Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab.
Biologiske Meddelelser. X, 1.

DER GROSSE EUROPÄISCH-SIBIRISCHE KREUZSCHNABELZUG 1927

VON

AD. S. JENSEN

KØBENHAVN
HOVEDKOMMISSIONÆR: ANDR. FRED. HØST & SØN, KGL. HOF-BOGHANDEL
BIANCO LUNOS BOGTRYKKERI A/S
1930

Pris: Kr. 1,00.

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskabs videnskabelige Meddelelser udkommer fra 1917 indtil videre i følgende Rækker:

Historisk-filologiske Meddelelser,
Filosofiske Meddelelser,
Mathematisk-fysiske Meddelelser,
Biologiske Meddelelser.

Hele Bind af disse Rækker sælges 25 pCt. billigere end Summen af Bogladepriserne for de enkelte Hefter.

Selskabets Hovedkommissionær er *Andr. Fred. Høst & Søn*, Kgl. Hof-Boghandel, København.

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab.
Biologiske Meddelelser. **X**, 1.

DER GROSSE EUROPÄISCH-SIBIRISCHE KREUZSCHNABELZUG 1927

VON

AD. S. JENSEN

KØBENHAVN
HOVEDKOMMISSIONÆR: ANDR. FRED. HØST & SØN, KGL. HOF-BOGHANDEL
BIANCO LUNOS BOGTRYKKERI A/S
1930

Einleitung.

In der Familie der Finken (*Fringillidae*), ja unter allen paläarktischen Vögeln tritt die Gattung Kreuzschnabel (*Loxia*) durch ihren eigentümlichen Schnabel hervor. Dieser ist vorne stark zusammengedrückt, Ober- und Unterschnabel sind stark gekrümmt und kreuzen einander in der Spitze; in den meisten Fällen ist der Unterschnabel nach links gebogen, doch auch nicht selten nach rechts.

In der paläarktischen Region leben von der Gattung *Loxia* nur drei Arten, die alle in Dänemark vorkommen können:

Die eine Art hat zwei in die Augen fallende weisse Flügelbinden und wird daher Bindenkreuzschnabel (*Loxia leucoptera bifasciata* Brehm) genannt.

Den anderen Arten fehlen die weissen Flügelbinden. Die eine von ihnen wird Fichtenkreuzschnabel (*Loxia curvirostra* L.) genannt; es ist eine kleinere Form, deren Schnabel schlanker und an der Wurzel niedriger ist, als bei dem ihr übrigens nahestehenden Kiefernkreuzschnabel (*Loxia pityopsittacus* Borkhausen).

In Dänemark treten der Binden- und Kiefernkreuzschnabel als Wintergäste auf, der erste zufällig und unbeständig, der letzte nicht selten. Der Fichtenkreuzschnabel kommt in geringer Anzahl als Brutvogel vor, meist in Mittel-Jütland, doch auch an einzelnen anderen Stellen in Jütland und auf Nordseeland.

Obwohl der Fichtenkreuzschnabel hier im Lande brütet und als Standvogel betrachtet werden kann, ist er doch nicht immer an denselben Stellen zu treffen. Seine Nahrung besteht hauptsächlich aus Fichtensamen, und wenn dieser an einer Stelle aufgebraucht ist, sucht der Vogel eine andere günstigere Lokalität auf, lässt sich hier vorübergehend nieder und führt auf diese Weise ein umherstreifendes Dasein.

Als eine hervortretende Eigenart bei diesem Vogel kann angeführt werden, dass er sozusagen in allen Monaten zur Fortpflanzung schreiten kann, im allgemeinen doch in den ersten Monaten des Jahres, wo Kälte, Eis und Schnee ihn umgeben; in Skandinavien hat man ihn bei einer Temperatur bis zu ÷ 24 Grad Réaumur brütend gefunden. Die Ursache ist sicher folgende: Die Nahrung der Jungen besteht aus Fichtensamen, den die alten Vögel in ihrem Kropf aufweichen; die Brutzeit muss daher am liebsten mit dem Zeitpunkt zusammenfallen, wo die Fichten reifen und reichlich Samen tragen, und dieses ist gerade im Anfange des Jahres der Fall; der vorjährige Fichtensamen ist dann vollreif und wird noch zwischen den dicht an die Akse gedrückten Zapfenschuppen zurückgehalten — nach dem Frühling hin beginnen die Schuppen sich zu öffnen und lassen nach und nach den Samen frei.

Ausser den Kreuzschnäbeln, die hier im Lande brüten, können andere auch als Gäste auftreten, die mit vieljährigem Zwischenraum in so grosser Anzahl erscheinen können, dass der Kreuzschnabel für kürzere Zeit ein geradezu gewöhnlicher Vogel wird. Eine solche grosse Invasion fand im Jahre 1927 statt.

In diesem Jahre wurde ich während eines Aufenthaltes in Nyköbing auf Mors im nördlichen Jütland des Abends

am 17. Juli auf einem Spaziergang in den Plantagen auf Örodde darauf aufmerksam, dass unter den Weissfichten eine Menge Zapfen lagen, die in einer Weise bearbeitet waren, wie ich dieses bei allen tierbehandelten Zapfen bisher noch nicht gesehen hatte. Ich beschloss daher den folgenden Tag zu benutzen um diese Erscheinung näher zu untersuchen und hatte da das Erlebnis zum ersten Male den Kreuzschnabel in Tätigkeit zu sehen und sein Treiben genau zu studieren. Am selben Tage sah ich auch einen Flug Kreuzschnäbel in Legind Bjerge S. v. Nyköbing und fand einige Tage später eine Menge kreuzschnabelbehandelte Weissfichtenzapfen in den Plantagen nördlich und südlich von Aalborg. Noch sah ich nichts auffälliges in diesen Erscheinungen, da der Kreuzschnabel vom nördlichen Jütland sowohl als brütend, wie umherstreifend bekannt ist. Verwundert wurde ich aber, als ich nach der Rückkehr nach Kopenhagen unter Ausflügen in die naheliegenden Wälder auch hier Kreuzschnäbel antraf und kreuzschnäbelbehandelte Zapfen fand; obwohl ich mich in den letzten Jahren eingehend mit dem Studium tierbehandelter Zapfen in diesen Wäldern nördlich und westlich von Kopenhagen befasst hatte, hatte ich hier bisher noch keine Kreuzschnäbel oder Spuren von ihnen beobachtet.

Gleichzeitig wurde mir von verschiedenen Naturgeschichtestudierenden an der hiesigen Universität mitgeteilt, dass sie in der letzten Zeit an verschiedenen Stellen im Lande Kreuzschnäbel beobachtet hätten, und so wurde es mir schliesslich klar, dass wir vor einer landumfassenden Invasion von Kreuzschnäbeln standen. Ich beschloss daher eine Aufforderung auszusenden, mir alle Beobachtungen über das Auftreten dieser Vögel hier im Lande mitzuteilen. Inzwischen hatte auch Dr. phil. P. Jespersen denselben

Gedanken bekommen, und wir wurden darüber einig die Arbeit gemeinsam fortzusetzen. Durch »Dansk ornithologisk Forenings Tidsskrift«, die Zeitschriften »Naturens Verden« und »Flora og Fauna«, einige Tageblätter und direkt an verschiedene Privatpersonen sandten wir eine Aufforderung uns Beobachtungen über Kreuzschnäbel mitzuteilen: Genaue Ortsangabe, wo Kreuzschnäbel gesehen worden waren, der Zeitpunkt, Anzahl der Vögel und eventuell andere Bemerkungen über deren Auftreten und Lebensweise.

Im Laufe des Herbstes und Winters erhielten wir eine Menge Mitteilungen von verschiedenen Stellen (insgesamt 157).

Dass 1927, wie vermutet, wirklich ein Kreuzschnäbeljahr gewesen ist, kann nach den jetzt vorliegenden Aufklärungen nicht im geringsten bezweifelt werden. In vielen Gegenden kannte das Volk diese Vögel überhaupt nicht, weshalb sie auf Grund ihrer abstechenden Färbung — besonders die roten Männchen — ihrer gekreuzten Schnabelspitzen, der charakteristischen Stimme und in ihrem ganzen Benehmen sofort auffielen. Aus anderen Gegenden, wo man die Kreuzschnäbel kannte, wurde ausdrücklich mitgeteilt, dass sie hier im Herbst 1927 ungewöhnlich häufig in den Wäldern auftraten.

Der Zeitpunkt war nun gekommen, wo eine Bearbeitung des eingesammelten Materiales vorgenommen werden konnte. Aber da musste Dr. Jespersen zurücktreten, da er an einer Reise des Expeditionsschiffes »Dana« teilnahm, und übertrug mir daher die ganze Arbeit. Aber auch die mir zur Verfügung stehende Zeit war begrenzt, sodass ich mich erst in den Sommerferien 1929 mit dieser Aufgabe näher befassen konnte.

Die verspätete Veröffentlichung setzt mich aber in den Stand eine Übersicht über die Ausdehnung des Kreuzschnabelzuges in andere Länder zu geben, eine Erscheinung, die im Laufe von 1927 bis 29 verschiedentlich Anregung zu zerstreuten Berichten in den ornithologischen Zeitschriften des Auslandes gegeben hat.

Zusammenfassende Bemerkungen über die Kreuzschnabelinvasion in Dänemark.

Die hier aus Dänemark eingegangenen Mitteilungen sind bereits an einer anderen Stelle veröffentlicht worden (5, p. 54—63); hier soll daher nur eine Übersicht über die Invasion selbst gegeben werden.

Die ersten Kreuzschnäbel wurden Mitte Juni auf Laaland und in Charlottenlund auf Seeland, allso im östlischen Teil des Landes beobachtet, doch handelte es sich nur um Flüge von drei bis sechs Stück; alsdann wurden Kreuzschnäbel am 28. Juni in Raageleje auf Seeland gesehen. Im Juli war der Zug in vollem Gang; in diesem Monat wurden Kreuzschnäbel von 21 verschiedenen Lokalitäten über das ganze Land verteilt gemeldet. Im August wurden sie auf 34 Lokalitäten beobachtet, im September auf 43, im Oktober erreichte die Ausbreitung mit 60 Lokalitäten ihren Höhepunkt, im November nahm sie stark ab, indem Kreuzschnäbel nur an 14 Lokalitäten beobachtet wurden, im Dezember nur an 8; in jedem der Monate Januar, Februar und März 1928 wurden Kreuzschnäbel nur von zwei Lokalitäten gemeldet.

Dass diese Aufstellung ein recht zuverlässiges Bild von der Verbreitung der Art in den verschiedenen Monaten gibt, findet eine Bekräftigung in den Berichten verschiedener Vertrauensmänner, welche längere Zeit hindurch ihre Beobachtungen notiert haben.

So wird von dem Forstmeister V. Holstein berichtet, dass sich Kreuzschnäbel im Einsiedelsborg Storskov auf Fyen am 1. Juli einfanden. Sie nahmen nach und nach in der Anzahl zu, begannen am 22. Juli wieder abzunehmen und hielten sich dort bis Mitte November in den Wäldern auf. Im Dezember wurden sie wiedergesehen, doch nur in geringer Anzahl, ebenso wurden einzelne im Januar, Februar und März beobachtet, nach dem 24. März waren sie aber verschwunden. Forstmeister Holstein gibt als Vermutung an, dass die Anzahl im Storskov Ende Juli aus dem Grunde begann abzunehmen, weil sich der grosse Flug von hier aus über ein grosses Gelände verteilte, wahrscheinlich weil hier nicht Zapfen genug für so viele Vögel waren, — eine Vermutung, die sicher richtig ist und eine Erklärung für das im Vorhergehenden besprochene Verhältnis dastellt, dass die Anzahl der Lokalitäten in den folgenden Monaten stark steigt.

Weiter kann über das Auftreten des Kreuzschnabels angeführt werden, dass der Gymnasiast Flemming Bolt Jörgensen in 70 Fällen Kreuzschnäbel in Kopenhagen und dessen näheren Umgebung im Zeitraum vom 25. August bis 30. Dezember beobachtet hat. In der Regel waren es einzelne Vögel oder kleinere Flüge; aber am 28. und 29. August wurden auch grosse Flüge gesehen. Im Jahre 1928 sah er keinen Kreuzschnabel.

Eine längere Reihe Beobachtungen wurden auch von dem Unterförster F. Albrechtsen im Fuglsang Walddistrikt auf Laaland angestellt. Mitte Juni sah er kleine Flüge von drei bis sechs Stück, im August und September waren die Kreuzschnäbel am zahlreichsten, mit 25 bis 30 Stück in einem Flug, in der ersten Hälfte des Oktober verschwanden sie fast alle, und am 30. Oktober wurden die zwei letzten gesehen.

Diese planmässigen Observationen führen auf diese Weise auch zu dem Resultat, dass die zuwandernden Kreuzschnäbel Mitte Juni 1927 ankamen und Ende März 1928 wieder verschwanden. — Dahinzu kommt, dass ich im Frühjahr und Sommer 1928 die westlich und nördlich von Kopenhagen liegenden Wälder durchsuchte, wo Kreuzschnäbel oder vor kurzem von Kreuzschnäbeln bearbeitete Zapfen wärend der Zugzeit gefunden worden waren, ohne einen Kreuzschnabel zu sehen oder zu hören oder frische Spuren von ihrer Tätigkeit zu finden.

Was die Verteilung des Zuges auf die verschiedenen Landesteile anbetrifft, bekommt man aus den Beobachtungen den Eindruck, dass der Zug sozusagen das ganze Land umfasst hat. Dieses schliesst doch nicht aus, dass gewisse Walddistrikte unberührt geblieben sind, aber in solchen Fällen war die Ursache die, dass es sich um ausgeprägte Laubwälder gehandelt hat, in welchen die Kreuzschnäbel, wie bekannt, sich in der Regel nicht aufhalten, da ihnen hier die gewohnte Nahrung nicht geboten wird. Dieser Grund wird ausdrücklich vom Forstmeister G. A. Iversen für den Kajbjerg Walddistrikt bei Nyborg auf Fyen angegeben. Im Falster Staatswalddistrikt sind Kreuzschnäbel auch nicht im Jahre 1927 gesehen worden, was infolge königl. Forstmeister Heiberg-Jürgensen darauf zurückgeführt werden kann, dass hier in den letzten zwei Jahren ein fast vollständiger Mangel an Zapfenbildung geherrscht hat.

