen man sich eine begründete Ansicht hierüber bilden könnte, noch nicht vor. Es ist freilich eine vergleichende Untersuchung von C. NICOLAYSEN<sup>2)</sup> über die Bestandteile des Öles aus den Früchten von *Carum Carvi* aus Christiania im südlichen und aus Tromsø im nördlichen Norwegen vorhanden, indessen zeigt diese, daß die Sache komplizierter ist, als man hätte erwarten sollen. Denn freilich gab Kümmel aus Christiania 6,1% Öl und solcher aus Tromsø 6,4%, was mit dem SCHÜBELERSchen Gesetz übereinstimmte, indessen ist das Kümmelöl kein einfaches Produkt, sondern enthält vielmehr Karven und Karvol, die sich verschieden verhalten. NICOLAYSEN hat diese Bestandteile von Kümmelöl aus Pflanzen aus Christiania, dem Gudbrandsdal und Tromsø berechnet. Die Zusammensetzung ist die folgende:

	Christiania (59° 55' n. Br.)	Gudbrandsdal (ca. 61° 30' n. Br.)	Tromsø (69° 39' n. Br.)
Karven . . . . .	51,1 %	52,9 %	52,0 %
Karvol . . . . .	48,9 %	47,1 %	48,0 %

Hieraus geht hervor, daß der Breitengrad offenbar ohne Bedeutung ist (vorausgesetzt, daß man dies aus den Untersuchungen eines einzigen Jahres schließen darf);

1) G. BONNIER et CH. FLAHAULT, „Observations sur les Modifications des Végétaux suivant les Conditions physiques du Milieu“. (Annales des Sciences naturelles, 6<sup>e</sup> Sér. Botanique, Paris 1879, T. VII, p. 17.)

2) CARL NICOLAYSEN, „Om den norske Karveolje“. (Nyt Magazin for Naturvidenskaberne, Christiania 1890, Bd. XXXI, p. 223.)

denn das Kümmelöl von dem nördlichsten Standort Tromsö steht in seiner Zusammensetzung in der Mitte zwischen den Ölen von den zwei südlichen Standorten der Kümmelpflanze.

Wenn ich im Vorhergehenden zu zeigen versucht habe, daß die objektiven Tatsachen, auf welche F. C. SCHÜBELER seine ursprünglich vor nunmehr bald einem halben Jahrhundert vorgebrachten Behauptungen über gewisse Eigentümlichkeiten der Vegetation in hohen, nördlichen Breiten einer unparteiischen Kritik gegenüber nicht länger bestehen können, so ist es doch deshalb nicht meine Absicht, diesem hochverdienten Gelehrten hierdurch etwas von seiner Bedeutung zu rauben. Jedoch führt der Fortschritt der Wissenschaft oft mit sich, daß man die Tatsachen später in anderer Weise deutet und daß Theorien, die zu ihrer Zeit plausibel erschienen, in einer späteren Zeit dem wachsenden Wissen entsprechend abgeändert werden, und Beweise, die man in dem einen Zeitraum für genügend ansah, in dem nächsten für unzureichend erklärt werden müssen.

Das große Verdienst wird jedenfalls immer an den Namen F. C. SCHÜBELERS geknüpft sein, daß er zuerst auf die eigentümlichen Vegetationsverhältnisse im nördlichen Europa aufmerksam geworden ist und sie einer vergleichenden Untersuchung unterzogen hat. Er hat diese verwickelten Fragen nicht lösen können, weil seine Hilfsmittel nicht ausreichend waren, was indessen kein Grund ist, daß es nicht dem gegenwärtigen Jahrhundert besser gelingen sollte, sie zu lösen. Sie müssen zu lösen versucht werden, denn sie haben, wie SCHÜBELER mit seinem scharfen Blick klar erkannte, nicht nur wissenschaftliche, sondern auch eine sehr große, direkte, ökonomische Bedeutung für die Pflanzenkultur nicht allein in Norwegen, sondern sicher auch in ganz Nord- und Mitteleuropa.

Diese Fragen können indessen nur durch exakte Untersuchungsmethoden gelöst werden, wie sie sich nur von einer wissenschaftlich ausgerüsteten Station, an welcher die Arbeit während einer Reihe von Jahren systematisch betrieben werden kann, ausführen lassen.

Von dänischer Seite wird gegenwärtig eifrig daran gearbeitet, die Errichtung einer wissenschaftlichen Versuchsstation bei Disko auf Grönland zu erreichen. Wenn eine solche Station auch ungefähr unter demselben Breitengrad in Alten in Norwegen errichtet werden könnte, so würde sicherlich das Zusammenarbeiten dieser Stationen unter sich und mit den amerikanischen und europäischen Versuchsstationen außerordentlich wichtige Ergebnisse ebenso für die Pflanzenphysiologie wie für die Pflanzenkultur liefern können.

Alten (70° n. Br.) liegt mit seinen lebhaften Dampfschiffsverbindungen mit dem südlichen Norwegen außerordentlich günstig für die Errichtung einer wissenschaftlichen Station, welcher hier ein ausgedehntes Arbeitsfeld zur Verfügung stände. Schon 1838–39 stellte eine französische Expedition unter LOTTIN und BRAVAIS in Alten Beobachtungen über Erdmagnetismus und Nordlichter an; später haben norwegische Expeditionen von 1882 ab wiederholt ähnliche Beobachtungen dort vorgenommen. Auf der Naturforscherversammlung 1886 in Christiania betonte der nor-

wegische Meteorolog AKSEL STEEN<sup>1)</sup> sehr stark die zahlreichen Gründe, welche für die Errichtung einer internationalen arktischen Station in Alten, insbesondere zu magnetischen Beobachtungen, sprechen.

Nach meiner Auffassung gibt es zahlreiche wichtige botanische und landwirtschaftliche Fragen, die ihrer Lösung bedeutend näher gebracht werden könnten, wenn sie von einer arktischen Versuchsstation im nördlichen Europa (außer der auf Grönland geplanten) untersucht würden. Die wirtschaftlichen Kräfte Norwegens reichen indessen wohl nicht dazu aus, neben all den Ansprüchen, die von anderen, unentbehrlicheren, wissenschaftlichen Institutionen gestellt werden, auch eine derartige Station auszurüsten. Da aber die Ergebnisse einer solchen auch für die übrigen europäischen Länder von Interesse sein würden, so haben wir hier einen jener Fälle, in welchen internationales wirtschaftliches Zusammenarbeiten erforderlich sein kann, um Resultate zu erzielen, die sowohl in wissenschaftlicher wie in praktischer Hinsicht internationale Bedeutung haben.

---

## 11. Beitrag zur Kenntnis der pflanzengeographischen Stellung und Gliederung der Balkanhalbinsel.

Von Prof. Dr. L. Adamović (Belgrad).

---

Über kein europäisches Land herrschen so verschiedene Ansichten und Anschauungen bezüglich der pflanzengeographischen Stellung und Gliederung wie über die Balkanhalbinsel.

Diese Meinungsdivergenzen rühren einerseits von den bisherigen noch mangelhaften und lückenhaften Kenntnissen der Flora und namentlich aber der Vegetation der meisten Gegenden der Halbinsel her, andererseits sind sie wiederum den verschiedenartigen Gesichtspunkten, von welchen aus die Vegetation gegliedert wird, zuzuschreiben.

Alle älteren Autoren beschränkten das Mediterran-Gebiet bloß auf den schmalen immergrünen Gürtel, der sich dem Strande des Mittelmeeres entlang erstreckt und wo die Macchien, die Strandkiefer und der Ölbaum die wichtigsten Charakterpflanzen des Gebietes repräsentieren.

---

1) AKSEL STEEN, „Om magnetiske iagttagelser i polaregnene“. (Nyt Magazin for Naturvidenskaberne, Christiania 1890, Bd. XXXI.)

Auf diese Art und Weise wurde das Mediterran-Gebiet nicht nur auf eine einzige Region, sondern selbst auf eine sehr geringe Anzahl von Formationen reduziert.

Die neueren Autoren geben dem Mediterran-Gebiet eine allerdings um etwas erweiterte Ausdehnung, indem sie nämlich, nebst der immergrünen Region, noch eine Übergangsregion (im Sinne v. Beck's) hinzufügen, zu welcher sie jene Gegenden hinzurechnen, wo noch immergrüne Elemente, wenn auch nicht in geschlossenen reinen Formationen, so doch wenigstens reichlich und mitunter auch gesellig auftreten.

Daß auch eine derartige Auffassung keinen genügend präzisen und klaren wissenschaftlichen Begriff des Mediterran-Gebietes bieten kann und daß auch dieses Verfahren irrtümlich ist, erhellt schon aus dem Umstande, daß auch dadurch eigentlich keine richtigen Grenzen aufgestellt wurden und daß auch dies nur auf einseitigen Beobachtungen basiert. Denn auch für diese Umgrenzung des Mediterran-Gebietes wurden dieselben Ausgangspunkte angewendet, deren sich auch die älteren Autoren bedienten: die Verbreitung, nämlich der immergrünen Gewächse. Man unterließ und vernachlässigte, die gesamte Vegetation durchzuprüfen, sowohl ihre einzelnen Bestandteile als auch die Genossenschaften und Sippen in ihrem Auftreten und in ihrer Lebens- und Entwicklungsweise zu verfolgen — daher die Einseitigkeit und die damit verknüpften Irrtümer der bereits hervorgehobenen Auffassung.

Als Ausgangspunkt zur Bestimmung des Begriffes „Gebiet“ und zur Einteilung der Erde in pflanzengeographische Gebiete darf uns nicht ein einziger Gesichtspunkt allein oder nur einige Gesichtspunkte leiten, sondern wir müssen sämtliche Faktoren berücksichtigen und ihre Zusammenwirkung auf die Vegetation des betreffenden Erdteiles in Erwägung ziehen. Ein Gebiet muß also den Gesamteindruck sämtlicher ökologischer und topographischer Gesetze der Zusammenstellung und Verbreitung der Vegetation einer gewissen Gegend enthalten. Ein pflanzengeographisches Gebiet muß sich ferner charakterisieren:

1. durch eine gewisse Homogenität und Eigenartigkeit in der Zusammensetzung und Anordnung der Vegetation, was eben auch eine gewisse Gleichartigkeit und harmonische Zusammenwirkung sämtlicher biologischer Verhältnisse voraussetzen muß;

2. durch das Vorherrschen gewisser, dem betreffenden Gebiete eigentümlichen Formationen;

3. durch das Vorwalten gewisser Familien, welche in dem betreffenden Gebiete sowohl ihr Hauptentwicklungs- als auch ihr Hauptverbreitungszentrum besitzen;

4. daß gewisse Gattungen nur dem betreffenden Gebiete eigentümlich sind oder wenigstens, daß die überwiegend größere Anzahl von Arten gewisser Gattungen nur dem betreffenden Gebiete zukommen;

5. daß die endemischen Arten durchwegs von anderen in dem betreffenden Gebiete vorkommenden Sippen und nicht etwa von Elementen fremder Gebiete phylogenetisch abzuleiten sind;

6. durch einen gewissen Zusammenhang mit den fossilen (namentlich tertiären) Floren der betreffenden Landstriche;

7. durch Eignung zu gewissen wichtigen Kulturen, welche ebenfalls zur Charakteristik des Landes viel beitragen.

Von diesen Grundsätzen geleitet, habe ich, auf Grund meiner langjährigen Beobachtungen und Studien, die Vegetation der Balkanhalbinsel nach vollständig neuen Gesichtspunkten eingeteilt.

So wie die meisten übrigen Pflanzengeographen erkenne auch ich zwei verschiedene Vegetationsgebiete auf der Balkanhalbinsel, das mediterrane und das mitteleuropäische; allein den Begriff Gebiet, d. h. die Ausdehnung und besonders die Gliederung eines solchen, betrachte ich ganz anders, so daß nach meiner Einteilung die Areale und Umrisse der zwei erwähnten Gebiete sich vollständig anders gestalten als bisher. Die Erläuterung dieser Divergenz der Gesichtspunkte und Meinungen, sowie die beweisführenden Gründe und Tatsachen für meine Einteilungsprinzipien werden im folgenden geboten<sup>1)</sup>.

### A. Mediterranes Gebiet.

Unter Mediterran-Gebiet versteht man jenes Vegetationsgebiet, welches die dem Mittelmeere zunächst liegenden Länder umfaßt und eine vollständig eigenartige durchaus xerophile Vegetation besitzt, die nur diesen Gegenden eigen ist und nur auf dieselben angewiesen ist.

Der Hauptunterschied zwischen der bisherigen und meiner Auffassung des Mediterran-Gebietes in den Balkanländern besteht darin, daß ich auch die Berg- und Gebirgsflora als zu diesem Gebiete gehörend betrachte, während diese bisher von anderen Forschern zum mitteleuropäischen Florengebiete gerechnet wurde. Diese Auffassung begründe ich auf folgende Tatsachen:

1. Die mitteleuropäischen Waldbäume besitzen in den zum Mediterran-Gebiete gehörenden Balkanländern eine untere Vegetationsgrenze, was in Mitteleuropa nicht der Fall ist. So findet man beispielsweise *Fagus silvatica*, *Betula alba*, *Acer Pseudoplatanus*, *Ulmus montana*, *Abies alba* u. v. a. fast nie in geringerer Höhe von 800 m.

2. Die meisten mitteleuropäischen Pflanzen besitzen hier eine größere Amplitude des Verbreitungsgürtels als in Mitteleuropa, so daß manche Talpflanze selbst in der alpinen Region zu finden ist. Die Buche z. B. bildet hier oft die Baumgrenze und geht sogar stellenweise als Strauch krummholzartig in die subalpine Region hinein.

3. Vollständiges Verschwinden wichtiger mitteleuropäischer Typen (z. B. *Picea excelsa*, *Pinus Cembra*, *Larix-Arten*, *Calluna* u. v. a.) und Auftreten ganz besonderer endemischer Elemente.

Da es aber in der Natur im allgemeinen keine scharfen Grenzen gibt, so hört auch die mediterrane Flora nicht plötzlich an einem gewissen Punkte vollständig auf, sondern greift mehr oder minder tief landeinwärts hinein, selbstverständlich immer weniger typisch, bis sie endlich vollständig von der mitteleuropäischen verdrängt wird. Es entstehen dadurch Übergangsstrecken, wo stellenweise das eine oder wieder das andere Element die Oberhand nimmt. Solche Sphären habe ich immer zugunsten der mitteleuropäischen Flora gerechnet. So habe ich beispielsweise wegen des Auftretens

1) Ausführlicher wird dieses Thema in einer besondere Abhandlung trätiert, welcher auch eine pflanzengeographische Karte der Balkanländer beigefügt wird.

der *Picea excelsa* auf den südbosnischen Hochgebirgen diese ins mitteleuropäische Gebiet eingereiht, obwohl sie ein sehr großes Kontingent an mediterranen Pflanzen, ja sogar Formationen besitzen, darunter z. B. herrliche Wälder von *Pinus leucodermis*.

Zum Mediterran-Gebiet rechne ich das Kroatische Litorale, ganz Dalmatien, die Südherzegowina entlang der Narenta etwa bis Jablanica hinauf, fast ganz Albanien, Mazedonien, Griechenland, Thrakien und fast ganz Ostrumelien.

In diesem Gebiete unterscheide ich sieben verschiedene Vegetationsregionen und sechs Vegetationszonen, die ich folgendermaßen bezeichne:

- |                                     |                               |
|-------------------------------------|-------------------------------|
| 1. Immergrüne Region.               | 1. Liburnische Zone.          |
| 2. Tieflands- oder Lagunenregion.   | 2. Dinarische Zone.           |
| 3. Submontane oder Mischlaubregion. | 3. Griechische Zone.          |
| 4. Montane Region.                  | 4. Ägäisch-thrakische Zone.   |
| 5. Voralpine Region.                | 5. Rumelisch-euxinische Zone. |
| 6. Subalpine Region.                | 6. Scardo-pindische Zone.     |
| 7. Alpine Region.                   |                               |

#### 1. Immergrüne Region.

Sie ist charakterisiert durch das Vorwalten der *Macchien* (*Myrtus*, *Arbutus*, *Erica*, *Juniperus*, *Smilax*, *Pistacia*, *Rosmarinus*, *Viburnum Tinus*, *Rhamnus alaternus*, *Calycotome*, *Spartium* usw.) und immergrüner Waldformationen (*Pinus halepensis*, *Laurus*, *Ceratonia*, *Quercus Ilex*, *Q. coccifera*, *Q. pseudosuber* u. v. a.). Eigentümlich sind ferner: die Flußuferformationen (*Nerium*, *Cercis*, *Vitex agnus castus*), Meeresstrandformationen (*Glancium*, *Ambrosia*, *Static*; *Diotis*, *Pancreatium* usw.), Felsenformationen (*Osyris*, *Crithmum*, *Ephedra*, *Centranthus*, *Matthiola*, *Capparis*, *Agaven* und *Opuntien*), Felsentriften (*Phlomis fruticosa*, *Salvia officinalis*, *Ballota rupestris*, *Phagnalon rupestre*, *Lavandula*-Arten, *Andropogon*-Arten usw.), *Tomillares* (*Thymus*, *Thymbra*, *Satureja*, *Micromeria*, *Hyssopus*, *Clinopodium*, *Calamintha*, *Cistus*, *Helianthemum*, *Thymelaea*-Arten usw.), *Phrygana* (*Poterium spinosum*, *Astragalus thracicus*, *Euphorbia spinosa*, *E. acanthothamnus*, *Calycotome* usw.) und schließlich ganz besondere Heckenformationen (*Punica*, *Zizyphus*, *Arundo Donax*, *Paliurus*, *Agaven* und *Opuntien*) und Kulturen (*Oliven*, *Feigen*, *Mandeln*, *Eriobotrya* und an geschützten Lagen selbst *Orangen*, *Zitronen*, *Palmen*, *Kakteen* und *Bananen* ohne Winterbedeckung). *Zypressen* kommen hier auch verwildert oft in ganzen Gruppen und Beständen vor. Unter den weniger wichtigen Formationen ist besonders der sommergrüne Eichenwald erwähnungswert.

#### 2. Tieflands- oder Lagunenregion.

Kommt besonders an den Mündungen bedeutender Flüsse in der Nähe von Seen und mitunter auch am Meeresstrand selbst (echte Lagunen) oder auf großen Tiefebene vor.

Charakteristisch sind an feuchten Lagen besonders die Formationen von *Tamarix*, *Arundo*, *Platanus* und von *Vitex agnus castus*; ferner Sumpfwiesen, Sumpf- und Wasserpflanzenformationen. An trockenen Lagen kommen besondere,

meistens ruderaähnliche Formationen vor (wie z. B. *Cynara Cardunculus*, *Peganum Harmala*, *Centaurea*, *Silybum*, *Scolymus*, *Onopordon*, *Euphorbia*-Arten usw.). Die gewöhnlichsten Kulturpflanzen sind: Reis (an sumpfigen Lagen), an trockenen Stellen: Baumwolle, Mohn, Lupine, Sesam, Erdnuß (selten) und Getreidearten.

### 3. Mischlaub- oder Submontane Region.

In dieser Region kommen Macchien nirgends mehr vor, wohl aber finden sich macchienartige Gebilde, welche den Macchien physiognomisch täuschend ähnlich sehen, in der Zusammensetzung aber, sowie in ihrer geographischen Verbreitung von denselben vollkommen verschieden sind; daher schlage ich für dieselben den Namen *Pseudomacchien* vor. Sie werden vorwiegend aus derartigen Elementen zusammengesetzt, welche entweder in den Macchien nie auftreten, wie z. B. *Buxus sempervirens*, *Juniperus excelsa*, *Quercus macedonica*, *Pistacia mutica*, oder aus solchen, welche in den Macchien eine untergeordnetere Rolle spielen, wie z. B. *Quercus coccifera*, *Pistacia Terebinthus*, *Asparagus stipularis*, *Jasminum fruticans*, *Juniperus Oxycedrus*, *Phillyrea media*, *Ilex aquifolium* u. a. Diese Elemente (*Jasminum* und *Asparagus* ausgenommen) bilden abwechselnd stellenweise fast vollständig reine Vereine oder sind miteinander mehr oder weniger gleichartig untermischt. Es gesellen sich diesen Sträuchern auch mehrere Šibljakelemente hinzu. Die charakteristischen Waldformationen sind die Kastanien und der sommergrüne Eichenwald. Beide besitzen als Niederwuchs und Unterholz — insofern es sich nicht um ganz dichte und schattige Waldkomplexe handelt — die meisten Elemente der *Pseudomacchien* oder der Šibljakformation. Außerdem kommt hier ein eigentümlicher Laubwald vor, der aus verschiedenen sommergrünen Baumarten (*Fraxinus*, *Ostrya*, *Carpinus*, *Celtis* und *Quercus*-Arten) besteht und von BECK als „Karstwald“ bezeichnet wurde. Da aber von BECK, unter erwähnter Bezeichnung, nicht nur diese Formation, sondern zugleich auch die *Pseudomacchien*, die Šibljak-Formation und teilweise auch den Buschwald versteht, so schlage ich für diesen Wald den Namen: „illyrischer Laubwald“ vor. Der Uferwald besteht durchweg aus *Platanus*, seltener aus Nußbäumen, Weiden und Pappeln. *Phrygana*, *Tomillares*, *Felsen-triften* und *Felsformationen* nehmen hier die Oberhand. Die wichtigsten Kulturpflanzen dieser Region sind: Wein, Mohn, Baumwolle, Tabak, Feigen, Getreidearten. Gepflanzte Zypressen sind hie und da noch zu sehen.

### 4. Montane Region.

Hier verlassen uns die *Pseudomacchien* fast vollständig, ja selbst die Šibljak-Formation tritt sehr stark zurück. Von immergrünen Gewächsen sind nur *Ilex aquifolium*, *Buxus* und *Juniperus Oxycedrus* noch zu beobachten, jedoch, in der Regel, nicht mehr Vereine bildend, sondern meistens nur als Unterholz in den Wäldern.

Das meiste Terrain ist unter Waldkomplexen von sommergrünen Eichen und von Buchen mit bereits erwähntem Niederwuchs. Seltener sind noch Kastanien, Nußbäume und Platanen in diesen Wäldern zu begegnen. Charakteristisch sind dagegen

für diese Region Wälder der Schwarzföhre (*Pinus nigra*). Phrygana und Tomillares kommen nicht mehr vor, dagegen sind Felsentriften und Felsformationen sehr stark vertreten. Auch Wiesen kommen stellenweise hier zum Vorschein. Von Kulturpflanzen sind hier noch: Weizen, Mais, Hülsenfrüchte, Kirsch-, Pflaumen-, Nuß-, Apfel- und Birnbäume zu sehen.

#### 5. Voralpenregion.

Kommt nur auf höheren Bergen vor. Sie ist gekennzeichnet durch das vollständige Verschwinden der Pseudomacchien- und der Šibljak-Elemente, der Eichen und in der Regel auch der Schwarzföhre. Ferner sind hier gar keine Kulturpflanzen mehr anzutreffen.

Dagegen charakteristisch für diese Region sind die Voralpenwälder, welche aus *Abies Apollinis* oder *Abies alba*, ferner aus Buchen und aus Panzerföhren (*Pinus leucodermis*) bestehen. Den Niederwuchs des Waldes bilden meistens *Crataegus*, *Cornus*-Arten, *Corylus avellana* und mehrere Gesträuche der subalpinen Region. Felsformation, Felsentriften, Voralpenwiesen und Voralpenmatten sind schließlich die häufigsten und wichtigsten Formationen der Region.

Außer den natürlichen Formationen gibt es auch eine sekundäre, die unter dem Einflusse der Weidewirtschaft entstanden ist, die Hürdenformation nämlich, welche aus einer Mischung von Ruderal-, Wiesen- und Mattenelementen besteht.

#### 6. Subalpine Region.

Wo der Waldgürtel seine natürliche obere Vegetationsgrenze gefunden hat, da haben wir auch die subalpine Region bereits erreicht. Der zusammenhängende Hochwald zerfällt in kleinere, lockere und unansehnliche Bestände, deren Bäume durchweg verkrüppelt und verkümmert sind. Es ist dies der subalpine Wald, welcher hier meistens aus *Abies alba* und *A. Apollinis* oder aber auch aus *Pinus leucodermis* besteht. Höchst selten bildet auch die Rotbuche einen subalpinen Wald. Der Niederwuchs dieser Wälder besteht aus denselben Sträuchern, die den sogenannten Krummholzgürtel oder die subalpine Gesträuchformation bilden. Als solche sind zunächst *Juniperus*, *Berberis*, *Daphne*, *Cytisus* und *Lonicera*-Arten zu nennen. Nebst dem subalpinen Walde und der subalpinen Gesträuchformation nehmen hier auch subalpine Matten, Felsentriften, Moore, Runsen und Felsformationen sehr große Dimensionen ein.