Was die Frage anbetrifft, welcher Art die Kreuzschnäbel angehören, die im Jahre 1927 in so grosser Anzahl Dänemark besucht haben, kann aufgeklärt werden, dass auf jeden Fall der überwiegende Teil der Fichtenkreuzschnabel (*Loxia curvirostra* L.) gewesen ist. Teils haben

nämlich einige von den besonders vogelkundigen ausdrücklich mitgeteilt, dass die von ihnen gesehenen Kreuzschnäbel *Loxia curvirostra* waren, teils war dazu Gelegenheit eine Anzahl von 40 Kreuzschnäbeln, die an das zoologische Museum geschickt waren, zu untersuchen; es handelte sich dabei um Vögel, die auf der Invasion 1927 umgekommen waren und aus verschiedenen Teilen des Landes (Seeland, Fyen, Jütland, Laaland, Bornholm) herrührten, und unter diesen gehörten nicht weniger, als 39 dem Fichtenkreuzschnabel (*Loxia curvirostra*) an und nur einer dem Kiefernkreuzschnabel (*Loxia pityopsittacus*).

Was das Alter und Geschlecht anbetrifft, machen mehrere Beobachter darauf aufmerksam, dass die ersten Flüge hauptsächlich aus jungen Vögeln bestanden, zwischen denen aber auch erwachsene Männchen und Weibchen auftraten.

Den eigentlichen Aufenthalt des Kreuzschnabels bilden bekanntlich die Nadelwälder, wo sie die Zapfen nach dem Samen bearbeiten, der ihre wichtigste Nahrung darstellt. Die Nadelbäume, die hier im Lande des Samens wegen von Kreuzschnäbeln besucht wurden, waren in erster Linie Fichte, Weissfichte und Bergkiefer, alsdann auch gemeine Kiefer, Lärche, Sitka-Tanne und Weymouths Kiefer. Übrigens wurde es beobachtet, dass die Kreuzschnäbel auch folgende Nahrung zu sich nahmen: die Kerne von Vogelbeeren, Weissdorn, Hagebutten und Paradiesäpfeln (dagegen wurde das Fleisch verschmäht), die Früchte der Distel, Kohlkratzdistel und Klette und Radieschen- und Nesselsamen. Sehr häufig wurden von den Kreuzschnäbeln auch die bekannten Gallen bearbeitet, welche die Blattlaus (*Chermes abietis*) auf der Fichte hervorbringt, wie dieses von Dozent R. H. Stamm beschrieben und abgebildet wird (15, p. 45—49).

Verschiedene Beobachter machen darauf aufmerksam, dass sich die Kreuzschnäbel keineswegs scheu benahmen, und man ihnen sogar sehr nahe kommen konnte. Infolge dieses furchtlosen Benehmens sind sicher viele von ihnen während ihres Aufenthaltes hier im Lande den Raubvögeln zum Opfer gefallen; es wurde auch direkt beobachtet, dass sie vom Sperber gejagt und geschlagen wurden, auch endeten viele in den Klauen der umherstrolchenden Katzen.

Die Fär Inseln.

Im Anschluss an das Vorhergehende kann angeführt werden, dass sich infolge HÖRRING (3, p. 346) während des grössten Teiles des Juni Monats eine Anzahl Kreuzschnäbel beim Myggenäs Leuchtturm auf den Fär Inseln aufhielt. Und Miss C. M. ACLAND berichtet (1, p. 121), dass unter den ersten Vögeln, die sie sah, als sie am 8. Juli auf den Fär Inseln an Land ging, Kreuzschnäbel waren. Sie sah kleine Flüge auf drei von den Inseln, und weitere wurden ihr von zwei anderen Inseln gemeldet; nur zwei alte Männchen wurden gesehen, der Rest bestand aus Weibchen und Jungvögeln; nach dem 15. Juli wurden keine Kreuzschnäbel mehr gesehen.

Eine andere gleichzeitige Untersuchung über den Kreuzschnabelzug.

Im »Organ for Dansk Ornithologisk Central«, 1929 (14) findet sich eine Abhandlung von P. SKOVGAARD, Viborg, worin der angesehene Ornithologe eine Menge Aufklärungen über die Kreuzschnabelinvasion in Dänemark 1927 mitteilt und gleichzeitig eine Übersicht über das allgemeine Vorkommen des Kreuzschnabels hier im Lande gibt. Ausserdem enthält Hr. SKOVGAARD's Abhandlung eine Reihe No-

tizen über den Zug in anderen Gegenden von Europa, teils sind diese aus der Literatur zusammengestellt, teils aus Mitteilungen von ausländischen Ornithologen. Bei der Ausarbeitung des folgenden Abschnittes, sind die originalen Mitteilungen an Hr. Skovgaard mir von Nutzen gewesen.

Einwanderung von Kreuzschnäbeln in andere Länder in Europa.

Nicht nur Dänemark allein hat eine grosse Einwanderung von Kreuzschnäbeln in 1927 gehabt; aus vielen anderen Ländern in Nord-, Zwischen-, West-, Ost- und Südeuropa wird von ähnlichen Zuwanderungen dieser Vögel berichtet. Teils liegen zahlreiche Mitteilungen darüber in ausländischen Zeitschriften vor, teils habe ich hier durch das Entgegenkommen von verschiedenen Seiten ergänzende Aufklärungen einholen können.

In Norwegen haben, infolge Schaanning (13), zahllose Flüge von *Loxia curvirostra* im Laufe des Sommers und Herbstes 1927 förmlich das Land überschwemmt, von den Finmarken bis zum Jäder. Sie traten auch in Mengen an Stellen auf, wo sie früher überhaupt nicht oder nur vereinzelt beobachtet worden waren. Die ersten wurden Mitte Juni gesehen. Infolge Sann (12) zog der Kreuzschnabel zu Tausenden über die Mündung des Sandefjordes, meist in nördlicher und nordwestlicher Richtung.

Nach Mittelschweden sind, infolge Lönnberg (7), eine Menge *Loxia curvirostra* gekommen, meist Jungvögel. So sah man in Upland, ca. 90 Kilometer von Stockholm, Mitte Juli mehrere Tage hindurch Flüge von 10—30 Stück ungefähr jede zehnte Minute aus südostlicher Richtung vorbei fliegen; da die Küste hier zu schmal ist, dass diese Menge Kreuzschnäbel hier herrühren konnte, meint Lönn-

BERG, dass es sich um eine Invasion handelt; und dass diese aus östlicher Richtung über die Ostsee gekommen ist, darauf deutet auch das häufigere Auftreten des Bindenkreuzschnabels (*Loxia leucoptera bifasciata* Brehm), der sonst ein seltener von Osten kommender Gast ist. Auch aus Småland wird seit Mitte des Sommers über einen Reichtum von Kreuzschnäbeln berichtet, wie dieses früher nicht beobachtet worden ist (9, 1928, p. 16).

Von meinem Kollegen in Lund, Professor OSKAR CARLGREN, habe ich einige ergänzende Mitteilungen über das Auftreten des Kreuzschnabels im südlichen Schweden erhalten. Von besonderem Interesse ist eine Mitteilung von Hr. ARNE BERGENGREN, indem diese den Zeitpunkt für den Beginn der Invasion in die erste Hälfte des Juni zurücksetzt; sie lautet folgendermassen: »Habe hiermit die Ehre Ihnen einige Daten über die Kreuzschnabelinvasion im Jahre 1927 mitzuteilen. Am 12. Juni beobachtete ich die ersten Kreuzschnäbel in der Gegend von Silvåkra in Skåne. Am 20. im selben Monat waren diese Vögel allgemein in der Gegend von Borås in Västergötland. In einem Falle beobachtete ich, wie die alten Vögel die Jungen noch mit Raupen fütterten. Im Laufe des Juli und August nahmen die Vögel in der Anzahl zu. Im Januar waren sie inzwischen aus den Wäldern in der Umgebung von Borås so gut wie verschwunden. Im September und Oktober hielten sich Kreuzschnäbel in grosser Anzahl in den Parken in Lund auf und ernährten sich von Vogelbeerkernen und den Früchten von Compositeen, wie Dipsacus usw. Alle Vögel, die zur Beobachtung gelangten, gehörten der kleinen Art an«.

Weiterhin führe ich folgendes an, ebenfalls eine durch Professor CARLGREN erhaltene Mitteilung von Kand. P. SWAN-

berg: »Am $^{9}/_{7}$ 1927 sah ich einen Flug von einem Dutzend Vögel am Waldrande bei Silvåkra (Skåne), do. am $^{11}/_{7}$. — Anfang September strichen Kreuzschnäbelflüge täglich an Krankesjön vorbei. Kleine Flüge wurden am $^{4}/_{9}$, $^{18}/_{9}$, $^{25}/_{9}$, $^{2}/_{10}$, $^{30}/_{10}$ notiert. In Lund hielten sich die Kreuzschnäbel im September im Botanischen Garten auf. Wenn ich zum medizinisch-chemischen Institut ging, sah ich jeden Morgen 8 Uhr Kreuzschnäbel, die in südlicher Richtung über das zoologische Institut flogen (einzelne Vögel oder auch kleine Flüge). Die Kreuzschnäbel schälten die Kerne aus den Vogelbeeren, sodass das Fleisch auf der Erde lag. Noch im Frühjahr 1928 schien sich ein kleiner Rest der Invasion hier aufzuhalten. Zwischen Jonstorp und Arild sah ich am $^{2}/_{1}$ 1928 fünf Exemplare. Bei Höganäs wurde ein Weibchen am $^{5}/_{3}$ 1928 beobachtet«.

Auch in Finnland, besonders im südlichen Teil des Landes waren nach einer mir gütig zugesandten Mitteilung von Dr. phil. Ilmari Välikangas, der Aufklärungen von verschiedenen Seiten und vielen Stellen eingeholt hat, die Kreuzschnäbel — augenscheinlich handelt es sich hauptsächlich um *Loxia curvirostra* — im Sommer und Herbst 1927 bedeutend zahlreicher als sonst; unter anderem beobachtete Magister Pontus Palmgren Kreuzschnäbel in grosser Menge im Juni (von der Mitte des Monats) auf den Ålands Inseln. Der Umstand, dass *Loxia leucoptera bifasciata* im Herbst an bestimmten Stellen in Finnland zahlreich auftrat, u. a. strichen, infolge J. Snellman, die Vögel fast täglich in Flügen über das Ålandsmeer, deutet, infolge Välikangas, auf eine Invasion von Kreuzschnäbeln aus Osten hin.

Aus Estland werden grosse Mengen von *Loxia curvirostra* von Anfang Juni bis Anfang Juli gemeldet. Auf

Ösel, wo man sie in vielen Jahren nicht gesehen hatte, waren sie häufig in allen Fichtenplantagen von Mitte Juni bis Ende August. In Lettland traten im Sommer und Herbst ungewöhnlich grosse Mengen auf (14, p. 239).

Aus Deutschland wird über eine Invasion von Kreuzschnäbeln und über grosse Strecken gemeldet, von Hinterpommern in Osten bis zur Rheinprovinz im Westen, von Flensburg und der Insel Sylt im Norden bis Hessen und Sachsen im Süden. Die ersten wurden etwa Mitte Juni beobachtet, allgemein wurden sie aber erst Anfang Juli. Soweit man schätzen kann, bestand der Zug ausschliesslich aus *Loxia curvirostra*.

Dr. Stresemann (9, 1928, p. 16) hebt als bemerkenswert hervor, dass während zahlreiche Mitteilungen über den Kreuzschnabelzug aus Nord- und Westdeutschland und weniger aus Mitteldeutschland vorliegen, diese aus dem östlichen Teil der norddeutschen Tiefebene, nämlich östlich von Hinterpommern, vollständig fehlen. Indessen berichtet Prof. J. Thienemann — infolge Skovgaard (14, p. 240) — über ungeheuere Schwärme an der Kurischen Nehrung (Rositten) im Juli.

Nach den Britischen Inseln fand im Sommer und Herbst 1927 eine ungewöhnlich grosse Einwanderung von Kreuzschnäbeln (*Loxia curvirostra*) statt. Über diese Einwanderung liegen Mitteilungen von so vielen Stellen auf den Inseln vor, von Shetland im Norden bis zu den Kanalinseln im Süden, dass es sogar scheint, als ob diese Einwanderung von grösserer Ausdehnung gewesen ist, als die grosse Invasion im Jahre 1909.

In Schottland (17 u. 1) bezeichnet man die Einwanderung von Kreuzschnäbeln vom Festlande im Jahre 1927 als das grosse Ereignis des Jahres auf dem ornitho-

logischen Gebiete. Der Zug soll im Juli seinen Höhepunkt erreicht haben. In Pertshire wurden die Vögel schon gegen Ende Juni beobachtet und hielten sich hier noch Mitte Dezember auf. In Dumbartonshire sollen von Anfang August bis Mitte September Tausende in Flügen von 10-20-50 Vögeln durch den Distrikt gezogen sein. Auf den Hebriden wurden sie von Anfang August an gesehen, auf den Orkney Inseln vom 29. Juli, auf Fair Island in der ersten Woche des Juli, wo sie auf einmal in einer Anzahl von wenigstens 300 auftraten, und auf den Shetland Inseln Ende Juni.

Aus England und Wales (1) liegen gegen ein paar Hundert Meldungen über beobachtete Kreuzschnäbel vor, nur einige wenige von der letzten Hälfte des Juni, ausserordentlich viele von Juli und August, recht viele noch vom September, ein Teil vom Oktober, wenige vom November, Dezember und Januar. Gewöhnlich traten die Vögel in kleinen Flügen auf, aber mitunter waren auch 20-30-40-50-60 Vögel in einem Flug.

Auf der Insel Man (1, p. 126) wurden Kreuzschnäbel von Ende Juli bis Ende August beobachtet, einmal in einer Anzahl von 80-100.

In Irland (1) wurden recht viele Kreuzschnäbel im Juli beobachtet (von und mit dem 13.) weniger im August und September.

Auf den Kanalinseln (Jersey und Guernsey) (1, p. 122) wurden einige Kreuzschnäbel in der letzten Hälfte des August gesehen.

Eine grosse Anzahl Kreuzschnäbel hat im Sommer 1927 die Nordsee nach England überflogen, und viele haben sich nicht allein auf den Leuchtschiffen, sondern auch auf Fahrzeugen in offener See niedergelassen. Der Kapitän David K. Wolfe Murray teilt mit (1, p. 127), dass er,

während er sich mit einer Fischerflotte auf der See befand, in der Zeit vom 8. bis 23. Juli auf dem 54°35′—55°20′ N.B. 4°5′—6°5′ Ö.L. fast jeden Tag Kreuzschnäbel beobachtete; sie kamen gewöhnlich in kleinen Flügen von 3—4 Vögeln, wobei es sich hauptsächlich um Jungvögel handelte; am 14. Juli sah er die grösste Anzahl, nämlich 29. Weiter wird berichtet (17, 1928, p. 142), dass auf einem Handelsdampfer, der in der Fahrt zwischen Schottland und Deutschland ging, im Juni und Juli durchschnittlich sechs Kreuzschnäbel auf jeder Reise gefangen wurden. Auch im Juli liess sich ein Dutzend Kreuzschnäbel auf einem Fischerdampfer in der Nordsee nieder (10), desgleichen auf einem Dampfer, als dieser sich in gleicher Höhe mit Jütlands Nordspitze befand (9, 1927, p. 150).

Island. Kunstmaler JOHANNES LARSEN hatte die Freundlichkeit mir mitzuteilen, dass er am 20. u. 21. Juli 1927 des Abends bei dem Gute Store Hof in Rangárvellir im südlichen Island ein ausgefärbtes (rotes) Männchen von *Loxia curvirostra* sah, das sich auf dem höchsten Baum des Gartens, ein ca. 4 Alen hoher Vogelbeerbaum, niedergelassen hatte; der Vogel liess sich mit den Händen greifen und war sehr fett, obwohl es hier keine Nadelbäume gibt; er wurde sofort wieder in Freiheit gesetzt und flog davon.

Nur einmal früher ist *Loxia curvirostra* auf Island beobachtet worden, nämlich im Jahre 1909 (16), also in demselben Jahr, wo die letzte Kreuzschnabelinvasion in Europa stattfand.

Auch auf dem Atlantischen Ozean zwischen den Fär Inseln und Island sind Kreuzschnäbel beobachtet worden. Das erste Mal am 5. Juli sechs Uhr morgens, als zwei Kreuzschnäbel an Bord des Expeditionsschiffes »Dana«

kamen, da dieses sich auf dem 62°7′ N.B. 12°50′ W.L. befand. Das zweite Mal am 9. Juli vormittags, als ein *Loxia curvirostra*-Weibchen an Bord des Dampfers »Island« flog auf der Reise von Thorshavn nach Reykjavik, ca. 150 Viertelmeilen von Thorshavn, und sich eine Stunde auf dem Dampfer aufhielt. — Diese Berichte verdanke ich Dr. phil Å. Vedel Tåning beziehungsweise Dr. phil. P. Jespersen.

Holland (2) wurde im Sommer 1927 von einer grossen Anzahl Kreuzschnäbel (*Loxia curvirostra*) besucht. Mitte Juni wurden einzelne Flüge von 10 bis 15 Stück bei Bentveld gesehen; die meisten wurden im Juli den ganzen Monat hindurch und an vielen verschiedenen Stellen sowohl im Lande, wie auf den Leuchtschiffen, im allgemeinen einzeln oder in kleineren Flügen, mitunter aber auch zahlreich beobachtet. Im August waren sie zahlreich auf Ameland, traten aber sonst in diesem und in den beiden nächsten Monaten nur vereinzelt auf; noch im November und Dezember wurden einzelne gesehen.

Auch Belgien (6) wurde von Mitte Juli an von einer ziemlich bedeutenden Anzahl Kreuzschnäbel (*Loxia curvirostra*) besucht, die sich zu dieser Zeit schon über das ganze niedere Belgien verbreitet hatten und bis Ende November bestätigt wurden; besonders im Herbst wurden zahlreiche Flüge beobachtet. Im allgemeinen waren die jungen Vögel in grosser Überzahl.

Aus Frankreich (11) werden Kreuzschnäbel (*Loxia curvirostra*) einzeln oder in kleinen Flügen aus den Departements Nord, Somme, Seine-Inférieure, Seine-et-Marne, Eure-et-Loire, Sarthe, Morbihan und Vendée erwähnt. Die ersten wurden am 17. Juli beobachtet, die letzten am 13. Januar 1928.

In Ungarn (9, 1928, p. 45) zeigten sich Flüge an Stellen, wo Kreuzschnäbel sonst nicht vorkommen, der erste schon am 1. Juni. Die letzte grosse Invasion fand im Jahre 1909 statt.

In der Tschechoslowakei (9, 1928, p. 46) wurde der erste Kreuzschnäbelschwarm am 21. Juni beobachtet.

Aus dem eigentlichen Russland liegt meines Wissens kein veröffentlichter Bericht über den Kreuzschnabelzug vor. Aber auf eine Anfrage hat Professor N. Knipowitsch in Leningrad mir freundlichst mitgeteilt, dass der Ornithologe an dem zoologischen Museum der Akademie der Wissenschaften A. J. Tugarinow ihm folgendes über die Invasion von Kreuzschnäbeln in 1927 berichtet habe: Grosse Mengen von *Loxia curvirostra* wurden in der Gegend von Swerdlowsk (früher Jekaterinburg) beobachtet. Weiterhin wird aus Gory-Gorki im Guvernement Mogilew berichtet, dass sich dort zum ersten Mal Kreuzschnäbel und in sehr grosser Anzahl gezeigt haben. Ebenfalls wird aus Witebsk mitgeteilt, dass sich dort übermässig viele Kreuzschnäbel gezeigt haben. — Ausserdem wird eine interessante Beobachtung über *Loxia bifasciata* mitgeteilt; diese Art, die normal die grossen Wälder in Ostsibirien bewohnt, zeigte sich Anfang November 1927 in kleinen Flügen von ca. 5 Stück zum ersten Mal in den Steppen Sibiriens, nämlich bei Omsk in kleinen Birkenwäldern.

Durch die Ukraine (9, 1928, p. 18) fand ein grosser Zug von *Loxia curvirostra* statt. Die ersten Flüge von 3—5 Stück zeigten sich im Juli, Ende August waren 20—30 Vögel in den Flügen, Mitte Oktober bis 70 oder mehr; nur 1 % war ausgefärbt (rote und gelbe), der Rest Jungvögel. Ein solcher grosser Zug ist seit 1909 nicht beobachtet worden.

In Dalmatien zeigte sich am 21. Oktober bei Spalato ein zahlreicher Schwarm von *Loxia curvirostra*, eine ungewöhnliche Erscheinung in dieser Gegend (9, 1928, p. 46). Auf der Insel Arbe wurden vom 13. bis 22. September kleine Kreuzschnäbelflüge gesehen, was nicht gewöhnlich ist (9, 1928, p. 173).

In Italien zeigten sich, infolge Moltoni (8), die ersten Kreuzschnäbel (*Loxia curvirostra*) Ende Mai in der Lombardei, und schon im Juni fand ein starker Zug durch Venetien statt. Die meisten kamen aber nicht weiter, als bis zum Südrand der Alpen, zu den Provinzen Venetien, Lombardei, Piemont und Ligurien, kleine Flüge wanderten aber doch nach und nach bis nach Mittelitalien; im August erreichen sie Toscana und die Marken, im September Emilia, Latium und die Abruzzen, im Oktober Umbrien und endlich im November Campanien. Der Rückzug geht in der engegengesetzten Richtung vor sich, von Süden nach Norden; im Dezember sind sie noch in Campanien, im Januar 1928 werden sie nicht mehr südlich von Latium gesehen, im Februar nicht südlicher als in der Lombardei und in Venetien, im März waren noch grosse Mengen in Trient, und die letzten wurden im April in Venetien gesehen.

In seiner Ausdehnung stand der Zug in 1927 doch vor der Invasion im Jahre 1909 zurück, wo die Scharen bis nach Apulien und Calabrien hinabdrängten, ja sogar bis nach Sizilien und Malta.

Die mächtige Invasion von Kreuzschnäbeln, *Loxia curvirostra*, im Jahre 1927 hat sich also in dem grössten Teil von Europa bemerkbar gemacht, von Mittelrussland bis Westfrankreich, Irland und Island, von den Finnmarken bis Mittelitalien und die Ukraine.

Bemerkungen über den Kreuzschnabelzug im allgemeinen.

Wie bereits erwähnt haben Professor LÖNNBERG und Dr. VÄLIKANGAS geltend gemacht, dass der Kreuzschnabelzug nach Schweden und Finnland aus dem Osten gekommen ist. Zu einem ähnlichen Resultat ist auch SKOVGAARD mit Hinblick auf den Zug im allgemeinen gekommen, indem »verschiedene Bewegungen scheinen auf einen Ursprung in Mittel-Nordrussland hinzuweisen«; er meint, dass von hier aus teils ein Zug nach Nordwesteuropa gegangen ist, teils ein nach Süden gehender Zug, der sich durch die Ukraine (Ungarn) bis zum Adriatischen Meer verfolgen lässt; die Scharen sind mit grosser Eile vorgedrängt und haben an vielen Stellen einen grossen Bestand hinterlassen, der sich dann in der Gegend längere Zeit fouragiert hat; was Dänemark anbetrifft, scheint sich gegen Frühjahr eine zurückgehende Bewegung bemerkbar zu machen.

Die in dem vorhergehenden Abschnitt gegebene Übersicht über die Invasion in den verschiedenen Ländern deutet bestimmt darauf hin, dass der mächtige Kreuzschnabelzug im Sommer 1927 aus Osten gekommen ist, und dass er teils nach Westen, teils nach Südwesten und Süden verlaufen ist.

Der westliche Zug wird in Estland bereits Anfang Juni bemerkt, Mitte Juni in Finnland, Schweden, Norwegen, Dänemark, Deutschland und Holland, Ende Juni wird über den Zug von den Shetland Inseln, aus Schottland, England und Wales berichtet und Anfang Juli aus Irland, Belgien und Nordfrankreich. Der südwestliche Zug wird in Ungarn und Norditalien schon Anfang Juni bemerkt,

im August und September in Mittelitalien und Dalmatien. Der südliche Zug erreicht die Ukraine im Juli. In Italien geht der Rückzug in Januar—April vor sich, im Süden beginnend und sich nach und nach nach Norden fortpflanzend.

Wir sehen also, dass selbst, ob der Zug mit grosser Eile vorgedrängt ist, sich doch ein Zeitunterschied für die Ankunft der Kreuzschnäbel in den verschiedenen Ländern geltend macht, indem die Flüge sich im grossen und ganzen desto früher zeigen, je länger das betreffende Land nach Osten liegt. Ebenso macht sich innerhalb der einzelnen Länder ein, wenn auch geringer, Zeitunterschied bemerkbar, so werden z. B. auf den Britischen Inseln die Flüge in Grossbritannien früher beobachtet, als auf Irland, und in Dänemark zuerst im östlichen Teil des Landes. Dass der Zug in Italien in der Richtung von Norden nach Süden vor sich gegangen ist, muss als eine natürliche Folge der Ausdehnung des Landes in dieser Richtung betrachtet werden.

Deutet so das Fortschreiten des Zuges zweifellos auf eine Bewegung von Osten nach Westen hin, liegt es nahe seinen Ursprung in den gewaltigen Nadelwäldern Nordrusslands zu suchen — bekanntlich ist die Fichte der vorherrschende Waldbaum in fast dem halben Russland, bis zur Tschernosemzone. Aber auch Sibirien, das zum grössten Teil aus ungeheuren Nadelwäldern besteht, scheint an dem Zug beteiligt zu sein. Welishanin berichtet nämlich (18, p. 17), dass im ganzen August Monat 1927 ein Zug von Kreuzschnäbeln (*Loxia curvirostra*) im südlichen Westsibirien durch den Distrikt Barnaul stattfand, wo sich die Vögel sogar in den Steppen niederliessen.

Zur genaueren Bestimmung der Heimat der ziehenden

Kreuzschnäbel innerhalb der erwähnten riesigen Gebiete in Russland und Sibirien fehlt einem der Anhaltspunkt, der durch Aussetzung einer grossen Anzahl beringter Vögel beschafft werden könnte. Ein Schritt in dieser Richtung ist versucht worden, indem Dr. Drost einen Teil Kreuzschnäbel auf Helgoland beringt und wieder in Freiheit gesetzt hat; soweit mir bekannt, ist bisher nur einer von den beringten Vögeln wiedergefangen worden; dieser wurde auf der Insel Helgoland am 16. Juli 1927 ausgesetzt und Ende Oktober in Valle di Cadore im nordöstlichen Italien wiedergefangen (8, p. 401). Wie interessant diese Tatsache an und für sich auch sein kann, klärt sie doch nichts über den eigentlichen Zug auf, nur dass einer von den auf Helgoland eingewanderten Kreuzschnäbel in südlicher Richtung fortgesetzt hat; die grosse Invasion in Italien kann natürlicherweise nicht über Helgoland vor sich gegangen sein, seitdem diese Insel nicht eher, als Mitte Juni von Kreuzschnäbeln besucht wurde, während die Invasion in Italien schon Ende Mai begann.

Eine Ursache für das Erscheinen der grossen Flüge hat man darin sehen wollen, dass der Kreuzschnabel eine günstige Brutperiode im Winter 1926—27 gehabt hat und darauf im folgenden Sommer und Herbst die Länder überschwemmt hat. Ich glaube nicht, dass diese Erklärung das richtige trifft, dazu war der Kreuzschnabelzug zu gewaltig und zu weit ausgedehnt. Eher glaube ich, dass die Zapfenbildung der Nadelbäume in den Gegenden, von wo der Zug ausgegangen ist, entweder gering gewesen oder mehr oder weniger fehl geschlagen ist, sodass ein Teil des Bestandes aus Mangel an der natürlichen Nahrung, den der Samen der Nadelbäume darstellt, andere Gegenden

hat aufsuchen müssen.[1] — In dieser Verbindung könnte man darauf hinweisen, dass das Eichhörnchen, das ebenfalls von dem Samen der Nadelbäume lebt, auch periodische Wanderungen unternimmt, und bei diesem Tier habe ich nachweisen können (4), dass dessen Wanderungen genau mit der Zapfenbildung der Nädelbäume zuzammenhängen.

Da kein gesammelter Bericht über den grossen Kreuzschnabelzug im Jahre 1927 auf einer Weltsprache vorliegt, nur zahlreiche Mitteilungen von lokalem Charakter und zerstreut in einer grossen Anzahl Zeitschriftartikeln, habe ich es für angebracht gehalten mit der vorliegenden Übersicht an die Öffentlichkeit zu treten. Über die Invasion im Jahre 1909 liegt eine ähnliche Arbeit vor; sie ist von Joseph I. S. Whitaker (19) verfasst, der mit grosser Energie ein bedeutendes Material gesammelt und kundig bearbeitet hat; auf diese Abhandlung kann ich diejenigen hinweisen, die Interesse daran haben sollten, einen Vergleich zwischen den beiden Invasionen anzustellen.

Zusammenfassung.