#### 7. Alpine Region.

Die alpine Region kennzeichnet sich dadurch, daß hier gar keine Bäume mehr vorhanden sind und daß der Gürtel der subalpinen Buschwerke auseinandergeht und in ganz kleine, kümmerliche Gruppen zerfällt, deren Elemente ganz niedrig bleiben und recht verkrüppelt aussehen. Außerdem sind hier alpine Matten, Felsentriften, Felsen, Runsen und Felswandformationen zu Hause.

Eine subnivale Region ist, im Bereiche des mittelländischen Gebietes, auf der Balkanhalbinsel nicht vorhanden.

I. Liburnische Zone<sup>1)</sup>.

Umfaßt das Kroatische Litorale und Norddalmatien, etwa bis zur Kerka-mündung. Diese Zone besitzt nachstehende Regionen, welche folgendermaßen charakterisiert sind:

a) Immergrüne Region. Ist nur an der Westküste der Quarnero-Inseln, dann auf allen dalmatinischen Inseln, am Festlande stellenweise am Fuße des Velebit, besonders um Posedarje, ferner von Zara ununterbrochen bis zur Grenze der Zone, etwa bis Sebenico, fast überall, wenn auch nicht gleich typisch, vorhanden. Geht etwa 3—4 km landeinwärts und steigt bis 250—300 m. Um Fiume und im Kroatischen Litorale fast nirgends typisch entwickelt, sondern entweder in Übergängen zu der Mischlaubregion oder diese letztere rein und typisch. In dieser Zone wird der Ölbaum nicht überall kultiviert. Die Macchien bestehen durchweg aus Erica, Pistacia, Phillyrea, Spartium, Calycotome, Juniperus macrocarpa und mehreren anderen härteren Elementen. Lauruswäldchen sind stellenweise auch vorhanden.

b) Mischlaubregion. Ist meistens im Hinterlande vorhanden, wo die immergrüne Region aufhört; aber im Kroatischen Litorale reicht sie stellenweise bis zum Meere. Bei einer Höhe von 700 m geht diese Region in die montane über.

In der Mischlaubregion der Liburnischen Zone sind sehr selten echte Pseudomacchien vorhanden; dagegen herrscht hier die Šibljak-Formation im allgemeinen rein vor, stellenweise aber auch mit eingestreuten Pseudomacchien-Elementen, wie Pistacia Terebinthus, Phillyrea media und Juniperus Oxycedrus. Šibljak-Elemente bilden ferner auch den Niederwuchs der lichtereren Stellen der überall vorhandenen sommergrünen Eichenwälder.

Die Kulturpflanzen dieser Region sind: der Weinstock, Getreide, Melonen, Mais, Tabak und Hülsenfrüchte.

c) Montane Region. Nur im Hinterlande, und zwar zwischen 700—1400 m typisch entwickelt.

Hier kommen gar keine Macchien- und Pseudomacchien-Elemente, keine Wein- und keine Maiskulturen vor. Auch Eichenwälder sind nicht mehr vorhanden, sondern nur einzelne und zerstreute Eichenstämme im Buchenwalde. Charakteristisch für diese Region sind der Buschwald mit einigen Šibljak-Elementen oder rein, Bergwiesen, Felsentriften und Buchenwälder mit besonderem Niederwuchs. Kultiviert wird hier das Getreide, Kartoffeln und Rüben. Von Obstbäumen kommen noch Kirschen, Äpfel, Birnen, Walnüsse, Kastanien und Pflaumen vor.

d) Voralpine Region. Diese Region erstreckt sich von 1400 m bis zur Waldgrenze, etwa bis 1700 m und ist nur am Velebit-Gebirge typisch vorhanden. Angedeutet ist dieselbe aber auch auf mehreren anderen Punkten, so z. B. am Rišnjak bei Fiume.

Charakteristisch für diese Region sind Tannenwälder und Buchenwälder mit voralpinem Niederwuchs; ferner Felsentriften, Felsformationen und Voralpenwiesen. Kulturen sind hier gar keine mehr zu beobachten.

1) Der gleichlautende Ausdruck BARTLINGS und v. BECKS hat eine bedeutend geringere sowohl vertikale als auch horizontale Verbreitung.

e) Subalpine Region. Nur am Velebitgebirge vorhanden und erstreckt sich von der Waldgrenze bis zur Baumgrenze, also ungefähr von 1700 m bis zu den höchsten Gipfeln. Charakteristisch ist, nebst dem Aufhören des Voralpenwaldes, das Vorkommen mehrerer subalpiner Sträucher, welche besondere krummholzartige Formationen bilden. Die wichtigsten davon sind *Juniperus sabina* und *nana*, *Cytisus radiatus*, *Rhamnus carniolica* und *Prunus prostrata*. Eine echte alpine Region ist, meines Wissens, daselbst nicht vorhanden, denn es fehlen einerseits die charakteristischen alpinen Elemente und Formationen, andererseits sind wiederum die subalpinen Elemente selbst bis zu den höchsten Gipfeln zu beobachten.

Diese zwei letzteren Regionen besitzen auch einige charakteristische Typen, welche für die Liburnische Zone endemisch sind.

## II. Dinarische Zone.

Umfaßt Mittel- und Süddalmatien, Südherzegowina und Westalbanien etwa bis zum Anfang des Jonischen Meeres.

Unterscheidet sich von der liburnischen Zone durch das Auftreten mehrerer wichtiger Elemente und besonderer Formationen und namentlich durch einen starken Endemismus.

a) Immergrüne Region. Hier sind die frappantesten Unterschiede zwischen den zwei in Rede stehenden Zonen zu bemerken. *Myrtus*-Arten kommen erst in der dinarischen Zone vor, ebenso *Viburnum Tinus*, *Erica verticillata*, *Juniperus phoenicea*, *Rosmarinus officinalis*, *Arbutus Unedo*, *Smilax*-Arten u. v. a. Die Macchien der dinarischen Zone unterscheiden sich von den Macchien der liburnischen Zone nicht nur durch das vorwaltende Auftreten erwähnter Elemente, sondern auch in der Zusammensetzung des Niederwuchses, wie überhaupt auch in der Üppigkeit der Entwicklung der Individuen. Eine nicht minder charakteristische Formation der dinarischen Zone, welche ebenso wie die erwähnten Macchien-Elemente hier zunächst auftritt, ist die Formation der *Pinus halepensis*. Diese tritt im Festlande erst bei Spalato auf, geht dann südwärts bis zu den albanesischen Lagunen hinab, wo sie der Terrainverhältnisse wegen sehr spärlich und vereinzelt zu beobachten ist. Auf den Inseln ist sie überall von Lesina südwärts zu sehen. Während aber die immergrüne Region in dieser Zone bis 400 m steigt und landeinwärts etwa 15—20 km drängt, erreicht die Seestrandföhre kaum die Höhe von 300 m und geht nie tiefer als 10—12 km ins Landinnere hinein. Die übrigen immergrünen Wälder bestehen teils aus Eichen (*Quercus Ilex*, *Qu. coccifera*, *Qu. pseudosuber*), teils aus Lorbeerbäumen. Bilden aber in der Regel nur kleinere Vereine und Bestände, sondern gewöhnlich sind sie mit sommergrünen Eichen und Eschen untermischt.

Die wichtigsten Kulturpflanzen dieser Region sind der Ölbaum und der Feigenbaum; aber hier gedeihen schon an geschützteren Lagen Orangen und Zitronen, ferner die Dattelpalme (ohne jedoch die Früchte zur Reife zu bringen), dann mehrere andere Palmenarten (*Chamaerops*, *Phoenix* und *Pritchardia*-Arten) und viele andere subtropische Pflanzen.

Besonders charakteristisch für diese Region der dinarischen Zone sind die Heckenformationen, welche hier durchweg aus Agaven, Opuntien, *Arundo Donax* und *Punica* bestehen. Die Agaven haben sich stellenweise so verbreitet, daß sie heute mit Recht als ein spontanes und vollständig wildwachsendes, eine besondere Formation bildendes Element angesehen werden dürfen.

a<sub>2</sub>) Tieflandregion. Vorhanden nur an der Narenta-Mündung, um den Skutari-See und an mehreren Punkten der albanischen Küste. Besonders charakteristisch für diese Region sind die Tamarix-Formation und die verschiedenen Wasserpflanzen- und Sumpfformationen.

b) Mischlaubregion. Zeichnet sich besonders durch das Auftreten der Pseudomacchien mit *Quercus macedonica* und der *Forsythia europaea* in der Šibljak-Formation aus. Bemerkenswert ist auch das allerdings vereinzelt Vorkommen der Schwarzföhre (*Pinus nigra*) in dieser Region. Diese Formation hat zunächst G. v. BECK auf der Insel Brazza und auf dem Monte Vipera konstatiert, ferner habe ich diese Föhre auch bei Lovorna im Canali-Tale, wenn auch in einem kleineren Bestande, gesehen.

Die Kulturpflanzen dieser Region sind: Wein, Wasser- und Zuckermelonen, Tabak, Getreidearten, Kirschen, Wallnüsse, Pfirsiche, Aprikosen, Kastanienbäume. Öl- und Feigenbäume können wohl noch stellenweise an tieferen, geschützteren Lagen gedeihen, geben aber kaum einen rentablen Ertrag.

Die vertikale Ausdehnung der Mischlaubregion dieser Zone fängt von 400 m (stellenweise 300 m) an und steigt bis 700 m, fällt somit auch mit der oberen Grenze der Weinrebe zusammen.

c) Montane Region. Im Hinterlande überall vorhanden in einer Höhe von 700—1400 m.

Charakteristisch: gar keine Macchien- und Pseudomacchien-Elemente, keine Eichenwälder, sondern nur vereinzelt Eichen in Buchenwäldern; keine Wein- und keine Maiskulturen. (Mais allerdings bis 800 m.)

In der Šibljak-Formation tritt im südlichen Teile der Zone ein höchst charakteristischer Strauch auf, nämlich *Cytisus* (*Petteria*) *ramentaceus*. Dieser *Cytisus* bewohnt vorzüglich die Bergregion, und ich habe ihn nirgends tiefer beobachtet. Nur von BECK wird er auch für eine tiefer gelegene Stelle bei Scutari angegeben.

Die übrigen Hauptformationen dieser Region sind sonst Buchenwälder, Buschwald, Felsentriften, Wiesen und Felsformationen mit besonderen Elementen.

d) Voralpine Region. Ist an sämtlichen dalmatinischen, ferner an den dem Mediterrangebiet zufallenden südherzegowinischen, süduntenegrinischen und westalbanischen Gebirgen zwischen einer Höhe von 1400—1800 m zu beobachten.

Charakteristisch für diese Region ist das Fehlen sämtlicher Kulturpflanzen, das Ausbleiben der Šibljak-Formation und aller Eichenarten.

Hier herrschen zunächst Buchen- und Panzerföhrenwälder vor, ferner Voralpenwiesen, Matten, Felsentriften und Felsformationen. Buschwald und Tannenwälder (*Abies alba*) sind seltener zu finden.

Die Waldgrenze, welche hier allerdings sehr stark variiert, ist zugleich auch die obere Grenze der Region.

e) Subalpine Region. Vorhanden nur im Dinara-Stocke, am Velež, Orijen, Lovćen und auf der Prokletija in Albanien. Diese Region erstreckt sich zwischen 1800 oder richtiger gesagt von der Waldgrenze an bis 2000 m, umfaßt daher den subalpinen Wald und den Gürtel der subalpinen Buschformationen, welche hier aus *Juniperus nana*, *J. Sabina*, *Lonicera glutinosa*, *Daphne glandulosa* und verkrüppelten Buchen oder Panzerföhren bestehen.

f) Alpine Region. Kommt nur stellenweise im Dinara-Stocke und auf der Prokletija zum Vorschein. Auf der Dinara nur sporadisch und nicht typisch, weil dieses Gebirge 2000 m, die Höhe nämlich, wo subalpine Buschformationen in diesen Gegenden aufhören, nicht erreicht. Immerhin sind auf erwähntem Berge kleinere Partien vorhanden, wo eine fast vollkommen alpine Vegetation auftritt. In noch geringerem Maße wäre dies stellenweise auch für den Velež der Fall. Auf dem Orijen und Lovćen ist die alpine Region fast durch gar nichts angedeutet.

### III. Griechische Zone.

Umfaßt die Jonischen Inseln und die gegenüberliegende Küste und ganz Griechenland südlich von den Thermopylen.

Diese Zone besitzt alle Regionen der dinarischen Zone, unterscheidet sich aber wesentlich durch folgende Merkmale:

1. Durch das Auftreten besonderer Elemente, wie *Calycotome villosa*, *Arbutus Andrachne*, *Juniperus drupacea*, *Abies cephalonica*, *Adenocarpus divaricatus*, *Lonicera hellenica*, *Zizyphus Lotus*, *Rhamnus graeca*, *Rh. Guicciardii*, *Crataegus pycnoloba*, *Linum elegans*, *Brassica cretica*, *Aeonium arboreum*, *Phlomis Samia* u. v. a.;

2. durch vollständig verschiedene Höhengrenzen der Regionen.

Die immergrüne Region reicht bis	700 m,
„ Mischlaubregion	„ „ 1000 „
„ Bergregion	„ „ 1400 „
„ Voralpenregion	„ „ 1900 „
„ subalpine Region	„ „ 2100 „

und von dieser Höhe an nimmt erst die alpine Region ihren Anfang;

3. durch bedeutend verschiedene Kulturpflanzen und namentlich durch vollständig verschiedene Höhen- und Verbreitungsgrenzen derselben. So zeichnet sich z. B. die immergrüne Region nicht nur durch ein weiteres und höheres Vordringen der Zitronen- und Orangenpflanzungen aus, sondern selbst durch ausgedehntere Pflanzungen von *Eriobotrya*, ja selbst von Bananen, *Arachis* u. v. a. Pflanzen.

Die Feigen- und die Olivenbäume gedeihen in dieser Zone bis 800 m, die Weinrebe bis 1000 m, Weizen und Roggen bis 1400 m;

4. durch einen kolossalen Reichtum an endemischen Typen.

## IV. Ägäisch-thrakische Zone.

Erstreckt sich den Küsten des Ägäischen Meeres entlang, nördlich von Chalkis aus, und umfaßt nicht nur die thrakische Küste, sondern auch die ihr zunächst gelegenen Inseln und das Gestade des Hellespontus und des Marmor-Meeres. Als eine der hervorragendsten Eigenschaften dieser Zone gilt entschieden der große Reichtum an kleinasiatischen Typen.

Diese Zone ist von der griechischen vorzüglich durch das Fehlen der wichtigen griechisch-endemischen Typen und sehr vieler Gewächse der immergrünen Region zu unterscheiden. Es gedeihen nämlich hier keine Zitronen und Orangen, und es fehlen vollkommen viele charakteristische Macchienelemente, wie *Myrtus*, *Viburnum Tinus*, *Rosmarinus*, *Juniperus phoenicea* usw. Außerdem finden wir hier keine *Pinus halepensis*-Wälder, keine *Nerium*-bestände, keine Agaven und keine *Opuntien*, ja selbst die Olive ist hier stellenweise selten.

Die Mischlaubregion besitzt zwei charakteristische Typen, welche den bisher erwähnten Zonen vollständig fehlen. Es sind dies der Verein des baumartigen Wacholders (*Juniperus excelsa*) der Pseudomacchien-Formation und der Wald der *Quercus Aegilops*, welche beide große Strecken einzunehmen pflegen. Außerdem finden wir hier Kastanienwälder und Sibirjak-Formation.

Die Bergregion beherbergt sommergrüne Eichen und Schwarzföhrenwälder mit Sibirjakelementen, seltener auch mit *Juniperus Oxycedrus* als Unterholz.

Die Voralpenregion besteht aus Wäldern der *Abies Appollinis* oder aus Rotbuchen, seltener aus Panzerföhren; ferner aus meistens felsigen Voralpenmatten und Wiesen und Felsformationen.

Die subalpine Region ist gekennzeichnet durch Buschformationen von *Juniperus foetidissima*, *Juniperus nana*, *Berberis cretica*, *Daphne glandulosa* u. v. a.

Eine typisch ausgeprägte alpine Region kommt in dieser Zone fast nur auf dem Olymp vor, da die übrigen hierher gehörenden Gebirge kaum die Höhe von 2000 m überschreiten.

## V. Rumelisch-euxinische Zone.

Diese Zone befindet sich längs der Küste des Schwarzen Meeres, etwa bis zur Dobrudscha nordwärts, und geht landeinwärts bis zu den Südhängen des Ostbalkans, wo sie mit der ägäisch-thrakischen Zone zusammenstößt. Ihre Vegetation hat viele charakteristische Elemente sowohl aus der Krim als auch aus Kleinasien.

Die größte Analogie zeigt diese Zone mit der liburnischen, denn auch hier fehlen die empfindlichen Bestandteile der immergrünen Region. Aber hier fehlen ferner auch wichtige härtere Elemente, wie *Rhamnus Alaternus*, *Laurus*, *Cerantonia*, *Arbutus* u. v. a., welche in der liburnischen Zone, wenn auch nicht allgemein verbreitet, immerhin doch zu finden sind. Außerdem fehlt hier vollständig der Ölbaum.

Diese Zone besitzt nur drei Regionen: die Tieflandregion, welche in der ganzen Gegend sehr stark verbreitet ist und stellenweise große Dimensionen einnimmt, die Mischlaubregion, welche von der Küste an, überall landeinwärts von einer

Höhe von 50 m bis 400 m vorhanden ist, und die Bergregion, welche das übrige Land oberhalb 400 m einnimmt.

In der Tieflandregion sind besonders wichtig die Reisplantagen und Sumpfformationen.

In der Mischlaubregion sind Phrygana- und steppenartige Gebilde, ferner Šibljak und Pseudomacchien und Felsentritten sehr verbreitet.

In der Bergregion sind sommergrüne Eichenwälder mit Platanen- und *Celtis*-Arten untermischt, ferner Schwarzföhrenwälder und stellenweise auch Roßkastanien nebst Felsentritten und Felsformationen vorhanden.

#### VI. Skardo-pindische Zone.

Umfaßt das Hinterland Albaniens und Mazedoniens und ist mit Übergängen vielfach mit der Vegetation der dinarischen, griechischen und der ägäisch-thrakischen Zone verbunden, so daß sie nicht nur recht viele Endemiten aller dieser Zonen beherbergt, sondern selbst die ihr eigenen Typen stehen mit Elementen dieser Zonen in sehr engen phyletischen Beziehungen.

Charakteristisch ist für diese Zone das Auftreten eines besonderen Vereines der Pseudomacchienformation in der Mischlaubregion, welcher durchweg aus reinen *Buxus*-Beständen besteht, die stellenweise auch mit *Juniperus excelsa*, *Juniperus Oxycedrus* und *Quercus macedonica* gemischt sind.

In der in dieser Zone vorherrschenden Šibljak-Formation begegnen wir sehr oft *Syringa* und *Cotinus*-vereinen. Sonst ist hier aber diese Formation selten rein, sondern mehr oder minder mit Pseudomacchienelementen gemischt.

Die Bergregion besteht aus Kastanien- und sommergrünen Eichenwäldern und aus Schwarzföhrenwaldungen, ferner aus Felsentritten und Felsformationen.

Die Voralpenregion enthält vorwiegend Wälder von Rotbuchen und von *Abies Apollinis*. Stellenweise sind auch Roßkastanien anzutreffen, welche nur dieser und der rumelisch-euxinischen Zone eigen sind.

Die subalpine Region besteht aus Buschformationen von *Rhododendron hirsutum*, *Bruckenthalia*, *Juniperus foetidissima* und *J. nana*.

Die alpine Region, welche hier besonders auf dem Pindus reichlich entwickelt ist, beherbergt eine große Fülle eigentümlicher und höchst charakteristischer Typen, wie z. B. *Arabis constricta*, *Aubrietia gracilis*, *Alsine Baldacci*, *Cytisus pindicolus*, *Dianthus pindicola* usw.

#### B. Mitteleuropäisches Gebiet.

Zieht man die dem Mittelerrangebiet angehörenden Gegenden ab, so sind die übrigen Teile der Balkanhalbinsel sämtlich dem mitteleuropäischen Gebiet zuzurechnen. Es gehören demnach diesem Gebiete an: das Hinterland des Kroatischen Litorale jenseits des Velebit-Stockes, dann ganz Bosnien, Nord- und Ostherzegowina, fast ganz Montenegro, der Sandžak von Novi-Pazar, Altserbien, Serbien, fast ganz Donaubulgarien und ein kleiner Teil Albaniens und Mazedoniens, ein keilförmiger Fortsatz nämlich,

der zwischen Prizren und Ueskub (Skoplje) zu liegen kommt und südwärts, sich allmählich verschmälernd, bis nach Monastir (Bitolj) reicht.

Sämtliche dem mitteleuropäischen Gebiet zufallenden Teile der Balkanhalbinsel gehören der Pontischen Provinz dieses Vegetationsgebietes an.

In diesem Gebiete unterscheide ich acht vollständig gut charakterisierte Regionen und vier Vegetationszonen, die ich wie folgt benenne:

- |                       |                      |
|-----------------------|----------------------|
| 1. Tieflandregion.    | 1. Pannonische Zone. |
| 2. Hügelregion.       | 2. Illyrische Zone.  |
| 3. Submontane Region. | 3. Moesische Zone.   |
| 4. Montane Region.    | 4. Dazische Zone.    |
| 5. Voralpine Region.  |                      |
| 6. Subalpine Region.  |                      |
| 7. Alpine Region.     |                      |
| 8. Subnivale Region.  |                      |

### 1. Tieflandregion.

Ist namentlich im Norden des Gebietes, in den großen Save- und Donau-depressionen, reichlich entwickelt.

Charakteristisch sind die Ufer- und Auwälder, die ausgedehnten Sumpf- und Wasserformationen und namentlich die im Osten (Nordostserbien, Nordbulgarien und Südrumänien) verbreiteten Sand- und Salzsteppen.

Hier werden zumeist Getreidearten, Hanf, Zuckerrüben und Gemüsearten angebaut.

An trockneren Stellen geht diese Region schon bei einer unbedeutenden Erhebung in die Hügelregion über. Die Vegetationsperiode dauert in der Regel acht Monate, in den Sandsteppen aber kaum vier Monate.

### 2. Hügelregion.

In der Regel zwischen 100—600 m Höhe<sup>1)</sup> verbreitet, stellenweise aber auch schon tiefer vorhanden. Die obere Grenze dieser Region variiert für die verschiedenen Zonen um volle 200 m und mehr noch.

Diese Region kommt vor: im untersten Laufe sämtlicher Zuflüsse der Save (für den Vrbas gilt das erst von Bvanjaluka stromab, für die Bosna von Derwent an und für die Drina von Zvornik an), ferner im ganzen Laufe der südlichen Morava (Binč-Morava) und der Westmorava (von Čačak an), im Timok-Tale von Knjaževac an, dann in der ganzen großen Depression der Donau zwischen den Transsilvanischen Alpen und der Balkankette und schließlich am Südabhang des Balkans der Thrakischen Ebene zu, wo diese Region allmählich in die analoge Region des Mediterran-Gebietes übergeht. Außerdem ist diese Region auch oasenartig an mehreren kleineren Depressionen vorhanden.

1) Die hier und im folgenden angeführten Höhen sind gewissermaßen Mittelwerte der für die verschiedenen Zonen geltenden Höhenkoten.

Charakteristisch: fast vollständiges Fehlen der Hochwälder, Vorhandensein besonderer Formationen (Šibljak, Tomillares, Felsentriften, Hügelsteppen) und besonderer Kulturen (Wein, Tomaten. Zucker- und Wassermelonen, Pfirsiche, Weichsel, Aprikosen- und Maulbeerbäume). Die Vegetationsperiode dauert volle acht Monate.

### 3. Submontane Region.

Erstreckt sich zwischen 600—1200 m und ist dem ganzen Mittellaufe sämtlicher Flüsse entlang in ganz Südkroatien, Bosnien, Herzegowina, Albanien, Serbien und Bulgarien verbreitet.

Charakteristik: Ausbleiben der xerothermen und endemischen Elemente der Hügelregion. Fehlen sämtlicher für die Hügelregion angeführter Kulturen. Zurücktreten der eigentümlichen Formationen der Hügelregion oder wenigstens wesentliche Umänderung derselben durch Ausbleiben der wichtigsten Leitpflanzen, an deren Stelle andere Elemente eingetreten sind. Vorkommen anderer Formationen, welche in der Hügelregion fast gar nicht (Eichen- und Nadelwälder) oder nur sporadisch und nicht typisch ausgebildet (Wiesen, Buschwald) vorhanden waren. Von Kulturpflanzen sind hier vorhanden: Mais, Pflaume, Quitte (diese drei nur in tiefer gelegenen Lagen), Weizen, Gerste, Hafer, Roggen, Tabak, Apfel-, Birn- und Nußbäume. Die Vegetationsperiode dauert stellenweise kaum sieben Monate.