Mit Hilfe ausgesandter Aufforderungen und Frageformulare hat es nachgewiesen werden können, dass im Sommer und Herbst 1927 eine mächtige Invasion von Kreuzschnäbeln (*Loxia curvirostra* L.) über ganz Dänemark, von Bornholm bis Esbjerg und von Gedser bis Skagen stattgefunden hat. Bei Durchsicht der Literatur, besonders der ornithologischen Zeitschriften von 1927—29 und durch Anfragen im Aus-

[1] Ich habe Aufklärung darüber gesucht, wie es sich mit der Samenbildung der Fichten in Russland und Sibirien in dem hier in Frage kommenden Zeitraum verhielt, aber es ist mir nicht geglückt.

lande kann ebenfalls nachgewiesen werden, dass eine mächtige Invasion im grössten Teil Europas, von Mittelrussland bis Westfrankreich, Irland und Island, von den Finnmarken bis Mittelitalien und Ukraine, ja sogar im Distrikt Barnaul im südlichen Westsibirien vor sich gegangen ist. — Da die Flüge sich desto früher zeigten, je länger das betreffende Land nach Osten liegt, wie sich auch innerhalb des einzelnen Landes ein, wenn auch geringer Zeitunterschied in der Ankunft der Vögel bemerkbar macht, so wurden z. B. auf den Britischen Inseln die Flüge in Grossbritannien früher beobachtet, als auf Irland, und in Dänemark zuerst in den östlichen Gegenden des Landes, muss man den Ursprung des Zuges im Osten suchen, und zwar in den nördlicheren Teilen von Russland und Sibirien, deren ungeheuere Nadelwälder die eigentliche Heimat dieser Vögel bilden. Es muss angenommen werden, dass die Zapfenbildung der Nadelbäume in diesen Gegenden mehr oder weniger fehl geschlagen ist, sodass ein Teil des Kreuzschnabelbestandes aus Mangel an der natürlichen Nahrung, den der Samen der Nadelbäume bildet, hat auswandern müssen. — Mit Anfang von 1928 und nach dem Frühjahr hin machten sich Zeichen einer zurückgehenden Bewegung des Kreuzschnabelzuges bemerkbar.

LITERATURVERZEICHNIS.

1. British Birds, vol. XXI, 1927—28, p. 90—93, 121—127, 153—155, 175—177, 195—196, 227—229, 246—247, 279—281.
2. Haverschmidt, Fr.: De Invasie van Kruisbekken (*Loxia curvirostra* L.) in 1927. Ardea, Jaargang XVII, 1928, p. 57—58.
3. Hørring, R.: Fuglene ved de danske Fyr i 1927. Vidensk. Medd. fra Dansk Naturhist. Foren., Bd. 86, 1928, p. 346.
4. Jensen, Ad. S.: Frøaar og Egernvandring. Vidensk. Medd. fra Dansk Naturhist. Foren., Bd. 76, 1923, p. 123—140.
5. Jensen, Ad. S.: Det store Korsnæbtræk 1927. Dansk Ornithologisk Forenings Tidsskrift, XXIII, 1929, p. 53—74.
6. Le Gerfaut, 18e Année, 1928, p. 32—33.
7. Lönnberg, E.: Korsnäbbsinvasionen sommaren 1927. Fauna och Flora, 1927, p. 276—80.
8. Moltoni, Edgardo: Sull' invasione del Crociere in Italia nel 1927. Atti della società Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale in Milano, Vol. LXVII, 1928, p. 385—402.
9. Ornithologische Monatsberichte, 35. Jahrg., 1927, p. 150—151 und p. 173—76; 36. Jahrg., 1928, p. 16—18, 44—47 und 126.
10. Ornithologische Monatsschrift, 53. Jahrg., 1928, p. 93.
11. Revue Française d'Ornithologie, 19e Année, 1927, p. 360 und 428—29; 20e Année, 1928, p. 18—19 und 80.
12. Sann, Jacob, in Norsk Ornithologisk Tidsskrift, Årsh. X, 1929, p. 212.
13. Schaanning, H. Tho. L.: Korsnebb-året 1927. Norsk Ornithologisk Tidsskrift, Årsh. VIII, 1927, p. 45—47.
14. Skovgaard, P.: Korsnæb-Invasionen 1927. Danske Fugle. Organ for Dansk ornithologisk Central. 10. Aarg., 1929, p. 239—55.

15. Stamm, R. H.: Korsnæb som Galleædere. Dansk ornithologisk Tidsskrift, 4. Aarg., 1909—10, p. 45—49.
16. Sæmundsson, Bjarni: Nýir eða fágætir fuglar. Skýrsla um hið islenzka náttúrufræðisfélag, Félagsárin 1909 und 1910 (1911), p. 29—30.
17. The Scottish Naturalist, 1927, p. 126—27, 158—60 und 164; 1928, p. 16, 52, 76 und 142.
18. Welishanin, G. A.: Beiträge zur Ornithofauna des Bezirks Barnaul. Uragus, Journal der Sibirischen Ornithologischen Gesellschaft, No. 1, 1928.
19. Whitaker, Joseph, I. S.: On the Great Invasion of Crossbills in 1909. The Ibis, 9. Series, Vol. IV, 1910, p. 331—352.

Forelagt paa Mødet den 9. Maj 1930.
Færdig fra Trykkeriet den 21. Oktober 1930.

BIOLOGISKE MEDDELELSER

UDGIVNE AF

DET KGL. DANSKE VIDENSKABERNES SELSKAB

6. BIND (Kr. 18,10):

Kr. Ø.

1. Lundblad, O.: Zur Kenntnis der Quellenhydracarinen auf Møens Klint nebst einigen Bemerkungen über die Hydracarinen der dortigen stehenden Gewässer. Mit 7 Tafeln und 5 Textfiguren. 1926 ..... 5.00
2. Børgesen, F.: Marine Algæ from the Canary Islands, especially from Teneriffe and Gran Canaria. II. Phæophyceæ. 1926 .. 6.00
3. Ostenfeld, C. H.: The Flora of Greenland and its Origin. 1926 ..... 3.35
4. Fibiger, Johannes and Møller, Poul: Investigations upon Immunisation against Metastasis Formation in Experimental Cancer. With 5 plates. 1927 ..... 2.75
5. Lind, J.: The Geographical Distribution of some Arctic Micromycetes. 1927 ..... 1.50
6. Børgesen, F.: Marine Algæ from the Canary Islands, especially from Teneriffe and Gran Canaria. III. Rhodophyceæ. Part 1. Bangiales and Nemalionales. 1927 ..... 4.50
7. Lindhard, J.: Nogle Undersøgelser over den respiratoriske Kvotient under kortvarigt Muskelarbejde. 1927 ..... 1.00

7. BIND (Kr. 14,85):

1. Raunkiær, C.: Dominansareal, Artstæthed og Formationsdominanter. 1928 ..... 1.75
2. Petersen, C. G. Joh.: On some Biological Principles. 1928 ... 2.00
3. Vimtrup, Bj.: Undersøgelser over Antal, Form, Bygning og Overflade af Glomeruli i Nyren hos Mennesker og nogle Pattedyr. 1928 ..... 1.30
4. Bensley R. R. og Vimtrup, Bj.: Undersøgelser over de Rouget'ske Cellers Funktion og Struktur. En Metode til elektiv Farvning af Myofibriller. 1928 ..... 1.00
5. Thomsen, Oluf: Die Erblichkeit der vier Blutgruppen des Menschen, beleuchtet durch 275 Nachkommenschaftsindividuen in 100 AB (IV)-Ehen (nebst 78 Kindern, von denen nur der eine (AB)-Elter bekannt ist). 1928 ..... 1.00
6. Krogh, A. and Hemmingsen, A. M.: The Assay of Insulin on Rabbits and Mice. 1928 ..... 0.70
7. Johnsson, J. W. S.: L'Anatomie mandchoue et les Figures de Th. Bartholin, étude d'iconographie comparée. 1928 ..... 2.00
8. Kemp, Tage: Om Kromosomernes Forhold i Menneskets somatiske Celler. 1929 ..... 1.75
9. Weis, Fr.: Fysiske og kemiske Undersøgelser over danske Hedejorder. Med særligt Henblik paa deres Indhold af Kolloider og Kvælstof. With a Resumé in English. 1929 .... 8.25

Kr. Ø.

8. BIND (Kr. 14,95):

1. Børgesen, F.: Marine Algæ from the Canary Islands, especially from Teneriffe and Gran Canaria. III. Rhodophyceæ. Part II. Cryptonemiales, Gigartinales and Rhodymeniales. Les Mélobésiées par Mme Paul Lemoine. Avec 4 planches. 1929 .. 4.50
2. Thomsen, Oluf og Kettel, Karsten: De menneskelige Isoagglutininers og tilsvarende Blodlegemereceptorers Styrke i forskellige Levealdre. Med 1 Tavle. 1929 ..... 1.60
3. Krabbe, Knud H.: Recherches sur l'existence d'un œil pariétal rudimentaire (le corpuscule pariétal) chez les mammifères. Avec 11 planches (22 figures). 1929 ..... 2.80
4. Rosenvinge, L. Kolderup: Phyllophora Brodiæi and Actinococcus subcutaneus. With one plate. 1929 ..... 2.40
5. Thomsen, Oluf og Kettel, Karsten: Kvantitative Undersøgelser over de menneskelige Isoagglutininer Anti-*A* og Anti-*B*. 1929 ..... 0.65
6. Madsen, Th. et Schmidt, S.: Toxine et antitoxine diphtériques. 1930 ..... 2.00
7. Lundblad, O.: Die Hydracarinen der Insel Bornholm. Mit 9 Tafeln und 1 Textfigur. 1930 ..... 5.00
8. Lindhard, J. and Möller, Jens P.: On the Origin of the Initial Heat in Muscular Contraction. 1930 ..... 1.00

9. BIND (Kr. 17,45):

1. Børgesen, F.: Marine Algæ from the Canary Islands, especially from Teneriffe and Gran Canaria. III. Rhodophyceæ. Part III. Ceramiales. 1930 ..... 7.50
2. Ostenfeld, C. H. and Syrach Larsen, C: The species of the Genus Larix and their geographical distribution. With 35 illustrations and 8 maps. 1930 ..... 5.00
3. Schmidt, S.: Eksperimentelle Undersøgelser over forskellige Elektrolyters Indflydelse paa Difteritoksinets og det antidifteriske Serums Stabilitets- og Neutralisationsforhold med særligt Henblik paa Reaktionshastigheden imellem Toksin og Antitoksin. 1930 ..... 5.50
4. Hagerup, O.: Études des Types biologiques de Raunkiær dans la flore autour de Tombouctou. Avec 5 Planches. 1930 ..... 5.25

10. BIND (under Pressen):

1. Jensen, Ad. S.: Der grosse europäisch-sibirische Kreuzschnabelzug 1927. 1930 ..... 1.00

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab.
Biologiske Meddelelser. X, 2.

THE REPRODUCTION OF AHNFELTIA PLICATA

BY

L. KOLDERUP ROSENVINGE

KØBENHAVN
HOVEDKOMMISSIONÆR: ANDR. FRED. HØST & SØN, KGL. HOF-BOGHANDEL
BIANCO LUNOS BOGTRYKKERI A/S
1931

Pris: Kr. 1,75.

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskabs videnskabelige Meddelelser udkommer fra 1917 indtil videre i følgende Rækker:

Historisk-filologiske Meddelelser,
Filosofiske Meddelelser,
Mathematisk-fysiske Meddelelser,
Biologiske Meddelelser.

Hele Bind af disse Rækker sælges 25 pCt. billigere end Summen af Bogladepriserne for de enkelte Hefter.

Selskabets Hovedkommissionær er *Andr. Fred. Høst & Søn*, Kgl. Hof-Boghandel, København.

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab.
Biologiske Meddelelser. X, 2.

THE REPRODUCTION OF AHNFELTIA PLICATA

BY

L. KOLDERUP ROSENVINGE

KØBENHAVN
HOVEDKOMMISSIONÆR: ANDR. FRED. HØST & SØN, KGL. HOF-BOGHANDEL
BIANCO LUNOS BOGTRYKKERI A/S
1931

1. Introduction.

The relationship and delimitation of the genus *Ahnfeltia* have always been and are still very uncertain. The genus was first given a tolerably natural delimitation by J. G. AGARDH who distinguished it from the genus *Gymnogongrus* near which it was placed (comp. Spec. g. o. II, 1851, p. 310). In his Epicrisis (Sp. g. o. III, 1876, p. 205) this author gives the genus the same position and refers to it 6 species which he divides into three sections: *Ahnfeltia*, *Dictyogenia* and *Dianœma*, distinguished by differences in the anatomical structure of the frond. Nemathecia and cystocarps are mentioned or shortly and incompletely described in some of these species, but two kinds of reproduction are never recorded in the same species, and it is therefore doubtful whether all these species really belong to the same genus, even when taking into consideration the anatomical differences mentioned above. SCHMITZ in his paper on *Actinococcus* (1894, p. 396, see also SCHMITZ and HAUPTFLEISCH in ENGLER u. PRANTL 1896, p. 366) took the genus in a narrower sense, comprising only J. AGARDH's section *Ahnfeltia*, while he maintained that the other two sections must be united with *Gymnogongrus*. According to SCHMITZ, not con-

Fig. 1. *Ahnfeltia plicata*. End of frond with nemathecia. December. $2^1/_2 : 1$.

sidering the nemathecia, no organs of reproduction are known in the genus as founded by Schmitz; sex organs and cystocarps are entirely unknown. I can confirm this for the common European species *A. plicata* (Huds.) Fries of which I have examined numerous specimens from the Danish waters gathered in all seasons without detecting any trace of reproductive organs besides the nemathecia. As the nemathecia have no parallel within the Florideæ and as they have been variously interpreted, a closer examination of their structure and development is needed.

2. Earlier Investigations on the nemathecia.

The nemathecia of *Ahnfeltia plicata* seem to have been early observed, but it cannot always be seen from the short descriptions of the earlier authors whether the tubercles mentioned by them refer to the nemathecia or to the frequently occurring warts of vegetative character. The lowermost tubercle depicted in English Botany tab. 1089 (1803) agrees well with the nemathecia and undoubtedly represents such an organ. Lyngbye mentions (1819, p. 42) that the tubercles are in particular met with in spring, which is in good accordance with the behaviour of the true nemathecia; he did not observe any spores. C. Agardh (1822, p. 313) names them nemathecia and states that they are composed of articulate filaments. The following authors (Greville, Harvey, J. Agardh) confirm that and declare that they have not observed any spores, especially no tetraspores. Kützing (Tab. phyc. **19**, tab. 66) pictures a section through a nemathecium and, more enlarged, the radiating filaments, which are said to be composed of "Kettensporen". They are represented as long rows of very small oblong cells of

equal size, but these cells are not the spores. These were first described in 1893 by BUFFHAM and SCHMITZ, who found that the nemathecial filaments produce at the end each a sporangium which gives rise to one monospore.

BUFFHAM observed the escaping monospores which were ellipsoid, about 15 μ long, and 7 μ thick, thus much larger than the cells of the nemathecial filaments. He gives good figures of these organs (1893, figs. 43, 44). As cited by BUFFHAM from a letter from BORNET, this prominent French algologist had observed such spores as early as 1857. SCHMITZ's observations on the spores agreed with those of BUFFHAM, but he also studied the structure of the nemathecia of this and the related species *A. setacea*, and arrived at the conclusion that the nemathecia were not organs of the *Ahnfeltia* but that they belonged to a parasite, which he called *Sterrocolax decipiens*, growing on the surface of *Ahnfeltia* and penetrating into the cortex of the latter with numerous "Senker". The author admits, however, that the phenomena here described, which he had observed most distinctly in *A. setacea*, were not easy to observe in *A. plicata*. SCHMITZ's inference as to the parasitical character of the nemathecia was only founded on the presence of the said processes penetrating into the cortex, and not on the study of the development of the nemathecia. His inference is, therefore, not conclusive, for the processes might also be explained as secondary formations developed from the base of the nemathecium produced by the *Ahnfeltia*. If the nemathecia were not organs of *Ahnfeltia*, it must be concluded that no kind of reproductive organs had ever been observed in these Algæ. SCHMITZ indeed draws this conclusion for the whole genus *Ahnfeltia* (1894, p. 397, 1896, p. 366), but this is *a priori* highly improbable, in

particular for *Ahnfeltia plicata* which has been so often examined and is of such common occurrence and so easily propagated though it has no vegetative means of propagation. For the elucidation of this question I have examined 1) the development of the nemathecia and 2) the germination of the spores.

3. Development of the nemathecia.

At the coasts of Denmark the nemathecia arise in September. They are not of parasitical origin but appear as

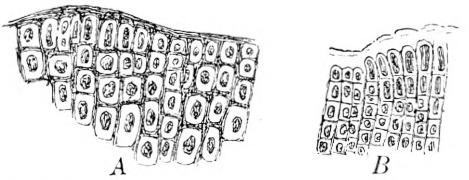


Fig. 2. First origin of nemathecia. September. 670 : 1.

small low cushions arising from a group of superficial cells growing out simultaneously and dividing by cross walls (fig. 2). In September I found the cushions very low, only 1—2 cells high. In the middle of October they reach a considerably larger size (fig. 3). The extension may be up to $^1/_3$ of the circumference of the frond, and this extension is accomplished by the continued production of new nemathecial filaments at the margin. The cells of the nemathecial filaments are longer than those of the cortical layer, usually 2 to 3 times as long as broad and thinner, often only 2 to 3 μ thick; the limit between the cortex and the nemathecium is, however, not always distinct. At the border of the nemathecium the filaments are shorter and bent somewhat outwards. The cells all contain one nucleus; the end-

cells are scarcely different from the others except that they are richer in protoplasm.

At this period two kinds of cells different from the others appear in the nemathecial filaments. Some cells terminal on radiating cell-rows, usually directly on cortical cell-rows, become flask-shaped, being attenuated upwards,

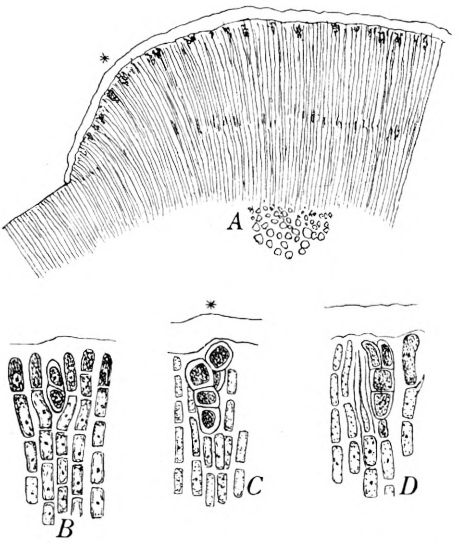


Fig. 3. Nemathecium, October. *A*, vertical section. 244 : 1. *B*—*D*, upper ends of nemathecial filaments with generative cells. 670 : 1.

thus reminding one of carpogonia and like these staining deeply with hæmatoxylin, but their content is homogeneous and the nucleus is usually not or scarcely visible. They often appear in great number at the bottom of the nemathecium, arresting the growth of the filaments on which they are terminal (figs. 3 and 4); but they are also to be found at higher levels, even near the surface, I have, however, never seen them protruding above the surface. Only in one case, in a wart from a plant having grown in an aquarium from

May to October, I found numerous similar carpogonium-like cells terminal on most of the filaments of the wart,

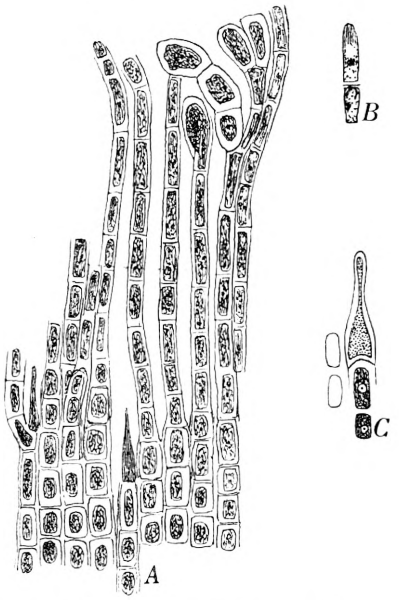


Fig. 4. Nemathecium, October. *A*, vertical section of nemathecial filaments showing flask-shaped cells below and generative cells above. *B*, upper end of primary nemathecial filament. *C*, flask-shaped cell. 1080 : 1.

in several cases protruding above the surface (fig. 5). In some of them a small nucleus was found in the lower or

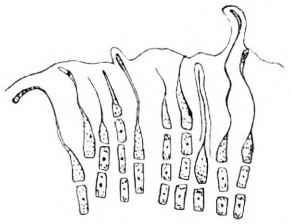


Fig. 5. Vertical section of cushion (anomalous nemathecium?) arisen in a plant kept in an aquarium from May to October. 860 : 1.

in the upper part of the cell. These cells might better be considered as sterile hair-cells though such hairs have not

been met with on the fronds. Hyaline hairs have certainly been observed in the young disc-shaped germlings (see below p. 20, fig. 17), but they were long and had the typical cylindrical shape, not being attenuated upwards. It

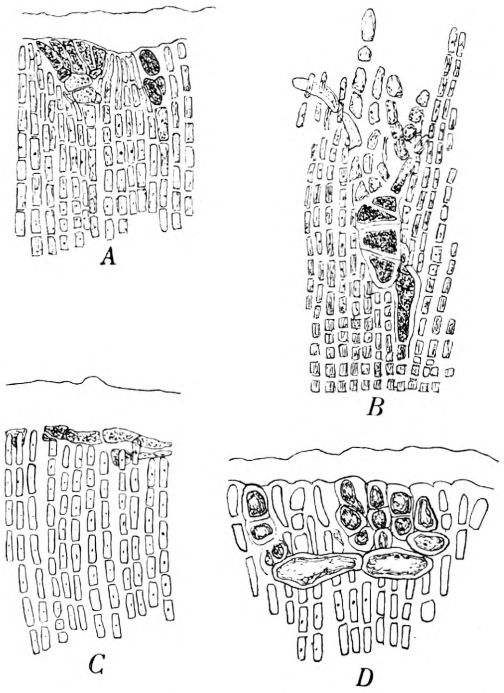


Fig. 6. Vertical sections of nemathecia, October, showing groups of generative cells and horizontal or obliquely upward growing cell-rows springing from them. 625 : 1. The group of generative cells in fig. *B* is situated at the boundary between the nemathecium and the cortex.

is doubtful whether this wart was a nemathecium or only a sterile wart; at all events it was not normal, but degenerated in the middle. The first described included carpogonium-like cells may perhaps also be considered sterile, undeveloped hair-cells. The fact that they are never borne on particular cells comparable to carpogonial filaments but

always situated at the end of ordinary nemathecial filaments or cortical cell-rows, and the absence of a well developed nucleus make it highly improbable that they should be comparable with carpogones.

The other kind of cells differ by their greater thickness and by richer contents. They arise at the upper end of the nemathecial filaments, terminal or lateral, singly or usually in small groups which seem to arise by division

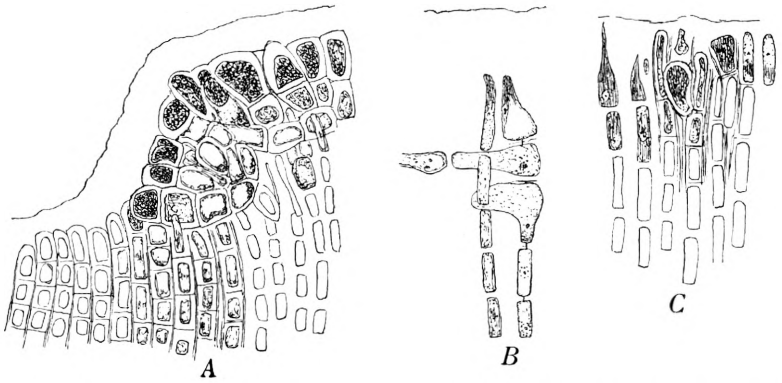


Fig. 7. From a nemathecium, October. *A*, vertical section of the border; the outer portion of the nemathecium is built up entirely of generative cells and their derivates. *B*, generative cells giving rise to horizontal cell-rows. *C*, generative and flask-shaped cells. *A* 960 : 1. *B* and *C* 1080 : 1.

of a single cell. They have the character of generative cells. Some of them, at least, grow out, in particular in a horizontal direction, between the nemathecial filaments, where their course may be rather irregular. The cells of these filaments are much larger than those of the nemathecial filaments and they become poorer in contents and therefore often rather hyaline. Fig. 6 shows a horizontal filament running just within the cuticle, and fig. 7 the border of a nemathecium the outer portion of which is exclusively composed of large cells of the same origin. In

fig. 6 *B* is shown a group of generative cells, situated at a low level in the nemathecium, at the limit towards the cortex, from the upper cells of which group new branched cell-rows growing obliquely upwards are produced; these cell-rows are thicker than the nemathecial filaments between which they penetrate.

In specimens collected in the middle of November the nemathecia had grown thicker and had also increased in circumference, the marginal part growing along the surface

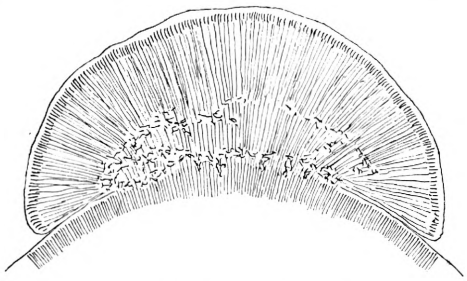


Fig. 8. Vertical section of nemathecium, November. 160 : 1.

of the frond from the insertion of the nemathecium, and the nemathecial filaments being here directed outwards. The outermost (lowermost) filaments are close to the surface of the cortex but not coalescent with it, and the cuticle of the frond remains easily discernible (fig. 8). No connections between the nemathecial and the cortical cells take place here. The large generative cells found in October are found again in the lower portion of the cushion, partly immediately over the limit towards the cortex, partly at a somewhat higher level. They are easily recognisable by their greater size, their irregular shape, their dense cell-contents and their high staining power with hæmatoxylin. A lively development of cell-filaments like that shown in fig. 6 *B* has taken place, a great number of upward growing

cell-rows issuing from them. It seems probable to me that all or nearly all the cell-rows situated over the large cells in figs. 9 and 10 have been produced by these cells. These cell-rows resemble the primary nemathecial filaments but are at any rate at first thicker than the latter; they form new nemathecial filaments, continuing their way towards the sur-

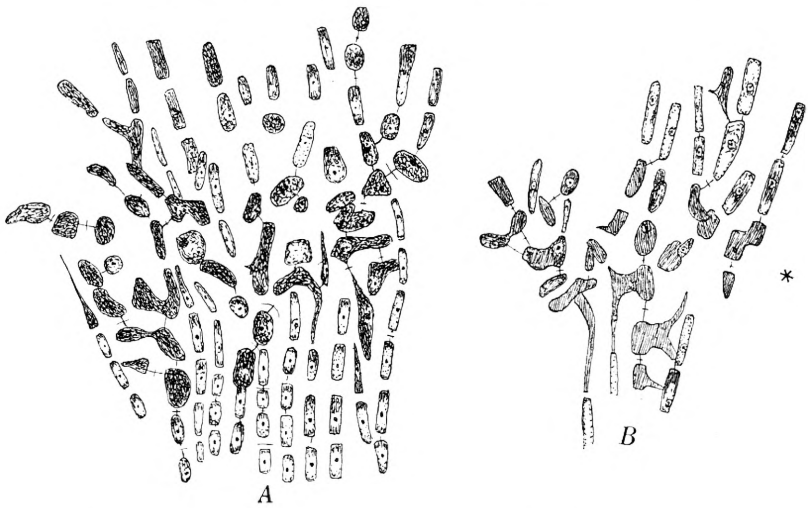


Fig. 9. Vertical section of lowermost part of nemathecium, November. The irregular cells rich in plasmatic contents are situated at the level of the surface of the frond *. 1080 : 1.

face of the nemathecium. The content of the generative cells is homogeneous and stains intensely by hæmatoxylin, but the nucleus is usually not very distinct or scarcely visible. The irregular shape of the cells depends partly on the fact that fusions often take place between cells of different cell-rows. The "Senker" mentioned and figured by Schmitz (l. c. p. 393 fig. 11 and 12) and interpreted by this author as haustoria penetrating from the supposed parasite into the host plant, are undoubtedly groups of the here described generative cells. The obconical shape of

these groups of cells, in particular of those situated at the lowermost level of the nemathecia (figs. 6, 8, 9), is the same as that of the "Senker".

The marginal portion of the nemathecium is composed of horizontal cell-rows not connected with the cortex; these cell-rows have probably all taken their origin from the generative cells or their derivates, like those shown in fig.

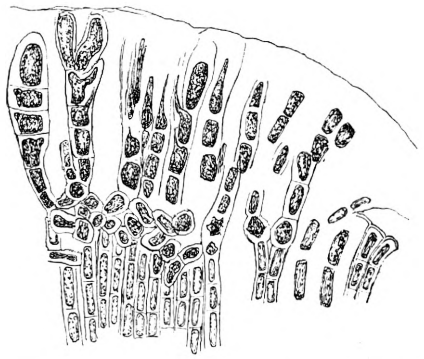


Fig. 10. Vertical section of nemathecium, near the border, December. 670 : 1.

7 *A*, and they must therefore be considered as secondary nemathecial filaments.

The development of the primary nemathecial filaments is, at all events to a great extent, stopped by the formations of the flask-shaped cells and the appearance and further development of the just described generative cells, and they are then replaced by the secondary nemathecial filaments produced by the latter. This arresting seems not only to be caused by the fact that the uppermost cells of the filament have developed into flask-shaped cells or generative cells, for the growth of other filaments also seems to be checked without producing generative cells. On the other hand, primary filaments seem in

some cases to continue their way to the surface of the nemathecium without any connection with the generative cells, e. g. fig. 16 *E*. That, however, is a point that deserves further investigation. Fig. 10 drawn from a specimen gathered at the end of December favours the view that the nemathecial filaments situated over the generative cells are only or principally produced from them.