### 4. Montane Region.

Findet sich zwischen 1200—1600 m und ist zugleich die ausgedehnteste Region in ganz Südkroatien, Bosnien, Herzegowina, Montenegro, Albanien, Serbien und Westbulgarien.

Charakteristik: Fehlen der Eichenwälder und des Buschwaldes, welche Buchen- und Tannenwaldungen Platz gemacht haben. Fehlen sämtlicher Obstbäume und fast aller Kulturen der untersten drei Regionen. Vorkommen neuer Elemente und Formationen (Bergwald, Bergwiesen etc.). Von Kulturpflanzen finden sich noch Roggen, Gerste, Buchweizen und Kartoffeln. Einzelne Kirschen- und Walnußbäume gedeihen bis 1300 m Höhe. Bei derselben Höhe habe ich auch die höchstgelegenen Steineichenindividuen in den Buchenwäldern beobachtet. Die Vegetationsperiode wird sich kaum auf volle sechs Monate erstrecken.

### 5. Voralpenregion.

Vorhanden zwischen 1600 (stellenweise schon von 1400 m) und 2000 m an sämtlichen höheren Bergen des Gebietes.

Charakteristik: Verschwinden sämtlicher Kulturen und Kulturpflanzen. Verschwinden der Tannenwälder. Vorkommen neuer Elemente und Formationen (Voralpenwiesen, Wald, Matten, Moore, Triften usw.). Dauer der Vegetationsperiode etwa fünf Monate.

### 6. Subalpine Region.

Kommt nur an Hochgebirgen vor, zwischen 2000 (stellenweise schon bei 1800 m) und 2300 m.

Charakteristik: Aufhören des zusammenhängenden Hochwaldes und Hochwuchses der Bäume (Waldgrenze). Dominieren von Buschbeständen. Auftreten besonderer Elemente. Verschwinden der voralpinen Leitpflanzen. Die Dauer der Vegetationsperiode kann auf vier Monate geschätzt werden.

#### 7. Alpine Region.

Vorhanden nur auf Hochgebirgen, welche die Höhe von 2300 m (für einige Zonen von 2000 m) überragen und geht bis 2700 m hinauf.

Charakteristik: Auflösung des Gürtels subalpiner Buschwerke. Verschwinden mehrerer voralpiner und subalpiner Elemente. Verschwinden sämtlicher vaskular. Wasserpflanzen. Vegetationsperiode ungefähr drei Monate.

#### 8. Subnivale Region.

Vorhanden nur auf den höchsten Gipfeln des Rilagebirges. Am deutlichsten ist sie zu unterscheiden auf der Mussala, deren höchste Spitze (2923 m) fast 250 m über die obere Grenze der alpinen Region hinaufragt.

Charakteristik: Vollständiges Verschwinden sämtlicher Buschwerke und Sträucher überhaupt. Verschwinden recht vieler alpiner Elemente. Verkümmern der oberirdischen Teile sämtlicher Pflanzen und gleichzeitige große Verzweigung und Vertiefung der unterirdischen Teile. Die Matten zerstückeln sich in Schneefelder, Felsenmatten oder bestehen durchweg aus Gräsern und Seggen. Die Vegetationsperiode wird etwa zwei Monate dauern.

### I. Pannonische Zone.

Umfaßt Nord-, West- und Ostbosnien und Nordwestserbien.

Charakteristik: Vorwalten von Quercuswäldern, Buschwald, saftigen Wiesen und ausgedehnten Getreidekulturen. Die endemischen Typen haben meistens einen sehr großen Verbreitungsbezirk. Fehlen vieler Elemente der übrigen Zonen (*Syringa*, *Paliurus*, *Pyrus amygdaliformis*, *Coronilla emeroides*, *Brückenthalia*, *Pinus nigra*, *Pinus montana* usw.).

Die Höhengrenzen der verschiedenen Regionen gestalten sich hier folgendermaßen:

- Tieflandregion bis 100 m,
- Hügelregion von 100—400 m,
- Submontane Region von 400—1000 m,
- Montane Region von 1000—1400 m,
- Voralpenregion von 1400—1800 m,
- Subalpine Region von 1800—2000 m,
- Alpine Region von 2000 m an.

### II. Illyrische Zone.

Umfaßt das kroatische Bergland (Lika, Krbava), Südbosnien, Nord- und Ostherzegowina, Montenegro, den Sandžak von Novi-Pazar, Südwestserbien, Westaltserbien und den dem mitteleuropäischen Gebiete zufallende Teil Albaniens und Mazedoniens.

Charakteristik: Vorwalten des illyrischen Laubwaldes, der Šibljak-Formation, ganz eigentümlicher Felsentritten und Felsenformationen. Vorkommen charakteristischer endemischer Typen, welche fast ausschließlich nur innerhalb der Zone zu finden sind. Vorkommen sehr großer Strecken mit Nadelholzwäldern.

Die Höhengrenzen der verschiedenen Regionen sind folgende:

1. Tiefland-Region bis 50 m,
2. Hügelregion von 50—650 m,
3. Submontane Region von 650—1200 m,
4. Montane Region von 1200—1500 m,
5. Voralpenregion von 1500—1900 m,
6. Subalpine Region von 1900—2000 m,
7. Alpine Region über 2000 m.

### III. Moesische Zone.

Umfaßt Südostserbien, den östlichen Teil Altserbiens und ganz Südbulgarien (insofern es nicht dem Mediterrangebiet gehört).

Charakteristik: Zurücktreten der Koniferen zugunsten der Buche und der Eichen. Vorwalten der Bruckenthalia-Formation in der voralpinen und subalpinen Region. Vorwalten besonderer Elemente in der Šibljak-Formation. Vorkommen ganz eigentümlicher endemischer Typen.

Die Höhengrenzen der verschiedenen Regionen kommen denen der dinarischen Zone sehr nahe zu stehen, mit Ausnahme des Rila- und des Peringebirges, wo die Vegetationsregionen genau den vorher bereits erwähnten Grenzen (cf. p. 10—11) entsprechen.

### IV. Dazische Zone.

Umfaßt Nordostserbien, das nördliche Donau-Bulgarien und fast ganz Rumänien.

Charakteristik: Sehr starkes Zurücktreten der Wälder überhaupt und namentlich der Nadelholzwälder. Vorwalten, von Šibljak-, ferner von Sand- und Salzsteppen-Formationen und großer Tieflandstrecken mit ausgedehnten Sumpf- und Wasserpflanzen-Formationen, Vorkommen sehr vieler dazischer Endemiten und selbst vieler taurischer Typen.

Diese Zone besitzt in dem eigentlichen Gebiete der Balkanhalbinsel (wohin Rumänien nicht zu rechnen wäre) nur vier Regionen, und zwar:

1. Tieflandregion bis 100 m,
2. Hügelregion von 100—450 m,
3. Submontane Region von 450—1000 m,
4. Montane Region von 1000—1450 m.

Anmerkung. Dieser Vortrag hat den Charakter einer vorläufigen Mitteilung; die Resultate einer inzwischen unternommenen Reise werden mancherlei Änderungen daran notwendig machen.

## 12. Über die Vielkernigkeit der Pollenkörner und Pollenschläuche von *Araucaria Bidwillii* Hook.

Von **G. Lopriore** (Catania).

(Mit Tafel III.)

Vorläufige Mitteilung.

Im botanischen Universitätsgarten zu Catania wächst ein prächtiges, etwa 50 Jahre altes Exemplar von *Araucaria Bidwillii*, welches erst seit 7—8 Jahren begonen hat, Blüten und Früchte zu tragen.

Die männlichen Zapfen bilden sich in der Anzahl von 2—3 an der Spitze einjähriger Zweige. Während diese über die Zapfen hinauswächst, nehmen letztere je nach ihrer Anzahl eine ungefähr opponierte oder quirlige Stellung ein, indem sie von 6—7 spiralig angeordneten kleinen Blättern getrennt werden. Die ursprünglich zylindrische Gestalt wird auch nach vollendetem Längenwachstum des Zapfens beibehalten, wobei dieser die beträchtliche Länge von 15—20 cm erreicht. Mit der Reife nimmt die dem Licht zugewendete Seite in Zusammenhang mit der Anhäufung von Gerbsäure eine ausgesprochene rötliche Rostfarbe an und krümmt sich stark nach außen, während die innere Schattenseite grün bleibt.

Die männlichen Zapfen bestehen aus zahlreichen Sporophyllen, welche in spiraliger Stellung an der Achse einander folgen und an ihrer Unterseite eine wechselnde Anzahl, meist 13, Pollensäcke tragen. Sie sind bedeutend zahlreicher als die weiblichen Zapfen, welche sehr spärlich an den obersten Zweigen vorkommen und dadurch nicht leicht zu sammeln sind. Mit der Reife vertrocknen die Sporophylle und werden dadurch voneinander entfernt, während der Pollen durch die an der freien, äußeren Seite der Pollensäcke gebildeten Längsrisse reichlich ausgestreut wird.

Die Pollensäcke haben eine zusammengedrückte, polyedrische oder zylindrische Gestalt und zeigen auf dem Querschnitte eine aus fast palissadenförmigen Zellen gebildete Epidermis, deren Außenwand bogenartig hervorgewölbt ist, ferner ein schwammiges, mehrschichtiges Fasergewebe, ein meist dreischichtiges Wandgewebe von tangential gestreckten Elementen und nach innen zu ebenfalls tangential gestreckte Tapetenzellen. Das sporogene Gewebe erfüllt zuerst gleichmäßig die Höhlung der Pollensäcke. Sowie aber die aus ihm hervorgegangenen Archesporzellen zuerst Tetraden und dann Mikrosporen bilden, entstehen viele Intercellularen, welche die Entleerung der Pollensäcke zum Teil begünstigen.

Die Palissadenzellen gehen allmählich in der Nähe der präformierten Dehiscenzlinie in ein kleinzelliges Gewebe über, dessen Elemente sehr dünnwandig bleiben und dadurch das Öffnen der Pollensäcke mittels der Längsrißlinie erleichtern.

Im Fasergewebe liegen Harzgänge, welche auch in anderen Organen dieser Pflanze vorkommen<sup>1)</sup>, und eigentümliche, einfache oder verästelte, mit Kristallen von oxalsaurem Kalk übersäte Idioblasten von langer Gestalt, welche parallel zur Längsachse der Pollensäcke liegen, mitunter an den Enden der letzteren auch quergestellt sind. Infolge ihrer mächtigen Entwicklung und großen Härte werden diese Idioblasten durch die Schneide des Mikrotommessers oft aus dem Gewebeverband herausgerissen und finden sich teils ganz, teils in Bruchstücken im Präparate zerstreut, wo sie dadurch störend wirken.

Mit der Reife der Pollensäcke kollabieren die Zellen des Faser- und Wandgewebes, während die Tapetenzellen resorbiert werden. Es findet zugleich eine auffallende Verdickung der Radialwände der Epidermiszellen statt, während die Außenwand dünn bleibt und sich faltet. Diese eigentümliche Verdickung erinnert lebhaft an die der Zellen des Annulus des Sporangiums einiger Farne, und wie bei diesen, wird sie wahrscheinlich eine biologische Rolle in dem Mechanismus des Öffnens der Pollensäcke spielen.

Die Pollenkörner sind von kugelige Gestalt, und nur selten behalten sie die ursprüngliche, gerundet-tetraëdrische oder längliche Form.

Exine und Intine sind durch verschiedene Farbe und Mächtigkeit deutlich von einander unterschieden. Erstere zeigt eine gelbe, letztere eine blaß-bräunliche Farbe.

Die Exine besitzt keine besondere Skulptur und keine präformierte Öffnung für den Durchtritt des Keimschlauches. Bei der Keimung wird sie von der Intine nicht geschieden, wie es etwa bei einigen Coniferen und *Ephedra*-Arten geschieht<sup>2)</sup>. Nur bei Pollenkörnern, die mehrere Keimschläuche gebildet haben, wird sie an der Basis derselben in Schuppen abgeschieden. Bei der Keimung tritt sehr oft eine Sonderung in zwei Schichten deutlich hervor.

Die Intine kann doppelt so dick sein als die Exine, läßt eine deutliche Schichtung erkennen und zeigt einen inneren welligen Umriß.

Mit einer frischen Chlorophylllösung behandelt lassen die Pollenkörner eine sehr deutliche Differenzierung der Exine und Intine erkennen. Die erstere färbt sich intensiv grün, die letztere blaßgrün. Auch mit Sudan ist die Differenzierung sehr deutlich; denn die Exine färbt sich weinrot, die Intine gelb. In der ersteren ist sogar eine äußere, tiefer gefärbte und eine innere, blassere Schicht zu erkennen.

Diese Reagentien sowohl wie die GRÜBLERSche Alkannatinktur dienen zur Identifizierung der von der Exine ausgeschiedenen Harztropfen, welche sich mit letzterer innerhalb 1—2 Stunden braun färben. Diese weinrote Färbung zeigt sich auch in der äußersten Schicht der Exine, welche wahrscheinlich mit Harz durchtränkt ist, ebenso wie in der innersten Schicht der Intine. Werden die Pollenkörner erst mit Alkohol, dann mit Alkannatinktur behandelt, so findet keine Bräunung der Tropfen

1) BORZI, *Biologia della germinazione dell'Araucaria Bidwilli*. Estratto Contr. Biolog. veg. 1905, Vol. III, p. 6.

2) CAVARA, *Sulla germinazione del polline nelle Ephedra*. Boll. Accad. Gioènia, Catania, maggio 1904, p. 3—9.

und der Exine mehr statt. Ein ähnliches Verhalten gegenüber den oben genannten Reagentien zeigen auch die großen von den Zweigen ausgeschiedenen Harztropfen.

Die Pollenkörner sind vollgeproft mit Stärkekörnern, welche die Beobachtung stören. Bei Pollenkörnern, die bei künstlicher Keimung in Kulturflüssigkeiten angeschwollen sind, wird der Inhalt mit Jodjodkalium sofort intensiv blau gefärbt. Bei trockenen Pollenkörnern tritt die Färbung erst langsam ein.

Die Keimung erfolgt am besten im Dunkeln bei einer Temperatur von 25—30° C. entweder in Birnendekokt oder in einer 12 proz. Rohrzuckerlösung, der ein Kristallsplitter Zitronensäure zugesetzt ist, wodurch die Keimung sehr gefördert wird<sup>1)</sup>. Die Nährlösung darf nur in sehr dünner Schicht aufgetragen werden.

Die Pollenkörner keimen erst am dritten bis fünften Tage ihres Verweilens in der Nährlösung und bilden gerade, zylindrische Keimschläuche, die erst nach 8—10 Tagen ihre größte Länge erreichen. Der Keimschlauch ist vom ersten Hervorbrechen an so dick wie im späteren Stadium. Kurze, blasenförmige Schläuche sind anormal und erinnern, wenn sie vorkommen, an die für einige Pinaceen abgebildeten Pollenschläuche. Ob eine so große Regelmäßigkeit sich auch bei dem Durchtritt des Pollenschlauches durch das Nuzellargewebe zeigt, werden spätere Untersuchungen feststellen.

Normale, zylindrische Pollenschläuche erreichen eine Länge, die das 17—20 fache des Durchmessers des Pollenkornes beträgt. Wenn mehrere Keimschläuche zugleich gebildet werden, erreicht ihre gesamte Länge höchstens das 12—15 fache des Pollenkorndurchmessers. Die Bildung mehrerer Keimschläuche erfolgt successiv oder gleichzeitig. Dabei können einige an der Basis torulös werden, wenn die relativ kurze Keimungsdauer erlischt.

Im ersten Beginn der Keimung sind die jungen Keimschläuche mit Plasma und Stärkekörnern dicht gefüllt. Ersteres nimmt ausschließlich die Spitze des Keimschlauches ein. Beim Fortwachsen derselben drängen die Stärkekörner teilweise nach der Spitze zu, die meisten bleiben an der Wand des Pollenkornes. Auch späterhin wenn der Schlauch ein Viertel bis ein Drittel seiner normalen Länge erreicht hat, lassen einige Stärkekörner ihr Schichtungszentrum deutlich unterscheiden, die meisten sind aber klein und nehmen infolge ihrer Auflösung in einer Richtung längliche Gestalt an. Ihre Längsachse ist dann stets parallel mit der des Pollenschlauches.

Nicht selten platzen die Pollenkörner in den Kulturen und zwar entweder am Beginn der Keimung oder nach Vollendung derselben. Im ersten Fall tritt aus der kuppelförmigen Spitze des Pollenschlauches der fast nur aus Stärkekörnern gebildete Inhalt langsam heraus. Nicht selten aber tritt ein vielfach gewundener Plasmaknäuel auf, zwischen dessen Windungen Stärkekörner liegen. Im allgemeinen sind die mißbildeten Pollenkörner diejenigen, die zuerst platzen und die je nach der Größe der Spaltrisse entweder nur das Plasma oder mit diesem auch die Stärkekörner heraus-treten lassen.

1) LOPRIORE, Azione di alcuni acidi organici sull'accrescimento della cellula vegetale vivente. Nuova Rassegna, Catania 1898.

Was die Technik anbelangt, so wurden die zu untersuchenden Sporophylle aus den mittleren Partien der Zapfen entnommen, welche täglich oder einen Tag um den anderen und zwar zu verschiedener Zeit — von Mitternacht bis 5 Uhr morgens ausgenommen — gesammelt worden waren.

Die isolierten Sporophylle wurden in verschiedene Fixierungsflüssigkeiten wie die von MERKEL, von HERMANN und in Alkoholsublimatessigsäure gebracht. Letztere lieferte die besten Resultate und wurde deshalb den anderen vorgezogen. Mit der Zeit stellte es sich heraus, daß die innersten Pollensäcke im Vergleich zu den äußeren mangelhaft fixiert worden waren, so daß ich es für gut hielt, sobald die Pollensäcke größere Dimensionen erreicht hatten, sie von der Schuppe zu befreien und direkt in die Fixierungsflüssigkeit zu bringen, wo sie meist 24 Stunden verblieben.

Die Färbung der Schnitte erfolgte entweder unter Anwendung von HEIDENHAIN'S Eisen-Alaun-Hämatoxylin oder mit Gentianaviolett nach BIZZOZeros<sup>1)</sup> Methode, welche eine gute Differenzierung, besonders der Chromosomen, gestattet und zugleich die Nukleolen gut färbt. Diese Methode besteht bekanntlich darin, daß die mit absolutem Alkohol zuletzt behandelten Mikrotomschnitte 5—10 Sekunden in EHRlich's Gentianalösung (Gentianaviolett 1, Alkohol 15, Anilinöl 3, Wasser 80) gebracht werden, dann schnell mit absolutem Alkohol gewaschen, 30—40 Sekunden in 0,1 % Chromsäurelösung gebracht und dann wieder mit absolutem Alkohol gewaschen werden. Überfärbte Präparate können erst mit Alkohol, dann 30 Sekunden mit Chromsäurelösung behandelt werden. Zuletzt werden sie durch Nelkenöl, das zugleich differenzierend wirkt, in Kanadabalsam eingeschlossen. Dieses von BIZZOZERO später angegebene Verfahren wurde seinem dem GRAM'schen entsprechenden ersten (Jod- anstatt Chromsäurelösung) vorgezogen, um nicht zugleich die massenhaft vorhandene Stärke blau zu färben und so störende Farbtöne zu vermeiden.

Mit den Feinheiten der Technik machte mich mein verehrter Freund und Kollege Herr Prof. Dr. FRIDIANO CAVARA, Direktor des botanischen Instituts zu Catania, vertraut, auf dessen Veranlassung und mit dessen Unterstützung ich diese Untersuchungen ausführte, wofür ich ihm auch an dieser Stelle meinen tiefsten Dank ausspreche.

Die aus dem Archespor hervorgegangenen Pollenmutterzellen bleiben nur kurze Zeit in dem Ruhestadium, bevor sie zur heterotypischen Teilung schreiten. In Übereinstimmung mit der Beobachtung von CHAMBERLAIN<sup>2)</sup> und Miss FERGUSON<sup>3)</sup> an den Pollenmutterzellen verschiedener Pinus-Arten treten auch bei *Araucaria Bidwillii* die verschiedenen Synapsisstadien sehr deutlich hervor. Durch Anwendung der HEIDENHAIN'schen Methode wird allerdings nicht selten der wandständige Teil

1) BIZZOZERO, Nuovo metodo per la dimostrazione degli elementi in cariocinesi nei tessuti. Zeitschr. für wissenschaftl. Mikroskopie 1896, Bd. III, p. 24.

2) CHAMBERLAIN, Winter characters of certain sporangia. Bot. Gaz., Vol. XXV, p. 125.

3) FERGUSON, Contributions to the knowledge of the life history of Pinus etc. Proc. Wash. Acad. Science 1894, Vol. VI, p. 21, Ibidem, 1904, Vol. XVI, p. 1—202.

des zusammengezogenen Kerns überfärbt, wenn die Präparate in den färbenden und differenzierenden Lösungen lange in derselben vertikalen Stellung liegen bleiben. Da aber auch mit Gentianaviolett gefärbte Präparate sehr schön die Synapsisstadien zeigen, so kann man von Artefakten nicht reden. Die perlschnurartigen aus Chromatinkörnchen gebildeten Fäden erheben sich wie Bündel von Fadenalgen aus der Kernwand und senden in den freien Teil der Kernhöhle mehrere parallel und eng aneinander gereihte Fäden (Fig. 1). Aus dem Fadenbündel wird gewöhnlich der eine von den zwei Nukleolen in die Kernhöhle ausgestoßen.

In dem darauf folgenden Knäuelstadium sind die Fäden nicht mehr perlschnurartig, sondern homogen und dicker. Sie erstrecken sich bogenartig in die Kernhöhle und zeigen einige Diskontinuitäten. Das könnte zur Annahme veranlassen, der Knäuel wäre nicht aus einem einzigen, kontinuierlichen Faden, sondern aus wenigen Fäden zusammengesetzt. Diese haften gewöhnlich an den zwei nebeneinander liegenden Nukleolen.

Gleichzeitig oder bald danach tritt nicht selten das sogenannte Sichelstadium der Nukleolen ein, in welchem der eine von ihnen an der Kernwand abgeplattet erscheint, während der andere neben ihm liegt, ohne mit ihm zu verschmelzen.

Daß hier und da durch Anlagerung von Chromatinkörnern Sammelpunkte — „Gamozentren“ nach STRASBURGER<sup>1)</sup> — entstehen, kann ich wohl hervorheben, kann aber nicht behaupten, daß sie der normalen Zahl der Chromosomen entsprechen. Jene Anzahl ist manchmal größer, manchmal kleiner, nur selten fällt sie mit letzterer zusammen.

Am Ende des diakinetischen Stadiums sind die zigarrenförmigen Chromosomen eng aneinander in der Kernplatte angereiht, fangen aber an, ihre Formen zu ändern, sobald sie von den Spindelfasern erfaßt und nach den Polen gezogen werden. Liegt die Fassungsstelle kurz unterhalb ihres freien Endes, so nehmen sie etwa die Form einer seitlich zusammengedrückten **3** an, deren Schenkel durch den zu starken Zug oft sehr dünn und knotig erscheinen. Ein solches Verhalten tritt besonders deutlich hervor, wenn die punktförmigen Verdickungen der Chromosomen in der Äquatorialplatte aneinander greifen und sich anscheinend schwer voneinander lösen können. Werden dagegen die Chromosomen etwas weiter von ihrem freien Ende erfaßt, so nehmen sie in ihrer oberen Hälfte die Form eines Hammers oder eines Spatens an (Fig. 2 und 2a). Beide Formen gehen allmählich in diejenige eines **Y** über, welches an den Polen eine verkehrte Stellung annimmt und den unteren Schenkel verliert.

Bei ihrer Wanderung längs den Zugfasern fangen die Chromosomen schon an, sich längs zu spalten, so daß sie an den Polen längsgespaltene **V** in Form vierbeiniger Gestelle darstellen (Fig. 3). Bei Polansicht und auf durch die Mitte des Bündels dieser **V** gehenden optischen Querschnitten hat man so viele würfel- oder vierpunktförmige Figuren, wie Chromosomen vorhanden sind (Fig. 4). Es gelang auf

1) STRASBURGER, Typische und allotypische Kernteilung. PRINGSHEIMS Jahrb. f. wiss. Botanik 1905, Bd. XLII, p. 37.

diese Weise, aus der Anzahl der würfelförmigen Figuren die Zahl der Chromosome festzustellen, welche sich auf 12 belaufen dürfte.

In der Anaphase ist die Teilfigur tonnenförmig und zeigt plattgedrückte, sichelförmige Tochterkerne, welche nach den Polen der ebenfalls tonnenförmig gestalteten Perlmutterzelle gedrängt werden. Die breite, zwischen den Kernen liegende Zone wird bald von Stärke eingenommen, welche besonders im frischen Zustand der Pollenmutterzellen sich tiefblau mit Jodjodkalium färbt und als eine scharf begrenzte Mittelzone auffällig hervortritt.