The narrow cells of the secondary nemathecial filaments

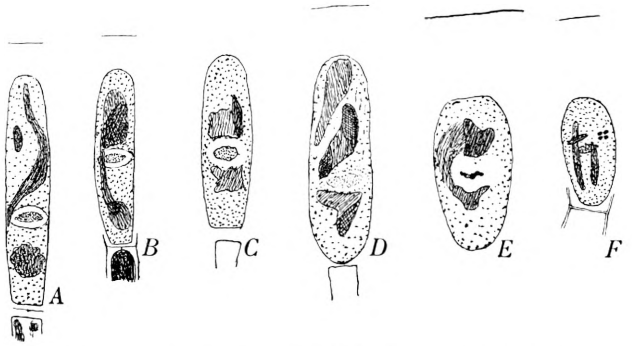


Fig. 11. From a nemathecium from Kerteminde, November (Flemming, Heidenhain). End-cells of (secondary) nemathecial filaments showing nucleus and chromatophores. The nucleus in *A*—*D* has a feebly stained homogeneous central body surrounded by a well limited halo. In *E* the substance of the nucleus is more condensed but shows no distinct chromosomes. In *F* the limitation of the nucleus is indistinct, a group of 4 chromosomes is situated to the right of the central body. 1800 : 1.

contain a small nucleus and one or more chromatophores. The apical cell has more plasmatic contents and a larger nucleus situated in the middle of the cell; it is at first not or scarcely thicker than the others, especially when the cell is still dividing (fig. 14 *A*, *F*, 15 *B*). Later on, when the apical cell gradually develops into a monosporangium, it takes an oblong, ovate or obovate shape. Ripe or nearly ripe spores may occur already in November, but the production of spores continues till May. The resting nucleus

of the end-cell has a large nucleolus or central body, globular or usually somewhat depressed. It is homogeneous in structure and stains intensely or, with a high degree of differentiation, more feebly by hæmatoxylin after HEIDENHAIN. The material was fixed in FLEMMING'S weaker solution or after NAWASHIN'S method, but equally good results were obtained with material preserved many years ago in strong alcohol by Dr. HENNING E. PETERSEN. In some cases, in specimens preserved in FLEMMING'S solution or in alcohol,

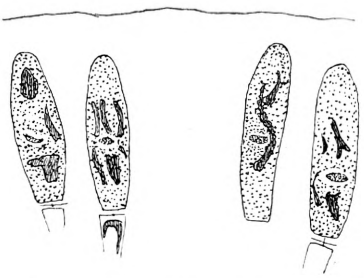


Fig. 12. Same material as fig. 11. Four end-cells from the same section showing nucleus and chromatophores, the latter apparently partly fusing together. 1800 : 1.

the chromatophores could not be observed, but usually they were very distinct in a number of 2 or 4 or rarely more. The shape of the chromatophores is very variable, ribbon-shaped, rod-shaped, linear with attenuated ends, sometimes very long and curved or spirally twisted. Their staining power after HEIDENHAIN'S method is considerable, often greater than that of the nucleolus. The most remarkable feature in the young monosporangia is the fact that the chromatophores are not unfrequently found lying in pairs close together along their long axis as shown in several of the figures. When two chromatophores are exactly of the same length and are placed very close together, they

would seem to be the product of a longitudinal division (figs. 12, 13, 15), but as such a division of chromatophores has not hitherto, to my knowledge, been ascertained,

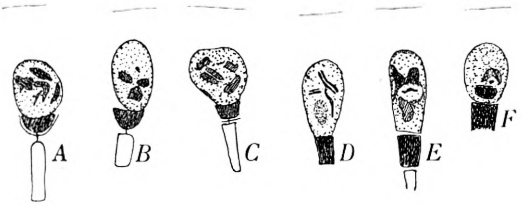


Fig. 13. From a nemathecium from Kerteminde, November (Nawaschin). The end-cells are swollen and show very distinct chromatophores, partly paired. The nucleus is indistinct in the three first figures. The cell beneath the monosporangium is short, deeply stained. 1015 : 1.

further proof must be demanded. On the other hand, the paired chromatophores might be supposed to be on the point of fusing together along the longitudinal axes, and this supposition is more in accordance with the cases

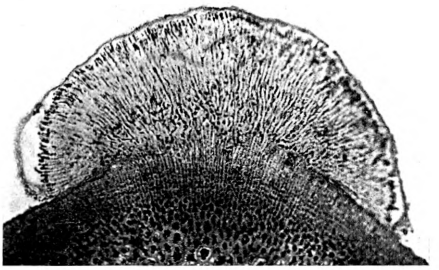


Fig. 14. Vertical section of nemathecium. Photograph. About 120 : 1.

where the paired chromatophores are of different lengths. This interpretation is corroborated by the fact that the ripe spores seem to contain one single chromatophore. Paired chromatophores were observed in end-cells which were still cylindrical and in more or less obovate, nearly ripe monosporangia.

As mentioned above, the resting nucleus in the terminal

cell has a distinct outer limitation and a large homogeneous nucleolus or central body staining more or less intensely with hæmatoxylin (Heidenhain). In other cases the central body is differentiated into small grains which stain intensely with hæmatoxylin. The number of these grains, which must be supposed to be chromosomes, was often seen

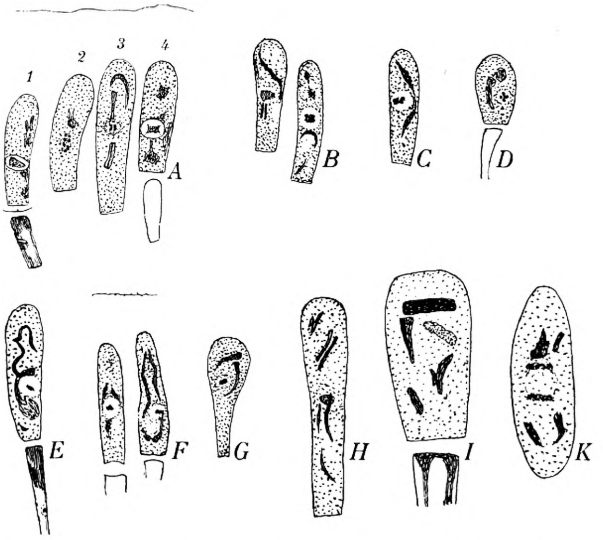


Fig. 15. From a nemathecium from Frederikshavn, Henn. Petersen, May (Alcohol, Heidenhain). End cells of nemathecial filaments showing very distinct chromatophores, partly paired, and nucleus. *A*, group of four end-cells; in *1* the nucleus is in the resting stage, in *4* apparently in the first dividing stage, in *2* the nucleus has lately divided and the two daughter nuclei show each four chromosomes but are still without nuclear membrane. Dividing stages further represented in figs. *B*, *C* (?), *K*. In fig. *I* the nuclear body is rod-shaped, homogeneous without nuclear membrane. *A*—*G*, 1015 : 1. *H*—*K*, 1800 : 1.

to be 4 (fig. 15). Dividing nuclei were rarely observed, most distinctly in the second cell from the left in fig. 15 *A*; two groups of 4 chromosomes each are here situated near one another in the axis of the cell, evidently arisen by division

of a nucleus like that in the cell to the right of it. The two daughter nuclei are still without nuclear membranes. Another division stage is shown in fig. 15 *K*, but here the chromosomes are not distinct. The nuclear divisions observed were evidently all mitotic. No indication of a synapsis

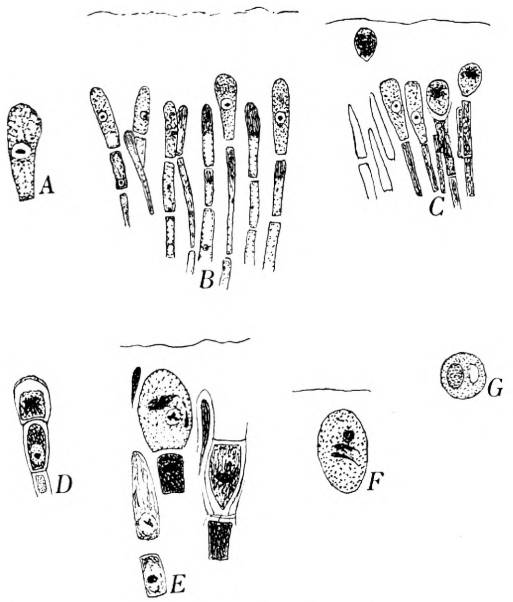


Fig. 16. *A*—*F*, from the same material as fig. 14. The chromatophores not distinct in figs. *A*—*C*. One end-cell in *B* contains two nuclei. Ripe monospores are present in *C*. *D*, the last cell contains a nearly ripe spore, a younger spore is developing in the cell beneath it. *E*, a spore has been exhausted to the right and a new monosporangium is developing beneath it. The narrow, clavate intensely stained cells are perhaps end-cells of primary nemathecial filaments. *F*, ripe monospore not yet set free showing nucleus and two chromatophores. *G*, living, ripe spore set free in May. *A*—*D*, 670 : 1. *E*—*F*, 1080 : 1. *G*, 670 : 1.

stage or a heterotypic division was ever met with. The formation of the monosporangia is thus not preceded by a reduction of the number of chromosomes, and this is in accordance with the fact that no fertilisation process has

been ascertained. The number of chromosomes in the young still dividing end-cells of the nemathecium being four, it must be supposed that the vegetative cells of the nemathecium and probably also of the frond have the same number of chromosomes, but owing to the small size of the vegetative nuclei, the chromosomes are very difficult to distinguish. Some observations seem, however, to show that there are really four chromosomes in the nuclei of the cortical and the medullary cells of the frond[1].

The nemathecia ripen in winter and are still to be found with ripe spores in May, but then they die and in summer *Ahnfeltia* is always sterile. The ripe nemathecia are hemispherical or usually elliptical or oblong, their long axis being parallel to the axis of the frond (fig. 1). The colour is yellowish[2].

The ripe monosporangia are ellipsoidic or obovate, but the spores set free are globular, about 8.5 μ in diameter. They contain numerous small refractive bodies (starch) and one single yellow-brown chromatophore, situated a little excentrically, and beside it a hyaline round spot the nature of which was not ascertained (nucleus or vacuole?) (fig. 16).

3. Germination of the spores.

Spores were sown in May 1927, fronds of *Ahnfeltia* with ripe nemathecia being put down on slides, partly sand-blown, at the bottom of glass-vessels filled with sea-water from the Great Belt, where the fronds had been collected, and placed in a room facing north. The presence of the

[1] I am indebted to Dr. C. A. JØRGENSEN, to whom I have shown some of my slides, for having called my attention to such nuclei, but the observations still need confirmation.

[2] GREVILLE (1830 p. 150) described them as dark coloured.

evacuated spores was ascertained, but the first stages of the germination were not observed. About three months after the sowing, small violet orbicular discs composed of a single layer of cells appeared, the smallest ones consisting of about 30 cells, the largest of much more. In several cases the discs bore single hyaline hairs (fig. 17). The young plants were kept alive for two years, but in the latter part

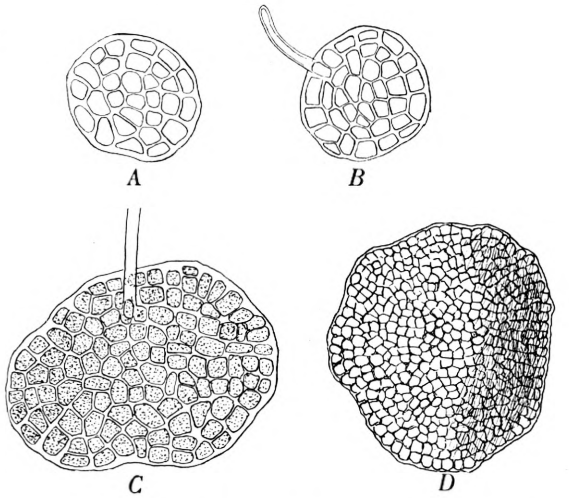


Fig. 17. Germlings obtained by sowing monospores in May 1927 on slides. *A*—*C* about three months old, in *B* a young hyaline hair springs from a marginal cell, in *C* a long hair springs from the disc. *D*, a two years old germling. *A*—*C*, 625 : 1. *D*, 350 : 1.

of this period they did not thrive well and finally perished. They had then increased considerably in circumference and were growing thicker in the middle owing to horizontal cell-divisions, but they showed no trace of an upright shoot. These small crusts agreed exactly in colour and structure with the expanded discs from which the upright shoots of *Ahnfeltia* spring (fig. 18), and there can be no doubt as to their identity. It must be emphasised that the basal discs

of *Ahnfeltia plicata* in Nature often reach a considerable size before the formation of upright shoots takes place. — The development of the disc-shaped young plants from the germinating monospores thus tells directly against SCHMITZ's hypothesis.

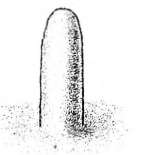


Fig. 18. Young frond springing from an expanded disc. 10 : 1 (?).

4. Conclusions.

The reproduction of *Ahnfeltia plicata* (and related species) is very peculiar and different from that of all other Florideæ. Antheridia, carpogonia, cystocarps and tetrasporangia are wanting. No organs of reproduction are known apart from the nemathecia. These bodies are different from other nemathecia known by their development and their function. While other nemathecia produce seriate tetrasporangia in the nemathecial filaments, those of *Ahnfeltia* produce monosporangia only in the last cell of the nemathecial cell-rows. But the cell-rows producing the monosporangia are not identical with the primary nemathecial filaments. These arise in autumn as outgrowths from a group of superficial cells of the frond dividing by transverse cell-walls. In these cell-rows two kinds of particular cells are early produced (in October):

1) flask-shaped cells arising from the end-cells of the cell-rows, most frequently at the bottom of the nema thecium and consequently often terminal on the cortical cell-rows. These cells remind one of carpogonial cells by their shape and like these stain deeply with hæmatoxylin, but this coloration touches only or in particular the cell-wall, whereas the content is feebly developed, homogeneous and apparently slightly stained and the nucleus not or scarcely visible. These cells are further terminal on

vegetative cell-rows, not at the end of particular carpogonial filaments lateral on the latter, as in other Florideæ, and they are always included, not with protruding end. It must therefore be concluded that they cannot be considered as more or less modified carpogonial cells. They might better be compared with the sterile hairs occurring near the carpogonial branches in *Ptilota* (comp. Davis, Bot. Gazette, **22**, 1896). They are doubtless reduced organs without function, not giving rise to any new formation.

2) The other kind of particular cells, the generative cells, as they have been named above, are, in contradistinction to the flask-shaped cells, productive. They arise at the top of the primary nemathecial filaments, by transformation of the end-cell or as a lateral outgrowth, they are rich in protoplasm and divide early with the consequence that they form small groups of active cells at the surface of the young nemathecium. From these cell-groups new cell-rows spring in a horizontal direction or directed upwards, with the result that numerous upward growing cell-rows are produced, forming a system of secondary nemathecial filaments issuing from an irregular layer situated near the bottom of the nemathecium. The cells of this layer are irregular of shape. The nemathecium is thus built up in two distinct phases. The primary nemathecium is a rather low cushion composed of closely placed primary nemathecial filaments of moderate length, being immediate continuations of the cortical cell-rows; at the border the cell-rows are shorter and diverging outwards. By the further development of the nemathecium the upper portion arises, exclusively or mainly, from the generative cells, or their derivates, and the secondary nemathecial filaments are, therefore, not continuations of the primary ones. The whole

complex of cells arising from the generative cells must be considered as representing a new generation, comparable to the sporophytic generation (*Actinococcus*) of *Phyllophora Brodiæi* (comp. K. ROSENVINGE 1929) though there are essential differences. The *Actinococcus* generation arises in a fertile segment of the frond from an auxiliary cell, in a similar manner to a gonimoblast, which process, according to H. CLAUSZEN (1929) and KYLIN (1930 p. 27) must be supposed to have been preceded by a fertilisation, so that the nuclei of the sporophyte are diploid (8 chromosomes) whereas those of the gametophyte are haploid (4 chromosomes). The secondary (fertile) nemathecial cell-rows in *Ahnfeltia* arise from several, perhaps numerous, generative cells produced in particular organs: the primary nemathecia. The question then arises, what morphological significance must be attributed to the generative cells. Some would perhaps prefer to consider them as organa sui generis without any relation to other reproductive cells in the Florideæ, but this view, I think, is not satisfactory. The young groups of generative cells offer some resemblance with the incompletely developed procarps which occur so frequently in *Phyllophora Brodiæi* (K. ROSENVINGE 1929 fig. 10) and it appears not unlikely that they are, like these, reduced procarps, though differentiated carpogonia and auxiliary cells have never been ascertained. If this interpretation is right, it must be assumed that there are a great number of starting points for the secondary nemathecial filaments in the same nemathecium, though perhaps not so many as might be supposed because several of the cell-groups may be produced by the horizontally running cell-rows (comp. fig. 6) and a number of the cell-groups do not perhaps produce nemathecial filaments. By this

multiple origin of the sporogenous cell-rows the nemathecium of *Ahnfeltia* differs essentially from that of *Phyllophora Brodiæi*, where the whole complex of nemathecial filaments normally derives from one auxiliary cell.[1]

Further, as mentioned above, the nemathecial filaments of *Ahnfeltia* differ by not producing tetrasporangia but monosporangia which are not seriate but develop only in the end-cells. The question of the morphological significance of the monosporangia is no easy matter to solve. The fact that they occur in nemathecia suggests that they might be interpreted as originating from tetrasporangia which have failed to be divided owing to the wanting reduction division of the nuclei. Such a division at any rate does not take place in the monosporangia and it seems too to be precluded at any earlier moment; its occurrence seems further to be improbable as a fertilisation or an apomictic process has not been ascertained.

The secondary nemathecial filaments may also be interpreted as gonimoblast cell-rows arising by apogamy from the generative cells, and the whole complex of secondary nemathecial filaments would then be a compound cystocarpium, the gonimoblast filaments issuing from numerous generative cells. According to this view the monospores are to be regarded as carpospores: the nemathecia represent the carposporophytic phase and the tetrasporophytic phase is wanting. Such a compound cystocarp is not otherwise known among Florideæ.

The fact that the spores are terminal on sterile cell-

[1] It seems, however, that a large *Actinococcus* nemathecium may sometimes arise by fusion of primordia of nemathecia issuing from two or perhaps more contiguous auxiliary cells (comp. K. Rosenvinge 1929 p. 22 plate figs. V—VIII).

rows does not seem favourable to this view, as cystocarps of such a structure do not occur within *Gigartinales* to which the genus *Ahnfeltia* is usually referred. The interpretation of the secondary nemathecial filaments as gonimoblast filaments would be in better accordance with the facts known supposing that *Ahnfeltia* were related to the *Cryptonemiales* where both sexual and sporophytic nemathecia occur, and where cystocarps with a structure showing some resemblance to that of the nemathecia of *Anfeltia* are known (e. g. *Polyides*). The frond and the young, primary, nemathecia can be regarded as the gametophyte with modified procarps: the generative cells, which produce the secondary nemathecial filaments representing the sporophytic phase.

The number of chromosomes is four in the nuclei of the spores as well as in the nuclei of the secondary nemathecial filaments from which they arise, and probably the same number occurs in both phases of *Ahnfeltia*. This number must be the haploid number as no reduction of the chromosome number occurs and no fusion of nuclei has been ascertained, although not rarely fusions of cells occur in the first (gametophytic) phase as well as the sporophytic phase.

One or the other interpretation may be right, the nemathecium of *Ahnfeltia* will in any case remain a very peculiar formation otherwise hitherto unknown among Florideæ.

Postscript.

The researches of which the present paper gives an account were completed in the spring of 1930 and were intended to be embodied in the fourth part of my publication: The Marine Algæ of Denmark, which I hoped to complete at the end of 1930. As an illness prevented me from working for a long time, I preferred to publish my investigations on this subject in a separate paper which I succeeded in finishing and sending to the Academy for publication at the end of October 1930. It was only in November that I became acquainted with the note af B. D. Gregory: New light on the so-called parasitism of Actinococcus aggregatus, Kütz. and Sterrolax decipiens, Schmitz (Annals of Botany, vol. 44, no. 177, July 1930), which the author has kindly sent to me.

To judge from the short account of this note, the results of Gregory seem in the main to be in accordance with mine. The author maintains that *Sterrocolax* is not of parasitical nature but that the development of the cushions begins with a localized hypertrophy of the cortical tissue of *Ahnfeltia*. Within such a tissue he found filaments "terminated by darkly-staining somewhat pointed apices, and it is believed that these filaments give rise to the extramatrical tissue of *Sterrocolax*". It seems not improbable that these filaments or their darkly-staining apices might be identical with the generative cells described above. The author observed fusions between the medullary cells in the

neighbourhood of the nemathecia and he thinks it possible that they represent a very much reduced sexuality, a view with which I cannot agree. Monospores were grown in culture, but "after three to five months, only rudimentary disc-like structures have been obtained". GREGORY found in the medullary cells both a four and an eight chromosome complex, but he adds that it is not yet known whether the eight chromosome condition bears any relation to the cell-fusions. There is some evidence that there are eight chromosomes in the apical cells and in the monospores of *Sterrocolax decipiens*". As mentioned above, I found four chromosomes in the apical cells of the nemathecia; when eight chromosomes were observed in such a cell, it was shortly after the division of the nucleus. The author concludes that the mode of origin of *Sterrocolax decipiens* and its similarity in structure to *Ahnfeltia plicata* suggest the probability that it is the asexual biont of its so-called "host".

At the same time appeared another paper treating the same subject, namely E. CHEMIN: Ahnfeltia plicata Fries et son mode de reproduction. Bull. de la soc. bot. de France, t. 77 p. 342-354. The author examined the structure of the nemathecia but he did not observe the "Senker" of SCHMITZ. He points out that SCHMITZ did not say anything about the origin of the parasite and emphasizes the continuity of the cell-filaments at the boundary between the cortex and the nemathecium, but the photograph (plate IV) representing a vertical section of a nemathecium[1] also shows numerous cells intensely stained with hæmatoxylin in the bottom layer of the nemathecium. It seems probable that these cells are identical with those which I have described above as flask-shaped, though CHEMIN, who has observed them,

[1] Not a gall, as erroneously said at the foot of the plate.

does not mention their shape. The photograph further shows, at a higher level, in particular to the right, groups of darker cells which might possibly be identical with the generative cells mentioned above and their derivates.

In examining the germination of the monospores, Chemin observed the first stages of the young plants which I have not seen. He found that the germinating spore produced a short articulate cell-filament giving rise at its distal end to a disc which after two weeks might consist of some twenty cells. Though the smallest discs observed by me were only slightly larger than these, I have not observed any trace of such a germinating filament. The rare hyaline hairs observed in my cultures have nothing in common with it. It is remarkable that Chemin did not meet with any trace of chromatophores or phycoerythrine in the spores, while I found a distinct yellowish chromatophore. After one month the greatest discs measured 40 μ in diameter and were thicker in the middle than at the border. After two months the discs were only slightly more developed but they had multiplied by proliferation. Chemin concludes that the discs are probably the beginning of *Ahnfeltia*.

Bibliography.

C. A. Agardh (1822), Species Algarum. Vol. I pars posterior.

J. G. Agardh (1851), Species genera et ordines Algarum. II pars 2. — (1876). — Pars III (Epicrisis).

T. H. Buffham (1893), On the Antheridia, etc., of some Florideæ. The Journal of the Quekett Microscopical Club, Vol.V, ser. II.

Hugo Clauszen (1929), Zur Entwicklungsgeschichte von Phyllophora Brodiaei. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellschaft. Bd. 47.

English Botany. Vol. 16. 1803.

R. K. Greville (1830), Algæ Britannicæ.

L. Kolderup Rosenvinge (1929), Phyllophora Brodiæi and Actinococcus subcutaneus. K. D. Vid. Selsk. Biologiske Meddelelser. 8. Bind, 4, København.

F. T. Kützing (1869), Tabulae phycologicae **19.** Bd. Nordhausen.

H. Kylin (1930), Über die Entwicklungsgeschichte der Florideen. Lunds Univ. Arsskrift. N. F. Avd. 2, Bd. 26, Nr. 6.

H. C. Lyngbye (1819), Tentamen Hydrophytologiæ Danicæ. Hafniæ.

Fr. Schmitz (1894), Die Gattung Actinococcus Kütz. Flora.

Fr. Schmitz and P. Hauptfleisch (1896), Gigartinaceae. Engler u. Prantl, Die natürl. Pflanzenfam. I, 2.

Forelagt paa Mødet den 14. November 1930.
Færdig fra Trykkeriet den 28. Februar 1931.

BIOLOGISKE MEDDELELSER

UDGIVNE AF

DET KGL. DANSKE VIDENSKABERNES SELSKAB

6. BIND (Kr. 18,10):

	Kr. Ø.
1. Lundblad, O.: Zur Kenntnis der Quellenhydracarinen auf Møens Klint nebst einigen Bemerkungen über die Hydracarinen der dortigen stehenden Gewässer. Mit 7 Tafeln und 5 Textfiguren. 1926	5.00
2. Børgesen, F.: Marine Algæ from the Canary Islands, especially from Teneriffe and Gran Canaria. II. Phæophyceæ. 1926	6.00
3. Ostenfeld, C. H.: The Flora of Greenland and its Origin. 1926	3.35
4. Fibiger, Johannes and Møller, Poul: Investigations upon Immunisation against Metastasis Formation in Experimental Cancer. With 5 plates. 1927	2.75
5. Lind, J.: The Geographical Distribution of some Arctic Micromycetes. 1927	1.50
6. Børgesen, F.: Marine Algæ from the Canary Islands, especially from Teneriffe and Gran Canaria. III. Rhodophyceæ. Part 1. Bangiales and Nemalionales. 1927	4.50
7. Lindhard, J.: Nogle Undersøgelser over den respiratoriske Kvotient under kortvarigt Muskelarbejde. 1927	1.00

7. BIND (Kr. 14,85):

1. Raunkiær, C.: Dominansareal, Artstæthed og Formationsdominanter. 1928	1.75
2. Petersen, C. G. Joh.: On some Biological Principles. 1928	2.00
3. Vimtrup, Bj.: Undersøgelser over Antal, Form, Bygning og Overflade af Glomeruli i Nyren hos Mennesker og nogle Pattedyr. 1928	1.30
4. Bensley R. R. og Vimtrup, Bj.: Undersøgelser over de Rouget'ske Cellers Funktion og Struktur. En Metode til elektiv Farvning af Myofibriller. 1928	1.00
5. Thomsen, Oluf: Die Erblichkeit der vier Blutgruppen des Menschen, beleuchtet durch 275 Nachkommenschaftsindividuen in 100 AB (IV)-Ehen (nebst 78 Kindern, von denen nur der eine (AB)-Elter bekannt ist). 1928	1.00
6. Krogh, A. and Hemmingsen, A. M.: The Assay of Insulin on Rabbits and Mice. 1928	0.70
7. Johnsson, J. W. S.: L'Anatomie mandchoue et les Figures de Th. Bartholin, étude d'iconographie comparée. 1928	2.00
8. Kemp, Tage: Om Kromosomernes Forhold i Menneskets somatiske Celler. 1929	1.75
9. Weis, Fr.: Fysiske og kemiske Undersøgelser over danske Hedejorder. Med særligt Henblik paa deres Indhold af Kolloider og Kvælstof. With a Resumé in English. 1929	8.25

8. BIND (Kr. 14,95):

Kr. Ø.

1. Børgesen, F.: Marine Algæ from the Canary Islands, especially from Teneriffe and Gran Canaria. III. Rhodophyceæ. Part II. Cryptonemiales, Gigartinales and Rhodymeniales. Les Mélobésiées par Mme Paul Lemoine. Avec 4 planches. 1929 .. 4.50
2. Thomsen, Oluf og Kettel, Karsten: De menneskelige Isoagglutininers og tilsvarende Blodlegemereceptorers Styrke i forskellige Levealdre. Med 1 Tavle. 1929 ..... 1.60
3. Krabbe, Knud H.: Recherches sur l'existence d'un œil pariétal rudimentaire (le corpuscule pariétal) chez les mammifères. Avec 11 planches (22 figures). 1929 ..... 2.80
4. Rosenvinge, L. Kolderup: Phyllophora Brodiæi and Actinococcus subcutaneus. With one plate. 1929 ..... 2.40
5. Thomsen, Oluf og Kettel, Karsten: Kvantitative Undersøgelser over de menneskelige Isoagglutininer Anti-*A* og Anti-*B*. 1929 ..... 0.65
6. Madsen, Th. et Schmidt, S.: Toxine et antitoxine diphtériques. 1930 ..... 2.00
7. Lundblad, O.: Die Hydracarinen der Insel Bornholm. Mit 9 Tafeln und 1 Textfigur. 1930 ..... 5.00
8. Lindhard, J. and Möller, Jens P.: On the Origin of the Initial Heat in Muscular Contraction. 1930 ..... 1.00

9. BIND (Kr. 17,45):

1. Børgesen, F.: Marine Algæ from the Canary Islands, especially from Teneriffe and Gran Canaria. III. Rhodophyceæ. Part III. Ceramiales. 1930 ..... 7.50
2. Ostenfeld, C. H. and Syrach Larsen, C: The species of the Genus Larix and their geographical distribution. With 35 illustrations and 8 maps. 1930 ..... 5.00
3. Schmidt, S.: Eksperimentelle Undersøgelser over forskellige Elektrolyters Indflydelse paa Difteritoksinets og det antidifteriske Serums Stabilitets- og Neutralisationsforhold med særligt Henblik paa Reaktionshastigheden imellem Toksin og Antitoksin. 1930 ..... 5.50
4. Hagerup, O.: Études des Types biologiques de Raunkiær dans la flore autour de Tombouctou. Avec 5 Planches. 1930 ..... 5.25

10. BIND (under Pressen):

1. Jensen, Ad. S.: Der grosse europäisch-sibirische Kreuzschnabelzug 1927. 1930 ..... 1.00
2. Kolderup Rosenvinge, L.: The Reproduction of Ahnfeltia Plicata. 1931 ..... 1.75

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab.
Biologiske Meddelelser. X, 3.