In der Telophase spreizen die Schenkel der doppelt V-förmigen Chromosomen immer mehr auseinander und verteilen sich in den scharf konturierten Tochterkernen, welche bald danach einen Nukleolus zeigen und in den Ruhestand übergehen.

Die homöotypische Teilung erfolgt kurz nach der heterotypischen und zeigt zwei längliche, mit der vorangehenden sich kreuzende und miteinander entweder parallel oder senkrecht stehende Spindeln. Der Vorgang ist im wesentlichen derselbe und führt zur Bildung von vier Zellen, welche nach innen zu ihre Wand allmählich verdicken.

Die Trennung dieser Pollenzellen geht langsam vor sich, während der Kern ein relativ langes Ruhestadium durchmacht und eine beträchtliche Menge Stärkekörner um sich sammelt. Wenn er sich zur Teilung anschickt, werden letztere zum Teil aufgelöst.

Bei der Teilung des Primordialkernes des Pollenkorns sind die Chromosomen im Vergleich zu denen der homöotypischen Teilung bedeutend dünner und zeigen bei ihrer Wanderung nach den Polen das eine freie Ende etwas gekrümmt, aber nicht so verdickt wie bei dieser Teilung.

Nach erfolgter Zweiteilung bleiben die Tochterkerne nur kurze Zeit in Ruhe. Der eine, der wandständige liegt in einem spindelförmigen, der Wand anliegenden Plasmabelag eingebettet und ist von dem inneren durch eine deutliche Scheidewand getrennt (Fig. 5).

Nach der ersten Teilung können zwei Fälle eintreten. Entweder teilt sich nur der innere oder mit diesem auch der wandständige Kern. Im ersten Fall superponiert sich dem letzteren einer der zwei Teilkern in Form einer konkaven Linse, während der andere Teilkern kugelige Gestalt annimmt und in den Ruhezustand übergeht (Fig. 6). Im zweiten Fall treten fast gleichzeitig die zwei Kerne in Teilung ein und zwar derart, daß die zwei Spindeln der Teilungsfiguren senkrecht zueinander stehen. Von den vier so entstandenen Kernen liegen die beiden zentralen (Fig. 7) kalottenförmig übereinander, während die beiden anderen sich unter ihnen nebeneinander der Wand anlegen. Von den zentralen Kernen teilt sich gewöhnlich der mittlere nochmals in paralleler Richtung zu der vorigen Teilungswand, während der andere in den Ruhezustand übergeht und kugelige Gestalt annimmt (Fig. 8).

Auf diese Weise sind aus dem primären und aus den Tochterkernen 2, 3, 4, 5 Teilkern successiv entstanden und voneinander durch deutliche Scheidewände getrennt (Fig. 5—8). Die zwei wandständigen teilen sich nun mit zur Außenwand des Pollenkornes senkrechten Spindeln (Fig. 9), und so geht die Teilung der daraus

entstandenen Kerne oder der vorhergehenden fort, bis etwa die Anzahl von 15 erreicht ist. Später pflegen anstatt zweier drei Kerne in Teilung zu treten, so daß die zuerst fast vorwiegend ungerade Zahl bald eine gerade, bald eine ungerade, sehr rasch aber eine große wird und sich nicht mehr genau verfolgen läßt.

Die zuerst entstandene Pyramide von übereinander liegenden Zellen verliert allmählich ihre Regelmäßigkeit, indem die zuletzt entstandenen Kerne nach einer peripherischen Lagerung streben und durch ihre von der Mitte nach der Wand graduell zunehmende Aufnahmefähigkeit für Gentianaviolett ihre successiv erfolgte Teilung erkennen lassen (Fig. 10).

Die Zellen behalten ihre Membran solange, bis etwa 15 Kerne vorhanden sind, dann verschwindet sie, und es sind nun die Kerne isoliert im Plasma zu sehen.

In den zwei ersten zentralen Kernen habe ich keine weitere Teilung beobachten können. Ich nehme an, daß sie in den Ruhezustand übergehen und einen rein vegetativen Charakter annehmen. Vor den übrigen Kernen zeichnen sich diese beiden durch Lage, Größe, Struktur, Form und Tinktionsfähigkeit aus. Sie liegen nämlich immer nebeneinander, können bis doppelt so groß als die übrigen werden, zeigen eine schon zeitig auftretende Neigung, sich von den übrigen zu isolieren, sind im Vergleich zu diesen von kugeligter Gestalt und lassen sich wahrscheinlich infolge ihrer lockeren Struktur nicht so intensiv färben.

Der eine von ihnen wird später mit einer Hülle von Stärkekörnern umsäumt (Fig. 11 in der Mitte); der andere entbehrt dieser. Die Stärkehülle entspricht mehr oder weniger der konzentrischen oder exzentrischen Gestalt des Kernes und ist bald scharf nach außen begrenzt, bald aufgelockert. Sie ist aus verhältnismäßig kleineren — im Querschnitt bis zehn — Stärkekörnern zusammengesetzt, welche im Plasma eingekapselt liegen. In dem Maße wie die Stärke aufgelöst wird, nimmt die Hülle an Dicke ab und wird schwammig. Sie deutet jedenfalls auf einen Ruhezustand des Kernes hin und spricht gerade nicht zugunsten seiner leichten Beweglichkeit. Auch die übrigen Kerne bleiben in Ruhe, behalten ihre undurchsichtige Struktur bei, lassen keine Scheidewand mehr zwischen sich erkennen und bleiben nun ganz frei im Pollenkorn liegen (Fig. 11).

Um Anknüpfungspunkte für das Verhalten der Kerne während der Keimung zu gewinnen, wurden Kulturen angestellt, in verschiedenen Entwicklungsstadien fixiert und in Paraffin eingebettet. Obwohl bei diesem Verfahren die Serien sehr schwer zu rekonstruieren sind, konnten doch einige Einzelheiten der Kernveränderungen besser beobachtet werden.

Die Kerne verlieren während der Keimung mit ihrer fast polyedrischen Form ihre grobe undurchsichtige Struktur, werden heller und lassen in ihrem Gerüstwerke eine Anzahl kleiner kugeligter Körnchen erkennen. Diese Struktur würde dem Vergleich entsprechen, den STRASBURGER<sup>1)</sup> zwischen den Knotenpunkten ruhender Kerne und Bakterienkolonien gibt, „die in Gallertmasse eingebettete Einzelbakterien, etwa runde Kokken, führen“. Letztere würden die Chromatinkörnchen, die Gallertmasse das Wabenwerk darstellen.

1) STRASBURGER a. a. O., p. 12.

Diese Strukturänderung zeigt sich in allen Kernen nicht zu gleicher Zeit. Die zuletzt aus der Teilung entstandenen, sich sehr stark färbenden Kerne nehmen wahrscheinlich erst später die durchsichtige Struktur an. Bei ihrer Wanderung vom Pollenkorn in den Pollenschlauch nehmen die Kerne eine ovale Gestalt an, sind an den Enden zugespitzt und von Plasma umhüllt (Fig. 12).

Es ist nun sehr auffallend, daß die Kerne während ihrer Umwandlung und Wanderung in den Pollenschlauch den gleich nach ihrer Teilung so deutlich hervortretenden Nukleolus verlieren und aus groben kugeligen, fast gleich großen und gleichmäßig verteilten Körnchen bestehen. Nur die zwei großen, vermeintlich vegetativen Kerne behalten den allerdings kleiner gewordenen Nukleolus bei (Fig. 13).

Ein solches Verhalten würde dem entsprechen, was von ROSEN<sup>1)</sup> bei *Scilla sibirica* beobachtet worden ist. Der vegetative Kern des Pollenkorns dieser Pflanze zeigt sehr große Nukleolen und ein feines, aus unregelmäßigen Maschen zusammengefügtes Kerngerüst, während der generative Kern nur kleine Nukleolen enthielt, die später ganz zu verschwinden scheinen.

Über die wahre Natur der zwei großen, sich von den kleineren so deutlich unterscheidenden Kerne können nur spätere, sich auf ihr Verhalten im Befruchtungsakt beziehende Untersuchungen Aufschluß geben. Während der Keimung sind sie die ersten, die aus einem dichten in einen lockeren Knäuelzustand übergehen. Später verhalten sie sich sehr verschieden; denn es bleiben bald einer von ihnen, bald alle zwei in der Höhlung des Pollenkornes zurück, bald befindet sich einer von ihnen an der Spitze oder in der Mitte der in den Schlauch wandernden Reihe.

Nur einmal konnte ich an der Spitze eines ausgebildeten Pollenschlauches, welcher anscheinend fast kein Cytoplasma mehr enthielt, zwei kugelige hintereinander folgende Kerne erkennen, welche durch Lage, Dimension, Form und Struktur sich deutlich von den übrigen, eine einzige Reihe bildenden Kernen unterschieden und lebhaft an die zwei großen, oben beschriebenen Kerne des Pollenkorns erinnerten (Fig. 13). Nach Analogie mit den Befunden von JUEL<sup>2)</sup> zu schließen, der an den Pollenschläuchen von *Cupressus* einen mehrzelligen Komplex beobachtete, könnte man die zahlreichen kleinen Kerne als Sperma- oder Generativkerne, die zwei großen als vegetative Kerne auffassen.

In jungen kurzen Schläuchen lassen sich zwei bis drei Plasmastränge wahrnehmen, längs denen die Kerne gestreckt sind, während an der Schlauchspitze dicke Plasmaanhäufungen sich zeigen, in welchen die dem Scheitel nächsten Kerne verborgen sind. In langen ausgebildeten Schläuchen ist nur ein Strang vorhanden, in dem die Kerne regelmäßig gereiht liegen (Fig. 12). Nach vollendeter Keimung verdünnt sich dieser Plasmastrang derart, daß man den Eindruck gewinnt, als lägen die Kerne ganz frei.

Die Anzahl der Kerne ist sehr schwankend. Die größte, die ich — allerdings in seltenen Fällen — konstatieren konnte, ist 44, die mittlere, die am häufigsten

1) ROSEN, Beiträge zur Kenntnis der Pflanzenzellen. COHNS Beitr. z. Biol. d. Pflanze, Bd. V, p. 443—458.

2) JUEL, Über den Pollenschlauch von *Cupressus*. Flora 1904, Bd. XCIII, p. 56—62.

vorkommt, 36, die kleinste 20. Sie läßt sich eher in gekeimten als in ungekeimten Pollenkörnern bestimmen. Daher erscheint sie bei jenen größer als bei diesen.

Bei einer so großen Vielkernigkeit ist kaum anzunehmen, daß die Zahl der Kerne eine bestimmte sei; vielmehr wird sie von dem Entwicklungszustand des Pollenkornes und von den Ernährungsverhältnissen der Pflanze abhängig sein.

Eine Vermehrung der Kerne während der Keimung glaube ich nicht annehmen zu dürfen, denn es glückte mir nie, Kernteilungen im keimenden Korn oder im Schlauche zu beobachten, obwohl ich eifrig danach suchte, sowohl bei Objekten, die *in vivo*, wie bei solchen, die nach der Fixierung gefärbt waren.

Die von ZOPF<sup>1)</sup> neulich mit Flechtensporen versuchte Lebendfärbung mittels sehr stark verdünnter wässriger Methylenblaulösung erwies sich als ungeeignet; denn sobald die Keimschläuche etwa die Länge des Pollenkorndurchmessers erreicht hatten, platzten sie und ließen den Inhalt austreten. Mit Methylgrünlösung war das Resultat ebenfalls ein negatives, obwohl sich die Kerne von fixierten Pollenschläuchen sehr schön smaragdgrün mit dieser Lösung färbten und sich vom übrigen Plasma gut unterscheiden ließen. Auch bei fixierten und eingebetteten Pollenkulturen in verschiedenen Keimungsstadien glückte es nicht, Kernteilungen im Pollenschlauche wahrzunehmen.

Was die gleichmäßige Verteilung der Kerne in einer Längsreihe betrifft, so ist es am wahrscheinlichsten, daß sie durch Plasmabewegung bedingt wird. Ich konnte aber trotz langen Suchens zu verschiedener Tageszeit und bei verschiedener Beleuchtung keine Plasmaströmung wahrnehmen, so daß ich vermute, daß die Kerne entweder sehr langsam — so langsam wie die Keimung geschieht — oder vielleicht nur bei Lichtabschluß wandern.

Daß die Kerne in regelmäßigem Abstand von einander liegen, erinnert lebhaft an die Erscheinung welche GERASSIMOW<sup>2)</sup> und später VAN WISSELINGH<sup>3)</sup> in mehrkernigen Zellen von *Spirogyra* beobachtet haben, in denen gleichfalls der Kernabstand bestimmten Gesetzen zu gehorchen scheint.

Eine Desorganisation der Kerne, wie etwa bei *Pinus*<sup>4)</sup> und *Taxus*<sup>5)</sup>, konnte ich nicht feststellen. Biologisch wie teleologisch ist auch nicht anzunehmen, daß einer so großen Kernvermehrung eine Kernreduktion oder Bildung steriler Kerne vorangeht.

Daß die hier beschriebene Erscheinung auf parasitische Organismen zurückzuführen ist, scheint ausgeschlossen, da die Bildung der Kerne sich schrittweise verfolgen ließ. Es wäre nun weiter zu untersuchen, ob ein ähnliches Verhalten auch bei anderen *Araucaria*-Arten und verwandten Formen vorkommt.

1) ZOPF, Vielkernigkeit großer Flechtensporen. Diese Berichte 1905, p. 121.

2) GERASSIMOW, Über den Einfluß des Kerns auf das Wachstum der Zelle. Moskau 1901, p. 198.

3) VAN WISSELINGH, Über mehrkernige *Spirogyra*zellen. Flora 1900, p. 378.

4) COULTER and CHAMBERLAIN, Morphology of Spermatophytes. 1903, p. 91.

5) BELAJEFF, Zur Lehre von dem Pollenschlauche der Gymnospermen. Diese Berichte 1903, p. 197.

Die zuerst von HOFMEISTER<sup>1)</sup> an Taxineen und Juniperineen, dann von STRASBURGER<sup>2)</sup> an *Juniperus virginiana* bestätigte Bildung von 4—6 freien, sphärischen „Zellen“ bezw. Kernen im unteren Ende des Pollenschlauches beim Herannahen des Zeitpunktes der Befruchtung, ferner die Beobachtung JUELS von einem mehrzelligen Komplex im Pollenschlauch bei *Cupressus Goveniana* dürfen nun nicht mehr als allein dastehende Tatsachen gelten, sondern erfahren durch die von mir bei *Araucaria* beobachtete Vielkernigkeit der Pollenkörner eine Erweiterung. So dürfte auch SLUDSKYS<sup>3)</sup> neue Angabe, es seien diese mehrzelligen Komplexe bei *Cupressus* „auf ein krankes Material zurückzuführen“, unbegründet sein.

Indem ich mir die Aufgabe vorbehalte, das Verhalten dieser vielkernigen Pollenschläuche im Nucellus zu verfolgen und ihre biologische Bedeutung bei der Befruchtung zu untersuchen, scheint es mir schon jetzt nicht ungerechtfertigt, die bei der Mikrosporeneimung der *Araucaria* auftretende Zell- und Kernteilung als Antheridienbildung aufzufassen. Die Entdeckung WEBBERS<sup>4)</sup> von — allerdings nur zwei — Antherozoiden im Pollenschlauche von *Zamia floridana* läßt erwarten, daß durch spätere Untersuchungen meine Annahme sich als richtig herausstellen dürfte.

Zugunsten dieser Annahme würde auch der Umstand sprechen, daß die Kerne der *Araucaria* keinem festen Zellkomplexe angehören, sondern nackt, deshalb beweglicher und zur Wanderung besser geeignet sind. Noch günstiger für meine Auffassung scheint die Deutung OLIVERS<sup>5)</sup> zu sein, nach welcher das mehrzellige Gebilde des Pollenkornes der fossilen Cordaiten ein „Spermogon“ oder besser ein „Antheridium“ darstellt, in dem jede Zelle ein Spermatozoid erzeugt. In der Tat zeigen die Cordaiten<sup>6)</sup> viele Beziehungen einerseits zu den Cycadeen, andererseits zu den Coniferen, spezieller zu den Ginkgoaceen und Taxaceen.

Fernere Untersuchungen werden nun zeigen, welche Stufe die Araucarieae in bezug auf die Entwicklung ihres männlichen Prothalliums in der systematischen Gliederung der Gymnospermen einnehmen und ob sich der normale, zweikernige Typus aus dem vielkernigen, generativen Komplex entwickelt hat oder umgekehrt.

1) HOFMEISTER, Neuere Beobachtungen über Embryobildung bei Phanerogamen. PRINGSHEIMS Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. I, p. 173—175. Vgl. Fig. 7—8 auf Tafel IX.

2) STRASBURGER, Koniferen und Gnetaceen. Jena 1872, p. 280. Derselbe, Über Befruchtung und Zellteilung. Jena 1878, p. 17. Vgl. Fig. 29—31, Tafel I. Derselbe, Zellbildung und Zellteilung. Jena 1880, p. 49. Vgl. Fig. 162—165, Tafel VI.

3) SLUDSKY, Über die Entwicklungsgeschichte des *Juniperus communis*. Ber. d. Deutschen bot. Gesellsch. 1905, p. 214.

4) WEBBER, The development of the antherozoids of *Zamia*. Bot. Gaz. 1897, Vol. XXIV, p. 16—22.

5) OLIVER, The ovules of the older Gymnosperms. Ann. of Bot. 1903, p. 458.

6) POTONIÉ, Lehrbuch der Pflanzenpaläontologie. Berlin 1899, p. 270.

## Erklärung der Abbildungen.

Sämtliche Figuren mit Ausnahme der beiden letzten wurden nach Mikrotomschnitten mit Hilfe der ABBESchen Camera lucida gezeichnet, unter Anwendung der ZEISSchen apochr. homog. Inm. 2,0 mm und Comp.-Okular 8; Vergr. ca. 1000.

Fig. 1. Kern einer Pollenmutterzelle in Beginn des Synapsisstadium. Aus dem Bündel der perlschnurartigen Fäden erheben sich mehrere parallel und eng nebeneinander laufende Fäden. Rechts liegt ein derartiger Doppelfaden isoliert, der später voraussichtlich zu einem einzigen verschmelzen wird.

Fig. 2. Heterotypische Teilung. Längsschnitt durch die in der Kernplatte liegenden Chromosomen. Die äußeren Chromosomen sind auf der Wanderung nach den Polen begriffen, haften noch aneinander und verdicken ihren oberhalb der Anheftungsstelle der Zugfasern liegenden Teil, während das unterliegende Stück verdünnt und ausgezogen erscheint.

Fig. 2a. Querschnitt oberhalb der Kernplatte, 12 Paare Chromosomen zeigend.

Fig. 3. Schief längsgeschnittenes Diaster. Die Chromosomen der am Ende der Metaphase befindlichen Tochterkerne sehen wie vierbeinige Gestelle aus.

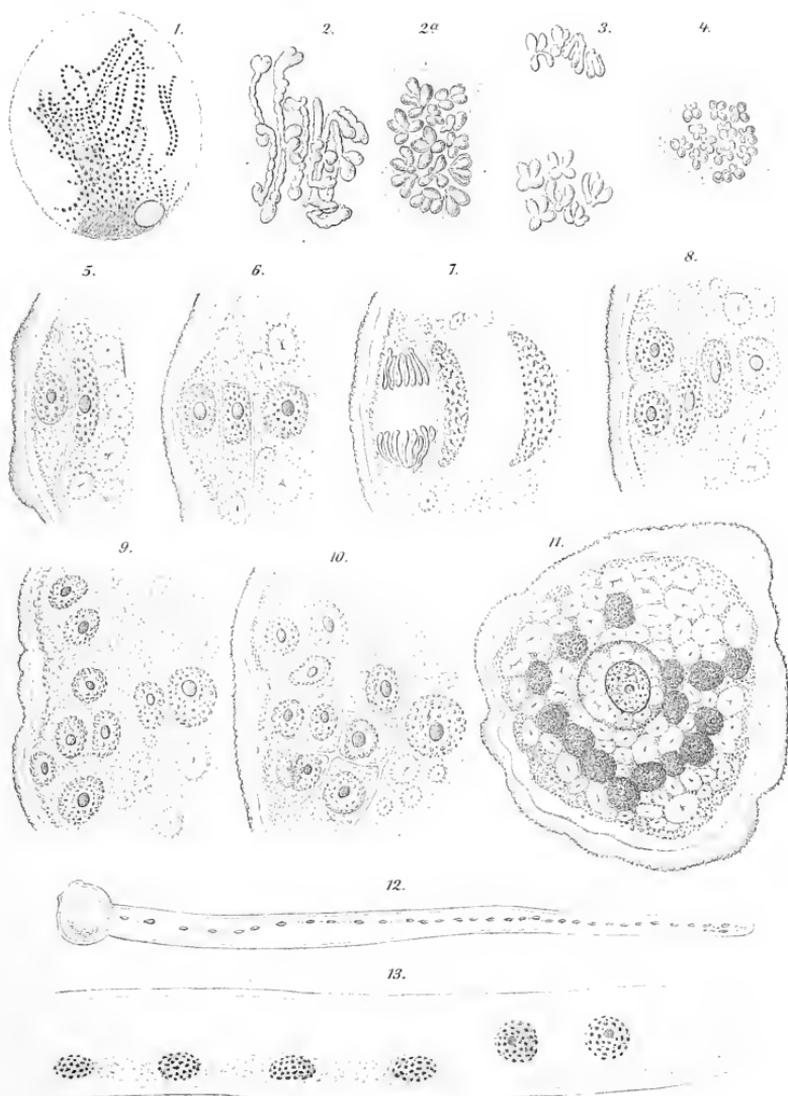
Fig. 4. Gleiches Stadium wie 3 im Querschnitt. Die längsgespaltenen Chromosomen eines Tochterkernes, von der Teilungsebene aus gesehen, erscheinen würfelförmig.

Fig. 5—10. Successive Teilungsstadien des Primordialekernes und der aus ihm hervorgegangenen Tochterkerne. Der voraussichtliche „Vegetativkern“ hält sich nach den ersten Teilungsstadien von den übrigen abgesondert. Die als helle Linien erscheinenden Zellwände lassen sich wegen der massenhaft vorhandenen Stärke oft nicht genau verfolgen.

Fig. 11. Querschnitt durch ein fertiges, mit Stärke vollgepfropftes Pollenkorn. Ein „Vegetativkern“ liegt in der Mitte, von einer Stärkehülle umsäumt. Die umliegenden Kerne zeigen eine große undurchsichtige Struktur.

Fig. 12. Gekeimtes Pollenkorn. Im Pollenschlauch liegen die Kerne in einer einzigen Reihe. Fünf von ihnen sind an der Spitze im Plasma verborgen. Vergr. 80.

Fig. 13. Spitze eines Pollenschlauches mit zwei terminalen runden „Vegetativkernen“ und vier in gleichem Abstand liegenden „Spermakernen“. Vergr. 350.





### 13. Die Methode der speziellen pflanzengeographischen Kartographie.

Vortrag von Prof. Dr. O. Drude (Dresden) Sonnabend-Sitzung, den 17. Juni 1905.

Es kann hier nur ein kurzer Auszug wiedergegeben werden, da zum genaueren Verständnis die Einsicht in die von mir gefertigten Kartenblätter von Sachsen notwendig dazu gehört; dieselben, ein Übersichtsblatt im Maßstabe 1:250 000 auf der für die geologische Übersichtskarte Sachsens von R. CREDNER herausgegebenen Grundlage, und vier topographische Blätter im Maßstabe 1:100 000 mit den Sektionen Dresden, Bischofswerda, Dippoldiswalde und Königstein, sind in der botanischen Ausstellung zu Schönbrunn neben dem vom Königl. Herbarium Dresden, Technische Hochschule, ausgestellten Formationsherbar aus Sachsen und Thüringen untergebracht gewesen. Hier kommt es mir darauf an, die Erläuterungen zu den sächsischen Karten prinzipiell zu geben, wie es ähnlich schon auf dem VIII. internationalen Geographentage zu Washington geschah<sup>1)</sup>.

Seit mehr als einem Jahrzehnt habe ich mich mit der topographischen Kartierung pflanzengeographischer Formationen in dem mir am besten vertrauten Florenggebiete Deutschlands beschäftigt, und inzwischen sind auch Kartenbilder von gleicher Tendenz aus Südfrankreich, Nordengland und Schottland, aus den Schweizer und Österreichischen Alpen erschienen, die sich an die Namen CH. FLAHAULT, R. und G. SMITH, C. SCHRÖTER, v. HAYEK anknüpfen. Die genaueren Einzelheiten über diese neueste Bereicherung der pflanzengeographischen Literatur sind im Gothaer Geographischen Jahrbuch, Bd. XXIV und XXVIII (1901 und 1905) an zugehöriger Stelle im pflanzengeographischen Sammelbericht angeführt, und sie sollen hier nicht wiederholt werden; nur sei bemerkt, daß in diesem Augenblicke ein sehr interessantes System von Karten in verschiedenen Maßstäben aus der Flora von Montpellier in Veröffentlichung begriffen ist.

Die wichtigste Frage ist die nach der Verwendung bestimmter topographischer Unterlagen, bzw. nach Maßstäben, und hier bricht sich immer mehr die Überzeugung Bahn, daß die pflanzengeographische Kartierung je nach der in Behandlung begriffenen Gegend verschiedener Maßstäbe bedarf, welche für Hügelland und Mittelgebirge zwischen 1:75 000 bis 1:300 000 liegen und sich in Gebirgsländern wie Alpen und Karpathen auf 1:25 000 ausdehnen müssen. Meine eigenen Versuche haben mir erwiesen, daß die Darstellung der charakteristischen Formationen im Gelände nebeneinander, welche des Überdruckes bestimmter Farbsignaturen auf andere Grundfarben in breiter Fläche bedarf, nur auf wirklich klaren topographischen Kartenblättern geschehen kann, wie sie für Deutschland und Österreich in den Generalstabskarten 1:100 000 oder 1:75 000 vorliegen; die topographischen Meßtischblätter in 1:25 000

1) Siehe die Akten des Kongresses. S. 608—612.

würden nur zur Veröffentlichung sehr wichtiger Einzelheiten in beschränkter Ausdehnung zur Verwendung kommen, im übrigen aber sind diese Blätter dazu bestimmt, die floristischen Aufnahmen im Terrain zu leisten und als Originalaktenstücke für die spätere, zur Veröffentlichung im reduzierten Maßstabe bestimmte Ausgabe zu dienen.

Aber auch der Maßstab 1:100 000 ist noch viel zu groß, um Ländergebiete wie Sachsen zwischen Halle a. S., dem Fichtelgebirge, Nordböhmen und Görlitz in ihrer Totalität darin zu kartieren; es würde dies 26 Kartenblätter in der Größe von  $35 \times 28$  cm erfordern, ohne das floristische Interesse durch das Gleichmaß so vieler einander ähnlicher Kartenbilder zu belohnen. Daher soll man eine Auswahl der floristisch interessantesten Landschaften in diesem Maßstabe darstellen und diese Auswahl ergänzen durch die Übersichtskarten in kleinerem Maßstabe, wofür ich 1:250 000 für Sachsen gewählt habe. Diese Vereinigung von Formations- und Übersichtskarten soll das Besondere meines Verfahrens bilden.

Selbst wenn man die Formationen zu größeren Einheiten zusammenziehen wollte, würde es nicht mehr durchführbar sein, diese im Maßstabe von 1:250 000 einzuzeichnen; denn schon auf den Generalstabsblättern erscheinen markante Felsen, Teiche und Moore oft als recht kleine Flecke. Es muß daher ein die Topographie der Formationen mit der ruhigen Farbengebung floristischer Territorien oder mit den Höhenstufen der Vegetation im Berglande verbindender Weg eingeschlagen werden. Auch die erste südfranzösische Probekarte von CH. FLAHAULT aus den Pyrenäen im Maßstabe von 1:200 000 hatte auf die Eintragung der Hauptformationen verzichtet und dafür eine Einteilung nach herrschenden Baumarten gesetzt; die Farbe der *Quercus Ilex*-, der Kastanien- und Buchenzone erstreckt sich hier über weite Flächen Landes ohne Wald überhaupt, gilt also nicht einer einzelnen, sondern auch den mit ihr im natürlichen Zusammenhange stehenden Formationen.

Es ist schon an anderer Stelle ausgeführt und ebenso von den Brüdern SMITH für die englisch-schottischen Kartenbilder erklärt, daß in den meisten Teilen des mitteleuropäischen Florengebietes das Einteilungsverfahren nach einzelnen kennzeichnenden Baumarten nicht zugänglich sei. Wo Waldformationen als solche (im Maßstabe von 1:100 000) mit bestimmten Farben anzulegen sind, muß dies im Sinne meiner in „Deutschlands Pflanzengeographie“ Bd. I oder im „Hercynischen Florenbezirk“ (Vegetation der Erde, Bd. VI) gegebenen Einteilungsweise derselben oder in einer ähnlichen Weise erfolgen, und nur selten bezieht sich dieselbe auf eine einzelne Baumart, in der Regel auf ein Baumgemisch. Aber es würde falsch sein, bei der Einteilung der Übersichtskarten nur an den Wald allein zu denken; denn liegt nicht vielmehr für manche floristisch ausgezeichnete Landschaften das Charakteristische gerade in dem Zurücktreten des Waldes vor einigen anderen, stark in die Augen fallenden und topographisch scharf abgehobenen Beständen?

Wer um Dresden recht verschiedenartige botanische Exkursionen mit einer bunten Auswahl seltener oder häufiger Pflanzenarten machen will, geht nach Norden zu den Moorwiesen mit *Drosera intermedia*, *Ledum* und *Erica Tetralix*, dann zu den warmen Elbhöhen mit *Pulsatilla pratensis* und *Andropogon Ischaemum*, endlich nach

Süden auf die Erzgebirgshöhen mit kurzem Sommer, wo *Pinus montana* in Hochmooren, *Sweertia* auf Sumpfwiesen wächst, und er sieht die Waldflora mit dem Auftreten solcher Florenkontraste gleichfalls wechseln. Die Zusammenfassung aller dieser Charaktere ist in der Abgrenzung bestimmter floristischer Landschaften, in einer Territorial-Einteilung gegeben, wie sie sogar auf der in sehr kleinem Maßstabe gehaltenen Karte des hercynischen Florenbezirkes in der Vegetation der Erde Bd. VI in Umrisslinien dargestellt werden konnte.

Diese Territorial-Einteilung liefert den Untergrund der Flächenabgrenzung meiner Übersichtskarte und hält sich an zarte, einander ähnliche Farben in lichtem Gelb oder Gelbbraun, Moosgrün oder Hellgrün. Die aus Gebirgsländern bestehenden Territorien, also Erzgebirge, Lausitzer Bergland, Fichtelgebirge, wählen in zwei bis drei durch kräftigeres Grün nach oben hin markierten Höhenstufen eine weitere pflanzengeographische Eigenschaft von starker Bedeutung.

In diese gleichförmig in zarten Farben angelegten oder nach Höhenstufen abgetönten Territorien, welche das Kartenbild ruhig und in großen Zügen erscheinen lassen, können nun mit den besonderen Farben der Hauptformationen (oder mit neu gewählten dunkleren Farben) die besonderen Formationszüge jeder Landschaft eingetragen, bez. die gemeinsamen Vegetationslinien bestimmter Assoziationen aus den Hauptformationen in Signaturen angegeben werden, also die Teiche des Nordens mit den Wiesenmooren an ihren Rändern, die Hügelketten als Standorte pontischer Assoziationen, Hochmoore mit Glacialrelikten im Gebirge, die Nordgrenze der Edeltanne mit ihren charakteristischen Begleitern, und ähnliches.

Der Vorzug dieser Übersichtskarten soll also darin liegen, daß sie immerhin mehr als die topographischen Spezialblätter das pflanzengeographisch Wichtige, zugleich das wissenschaftlich Durchdachte darbieten können; für die Zwecke der Landeskultur können sie leicht mit phänologischen Jahreszeitenkurven in Verbindung gebracht werden, kurz, es handelt sich hier um eine die Karte nur als übersichtlichstes Hilfsmittel verwertende pflanzengeographische Leistung eigensten Nachdenkens und übersichtlichster Gliederung des Gesamtmaterials in der Anordnung der Flora.

Dagegen vermag nur die topographische Karte mit ihrem größeren Maßstabe von mindestens 1:100 000 das positive Verständnis für den Aufbau der Formationen, für die Abhängigkeit des wechselnden Pflanzenkleides vom Relief, Wasser- und Nährstoffgehalt des Bodens zu vermitteln, nur sie führt wirklich in die Landschaft hinein und erlaubt in der Studierstube Vergleiche mit entsprechenden Karten aus anderen Landschaften desselben Florengebietes, ja sogar ökologische Vergleiche für bestimmte Fragen an weit entlegenen Punkten der Erde. Als allgemeiner Grundsatz ist hier festzuhalten, daß der Nutzen derartiger Karten um so größer sei, je mehr die Beziehungen der Bodenbedeckung zu den maßgebenden äußeren Faktoren aus den Karten hervorgehen, und je deutlicher diese die allgemeinen Formationsbezeichnungen durch Angabe der hauptsächlichsten Charakterpflanzen mit der Landesflora verbinden.

Fällt dies letztere fort, so wird die Karte gleichgültig oder kann nur ganz einseitigen Zwecken dienen. Ein Beispiel aus jüngster Zeit mag dies erläutern: es liegt

mir vor eine topographische Kartenskizze der Mündung des Flathead-R. in den gleichnamigen See in Montana; das Gelände steigt zu der Swan-Range um 1200 m an und ist von Bachläufen durchschnitten. Die einfarbig in Signaturen (Striche, Kreise, Kreuze etc.) ausgedrückten fünf Formationsgliederungen zeigen aber in dieser hochinteressanten Flora nicht die zu Beständen aneinander geschlossenen Charakterarten an, sondern hydrophytische, mesohydrophytische, mesophytische, mesoxerophytische und xerophytische Vegetation: diese Einteilung dient einem einseitigen Zweck und vermag für die Ausgestaltung von topographisch-pflanzengeographischen Karten gewiß keine begeisterten Anhänger zu werben. Aus einer solchen, eigentlich ohne langen ergänzenden Text recht wenig sagenden Karte kann man ersehen, wie weit von dem gesunden, ursprünglich auf die physiognomischen Hauptgruppen der Vegetation begründeten Wesen der Formationen wir uns durch Übertreibung einer edaphisch-ökologischen Einteilung entfernen.

Die Aufgabe der topographischen Blätter muß im Gegenteil sein, die auf durchdachte Gesichtspunkte hin gemachten Landschafts- und Höhenstufeneinteilungen durch die reichhaltigsten sich darbietenden Formationsbilder im alten physiognomischen Sinne zu ergänzen. Die physiognomischen Hauptgruppen sind daher mit besonderen Farben auszuzeichnen, Abtönungen derselben und Hilfssignaturen können den Einzelformationen in jeder Hauptgruppe beigelegt werden. Auf meinen sächsischen Blättern von der Lausitzer Teichniederung bis zum Erzgebirgskamm ist folgende Farbenverteilung angewendet, die sich (soweit als möglich) an die in BERGHAUS' physik. Atlas 1887 zur Anwendung gekommene Farbengebung für arktisch-boreale Gebiete anschließt:

1. blau: Wasser und die dasselbe unmittelbar besiedelnden Genossenschaften;
2. dunkel-moosgrün: semiaquatische Böden, Flachmoore, Bruchwälder;
3. dunkelbraun: supraaquatischer Torfboden, Hochmoore. (Ringe derselben Farbe bilden Signatur für Calluneto-Vaccinietum);
- 4.—5. grün: Wiesen, und zwar dunkelgrün für Auen, Talwiesen mit Inundation, hellgrün für Berghänge und nicht versumpfte Bergmatten;
6. violett: Laubwälder auf humosem Boden;
7. gelbbraun: Nadelwälder; auch diese werden in zwei Hauptfarben angewendet: a) hell gelbbraun für die Hügelregion mit *Pinus silvestris*; b) kräftig hellbraun für die Bergregion mit *Picea excelsa* und *Abies*;
8. blaugrün: subalpine Gehölze, also in der Hercynia nur für Signaturen zu verwenden, in den Sudeten den Krummholzgürtel von *Pinus montana* umfassend;
9. hellgelb: Sandfluren, bewegliche Dünen, trockne psammitische Böden;
10. orange: heißer, sonniger Schotterboden, Löß und anstehende Felsen in der unteren Region mit starken Temperaturextremen („Hügelformationen“ meiner hercynischen Formationseinteilung; Standorte der Steppenpflanzen neben Nr. 9);
11. karmin: präalpine oder alpine, lichtliebende Genossenschaften der höheren Bergregion mit geminderten Temperaturextremen und weniger

xerophytisch; entsprechend Nr. 8 in der Hercynia nur als Signatur zu verwenden, z. B. für montane Basaltklippen, in den Sudeten für alpine Bestände von breiterer Ausdehnung;

12. schwarzgrau: nackte und flechtenbewachsene Felsen im Berglande.

Bem. Für die besonders in Nordamerika vielbenutzte Einteilung der Standorte nach dem Wasserbedürfnis genügt der Hinweis, daß die Gruppen 1—3 den Hygrophyten, 4—8 den Mesophyten, 9—10 den Xero- und 11—12 den Hemixerophyten gelten. Aber gerade die 5 mittleren Gruppen umfassen die weitesten Flächen und ihre Eintragung in ein topographisch anschaulich wirkendes Farbensystem ist am schwierigsten, wie überhaupt der Begriff der „Mesophyten“ für sich allein nichtsagend ist und seine Bedeutung erst durch den Gegensatz zum flüssigen Wasser und sonnenheißen Sande oder Felsgestein erhält.

Ob man mit diesen 12 Grundfarben auskommen wird, hängt davon ab, wie weit man die Einzelformationen jeder Kategorie durch verschiedene Schraffierung mit derselben Farbe oder durch sonstige Signaturen schon genügend deutlich ausdrücken kann. Für die Hercynia ist z. B. die Teilung von 7) nach Hügel- und Bergregion unerlässlich; in den Alpen könnte dieselbe wahrscheinlich fortfallen, während dort die Gliederungen unter 5), 8), 11) und 12) mannigfaltiger werden. Einige Charakterformationen können zweckmäßig nur mit kombinierten Farben mehrerer Hauptgruppen angegeben werden, so z. B. der in den Tälern des unteren Erzgebirges oder des Elbsandsteingebirges reichhaltig entwickelte Schluchtenwald, zwischen dem in der Mitte ein Bach mit oder ohne Wiesenstreifen durchschneidet, durch Kombination von 1 und 4 mit Waldfarbe 6—7 b, welche oberhalb der Schlucht in eine einfache Farbe auslaufen. Diese Dinge können ohne Einsicht in die Kartenblätter selbst nicht ausinandergesetzt werden und bleiben daher hier kurz angedeutet. --

Eine besondere Schwierigkeit verursachen die Kunstbestände, die weiten Kulturfelder mit ursprünglich der Flora ganz fremden Gewächsen. Ich habe dieselben in horizontalen Schraffierlinien der anschließenden natürlichen Formationen oder Formationsreste, mit denen sie die Wachstumsbedingungen so lange teilen, als auch der Boden durchaus verändert erscheint, darzustellen versucht und damit erreicht, daß die Intensität der Kultur zwar sofort auf der Karte stark hervortritt, aber daß sie einer eigenen Farbengebung entbehrt. So deuten diese Schraffierfarben an, welche natürlichen Bedingungen an jener Stelle herrschen, klimatisch und edaphisch; Sandfelder, fruchtbares Waldland, Bergwiese werden am zugehörigen Orte ihre Rechte beanspruchen, und es wird zugleich möglich sein, durch ein System besonderer Signaturen auf die tatsächlich in den verschiedenen Landesteilen ausgeübte Feldwirtschaft hinzuweisen.

Es wird durch diese einheitliche Farbengebung bewirkt, daß die oft geringen Reste natürlicher Formationen in den von der Kultur am stärksten veränderten Landesteilen, wie z. B. in Sachsen südlich der Elbe um Meißen, nicht so grell aus den Kulturfeldern heraustreten, wie es bei der Karte von SMITH aus der Umgebung von Edinburg der Fall ist. Auch darf es ja dem Pflanzengeographen gleichgültig sein, ob hier oder dort ein Eichenhain, ein Kiefernwald übrig geblieben ist, welcher schon im nächsten Jahrzehnt abgeholzt sein kann, während zu gleicher Zeit vielleicht

auf heutigen Feldern von neuem Waldbäume im entsprechenden Formationscharakter wieder zur Anpflanzung gelangen.

Von großer Bedeutung ist noch die Frage, inwieweit parallele Formationen mit Beigemisch verschiedener Charakterarten in besonderen Farben dargestellt werden sollen. Es ist so ausgeführt von HAYEK u. EBERWEIN in dem ersten Kartenblatte aus den österreichischen Alpen, wo die Kalkalpen des Dachsteins und die südlich der Enns liegenden Urgebirgsalpen mit derartigen Repräsentanten wie *Rhododendron hirsutum* einer- und *Rh. ferrugineum* anderseits in zwei parallele Reihen von Formationen mit getrennter Farbenskala geteilt sind. Hier handelt es sich meiner Meinung nach aber um getrennte Florenbezirke mit gleichartig wiederkehrenden Formationen; die Übersichtskarte würde für solche Bezirke getrennte Flächenfarben zeigen, aber die Formationen würden nur durch eingesetzte Signaturen der herrschenden Arten zu scheiden sein. Es müßten sonst z. B. auch die Bergwaldungen im Harz mit Buche und Fichte von denen des Fichtel- und Erzgebirges mit hinzukommender Tanne, *Aruncus*, *Prenanthes* etc. gleichfalls in den Grundfarben verschieden gehalten werden, die Harzer Hochmoore ebenso von denen mit *Pinus montana*, kurz: das physiognomische Formationsbild der Karte würde zu sehr beeinflußt werden durch die Arealgrenzen einzelner Hauptarten; die Facies der Formationen würden sich stärker vordrängen, als es nach der Zahl vorhandener Grundfarben überhaupt praktisch ausführbar erscheint.

Wie man sieht, kommt für die Ausführung der Formationskarten sehr viel darauf an, wie jeder dieselbe aufnehmende Pflanzengeograph den Begriff der physiognomisch-ökologischen Hauptgruppen und der Hauptformationen im Verhältnis zu deren Gliederungen und Facies auffaßt; man darf sagen, daß durch topographische Aufnahmen die Formationsbegriffe selbst sich klären müssen, weil die Karte mit ihren hervorstechenden, geographisch bedingenden Charakterzügen dazu zwingt, über gewisse kleine Züge hinwegzusehen und den kausalen Zusammenhang des vor uns ausgebreiteten Vegetationsbildes in seinen großen Linien zu erfassen.

Es wäre eigentlich notwendig, aus diesem Grunde hier auf meine heutige Auffassung des Formationsbegriffes einzugehen und auch die sich an ihn anknüpfenden terminologischen Fragen, die sogen. pflanzengeographische Nomenklatur, zu berühren. Aber der knappe Raum zwingt zur Kürze. Es mag genügen, auf die neu erscheinende (dritte) Ausgabe von NEUMAYERS Anleitung zu wissenschaftlichen Forschungsreisen<sup>1)</sup> zu verweisen, in deren pflanzengeographischem Teil die „Bestimmungen der Formationen“ nach ihrer physiognomischen Seite ausführlicher erläutert sind, als es hier geschehen könnte.

Noch möchte zum Schluß besprochen werden, welche Gründe für die Auswahl der vier sächsischen Sektionsblätter Dresden—Königstein zur kartographischen Veranschaulichung hercynischer Formationen vorliegen. In dieser Flora nämlich treffen

1) Hannover (JÄNNICKE) 1905—6, S. 340—344 und 354—365. Das betreffende, Pflanzengeographie enthaltende Heft ist zurzeit (Dezember 1905) noch nicht ausgegeben.

die nordwestlichen Genossenschaften in hygrophilen Formationen, die alpenländischen in montanen, die pannonischen in xerophytischen Schotterformationen am nächsten zusammen und bewirken ein reich gegliedertes Standortsbild. Dies zu kartographieren erscheint der Mühe wert; es bedürften diese vier Blätter für Sachsen und Thüringen zunächst nur noch der Ergänzung durch solche aus dem westlichen Muschelkalkgebiet und besonders aus der vom Kyffhäuser zum Oberharz nordwärts sich erstreckenden Landschaft mit gleichfalls scharf gegliederten Vegetationsgrenzen, vielleicht auch aus dem Kammgebiet und Südhang des Erzgebirges gegen Böhmen. Solche Einzelblätter verleihen in Verbindung mit der Übersichtskarte eine durchdringende Kenntnis der positiv vorhandenen pflanzengeographischen Verhältnisse und entsprechen in ihrem Werte den Leistungen geologischer Karten.

# Register.

- A.**  
*Abies alba* 402, 405, 408.  
— *alba* Mill. 338.  
— *Apollinis* 405, 411.  
— *cephalonica* 409.  
— *excelsa* 141.  
— *pectinata* 100, 102.  
— *Smithiana* 338.  
*Acacia anisophylla* 340.  
— *pycnantha* 340.  
— *salicina* 340.  
— *tortilis* 370.  
*Acalypha radula* 375.  
*Acer campestre* 41, 74, 94, 386.  
— *opulifolium* 43.  
— *platanoides* 41, 71, 386.  
— *Pseudoplatanus* 252, 257, 402.  
— *tatarica* 383, 386, 387.  
*Achillea atrata* 40, 158.  
— *Herba-Rota* 162.  
— *moschata* 40, 158.  
— *nana* 40.  
*Acconitum septentrionale* 394.  
*Acorus calamus* 96.  
*Adenocarpus divaricatus* 409.  
*Adenostyles leucophylla* 162.  
*Adonis vernalis* 73, 124, 125.  
*Adoxa moschatellina* 80.  
*Accidium Botryapites*(Schw.)343.  
— *clavariiforme* (Jacq.) 343.  
— *Clematidis* DC. 344.  
— *cornutum* Pers. 342, 343.  
— *Fraxini* Schw. 344.  
— *fusum* Pers. 341.  
— *germinale* Schw. 343.  
— *globosum* Farl. 343.  
— *hyalinum* Cke. 343.  
— *juniperinum* (L.) 343.  
*Accidium Juniperi-Virginianae*  
(Schw.) 343.  
—? *Myrtilli* Schum. 337.  
—? *Pirolae* DC. 338.  
— *porosum* Pk. 345.  
— *punctatum* Pers. 340.  
— *Pyrolae* Pers. 337.  
— *Sarcobati* Pk. 344.  
— *transformans* Ellis 343.  
*Aconium arboreum* 409.  
*Aethionema Thomasianum* 150.  
*Agauria litoralis* 375.  
*Agrimonia eupatoria* 80.  
*Atlantus glandulosa* 231.  
*Aira flexuosa* 114.  
*Aizoon hispanicum* 370.  
*Ajuga reptans* 48.  
— *robusta* 375.  
*Alactaga jaculus* 383.  
*Albizzia Lebbeck* 347.  
*Albica katangensis* 373.  
— *schweinfurthii* 374.  
*Alchemilla bifurcata* 375.  
— *vulgaris* 341.  
*Alethopteris lonchitica* 281.  
— *Serli* 283.  
*Allium angolense* 373.  
*Allolobophora marinoliensis* 384.  
*Allodus ambigua* (A. u. S.) 345.  
— *areolata* (D. u. H.) 345.  
— *Batesiana* (Arth.) 345.  
— *Bouvardiae* (D. u. H.) 345.  
— *Calochorti* (Pk.) 345.  
— *Chamaesarachae* (Syd.) 345.  
— *Claytoniata* (Schw.) 345.  
— *commutata* (Syd.) 345.  
— *crassipes* (B. u. C.) 345.  
— *Cryptotaeniae* (Pk.) 345.  
*Allodus Desmanthodii* (D. u. H.)  
345.  
— *Dichondrae* (Mont.) 345.  
— *effusa* (D. u. H.) 345.  
— *Epilobii-Fleischeri* (Ed. Fisch.)  
345.  
— *gigantispora* (Bub.) 345.  
— *Gnaphaliata* (Schw.) 345.  
— *graminella* (Speg.) 345.  
— *Houstoniae* (Syd.) 345.  
— *intermixta* (Pk.) 345.  
— *Jonesii* (Pk.) 345.  
— *Liliacearum* (Duby) 345.  
— *melanconioides* (E. u. H.) 345.  
— *mellifera* (D. u. H.) 345.  
— *Nesaeae* (Ger.) 345.  
— *Oregonensis* (Earle) 345.  
— *Palmeri* (And.) 345.  
— *plumbaria* (Pk.) 345.  
— *Podophylli* (Schw.) 345.  
— *rufescens* (D. u. H.) 345.  
— *Senecionis* (Lib.) 345.  
— *splendens* (Vize) 345.  
— *subcircinata* (E. u. E.) 345.  
— *tennis* (Schw.) 345.  
— *Valerianae* (Carest.) 345.  
— *vertisepta* (Tr. u. Gall.) 345.  
*Alnus glutinosa* 41, 48, 49, 71,  
100, 102, 109.  
— *incana* 41, 72, 80.  
*Alsine Baldacci* 411.  
*Alveolaria Cordiae* Lagh. 339.  
*Alyssum montanum* 176.  
*Amberboa saharae* 371.  
*Amblygonocarpus schweinfurthii*  
374.  
*Amblystegium exannulatum* 50.  
— *fluitans* 48, 50.

- Amblystegium giganteum* 48, 50.  
 — *scorpioides* 48.  
*Ameris rosicola* (E. u. E.) 342.  
*Ammania cordifolia* 375.  
*Ampelopsis hederacea* 235.  
*Anaboena inaequalis* Bor. et Flah.  
 366.  
 — *licheniformis* (Bory) Ktz. 366.  
 — *oscillarioides* Bory 365.  
 — *variabilis* Ktz. 365.  
*Anagallis peploides* 375.  
*Anchusa aegyptiaca* 371.  
*Andromeda polifolia* 61.  
*Andropogon Gryllus* 169.  
 — *Ischaemum* 428.  
*Androsace carnea* 162.  
 — *Charpentieri* 153.  
 — *imbricata* 158.  
 — *maxima* 370.  
*Andryala chevalieri* 371.  
*Aneimites fertilis* 289, 291.  
*Anemone Caroliniana* 340.  
 — *narcissiflora* 156.  
 — *nemorosa* 79, 341.  
 — *ranunculoides* 340.  
 — *silvestris* 72.  
 — *trifolia* 176.  
*Angelica archangelica* 96.  
*Angstroemia longipes* 122.  
*Anodonta mutabilis* 56.  
*Anthomyces brasiliensis* Diet. 340.  
*Anthospermum polyacanthum*  
 375.  
*Anvillea australis* 371.  
*Aphyllanthes monspeliensis* 169.  
*Aporrhiza paniculata* 374.  
*Aquilegia vulgaris* 96.  
*Arabis albidia* 370.  
 — *alpina* 40, 164.  
 — *auriculata* 142.  
 — *constricta* 411.  
 — *petraea* 72.  
*Araucaria Bidwillii* 416, 417, 419.  
*Arbutus Andrachne* 409.  
 — *Unedo* 407.  
*Arctomys Bobac* 171, 383.  
*Aretostaphylos alpina* 60, 61, 143.  
 — *Empetrum* 41.  
 — *uva ursi* 41, 55.  
*Aregma speciosa* Fr. 341.  
*Argotidium Hyptidis* (Curt.) 343.  
*Argyrobolium argenteum* 167.  
*Aristida sahelica* 371.  
*Aristolochia schweinfurthii* 374.  
*Armeria alpina* 143.  
*Artemisia absinthium* 96.  
 — *Genipi* 161.  
 — *laciniata* 72.  
 — *rupestris* 72.  
*Arundo Donax* 403, 408.  
*Asparagus stipularis* 304.  
*Asperula hexaphylla* 150.  
 — *tinctoria* 73.  
*Asphodelus albus* 173.  
*Asplenium marinum* 73.  
*Aster alpinus* 125.  
*Asterothrix tripus* A. Br. 366.  
*Astilbe rivularis* 342.  
*Astragalus alopecuroides* 149.  
 — *alpinus* 88.  
 — *austriacus* 125.  
 — *exscapus* 125, 177.  
 — *glyciphyllus* 80.  
 — *monspesulanus* 167, 173.  
 — *thracicus* 403.  
*Astrantia bavarica* 40.  
*Astrocarpus sesamoides* 156.  
*Atriplex leptostachys* 371.  
*Atropa belladonna* 370.  
*Athyrium alpestre* 117.  
*Aubrietia gracilis* 411.  
*Avena sativa* 96.  
*Azalea procumbens* 61.
- B.**
- Bacillus oligocarbophilus* 201.  
*Baedromus Holwayi* Arth. 339.  
*Ballota rupestris* 403.  
*Bangia atropurpurea* (Dillw.) Ag.  
 355.  
 — *roseopurpurea* Ktz. 355.  
 — — *Raph.* 355.  
*Baphia schweinfurthii* 374.  
*Barclayella deformans* Diet. 338.  
*Batrachium confervoides* 60.  
*Begonia discolor* 238.  
 — *Rex* 227.  
*Berardia subcaulis* 148.  
*Berberis critica* 410.  
 — *Nepalensis* 347.  
 — *vulgaris* 96.  
*Berteroa incana* 95.  
*Beta vulgaris* 343.  
*Betula alba* 55, 337, 402.  
*Betula alba* Auct. 66.  
 — *intermedia* 55, 66.  
 — *nana* 51, 55, 58, 60, 64, 65  
 66, 89, 101, 113, 128.  
 — *nana*  $\times$  *odorata* 60, 61.  
 — *odorata* 51, 55, 60, 65, 66, 85.  
 — —  $\times$  *nana* 66.  
 — *pubescens* 41.  
 — *subalpina* 65.  
 — *tortuosa* 65.  
 — *verrucosa* 55, 66, 71, 141,  
 170.  
*Borrago officinalis* 266.  
*Botrychium lunaria* 51.  
*Botryococcum Braunii* 51.  
*Botrytis cinerea* 349.  
*Boucerosia maroccana* 370.  
*Brasenia peltata* 374.  
 — *purpurea* 42, 47, 48, 49,  
 103.  
*Brassica cretica* 409.  
 — *oleracea acephala* 252, 254.  
*Bryophyllum calycinum* 228.  
 — *crenatum* 228, 272.  
*Bubakia Crotonis* (Burr.) 339.  
*Bulbochaete nana* Wittr. 356.  
*Bullaria Angelicae* (Schum.) 346.  
 — *Balsamitae* (Strauß) 346.  
 — *Bardanae* (Cda.) 346.  
 — *bullata* (Pers.) Wint. 346.  
 — *Centauraee* (Mart.) 346.  
 — *Chrysanthemi* (Roze) 346.  
 — *Cirsii* (Lasch.) 346.  
 — *Cnidii* (Lindr.) 346.  
 — *Cyani* (Schleich.) 346.  
 — *Enceliae* (D. e. H.) 346.  
 — *Helveticae* (Schröt.) 346.  
 — *Hieracii* (Schum.) 346.  
 — *Libanotidis* (Lindr.) 346.  
 — *Oreoselini* (Strauß.) 346.  
 — *Stachydis* (DC.) 346.  
 — *suaveolens* (Pers.) 346.  
 — *Taraxaci* (Ploewr.) 346.  
 — *umbelliferarum* DC. 346.  
 — *Vincae* (DC.) 346.  
 — *Ziziae* (E. u. E.) 346.  
*Bunium flexuosum* 73.  
*Bupleurum stellatum* 162.  
*Butomus umbellatus* 371.  
*Butyrospermum parkii* 374.  
*Buxus sempervirens* 40, 141, 167,  
 168, 176, 404.

## C.

- Caecoma Botryapites* Schw. 343.  
 — *Erigeronatum* Schw. 344.  
 — *germinale* Schw. 343.  
*Calamagrostis Halleriana* 117.  
*Calendula aegyptiaca* 371.  
*Calliandra Harrisii* 339.  
*Calliospora Holwayi* 341.  
*Callitriche autumnalis* 55.  
*Callitris Brongniartii* Endl. 33.  
 — *quadrivalvis* Vent. 33.  
*Calluna vulgaris* 69, 114, 370.  
*Calocylindrus Cucumis* (Corda)  
 Istvánffi 361.  
*Calycotome villosa* 409.  
*Calymmatotheca Stangeri*, Stur  
 283, 287, 288.  
*Calypsotheca Goepfertiana* Kühn  
 337.  
*Campanula Allionii* 148.  
 — *cervicaria* 80.  
*Canarium commune* 347.  
*Capsella bursa pastoris* 96.  
*Carapa gujanensis* 372.  
*Cardamine africana* 376.  
 — *bellidifolia* 63.  
 — *pratensis* 228.  
*Carduus arosicus* Vill. 147.  
 — *chevalieri* 371.  
*Carex baldensis* 40.  
 — *leporina* 122.  
 — *paludosa* 82.  
 — *pauciflora* 127, 128.  
 — *pseudocyperus* 82.  
 — *rigida* 117, 128.  
 — *rostrata* 122.  
 — *sparsiflora* 123, 128.  
 — *tenuis* 164.  
 — *vesicaria* 122.  
*Carpinus betulus* 48, 49, 91, 102,  
 139.  
*Carum Carvi* 398.  
*Castanea sativa* 176.  
*Caulerpa prolifera* 240.  
*Celastrus europaeus* 370.  
 — *senegalensis* 370.  
*Cenococcum geophilum* 48, 51.  
*Centaura contracta* 371.  
 — *cossoniana* 371.  
 — *maculosa* 125.  
 — *paniculata* 125.  
 — *rhenana* 125.  
*Centaurea vallesiaca* 172.  
*Centranthus augustifolius* 142.  
*Cerastium edmonstonii* 63.  
*Cerasus avium* 370.  
*Ceratophyllum demersum* 41, 48,  
 82.  
 — *cf. submersum* 48.  
 — *submersum* 82.  
*Cercis siliquastrum* 43.  
*Cervus tarandus* 138.  
*Chaconia alutacea* Juel 339.  
*Chaetomorpha gracilis* Ktz.  $\beta$ )  
 breviarticulata Hauck. 356.  
*Chaetophora elegans* (Roth.) Ag.  
 a) *genuina* Roth.) Hansg. 357.  
 — *pisiformis* (Roth.) Ag. 357.  
 — *tuberculosa* (Roth.) Hook. 357.  
*Chenopodium album* 96.  
 — (*cf. album*) 95.  
*Chlamydomonas pulvisculus*  
 (Müll.) Ehrb. 358.  
*Chrysanthemum alpinum* 40.  
*Chrysomyxa Abietis* Ung. 338.  
 — *albida* Kühn 342.  
 — *Ledi* (A. und S.) De B. 338.  
*Chrysochora Gynoxidis* Lagh.  
 336.  
*Chrysoplenium oppositifolium*  
 73.  
*Cinnamomum polymorphum* A.  
 Br. 33.  
*Circaea lutetiana* 370.  
*Cirsium arvense* 95.  
*Cistus salviifolius* 169.  
*Cladium mariscus* 48.  
*Cladophora fracta* (Dillw.) Ktz.  
 var. *genuina* (Ktz.) Krb. 357.  
 — *glomerata* (L.) Ktz. 357.  
 — *var. rivularis* Rabb. 357.  
 — *longicoma* Ktz. 357.  
 — *nitida* Ktz. 357.  
*Clematis dissecta* 375.  
*Cleome njamjamenis* 374.  
*Clevea hyalina* 121.  
*Closterium acerosum* (Schrank.)  
 Ehrb. 361.  
 — *arcuatum* Bréb. Delponte 362.  
 — *Dianae* Ehrb. 361.  
 — *didymotocum* Corda var. *Bai-*  
*leyanum* Bréb. f. *major* Nordst.  
 361.  
 — *Ehrenbergii* Menegh. 362.  
*Closterium lanceolatum* Ktz. 361.  
 — *Leiblenii* Ktz. 362.  
 — *Lunula* (Muell.) Nitzsch. 361.  
 — *Lunula* (O. F. Müller) E. ?  
 361.  
 — *moniliferum* (Bory) Ehrb. 362.  
 — *pusillum* Hantzsch 361.  
 — *rostratum* Ehrb. 362.  
 — *striolatum* Ehrb. 361.  
*Cnesticus urens* 374.  
*Cobaea scandens* 270.  
*Cocculus leaba* 370.  
*Cochlearia officinalis* 63.  
*Coelastrum cubicum* Naeg. 359.  
*Colchicum autumnale* 238.  
*Coleopuccinia sinensis* Pat. 347.  
*Coleosporium Baccharidis* Cke.  
 und Harkn. 343.  
 — *Pini* 336.  
*Colutea arborescens* 176.  
*Conferva bombicina* (Ag.) Lagerh.  
 357.  
 — — var. *genuina* Wille 357.  
 — — var. *pallida* Ktz. 357.  
*Convolvulus Cantabrica* 169.  
 — *cantabricus* 176.  
*Coris monspeliensis* 165.  
*Cornus mas* 100.  
 — *sanguinea* 41, 48, 49, 71.  
*Coronilla emeroides* 414.  
 — *emerus* 73.  
 — *minima* 166.  
 — *montana* 125.  
 — *vaginalis* 125.  
*Cortusa Matthioli* 148.  
*Corydalis claviculata* 114.  
*Corylus avellana* 48, 49, 71, 96,  
 102, 386, 405.  
*Cosmarium anceps* Delp. 364.  
 — *Botrytis* (Bory) Meneghini 361.  
 — — *Menegh.* 363.  
 — — —  $\beta$ ) *emarginatus* Hansg.  
 363.  
 — *coelatum* Ralfs 363.  
 — *crenatum* Ralfs 363.  
 — *globosum* Bulnh. 362.  
 — *homaloderum* Nordst. 363.  
 — *laeve* Rabenh. 363.  
 — *Meneghinii* f. *rotundata* Ja-  
 cobs. 363.  
 — *ochtodes* Nordst. b) *obtusatum*  
 Gutw. 363.

- Cosmarium Osteri Schmidle 363.  
 — pygmaeum Arch. 363.  
 — retusifforme Gutw. 363.  
 — tinctum Ralfs 363.  
 — Turpinii Bréb. 364.  
 — venustum (Bréb.) Arch. 363.  
 — Vogesiacum Lem. 363.  
 Cotinus coggygria 175, 176.  
 Crataegus monogyna 71.  
 — pycnoloba 409.  
 Crepis jubata 148.  
 Cronartium asclepiadeum Fr. 339.  
 — verruciforme Henn. 339.  
 Crotalaria orthoclaeda 375.  
 — saharae 370.  
 Croton capitatus 339.  
 Crotonaster 347.  
 Crucianella herbacea 371.  
 Cupressus Goveniana 425.  
 Cuscuta Tenorei 371.  
 Cycas Stenstrupii Heer 32.  
 Cyclamen africanum 255, 266.  
 — persicum 255, 266.  
 Cylindrocystis Brebissonii  
 Menegh. 361.  
 — Brebissonii  $\beta$  Jenneri (Ralfs)  
 Reinsch 361.  
 Cylindromonas fontinalis Hansg.  
 358.  
 CylindrospERMUM licheniforme  
 366.  
 Cynara Cardunculus 404.  
 Cyperus longus 176.  
 Cystopteris bulbifera 276.  
 Cytisus biflorus 125.  
 — laburnum 176.  
 — nigricans 125.  
 — (Petteria) ramentaceus 408.  
 — pindicolus 411.  
 — radiatus 407.  
**D.**  
 Daphne Cneorum 117, 125, 409,  
 410.  
 Dasyspora Actinellae (Webb.) 346.  
 — acuminata (Pk.) 346.  
 — Adenostegiae (Arth.) 346.  
 — Adoxae (Hedw.) 343.  
 — Aegopodii (Schum.) 346.  
 — alpina (Fckl.) 346.  
 — Anemones-Virginianae (Schw.)  
 346.  
 Dasyspora annularis (Strauß) 346.  
 — Arenariae (Schum.) 346.  
 — asarina (Kze.) 346.  
 — aspera (D. u. H.) 346.  
 — Asteris (Duby) 346.  
 — Astrantiae (Kalchbr.) 346.  
 — australis (Speg.) 346.  
 — Betonicae (A. u. S.) 346.  
 — bicolor (E. u. E.) 346.  
 — Buxi (DC.) 346.  
 — Canadensis (Arth.) 346.  
 — Chrysoplenii (Grev.) 346.  
 — cinamomea (D. u. H.) 346.  
 — Circaeae (Pers.) 346.  
 — Cnici-oleracei (Pers.) 346.  
 — Comandrae (Pk.) 346.  
 — compacta (Kze.) 346.  
 — conferta (D. u. H.) 346.  
 — conglomerata (Strauß) 346.  
 — cruciferarum (Rud.) 346.  
 — Dayi (Clint.) 346.  
 — De Baryana (Thuem.) 346.  
 — distorta (Holw.) 346.  
 — Drabae (Rud.) 346.  
 — Emiliae (Henn.) 346.  
 — enormis (Fckl.) 346.  
 — Epilobii (DC.) 346.  
 — Erigerontis (E. u. E.) 346.  
 — expansa (Bk.) 346.  
 — Fergussoni (Berk. u. Br.) 346.  
 — foveolata (B. u. C.) 346.  
 — Geranii-silvatici (Karst.) 346.  
 — Glechomatis (DC.) 346.  
 — Gonolobi (Rav.) 346.  
 — Grindeliae (Pk.) 346.  
 — grisea (Strauß) 346.  
 — Haleniae (A. u. H.) 346.  
 — Helenii (Schw.) 346.  
 — heterospora B. u. C. 346.  
 — Huteri Syd. 346.  
 — Imperatoriae (Jacky) 346.  
 — Jaliscensis (Holw.) 347.  
 — Jueliana (Diet.) 347.  
 — Lantanae (Farl.) 347.  
 — lateritia (B. u. C.) 347.  
 — Lobeliae (Ger.) 347.  
 — Malvacearum (Bert.) 347.  
 — Mesneriana (Thuem.) 347.  
 — mesomegala (B. u. C.) 347.  
 — Millefolii (Fckl.) 347.  
 — ornata (A. u. H.) 347.  
 — palefaciens (D. u. H.) 347.  
 Dasyspora Parnassiae (Arth.) 347.  
 — Pazschkei (Diet.) 347.  
 — Polemonii (D. u. H.) 347.  
 — praemorsa (D. u. H.) 347.  
 — Pyrolae (Cke.) 347.  
 — Ranunculii (Seym.) 347.  
 — recedens (Syd.) 347.  
 — Ribis (DC.) 347.  
 — rubefaciens (Johans.) 347.  
 — Saxifragae (Schlecht.) 347.  
 — scandica (Johans.) 347.  
 — Seymouriae (Burr.) 347.  
 — Sherardiana (Körn.) 347.  
 — Silphii (Schw.) 347.  
 — Solidaginis (Pk.) 347.  
 — Spergulae (DC.) 347.  
 — Suksdorfii (E. u. E.) 347.  
 — Syndrella (Henn.) 347.  
 — tuberculans (E. u. E.) 347.  
 — turrita (Arth.) 347.  
 — uralensis (Tranz.) 347.  
 — variolans (Hark.) 347.  
 — Veronicarum (DC.) 347.  
 — verruca (Thuem.) 347.  
 — Virgaureae (DC.) 347.  
 — Vossii (Körn.) 347.  
 — Xanthii (Schw.) 347.  
 — Xylorrhizae (Arth.) 347.  
 Daucus sahariensis 371.  
 Dendroecia Farlowiana (Diet.)  
 340.  
 — Lysilomae (Arth.) 340.  
 — verrucosa (Cke. u. Ell.) 340.  
 Derris uliginosa 347.  
 Deverra intermedia 370.  
 Dialium nitidum 372.  
 Dianthus deltoides 80.  
 — pindicola 411.  
 Diapensia lapponica 60.  
 Dicaeoma atro-fuscum (Dudl. u.  
 Th.) 344.  
 — atrum (D. u. H.) 344.  
 — Buchloes (Schof.) 344.  
 — Burnettii (Griff.) 344.  
 — calthaeicola (Schröt.) 344.  
 — Cencri (D. u. H.) 344.  
 — Cladii (E. u. T.) 344.  
 — Clematidis (DC.) 344.  
 — Cnici (Mart.) 344.  
 — Cooperiae (Long.) 344.  
 — Crandallii (P. u. H.) 344.  
 — Cryptandri (E. u. B.) 344.

- Dicaeoma Diplachnis* (Arth.) 344.  
 — *Dulichii* (Syd.) 344.  
 — *Eatoniae* (Arth.) 344.  
 — *Erigeronatum* (Schw.) 344.  
 — *Eslavensis* (D. u. H.) 344.  
 — *Fraxini* (Schw.) 344.  
 — *grumosum* (D. u. H.) 344.  
 — *Helianthellae* (Pk.) 344.  
 — *Helianthi mollis* (Schw.) 344.  
 — *hemisphaericum* (Pk.) 344.  
 — *Hibisciatum* (Schw.) 344.  
 — *Impatiens* (Schw.) 344.  
 — *Jamesianum* (Pk.) 344.  
 — *Kansensis* (E. u. B.) 344.  
 — *lineare* (Pk.) 344.  
 — *Majanthae* (Schum.) 344.  
 — *Melicae* (Syd.) 344.  
 — *Milii* (Erikss.) 344.  
 — *minutum* (Diet.) 344.  
 — *opacum* (D. u. H.) 344.  
 — *Pammellii* (Trel.) 344.  
 — *Paniculariae* (Arth.) 344.  
 — *Paspali* (T. u. E.) 344.  
 — *Peckii* (De T.) 344.  
 — *Persicariae* (S. F. Gr.) 344.  
 — *polysorum* (Und.) 344.  
 — *pustulatum* (Curt.) 344.  
 — *riparium* (Holw.) 344.  
 — *roseum* (D. u. H.) 344.  
 — *Sambuci* (Schw.) 344.  
 — *Sarcobati* (Pk.) 344.  
 — *Scaber* (E. u. E.) 344.  
 — *sejunctum* (Syd.) 344.  
 — *Setariae* (B. u. H.) 344.  
 — *substriatum* (E. u. B.) 344.  
 — *triannulatum* (D. u. C.) 344.  
 — *Tripsaci* (D. u. H.) 344.  
 — *Triseti* (Erikss.) 344.  
 — *verbenicola* (E. u. K.) 344.  
 — *versicolor* (D. u. H.) 344.  
 — *vile* (Arth.) 344.  
 — *Zexmeniae* (D. u. H.) 344.  
*Dichapetalum mombuttense* 374.  
*Dicoryphe viticoides* 375.  
*Dicranum scoparium?* 50.  
*Didymopora Solani-argentei*  
 Diet. 339.  
*Digitalis purpurea* 41, 129.  
*Dioichidium pallidum* Wint. 343.  
 — *Woodii* (K. u. Cke.) 347.  
*Dioscorea Batatas* 237.
- Dioscorea caucasica* 37.  
 — *pyrenaica* 37.  
 — *sinuata* 237.  
*Disphinctium annulatum* 362.  
 — *cucurbita* (Bréb.) Reinsch. 362.  
 — *curtum* (Bréb.) Reinsch. 362.  
 — — var. *exiguum* Hansg. 362.  
 — *globosum* (Bulh.) Hansg. 362.  
 — — var. *minus* Hansg. 362.  
 — *Palangula* (Bréb.) Hansg. 362.  
*Donax azurea* 374.  
*Doronicum* Sekt. *Aronicum* 40.  
*Draba alpina* 63.  
*Dracaena cinnabari* Balf. f. 34.  
 — *draco* L. 34.  
 — *narbonensis* Sap. 34.  
 — *schizantha* Baker 34.  
*Drosera intermedia* 128, 428.  
 — *ramentacea* 376.  
*Drosophyllum lusitanicum* 370.  
*Dryas octopetala* 55, 58, 60, 143, 164, 394.  
*Dulichium spathaceum* 42, 103.
- E.**
- Earlea speciosa* (Fr.) 341.  
*Elephas antiquus* 138.  
 — *primigenius* 138.  
*Elodea canadensis* 96, 182.  
*Embelia retusa* 374.  
*Empetrum nigrum* 48, 60, 64, 143.  
*Enarthrocarpus chevalieri* 370.  
*Encephalartos Gorrexii* Sap. 37.  
 — *septentrionalis* 374.  
*Endophyllum Persoonii* Lév. 339.  
*Epilobium angustifolium* 114, 337.  
 — *Fleischeri* 40.  
*Epimedium perralderianum* 370.  
*Equisetum arvense* 236.  
*Eremosphaera viridis* De Bary. 359.  
*Erica arborea* L. 34.  
 — *carnea* 122.  
 — *cinerea* 73.  
 — *Tetralix* 128, 428.  
 — *verticillata* 407.  
*Erinus alpinus* 164, 165, 370.  
*Eriosporangium Baccharides*  
 (Lév.) Bert. 343.  
 — *Baccharis-hirtellae* (D. u. H.) 343.
- Eriosporangium Baccharis-multi-  
 florae* (D. u. H.) 343.  
 — *evadens* Hark. 343.  
 — *Oaxacanum* (D. u. H.) 343.  
*Eritrichium nanum* 148, 162.  
*Erophila verna* 370.  
*Eryngium spina-alba* 148.  
*Erythroctictus punctatus* 371.  
*Euastrum ansatum* Ralfs 364.  
 — — var. *suprapositum* Nordst. 364.  
 — *binale* (Bréb.) Ktz. 364.  
 — — f. *hians* West 364.  
 — *didelta forma serobiculata*  
 Nordst. 364.  
 — *elegans* (Bréb.) Ktz. 364.  
 — — a) Ralfs 364.  
 — *oblongum* (Grev.) Ralfs 364.  
 — *rostratum* Ralfs forma Nordst. 364.  
 — *submaoenum* Schmidle 364.  
*Eudianthe corsica* 370.  
*Eudorina elegans* Ehrb. 358.  
*Eunimium europaea* 386.  
 — *verrucosa* 386.  
*Euphorbia acanthothamnus* 403.  
 — *beauvierana* 370.  
 — *cognata* 347.  
*Euastrum didelta* Ralfs 364.  
*Euphorbia dulcis* 345.  
 — *echinus* 370.  
 — *flamandi* 371.  
 — *Helioscopia* 338.  
 — *resinifera* 370.  
 — *spinosa* 403.  
*Eysenhardtia orthocarpa* 341.
- F.**
- Fagonia flamandi* 370.  
 — *isotricha* 370.  
*Fagus procera* 336.  
 — *silvatica* 102, 105, 402.  
*Farsetia ovalis* 370.  
*Ficaria ranunculoides* 370.  
*Ficus carica* 43.  
 — *elastica* 318.  
*Fluminea arundinacea* 72.  
*Forsythia europaea* 35, 408.  
*Fragaria vesca* 79.  
*Frangula alnus* 41.  
*Frankenia florida* 370.  
*Fraxinus americana* 231.

- Fraxinus excelsior* 41, 74, 386.  
 — *ornus* 175.  
*Frimbriaria fragans* 121.  
*Fritillaria meleagris* 96.  
*Fucus serratus* 187.  
 — *virsoides* 187.
- G.**
- Galeobdolon luteum* 91.  
*Galeruca alni* 51.  
*Galium Aparine* 339.  
 — *megalospermum* 148.  
 — *myrianthum* 165.  
 — *rotundifolium* 73.  
 — *Tendae* 150, 162.  
*Gambleola cornuta* Mass. 347.  
*Genista Scorpius* 167.  
*Gentiana acaulis* 165.  
 — *angustifolia* 164, 165.  
 — *brachyphylla* 162.  
 — *nivalis* 88.  
*Geranium Lemanianum* 147.  
 — *simense* 375.  
*Gingko adiantoides* Heer 32.  
*Glinu spergula* 373.  
*Globularia emerus* 73.  
*Gloeocystis vesiculosa* Naeg. 359.  
*Glycyrrhiza lepidota* 345.  
*Gnaphalium supinum* 165.  
*Gonatozygon asperum* (Bréb.) Nordst. 361.  
*Goodyera repens* 97.  
*Goplana Micheliae* Rac. 347.  
*Grimaldia fragans* 121.  
*Gunnera perpensa* 376.  
*Gymnadenia odoratissima* 40.  
*Gymnocladus macrocarpa* Sap. 34.  
*Gymnoconia biloculare* (D. u. H.) 342.  
 — *Hyptidis* Lagh. 343.  
*Gymnosporangium biseptatum* Ellis 343.  
 — *clavipes* (C. u. P.) 343.  
 — *Ellisii* Farl. 343.  
 — *flaviformis* Atks. 343.  
*Gynoxis pulchella* 336.  
*Gyrinus sculpturatus* 51.
- H.**
- Hacquetia epipactis* 176.  
*Hapalophragmium Derridis* Syd. 347.
- Hedera helix* 41, 74, 235.  
 — *Hedysarum pallasii* 370.  
*Helianthemum brachypodum* 370.  
 — *fumana* 73.  
 — *oelandicum* 73.  
 — *salicifolium* 173.  
*Helianthus annuus* 245, 250, 256.  
*Helleborus dumetorum* 176.  
 — *viridis* 176.  
*Hemerocallis fulva* 182.  
*Hemileia vastatrix* Berk. u. Br. 347.  
*Hemileiopsis Wrightiae* Rac. 347.  
*Heracleum alpinum* 147.  
 — *minimum* 148.  
*Hermiera elaphroxylon* 372.  
*Heterangium Grievii* 288.  
*Hieracium alpinum* 128.  
 — *bructerum* Fries. 129.  
 — *Liottardi* 166.  
 — *madagascariense* 375.  
 — *nigrescens* 128.  
 — *nigrescens* \* *bructerum* 129.  
*Hippophaë rhamnoides* 79.  
*Hippopotamus amphibius* 100.  
*Hippuris vulgaris* 48, 55, 60.  
*Holcus mollis* 114.  
*Hordeum distichum zeoerithum* × *H. tetr. trifurcatum* 327, 328.  
 — *vulgare* 182.  
*Hormiscia flaccida* (Ktz.) Lagerh. 356.  
 — — *var. b) minor* Hansg. 356.  
 — — *varia* Ktz. 357.  
 — *moniliformis* Ktz. 356.  
 — *subtilis* Ktz. e) *stagnorum* (Ktz.) Kreh. 356.  
 — *zonata* (Web. et Mohr.) 356.  
 — — *var. § rigidula* (Ktz.) Hansg. 356.  
*Hormium pyrenaicum* 156.  
*Hugueninia tanacetifolia* 158.  
*Hutchinsia alpina* 40.  
 — *petraea* 142.  
*Hyacinthus orientalis* 271.  
*Hyalotheca dissiliens* (Smith.) Bréb. 361.  
 — — *var. minor* Delp. 361.  
*Hydrocharis morsus ranae* 82, 371.
- Hydrocotyle tussilaginifolia* 375.  
*Hydrodictyon reticulatum* (L.) Lagerh. 358.  
*Hydrosme fischeri* 374.  
*Hydrurus foetidus* (Vill.) Kirch. 355.  
 — *penicillatus* Ag. 355.  
*Hylcomium parietinum*? 50.  
*Hymenophyllum peltatum* 121.  
 — *tunbridgense* 117, 121.  
 — *wilsonii* 73, 121.  
*Hypericum hirsutum* 80.  
 — *nummularium* 156, 164.  
 — *pulchrum* 41.  
*Hypnum Crista castrensis* 117.  
 — *revolvens* 101.  
 — *stellatum var. squarrosum* 101.  
 — *turgescens* 101.  
*Hyptis radiata* 343.
- I.**
- Iberis gibraltaria* 370.  
*Ifloga mareotica* 371.  
*Ilex aquifolium* 30, 73, 102, 103, 105, 404.  
 — *cauariensis* Webb. et Berth. 34.  
*Impatiens noli me tangere* 80.  
 — *trichoceras* 375.  
*Inula helenium* 96.  
*Ionorchis abortiva* 176.  
*Isatis tinctoria* 96.  
*Isoetes echinosporum* 51.  
 — *lacustre* 51.  
*Isopyrum thalictroides* 144.
- J.**
- Jasminum fruticans* 404.  
*Juglans regia* 43, 96.  
 — *tephrodes* 100, 102.  
*Juncus Jacquini* 162.  
 — *trifidus* 161, 162.  
 — *triglumis* 161, 162.  
*Juniperus communis* 41, 55, 68, 425.  
 — *communis β alpina* 65.  
 — *drupacea* 409.  
 — *excelsa* 404, 410, 411.  
 — *foetidissima* 410, 411.  
 — *macrocarpa* 406.  
 — *nana* 407, 409, 410, 411.  
 — *Oxycedrus* 404, 406, 410, 411.  
 — *phoenicea* 407, 410.

*Juniperus sabina* 407, 409.  
— *virginiana* 425.

## K.

*Klebahnia Glycyrrhizae* (Rabh.) 345.  
*Knantia Godeti* 147.  
— *Sixtina* 147.  
*Kuehneola Potentillae* (Schw.) 342.  
— *Tornentillae* (Fekl.) 342.  
— *Uredinis* (Lk.) 342.

## L.

*Lachenalia luteola* 271.  
*Lactuca angustana* 172.  
— *perennis* 125.  
— *quercina* 83, 125.  
— *viminea* 125.  
*Lagenostoma Lomaxi* 285, 286, 288, 289, 295.  
— *Sinclairi* 286, 288, 290.  
*Lamium* cfr. *purpureum* 96.  
*Larix decidua* 303.  
*Lathyrus nissolia* 176.  
— *silvestris* 80.  
— *variegatus* 176.  
*Laurus canariensis* Webb. 34.  
— *nobilis* 34, 43.  
*Ledum palustre* 338.  
*Lemanea fluviatilis* Ag. 355.  
*Leontopodium alpinum* 165.  
*Lepidium sativum* 96, 182.  
*Leptonychia chrysocarpa* 374.  
*Lenzea conifera* 169.  
*Lightfootia subaphylla* 375.  
*Ligustrum vulgare* 386.  
*Lilium candidum* 270, 271.  
*Limnanthemum nymphaeoides* 48, 49, 96.  
*Linaria albifrons* 371.  
*Linnæa borealis* 97, 117.  
*Linosyris vulgaris* 73.  
*Linum elegans* 409.  
*Liquidambar Altingia* 318.  
*Loiseleuria procumbens* 161.  
*Lonicera coerulea* 73.  
— *etrusca* 173.  
— *glutinosa* 409.  
— *hellenica* 409.  
*Lophira alata* 374.  
*Loroglossum hircinum* 176.  
*Lotus jollyi* 370.

*Luzula lutea* 161.  
*Lychnis alpina* 158.  
*Lycopodium annotinum* 51.  
— *clavatum* 51.  
— *complanatum* ? 51.  
— *selago* 51.  
*Lycopus europaeus* 82.  
*Lyginodendron Oldhamium* 284, 285, 286, 287, 288, 289, 291, 296.  
*Lysimachia parviflora* 375.  
*Lysospora singularis* (Magn.) 340.

## M.

*Majanthemum bifolium* 236.  
*Malaxis monophyllos* 73.  
*Malva moschata* 96.  
*Marrubium deserti* 371.  
*Massecella Capparis* Diet. 347.  
*Matricaria discoidea* 95.  
*Medicago prostrata* 176.  
*Medullosa anglica* 280, 295.  
*Melampsora betulina* 337.  
— *Crotonis* Burr. 339.  
— *pallida* Rostr. 336.  
— *punctiformis* B. u. D. 339.  
— *Vaccinii* Wint. 337.  
*Melampsorella caryophyllacearum* Schröt. 337.  
*Melampsoropsis Arctostaphyli* (Diet.) 338.  
— *Cassandrae* (P. u. C.) 338.  
— *Chiogenes* (Diet.) 338.  
— *Empetri* (Pers.) 338.  
— *Ledi* (A. u. S.) 338.  
— *ledicola* (Pk.) 338.  
— *Pirolae* (DC.) 338.  
— *Rhododendri* (DC.) 338.  
*Melampyrum silvaticum* 117.  
*Menyanthes trifoliata* 48, 55, 60, 64.  
*Mesocarpus recurvus* Hass. Cooke 360.  
*Mespilus germanica* 139.  
— *monogyna* 41.  
*Meum athamanticum* 129, 342.  
*Michelia velutina* 347.  
*Micrasterias denticulata* (Bréh.) Ralfs 364.  
— *papilifera* Bréh. 364.  
— — *var. verrucosa* Schmidle 364.  
— *rotata* (Grev.) Ralfs 364.

*Micrasterias truncata* (Corda) Bréb. 364.  
*Microthamnium Kützingianum* Naeg. 357.  
— — *var. β* *strictissimum* (Rabh.) Suh. Sp.) 357.  
*Micromeria flagellaris* 375.  
*Mikronegeria Fagi* D. u. N. 336.  
*Milesia Atkinsonii* (Magn.) 337.  
— *Copelandi* (Syd.) 337.  
— *mirabilis* (Pk.) 337.  
— *Osmundae* (Magn.) 337.  
— *Polypodii* White 337.  
— *Pteridis* (D. u. H.) 337.  
*Milletia cafra* 347.  
*Monas Okenii* 197.  
*Monophyllaea Horsfieldii* 256.  
*Monosporidium Euphorbiae* Barcel. 347.  
*Monostroma bullosa* (Roth.) Thur. 356.  
*Monstera pertusa* 255.  
*Moretia canescens* 370.  
*Mougeotia nummuloides* Hass. 360.  
— *parvula* Hass. 360.  
— *recurva* (Hass.) De Toni 360.  
— *scalaris* Hass. 359.  
*Mulgedium Plumieri* 128.  
*Myrica* Gale 128.  
*Myricaria germanica* 78, 79.  
*Myriophyllum spicatum* 48, 60, 64, 108.  
*Myrmecophilus rufescens* 171.  
*Myrrhis odorata* 96.  
*Myrtillus uliginosa* 60.

## N.

*Najas flexilis* 41, 82.  
— *marina* 41, 48, 82.  
*Narcissus poeticus* 40.  
*Nertera depressa* 376.  
*Neoravenelia Holwayi* Long. 340.  
*Neuropteris heterophylla* 282, 295.  
*Nigredo acuminata* (Arth.) 343.  
— *Aegopogonis* (D. u. H.) 343.  
— *Alopecuri* (Seym.) 343.  
— *Andropogonis* (Tracy) 343.  
— *appendiculata* (Pers.) 343.  
— *Aristidae* (E. u. E.) 343.  
— *Betae* (Pers.) 343.

*Nigredo bicolor* (Ellis) 343.  
 — *Caladii* (Schw.) 343.  
 — *caricina* (E. u. E.) 343.  
 — *Chlorizanthis* (E. u. H.) 343.  
 — *cucullata* (Syd.) 343.  
 — *digitata* (Halst.) 343.  
 — *Epicampus* (D. u. H.) 343.  
 — *Eragrostidis* (Tracy) 343.  
 — *Euphorbiae-hypericifoliae* (Schw.) 343.  
 — *Geranii* (DC.) 343.  
 — *graminicola* (Burr.) 343.  
 — *Hedysari-paniculati* (Schw.) 343.  
 — *Hyperici-frondosi* (Schw.) 344.  
 — *Lespedezae-procumbentis* (Schw.) 344.  
 — *Lilii* (Clint.) 344.  
 — *Limonii* (DC.) 344.  
 — *Lupini* (B. u. C.) 344.  
 — *Martini* (Farl.) 344.  
 — *Medicaginis-falcatae* (DC.) 344.  
 — *minima* (Davis) 344.  
 — *minuta* (Diet.) 344.  
 — *Orobi* (Pers.) 344.  
 — *Panici* (Tracy) 344.  
 — *Peckiana* (Farl.) 344.  
 — *perignya* (Halst.) 344.  
 — *Pisi* (Pers.) 344.  
 — *plumbaria* (Peck.) 344.  
 — *Polygoni* (Pers.) 344.  
 — *Rhyncosporae* (Ellis) 344.  
 — *Scirpi* (Burr.) 344.  
 — *Scleriae* (Henn.) 344.  
 — *Solidagini-Caricis* (Arth.) 344.  
 — *Sporoboli* (E. u. E.) 344.  
 — *Trifolii* (Hedw.) 344.  
 — *Zygaeni* (Peck.) 344.  
*Nigritella nigra* 40.  
*Nostoc sphaericum* Vauch. 365.  
*Nothochlaena Marantae* 122.  
*Nucularia perrini* 371.  
*Nuphar luteum* 61, 371.  
*Nymphaea alba* 61, 371.  
 — *candida* 67.  
*Nyssopsora echinata* (Lk.) 342.

**O.**

*Ocotea foetens* (Spreng) Baill. 34.  
*Oedogonium acrosporum* De Bary. 356.

*Oedogonium capillare* (L.) Ktz. 356.  
 — *ciliatum* (Hass.) Pringsh. 356.  
 — *longatum* Ktz. 356.  
 — *Pringsheimii* Cram. 356.  
*Oidium Uredinis* Link 342.  
*Olea europaea* 170.  
*Olophrum interglaciale* 51.  
*Oocystis solitaria* Wittr. 359.  
 — — var.  $\beta$  *rupestris* (Krch.) Hansg. 359.  
*Orchis laxiflora* 73.  
 — *papilionacea* 169.  
 — *tridentata* 176.  
*Oreochloa pedemontana* 150, 162.  
*Origanum vulgare* 80.  
*Orizopsis paradoxa* 166, 167.  
*Orobus niger* 80.  
 — *vernus* 80.  
*Osbeckia saxicola* 374.  
*Oscillaria coerula* Ktz. 366.  
 — *tenuis* (Ag.) Hansg. 366.  
 — — b) *viridis* Ktz. 366.  
 — — b) *limicola* Ktz. 366.  
 — — e) *limosa* (Ag.) Kirch. 366.  
*Osmunda regalis* 303.  
*Ostrya carpinifolia* 40, 168, 175, 176.  
*Osyris alba* 167.  
*Oxytropis campestris* 72, 156.  
 — *lapponica* 158.  
 — *montana* 165.  
 — *pilosa* 73, 177.  
*Oxalis xiphophylla* 375.

**P.**

*Paeonia corallina* 40, 168, 176.  
*Paliurus australis* 176.  
*Pandorina morum* Bory 358.  
*Pangium edule* 202, 213.  
*Panicum turgidum* 371.  
*Papaver radicatum* 63.  
*Parnassia palustris* 371.  
*Passiflora coerulea* 232.  
*Pastinaca sativa* 96.  
*Pecopteris ixigua* Ren. 292.  
 — *pinnatifida* 292.  
 — *Pluckeneti* 290, 291, 292, 295.  
*Pediastrum bidentulum* A. Br. var. *ornatum* Nordst. 359.  
 — *tetras* (Ehrb.) Ralf 359.

*Pedicularis Barrelieri* 147.  
 — *gyroflexa* 165.  
 — *numidica* 370.  
 — *rostrata* 162.  
 — *sudetica* 117.  
*Peganum Harmala* 404.  
*Pelargonium madagascariense* 376.  
*Peltaria alliacea* 176.  
*Penium cylindrus* Bréb. 362.  
 — — var. *silesiacus* forma Schmidle 362.  
 — *didymocarpum* Lund 362.  
 — *interruptum* Bréb. 362.  
 — *margaritaceum* (Ehrb.) Bréb. 362.  
 — *Naegelii* Bréb. 362.  
 — *navicula* Bréb. f. *apicibus rotundatis* Wille 362.  
 — *oblongum* De Bary 362.  
*Pennisetum elatum* 371.  
 — *parisii* 371.  
*Persicaria amphibia* 344.  
*Petasites niveus* 40, 164.  
 — *officinalis* 96.  
*Peucedanum alsaticum* 125.  
 — *bojerianum* 375.  
 — *oreoselinum* 176.  
*Phaeononron dicellandroides* 374.  
*Phagnalon rupestre* 403.  
*Phaseolus multiflorus* 182, 242, 247, 248.  
 — *vulgaris*  $\times$  *Ph. multiflorus* 328.  
 — — (violettblühend und braunschalg)  $\times$  *Ph. multiflorus* (rotblühend und marmoriert-samig) 328.  
*Phegopteris Dryopteris* 337.  
*Philadelphus coronarius* 40, 168, 176.  
*Phillippia pilosa* 375.  
*Phillyrea media* 336, 404, 406.  
*Phlomis frutescens* 403.  
 — *Samia* 409.  
*Phoenix reclinata* 373.  
*Phormidium limicola* Ktz. 366.  
*Phragmidium albidum* (Kühn) Ludw. 342.  
 — *biloculare* (D. u. H.) 342.  
 — *Potentillae-Canadensis* Diet. 342.

- Phragmites communis* 83, 374.  
*Phragmopyxis deglubens* (Berk. u. Curt.) Diet. 341.  
*Physopella Cherimoliae* (Lagh.) 338.  
 — *Fici* (Cast.) 338.  
 — *Macluræ* (Speg.) 338.  
 — *Vitis* (Thuem.) 338.  
*Phyteuma hemisphaericum* 161.  
 — *Scheuchzeri* 158.  
 — *spicatum* 73.  
*Picea excelsa* 41, 80, 102, 103, 109, 402, 403, 430.  
 — *Morinda* 338.  
 — *omorika* Panč 100.  
 — *omorika* var. 107.  
 — *omorikoides* 100.  
 — *sitchensis* 104.  
*Pileolaria Terebinthi* Cast. 340.  
*Pimpinella ebracteata* 375.  
 — *tragicum* 370.  
*Pinguicula alpina* 164, 165.  
 — *lusitanica* 370.  
*Pinus Abietis* 338.  
 — *Cembra* 402.  
 — *halepensis* 402, 407, 410.  
 — *leucodermis* 402, 405.  
 — *montana* 107, 142, 414, 429, 430, 432.  
 — — var. *pumilio* 100.  
 — *nigra* 176, 405, 408, 414.  
 — *pinæa* 246.  
 — *silvestris* 41, 48, 49, 51, 61, 70, 71, 102, 108, 110, 141, 386, 430.  
 — *succinifer* 49.  
 — *Virginiana* 336.  
*Pirus aucuparia* 41.  
 — *communis* 236, 383, 387.  
 — *malus* 383, 387.  
*Pistacia Lentiscus* 170.  
 — *mutica* 404.  
 — *Terebinthus* 165, 169, 340, 404, 406.  
*Pisum arvense* 327.  
 — — × *P. sativum* 327, 328.  
 — — × *rundsamigen P. sativum* 327.  
 — *sativum* 182, 327.  
*Plantago cynops* 142, 176.  
 — *media* 80.  
*Pleurococcus aureoviridis* (Ktz.) Rabh. 359.  
*Pleurococcus vulgaris* Naeg. 359.  
*Pleurospermum austriacum* 72, 120.  
*Pleurotaeniopsis Cucumis* (Corda) Lagerh. 362.  
*Podophyllum peltatum* 345.  
*Poleonium humile* 143.  
*Polygala alpina* 162.  
 — *emirnensis* 375.  
*Polygonum convolvulus* 96.  
 — *cuspidatum* 245.  
 — *Sieboldi* 181.  
*Polypodium vulgare* 337.  
*Polythelis fusca* (Pers.) 341.  
*Popowia schweinfurthii* 374.  
*Populus alba* 170.  
 — *euphratica* 34, 371.  
 — *mutabilis* Heer 34.  
 — *tremula* 41, 66, 68, 97.  
*Portulaca oleracea* 374.  
*Potamogeton alpinus* 108.  
 — *compressus* 108.  
 — *filiformis* 51, 60.  
 — *natans*, 61, 64, 108.  
 — *praelongus* 60.  
*Potentilla alpina* 156.  
 — *fruticosa* 72.  
 — *minima* 156, 165.  
 — *multifida* 149.  
 — *pennsylvanica* 148.  
 — *saxifraga* 150.  
 — *valderia* 150, 162.  
*Poterium spinosum* 403.  
*Pothos crassinervia* 260.  
*Primula Auricula* 164.  
 — *glutinosa* 40.  
 — *hirsuta* 161.  
 — *imperialis* 319.  
 — *minima* 40.  
 — *officinalis* 80.  
*Prosopis juliflora* 340.  
 — *stefaniana* 370.  
*Protea lemairei* 373.  
*Protococcus aureoviridis* Ktz. 359.  
 — *viridis* Ag. 359.  
*Prunus laurocerasus* 35.  
 — *mahaleb* 175.  
 — *padus* 41, 67, 68, 386.  
 — *prostrata* 370, 407.  
*Psiadia stenophylla* 375.  
*Psolare bituminosa* 169.  
*Psorospermum salicifolium* 374.  
*Pteris aquilina?* 51.  
*Pterotheca nemausensis* 166.  
*Puccinia Actinellæ* Syd. 346.  
 — *Aegopodii* Lk. 346.  
 — *Agropyri* E. u. E. 344.  
 — *ambigua* Lagh. 345.  
 — *Anemones* Pers. 341.  
 — *Angelicæ* Fekl. 346.  
 — *annularis* Schlecht. 346.  
 — *Arenariæ* (Schröt.) 346.  
 — *atro-fusca* Holw. 344.  
 — *Balsamitæ* Rabh. 346.  
 — *Bartholomæi* Diet. 344.  
 — *Betonicæ* DC. 346.  
 — *Bolleyana* Sacc. 344.  
 — *Bouvardiæ* Griff. 345.  
 — *Bullariæ* Lk. 346.  
 — *Caricis-Erigerontis* Arth. 344.  
 — *Claytoniata* Pk. 345.  
 — *cohesa* Long. 340.  
 — *conglomerata* Kze. u. Schum. 346.  
 — *Cyani* Pass. 346.  
 — *evadens* Harkn. 343.  
 — *fraxinata* Arth. 344.  
 — *grisea* Wint. 346.  
 — *Helianthellæ* Arth. 344.  
 — *Helianthi* Schw. 344.  
 — *Hibisciata* (Kellerm.) 344.  
 — *Hieracii* Mart. 346.  
 — *Hyptidis* Tr. u. Earle 343.  
 — *Impatiens* (Arth.) 344.  
 — *investita* Schw. 345.  
 — *linearis* Pk. 344.  
 — *Majanthæ* Arth. 344.  
 — *mirifica* D. u. H. 344.  
 — *mucronata* Pers. 341.  
 — *Nasacæ* E. u. E. 345.  
 — *Oaxacæ* D. u. H. 343.  
 — *Oreoselini* Fekl. 346.  
 — *Palmeri* D. u. H. 345.  
 — *Panicæ* Diet. 344.  
 — *Peckiana* Howe 342.  
 — *Peckii* Kellerm. 344.  
 — *Podophylli* Schw. 345.  
 — *Potentillæ* Schw. 342.  
 — *Pruni-spinosæ* Pers. 340.  
 — *Pulsatillæ* (Opiz) 341.  
 — — (Rostr.) 341.  
 — *pustulata* Arth. 344.  
 — *retecta* (Syd.) 341.  
 — *Sambuci* Arth. 344.

- Puccinia singularis* Magn. 340.  
 — *striatula* Pk. 344.  
 — *suaveolens* Rostr. 346.  
 — *subnitens* Diet. 344.  
 — *Sydowiana* Diet. 344.  
 — *tenuis* Burr. 345.  
 — *Thalictri* (Chev.) 341.  
 — *tosta* (Arth.) 344.  
 — *verbencicola* Arth. 344.  
 — *Xylorrhizae* 332.  
*Pucciniastrum Epilobii* Oth. 337.  
 — *Hydrangiae* (B. u. C.) 337.  
 — *minimum* (Schw.) 337.  
 — *Myrtilli* (Schum.) 337.  
 — *Pyrolae* (Pers.) 337.  
*Puccinosira Triumfettae* Lagh. 339.  
*Puccinostele Clarkiana* (Barcl.) Tr. u. Kom. 342.  
*Pulsatilla alpina* 123, 128.  
 — *patens* 72.  
 — *pratensis* 428.  
*Pyrola chlorantha* 97.  
 — *media* 97.  
 — *umbellata* 97.  
 — *uniflora* 97.  
*Pyrus amygdaliformis* 414.  
 — *malus* 96.

## Q.

- Quercus Aegilops* 410.  
 — *cerris* 176.  
 — *coccifera* 403, 404, 407.  
 — *Ilex* 165, 170, 403, 407.  
 — *lanuginosa* 175, 176.  
 — *lusitanica* 370.  
 — *macedonica* 404, 408, 411.  
 — *pedunculata* 109, 382, 383, 386, 387.  
 — *pseudosuber* 403, 407.  
 — *sessiliflora* 102.

## R.

- Rachiopteris aspera* 284, 296.  
*Rafflesia Patma* 320.  
 — *Rochussenii* 320.  
*Ranunculus alpestris* 128, 156.  
 — *cassubicus* 72.  
 — *cf. flammula* 48.  
 — *Flammula* 122.  
 — *gramineus* 173.  
 — *illyricus* 73.

- Ranunculus montanus* 128.  
 — *ophioglossifolius* 83.  
 — *pyrenaicus* 156.  
 — *repens* 48.  
 — *sardous* 373.  
 — *Thora* 156.  
 — *Veratrum* 128.  
*Ravenelia Farlowiana* Diet. 340.  
 — *glandulosa* B. u. C. 340.  
*Reaumuria verniculata* 370.  
*Rhamnus Alaternus* 169, 403, 410.  
 — *carniolica* 407.  
 — *cathartica* 74.  
 — *frangula* 71, 97.  
 — *graeca* 409.  
 — *Guicciardii* 409.  
 — *pumila* 164, 165.  
*Rhaphidium Braunii* (Naeg.) Ktz. 359.  
 — *fasciculatum* Ktz. 359.  
 — — —  $\delta$ ) *spirale* Chodat 359.  
 — *polymorphum* Fres. 359.  
 — — *fusiforme* (Corda) Rabh. 359.  
*Rhaponticum scariosum* 162.  
*Rhinanthus glaber* 336.  
*Rhinchonema reversum* Ktz. 360.  
*Rhinoceros etruscus* 100.  
 — *Mercki* 138.  
 — *tichorhinus* 138.  
*Rhododendron ferrugineum* 142, 156, 432.  
 — *hirsutum* 411, 432.  
 — *ponticum* 39, 133, 139, 178.  
*Rhus coriaria* 34.  
 — *Sect. Trichocarpae* 34.  
*Rhynchonema reversum* (Hass.) Ktz. 360.  
*Ribes grossularia* 96.  
 — *rubrum* 67.  
*Robinia Pseudacacia* 181.  
*Roestelia aurantiaca* Peck 343.  
 — *hyalina* Cke. 343.  
 — *transformans* Ellis 343.  
*Roripa amphibia* 371.  
*Rosa acicularis* 342.  
 — *Carolina* 341.  
*Rosmarinus officinalis* 407.  
*Rubus arcticus* 41, 87, 342.  
 — *cf. idaeus* 100.  
 — *chamaemorus* 61.  
 — *fruticosus* 342.

- Rubus idaeus* 41, 48, 49.  
 — *pauciflorus* 375.  
 — *saxatilis* 55.  
*Rumex alpinus* 338.  
*Ruppia maritima* 48.  
*Ruscus hypoglossum* 35, 40, 176.

## S.

- Sagina Linnaei* 370.  
*Salix amygdalina* 247.  
 — *arbuscula* 60, 142, 143.  
 — — ? 60.  
 — *aurita* 41, 67, 97.  
 — *caprea* 41, 67, 68, 97.  
 — *cf. phyllicifolia* 55, 60.  
 — *cinerea* 41, 67, 97, 141.  
 — *glauca* 68.  
 — *grandifolia* 142.  
 — *hastata* 119, 120, 123, 143.  
 — *helvetica* 101.  
 — *herbacea* 40, 58, 60, 64, 101, 156.  
 — — ? 65.  
 — *lapponum* 89, 101.  
 — *Myrsinites* 142, 158.  
 — *nigricans* 142.  
 — *pentandra* 142.  
 — *phyllicifolia* 55, 60.  
 — — ? 65.  
 — *polaris* 55, 58, 60, 65.  
 — — ? 60.  
 — *purpurea* 170.  
 — *reticulata* 55, 58, 60, 142.  
 — — ? 60.  
 — *retusa* 40.  
*Salvia officinalis* 403.  
 — *porphyrocalyx* 375.  
 — *pseudojasmianiana* 371.  
*Sambucus nigra* 74.  
*Sanguisorba officinalis* 342.  
*Sanicula europaea* 370.  
*Saponaria lutea* 148, 151.  
 — *officinalis* 96.  
*Sassafras officinalis* 231.  
*Saussurea discolor* 148.  
*Saxifraga aizoon* 125.  
 — *aborana* 370.  
 — *caesia* 165.  
 — *cochlearis* 150.  
 — *Cotyledon* 156, 158.  
 — *decipiens* 117.  
 — *exarata* 164.

- Saxifraga florulenta* 150.  
 — *Hirculus* 142.  
 — *moschata* 40.  
 — *oppositifolia* 40, 58.  
 — *pedemontana* 151.  
*Scabiosa graminifolia* 167.  
*Scenedesmus obtusus* (Meyen)  
 Ralfs 359.  
 — *quadricauda* (Turp.) Bréb.  
 358.  
 —  $\beta$  *ecornis* (Ehrb.) Ralfs 358.  
*Scilla sibirica* 423.  
*Scirpus alpinus* 148.  
 — *lacustris* 48, 60, 83.  
 — *silvaticus* 55.  
 — *thermalis* 371.  
*Sclerocarya birrea* 374.  
*Scolopendrium officinale* 83.  
*Scorzonera austriaca* 166.  
 — *humilis* 176.  
 — *purpurea* 144.  
*Scrophularia canina* 142.  
*Scytonema figuratum* Ag.  $\beta$ ) *Le-*  
*prieurii* Bor. et Flah. 365.  
 — *Leprieurii* Mont. 365.  
*Sedum album* 41, 73.  
 — *annuum* 161, 162.  
*Stahlii* 241.  
*Selaginella grandis* 228.  
 — *Martensii* 228.  
 — *pulcherrima* 228.  
 — *selaginoides* 51.  
*Sempervivum Allionii* 150, 162.  
 — *tectorum* 339.  
*Senecio cinerarioides* 339.  
 — *crispatus* 128.  
 — *incanus* 161.  
 — *silvaticus* 114.  
 — *uniflorus* 148.  
*Seseli Hippomarathrum* 124, 125,  
 176.  
*Sesleria coerulea* (varia) 125.  
*Sbierka Canarii* Rac 347.  
*Sida macradon intermedia* 339.  
*Silene ciliata* 156.  
 — *deserticola* 370.  
 — *Elisabethae* 153.  
 — *otites* 176.  
 — *quadrifida* 165.  
*Sirosiphron alpinus* Ktz. 365.  
*Sisymbrium austriacum* 165.  
 — *pinnatifidum* 161.  
*Solanum argenteum* 339.  
*Sonchus arvensis* 95.  
*Sophora sericea* 346.  
*Sorbus Aria* 120.  
 — *aucuparia* 97, 142, 342.  
 — *scandica* 71.  
*Spalax typhlus* 383.  
*Sparganium ramosum* 48.  
*Spergularia battandieri* 370.  
*Spergula flaccida* 370.  
*Sphaerella lacustris* (Girod.)  
 Wittr. 358.  
*Sphaerozyga inaequalis* Ktz. 366.  
*Sphenopteris dissecta* 288.  
 — *elegans* 288.  
 — *Höninghausi* 285, 287, 291.  
 — *Linkii* 288.  
 — *Stangeri* 283.  
*Spiraea filipendula* 370.  
*Spirillum rubrum* 193.  
*Spirogyra affinis* (Hass.) 360.  
 — *arcta* (Ag.) Ktz. var.? *nodosa*  
 (Ktz.) Rabh. 360.  
 — *communis* (Hass.) Ktz. 360.  
 — *a) genuina* (Hass.) Krch.  
 360.  
 — *dubia* Ktz. 360.  
 — *longiarticulata* Ktz. 360.  
 — *Grevilleana* (Hass.) Ktz. 361.  
 — *longata* (Vauch.) Ktz. 360.  
 — *a) genuina* (Vauch.) Ktz. 360.  
 — *longata* var. *reversa* (Hass.)  
 Krch. 360.  
 — *maxima* (Hass.) Wittr. 360.  
 — *neglecta* (Hass.) Ktz. 360.  
 — *nitida* (Dillw.) Link. 360.  
 — *nodosa* Ktz. 360.  
 — *orbicularis* (Hass.) Ktz. 360.  
 — *stictica* (Engl. Bot. Wittr.) 361.  
 — *torulosa* Ktz. 360.  
 — *varians* (Hass.) Ktz. 360.  
 — *Weberi* Ktz. 361.  
 ? — *f. intermedia* Hass. 361.  
 ? — *Lagerheimii* Wittr. 361.  
*Spirotaenia condensata* Bréb. 361.  
 — *obscura* Ralfs 361.  
*Spirulina subtilissima* Ktz. 366.  
*Spondias birrea* 372.  
 — *lutea* 372.  
*Stachys madagascariensis* 375.  
 — *recta* 176.  
*Stangeria paradoxa* 285.  
*Staphylea pinnata* 100.  
*Staphylea abortiva* 176.  
*Statice caspia* 371.  
*Staurostrum amoenum* Hilse  
 forma. 365.  
 — *hirsutum* (Ehrb.) Bréb. 364.  
 — *lunatum* Ralfs 364.  
 — *muticum* Bréb. 364.  
 — *orbiculare* (Ehrb.) Ralfs 364.  
 — *punctulatum* Bréb. 365.  
 — *pygmaeum* Bréb. 364.  
 — *Sebaldi* Reinsch. 365.  
 — *sexcostatum* Bréb. 365.  
 — *tetracerum* (Ktz.) Ralfs 365.  
*Stellaria media* 96, 337.  
*Stigeoclonium flagelliferum* Ktz.  
 357.  
 — *subspinum* Ktz. 357.  
 — *tenuis* (Ag.) Rabh. var. *a)* *ge-*  
*nuinum* (Ktz.) Krch. 357.  
 — var. *b)* *lubricum* (Dillw.)  
 Rabh. 357.  
*Stigonema paniforme* (Ag.) Bzi.  
 var.  $\beta$ ) *alpinum* (Ktz.) Hansg.  
 365.  
*Stipa capillata* 125.  
 — *pennata* 73, 125, 166.  
*Stratiotes aloides* 48, 49, 82.  
*Streptocarpus Gardeni* 256.  
 — *Wendlandi* 256.  
*Suaeda vesceritensis* 371.  
*Sweetia perennis* 142.  
*Symphytum officinale* 96.

## T.

- Tacca pinnatifida* 374.  
*Talpa europaea* 383.  
*Taxus baccata* 74, 94, 102.  
*Telangium Scotti* 295.  
*Teledium madagascariense* 375.  
*Telospora baunhincicola* (Arth.)  
 346.  
 — *Cacallae* (DC.) 346.  
 — *Gageae* (Beck.) 346.  
 — *hyalina* (Pk.) 346.  
 — *montana* (Arth.) 346.  
 — *Pavoniae* (Arth.) 346.  
 — *Phyteumatis* (DC.) 346.  
 — *Rudbeckiae* (A. u. H.) 346.  
 — *Scillarum* (Grev.) 346.  
 — *Solidaginis* (Somm.) 346.

Tetmemorus loevis (Ktz.) Ralfs 362.  
 — — var. ornatus Schmidle 362.  
 Tetracera strigillosa 374.  
 Tetraspidium laxiflorum 375.  
 Tetraspora gelatinosa (Vauch.) Desv. ad. var.  $\beta$ ) micrococca Ktz. 359.  
 Tencrium Chamaedrys 125.  
 — montana 125.  
 — scorodonia 73.  
 Thekopsora Hydrangiae Magn. 337.  
 — Pyrolae Karst. 337.  
 Thesium alpinum 72.  
 Thuja (Tetrachinis Batt.) articulata 370.  
 Thymus vulgaris 165.  
 Tilia europaea 41, 71.  
 — grandifolia 41, 94.  
 — parvifolia 108, 386.  
 — platyphyllos 102, 105.  
 Tophieldia caliculata 73.  
 Trachyspora Alchemillae Fckl. 341.  
 Tranzschelia cohesa (Long.) 340.  
 — punctata (Pers.) 340.  
 Trapa natans 41, 81, 100, 371.  
 Tremella juniperina L. 343.  
 Trichillia emetica 372.  
 Trichodesma africanum 371.  
 Trichomanes radicans 373.  
 Trichopsora Tournefortiae Lagh. 337.  
 Trifolium alpinum 156, 161.  
 — medium 80.  
 Trigonella monspeliaca 169, 173.  
 Trigonocarpon olivaeforme 296.  
 Triphragmium Acaciae Cke. 347.  
 — echinatum Link 342.  
 — Ulmariae Link 342.  
 Trisetum subspicatum 162.  
 Triticum vulgare 96.  
 Trochiscia aciculifera (Lagerh.) 359.  
 Trogontherium Cuvieri 100.  
 Tsuga canadensis 303.  
 — Mertensiana 104.  
 Tulipa silvestris 96.  
 Tussilago Farfara 232, 235, 236.  
 Tyndaridea anomala Hass. 360.

## U.

Ulmus campestris 383, 386, 387.  
 — effusa 386.  
 — montana 41, 71, 79, 402.  
 — suberosa 386.  
 Ulothrix flaccida Ktz. 356.  
 — musciola Ktz. 356.  
 — rigidula Ktz. 356.  
 — tenerrima var. g) tenerrima (Ktz.) Krch. 356.  
 — —  $\beta$ ) var. radicans Hansg. 356.  
 — —  $\beta$ ) stagnorum Ktz. 356.  
 Uredo Alchemillae Pers. 341.  
 — Allii-fragilis (Kleb.) 338.  
 — — populina (Kleb.) 338.  
 — — Salicis-albae (Kleb.) 338.  
 — alpina (Juel) 338.  
 — Amygdalinae (Kleb.) 338.  
 — Aspidiotis Pk. 337.  
 — Baccharidis Lévl. 343.  
 — Betae Pers. 343.  
 — Bigelowii (Thuem.) 338.  
 — bullata Pers. 346.  
 — Citri Cke. 338.  
 — citrina De T. 338.  
 — Euonymi Capraearum (Kleb.) 338.  
 — Euphorbiae-dulcis (Oth.) 338.  
 — Fici Cast. 338.  
 — ficicola sp. 338.  
 — Galanthi-fragilis (Kleb.) 338.  
 — Helioscopiae Pers. 338.  
 — Hydrangiae B. u. C. 337.  
 — Hyptidis Curt. 343.  
 — Larici-Capraearum (Kleb.) 338.  
 — Larici-epitea (Kleb.) 338.  
 — Larici-Pentandri (Kleb.) 338.  
 — Larici-populina (Kleb.) 338.  
 — Laricis (Hartig) 338.  
 — ledicola Pk. 338.  
 — Leguminosarum Glycyrrhizae Rabb. 345.  
 — Magnusiama (Wagn.) 338.  
 — Medusae (Thuem.) 338.  
 — minima Schw. 337.  
 — peridermiospora E. n. T. 344.  
 — pintorqua (Rostr.) 338.  
 — repentis (Plowr.) 338.  
 — Rhinanthacearum (DC.) 336.  
 — Ribesii-auritae (Kleb.) 338.

Uredo Ribesii-purpureae (Kleb.) 338.  
 — Ribesii-viminalis (Kleb.) 338.  
 — Vitis Thuem. 338.  
 Urginea noctiflora 371.  
 Uromyces Aconiti-Lycocotoni Wint. 345.  
 — albus D. u. H. 345.  
 — alpinus Schröt. 338.  
 — Betae Kühn 343.  
 — Cacaliae Wint. 346.  
 — elegans Lagh. 345.  
 — excavatus (DC.) Magn. 345.  
 — Glycyrrhizae Magn. 345.  
 — hyalinus Peck. 346.  
 — Phyteumatis Ung. 346.  
 — rosicola E. u. E. 342.  
 — Scillarum Wint. 346.  
 — Solidaginis Niessl. 346.  
 — Tepperianus Sacc. 340.  
 — triannulatum B. u. C. 344.  
 Uromycladium simplex Mc A. 340.  
 Uromycopsis Aconiti-Lycocotoni (DC.) 345.  
 — affinis (Wint.) 345.  
 — astragalicola (Henn.) 345.  
 — aurea (D. u. H.) 345.  
 — Behenis (DC.) 345.  
 — Brodiaeae (E. u. H.) 345.  
 — Cestri (Mont.) 345.  
 — Chlorogali (D. u. H.) 345.  
 — compacta (Pk.) 345.  
 — elegans (Berk.) 345.  
 Uromycopsis Erythronii (DC.) 345.  
 — excavata (DC.) 345.  
 — Hedysari-obscuri (DC.) 345.  
 — indurata (S. u. H.) 345.  
 — Jonesii (Pk.) 345.  
 — lapponica Lagh. 345.  
 — Lychnidis (T. u. E.) 345.  
 — minor (Schröt.) 345.  
 — porosa (Pk.) 345.  
 — primaverilis (Speg.) 345.  
 — Psoraleae (Pk.) 345.  
 — Prickeriana (Arth.) 345.  
 — Scrophulariae (DC.) 345.  
 — Spragueae (Hark.) 345.  
 — Suksdorfii (D. u. H.) 345.  
 — unita (Pk.) 345.  
 Uropyxis Amorphae (Curt.) Schröt. 341.

*Urtica dioica* 240.

— *urens* 96.

*Utricularia longifolia* 239.

— *montana* 239.

— *peltata* 239.

**V.**

*Vaccinium myrtillus* 41.

— *priscum* 100.

— *uliginosum* 68.

— *vitis idaea* 68, 114, 337.

*Vaucheria aversa* Hass. 357.

— *geminata* 357.

— *geminata* var. *racemosa* Valz. 358.

— — — *verticillata* (Ktz.) Rabh. 358.

— — (Vauch.) DC. 358.

— *sessilis* 357.

— — (Vauch.) DC. 358.

*Verbascum nigrum* 80.

— *thapsus* 80.

*Verbena teucrioides* Niveni (weißblühend)  $\times$  *V. erinoides* (weißblühend) 327.

*Veronica Allionii* 162.

*Viburnum opulus* 41, 48, 49, 71, 236.

— *Tinus* 403, 407, 410.

*Vicia Faba* 247, 248, 253, 257, 258, 260, 262, 263, 264, 265, 268, 270, 273, 277.

— *orobus* 73.

*Viola abyssinica* 375.

— *billora* 128.

— *Comollia* 153.

— *elatior* 73.

— *emirnenis* 375.

— *mirabilis* 80.

— *palustris* 142.

— *Thomasi* 162.

— *uliginosa* 73.

— *valderia* 150, 162.

*Viscum album* 41.

*Vitex agnus castus* 403.

*Vitis vinifera* 34, 100, 257, 338.

*Volvox aureus* 358.

— *globator* 358.

— *tertius* 358.

**W.**

*Woodsia ilvensis* 117.

*Wrightia javanica* 347.

**X.**

*Xanthidium Brébissonii* Ralfs var.  $\beta$ ) *basidentatum* Börges 363.

*Xenodochus carbonarius* Schl. 342.

*Xylopia aethiopica* 372.

*Xyris capensis* 373.

**Z.**

*Zaghouania Phillyreae* Pat. 336.

*Zamia floridana* 265, 425.

*Zanichellia polycarpa* 64.

*Zea Mays* 182, 268, 275, 277.

*Zizyphus Lotus* 409.

*Zygnema anomalum* (Hass.)

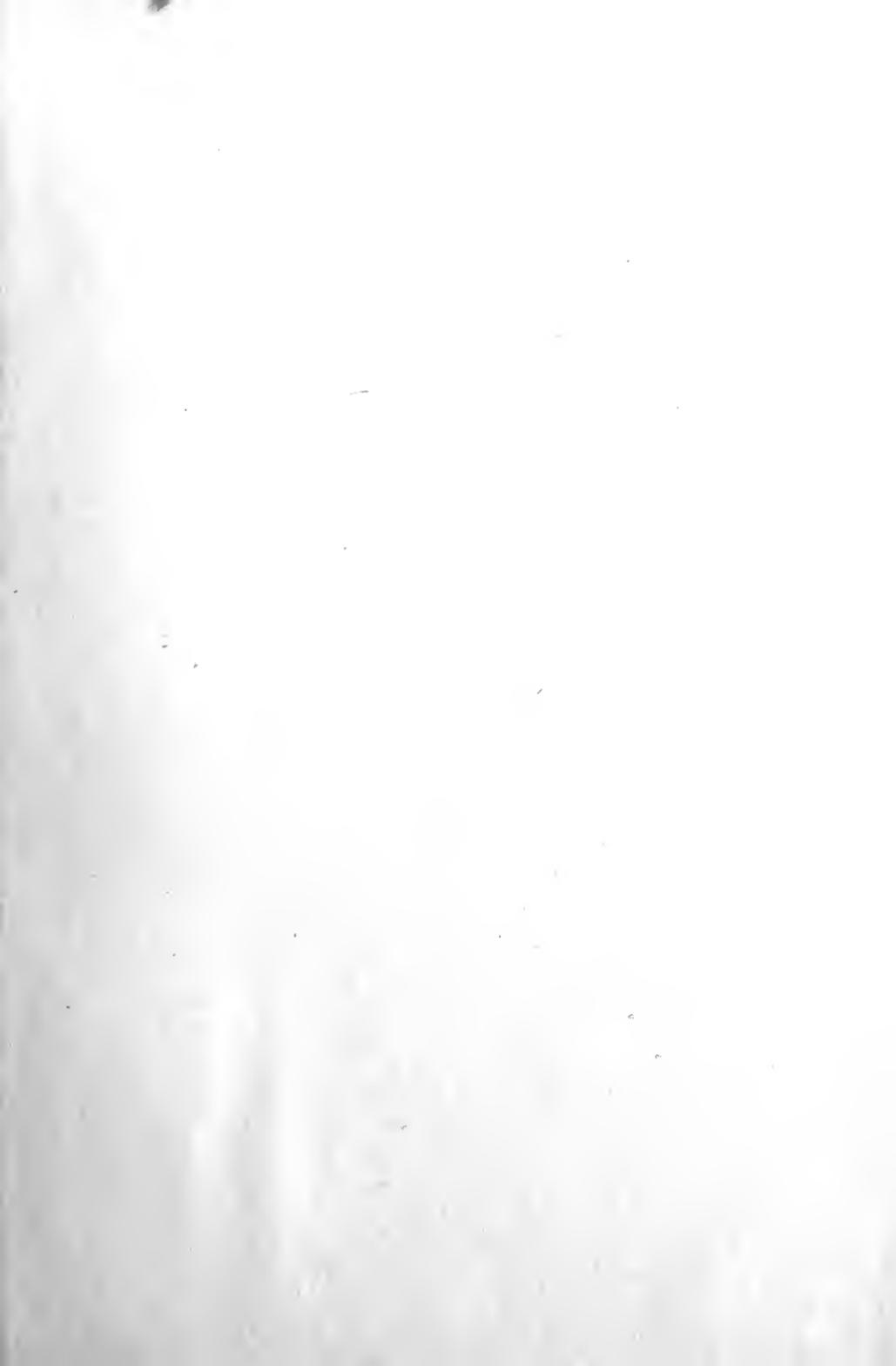
Cooke 360.

— *chalibeospermum* Hansg. 360.

— *pectinatum* (Vauch.) Ag. 360.

— — var. *anomalum* (Hass.)

Krch. 360.









BOSTON PUBLIC LIBRARY



3 9999 05985 702 7