FORTSATTE FYSISKE OG KEMISKE UNDERSØGELSER OVER DANSKE HEDEJORDER OG ANDRE PODSOLDANNELSER

AF

FR. WEIS

WITH AN ENGLISH SUMMARY:
FURTHER INVESTIGATIONS ON DANISH HEATH SOILS AND OTHER PODSOLS

MED 2 TAVLER

KØBENHAVN
HOVEDKOMMISSIONÆR: ANDR. FRED. HØST & SØN, KGL. HOF-BOGHANDEL
BIANCO LUNOS BOGTRYKKERI A/S
1932

Pris: Kr. 9,25.

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskabs videnskabelige Meddelelser udkommer fra 1917 indtil videre i følgende Rækker:

Historisk-filologiske Meddelelser,
Filosofiske Meddelelser,
Mathematisk-fysiske Meddelelser,
Biologiske Meddelelser.

Hele Bind af disse Rækker sælges 25 pCt. billigere end Summen af Bogladepriserne for de enkelte Hefter.

Selskabets Hovedkommissionær er *Andr. Fred. Høst & Søn*, Kgl. Hof-Boghandel, København.

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab.
Biologiske Meddelelser. **X**, 3.

FORTSATTE FYSISKE OG KEMISKE UNDERSØGELSER OVER DANSKE HEDEJORDER OG ANDRE PODSOLDANNELSER

AF

FR. WEIS

WITH AN ENGLISH SUMMARY:
FURTHER INVESTIGATIONS ON DANISH HEATH SOILS AND OTHER PODSOLS

MED 2 TAVLER

KØBENHAVN
HOVEDKOMMISSIONÆR: ANDR. FRED. HØST & SØN, KGL. HOF-BOGHANDEL
BIANCO LUNOS BOGTRYKKERI A/S
1932

FORORD

Ved Gennemførelsen af de foreliggende, som ved tidligere, Undersøgelser har jeg faaet en fortrinlig og uundværlig Hjælp af forskellige Medarbejdere. Dette gælder i første Række mine Assistenter, blandt hvilke særlig Forstkandidat CECIL TRESCHOW har ydet mig en udmærket Assistance, i Kraft af saavel hans levende Interesse for de foreliggende Problemer som hans store Evner som Analytiker. Men ogsaa Forstkandidat ERIK LASSEN, Frk. cand. mag. ERNA BACH og Mag. sc. ERIK GABRIELSEN har hver for sig ydet fortræffeligt Arbejde ved Udførelsen af de talrige, ofte tidsrøvende og ensformige Bestemmelser. Desuden har Assistent i Statsskovvæsenet AXEL S. SABROE altid været rede til Prøveudtagning, Maalinger og Fotograferinger paa Forsøgsarealet i Haarup Sande. Frøken I. ANDERSEN har været behjælpelig med Udregninger, Fru BODIL STRUBBERG har udført Originalerne til de farvelagte Jordprofiler, og Landinspektør ERIK V. HARBOE har tegnet og optrukket de i Afhandlingen indføjede Kurver. Alle disse interesserede Medarbejdere bringer jeg herved min bedste Tak.

Endvidere takker jeg Carlsbergfondets Direktion, der beredvilligt har bevilget mig Midler til Anskaffelse af Platindigler og forskellige Apparater, samt Professor, Dr. E. BIILMANN, der, før jeg selv kom til at raade over det nødvendige Materiale, elskværdigt overlod mig Platinskaale til Disposition.

Den kgl. Veterinær- og Landbohøjskoles
plantefysiologiske Laboratorium.

August 1931.

FR. WEIS.

I. Indledning.

Det er som bekendt ikke blot paa vore Heder, men ogsaa hyppigt i vore Skove, særlig rene Bøge- og Granskove, samt i vore Moser, at vi finder typiske Podsoljorder. Desuden kan vi finde Podsoldannelser i Klitter af sammenføget Sand og ikke sjældent i vore dyrkede Agerjorder, hvor der tidligere har været Skov, Hede eller Mose, og hvor kun en Del af den ved Podsoleringen fremkaldte Lagdeling er bleven forstyrret ved Jordens mekaniske Bearbejdning. Podsoleringsprocesserne kan nemlig gaa ret dybt, saa de nederste Lag unddrager sig Markredskabernes Paavirkning. Ved Grøftegravning, Dræning eller en ud over den almindelige foretagen Dybpløjning kan der saa senere afsløres Lag, der ikke hører med til de almindelige geologiske Aflejringer, men udgør en Bestanddel af den Jordbund, der skylder klimatiske og biologiske Faktorer sin Oprindelse.

Foruden en Række Varianter af podsolerede Hedejorder har mine mange, tildels offentliggjorte, Undersøgelser over Skovjorder givet mig Materiale i Hænde til at studere stadig flere Typer af danske Podsoljorder. Og skønt det foreliggende Arbejde væsentligst beskæftiger sig med Hedejorder, har jeg da her medtaget nogle hidtil ukendte eller mindre kendte Aldannelser, der forekommer i Jorder af en helt anden Type end Hedens, tildels paa Landets

gode Morænejorder. Jeg maa dog straks bemærke, at disse andre Typer her kun behandles lejlighedsvis, nærmest med Henblik paa Allagenes Struktur og fysiske Ejendommeligheder, der frembyder en vis Interesse ved indbyrdes Sammenligning. Men fortsatte Undersøgelser vil sikkert vise, at Aldannelser er meget mere almindelige i vort Land end hidtil antaget. Jeg har saaledes for ganske nylig fra Skuderløse ved Haslev modtaget Materiale af en meget tyk, haard, mørkebrun Al, der meget minder om Hedealen, men som jeg endnu ikke har naaet nærmere at undersøge, og mundtlige Beretninger om Forekomsten af Al fra en hel Række Lokaliteter, som jeg endnu ikke selv har haft Lejlighed til at besigtige, er tilflydt mig i de sidste Aar. Maaske vil jeg da senere komme ind paa en mere indgaaende Undersøgelse af disse Alformer og deres Oprindelse.

I en tidligere Publikation[1] har jeg redegjort for en Række fremherskende Egenskaber ved danske Hedejorder, dels fra Bakkeø-, dels fra Hedefladelokaliteter. Der tilstræbtes ved disse Undersøgelser at bestemme saadanne Bestanddele af eller Ejendommeligheder hos Hedens Jordbundstyper, som kunde antages at være af Betydning for Bedømmelsen af disses Værdi til Opdyrkning. Ved Siden af en Bekræftelse paa tidligere Undersøgelsers Resultater angaaende den podsolerede Hedejords store Fattigdom paa de almindelige Plantenæringsstoffer med Undtagelse af Kvælstof, der endog findes i paafaldende store Mængder, bragte disse Bestemmelser det nye, at Hedejorden kan indeholde anselige Mængder af saavel organiske som uorganiske Kolloider, og at det er disse, der hovedsagelig er bestemmende for dens vandholdende og

[1] Fr. Weis: Fysiske og kemiske Undersøgelser over danske Hedejorder, med særligt Henblik paa deres Indhold af Kolloider og Kvælstof. Det kgl. danske Videnskabernes Selskab. Biologiske Meddelelser. VII, 9. 1929.

næringsstofadsorberende Evne, saa at et vist Indhold af disse Bestanddele — efter at de ved passende Bearbejdning er bragte op i Overfladen (i Dyrkningslaget) og her blandede med den fornødne Mængde Mergel (Kalk) — giver Udsigt til, at Hedejorden kan blive en særdeles god Dyrkningsbund saavel for Skovtræer som for Ager- og Havebrugsplanter[1]. — De store Mængder af Kvælstof, der i faste organiske Bindinger er ophobede dels i Lyngskjolden, dels i Alen, viste sig ogsaa i betydelig Udstrækning at kunne bringes i Cirkulation ved Frigørelse af Plantenæringstoffer som Ammoniak og Salpetersyre — indtil hvilken Grænse, maa fremtidige Undersøgelser, som ogsaa er paabegyndte, vise.

Resultater af saa stor økonomisk Rækkevidde som de foran anførte bør naturligvis kun udledes af et stort Undersøgelsesmateriale, som ogsaa stod til Forfatterens Raadighed. Men for at udelukke enhver Tvivl om deres Rigtighed var det dog ønskeligt at faa dem yderligere bekræftede ved Analyser fra flere Lokaliteter. Ved en saadan Gentagelse meldte sig da ganske naturligt ogsaa Spørgsmaalet om at faa endnu flere Egenskaber ved Hedejorden belyste og andre Undersøgelsesmetoder bragte i Anvendelse. Og i Betragtning af, at Materialet til de tidligere udførte Bestemmelser var taget fra Arealer, der ikke var helt uberørte, men allerede i nogle Aar havde været bearbejdede og kalkede, tildels endog dyrkede, saa at deres oprindelige Lagdeling for en Del var forstyrret, og der allerede var sket en betydelig Formuldning i Humuslaget (Lyngskjolden), som var blandet med Blegsandet, var det særlig vigtigt at udstrække Undersøgelserne til ganske jomfruelig, aldrig

[1] Se Fr. Weis: Betragtninger over Hedejordens Værdi til Opdyrkning. Bidrag til en Omvurdering af vore Heder. Meddelelser fra Dansk Skovforenings Gødningsforsøg, VIII. Dansk Skovforenings Tidsskrift 1929.

dyrket, uberørt Hedejord, hvor alle Podsoljordens Horizonter var tilstede i deres naturlige Leje. Alene herigennem kunde der opnaaes et mere udtømmende og sikkert Kendskab til Hedejordens oprindelige og mest typiske Egenskaber, af større almen Værdi for Bedømmelsen af tilsvarende Jordbundstyper andetsteds.

Et saadant Areal blev i Efteraaret 1929 af »Det danske Hedeselskab« stillet til Disposition for et Plantningsforsøg for at afprøve de af mig foreslaaede nye Bearbejdningsmetoder. Et tilsvarende paa en Bakkeølokalitet havde været ønskeligt til Sammenligning, men et saadant kunde foreløbig ikke overlades mig. Og her er da kun lejlighedsvis indføjet nogle Bestemmelser udførte paa Bakkeø-Materiale fra Godsejer, Dr. med. K. A. Hasselbalchs Ejendom »Heimdal« ved Hoven, af hvilken en Del, Grimlund Hede, ligger paa Varde-Aadum Bakkeø.

De andre Lokaliteter, hvorfra Podsoldannelser er medtagne til Undersøgelse, er af en fra Hedejorden ret forskellig Art. Her bliver saaledes Tale om et Sandflugtsareal, hvor der paa den ene Side, i de sammenføgne Klitter (Indsande, Kytter), er foregaaet en endog meget kraftig Podsolering, medens de afføgne Partier, der har afgivet Materiale til Klitdannelsen, egentlig slet ikke repræsenterer nogen Jordbund i pædologisk Forstand, men den omtrent rene, næsten uforvitrede Undergrund eller det Raamateriale, hvoraf en »Jordbund« dannes ved klimatiske og biologiske Faktorers Indvirkning. En saadan Jord er da i Virkeligheden langt vanskeligere at bringe i Kultur end de udpræget podsolerede Heder eller mere eller mindre podsolerede Klitter. Selve den naturlige Vegetation har vanskeligt ved at erobre den. Det er hovedsagelig Lichener og meget nøjsomme Mosser, der kan danne en tynd Skorpe

over disse »afføgne Sande«, hvor selv Lyngen kun optræder i smaa og spredte Tuer, og nogle faa Græsser og Halvgræsser finder en fattig Voksebund. Et Forsøg paa at skabe en »Jordbund« af et saadant Materiale og paa at faa ordentlig Trævækst frem her affødte de paagældende Undersøgelser. Dette i sig selv særdeles vellykkede Plantningsforsøg, hvorom der skal afgives en mere detailleret Beretning andetsteds, har afgivet Bevis for, at det er muligt gennem videnskabelig Forskning at finde Metoder til at bringe de af Naturen mest ufrugtbare og golde Omraader af vort Land, veritabel Ørkenjord, i Kultur, hvilket for saa vidt ogsaa er en Erobring for Videnskaben af praktisk Betydning, som der findes slet ikke saa smaa Arealer af den Slags rundt omkring i Landet, og særlig i de jyske Hedeegne.

Som en Modsætning til disse allerfattigste Jorder er der endelig, som allerede nævnt, medtaget nogle hidtil ret upaaagtede Podsoldannelser i Landets frugtbare Moræne-jorder, hvorpaa der foreløbig kun er anstillet nogle orienterende mekaniske Analyser for at bestemme deres »Kolloid«indhold, som opfordrer til nærmere, fremtidig Undersøgelse. Disse Bestemmelser kan naturligvis ikke direkte sammenlignes med Analyseresultaterne efter den Tamm'ske Metode, der her, som i mit forrige Arbejde, er anvendt til Bestemmelse af det uorganiske Kolloidkompleks (Al_2O_3, Fe_2O_3 og SiO_2) i Hedejorderne og i Sandjorderne fra Sandflugtsarealet. Men da der ogsaa i nærværende Arbejde er tillagt Kolloiderne en saa fremtrædende Rolle som den Bestanddel af Jordbunden, hvortil nogle af dens vigtigste fysiske Egenskaber er knyttede, og disse igen er bestemmende for Jordbundens Værdi som Substrat for Plantelivet, er der for de ovennævnte lerede Podsoljorders

Vedkommende anvendt Metoder, der kunde give et vist Maal for deres Lerindhold.

II. Anvendte Undersøgelsesmetoder.

Som bemærket i Indledningen er de i et tidligere Arbejde behandlede Undersøgelser over Hedejord her foretagne paa nyt Jordbundsmateriale, ikke blot paa Hedejord, men ogsaa paa Materiale fra andre Lokaliteter for at faa de tidligere vundne Resultater bekræftede paa bredere Basis. De Metoder, der tidligere var anvendte, er beskrevne i det paagældende Arbejde, hvortil der her maa henvises[1]. I de foreliggende fortsatte Undersøgelser er der imidlertid gjort Brug af flere, væsentligst nyere Metoder, for hvilke der da ganske kort skal gøres Rede, medens der for Detaillernes Vedkommende henvises til de Afhandlinger eller Vejledninger, i hvilke de nærmere er beskrevne, for saa vidt det ikke drejer sig om almenkendte Fremgangsmaader.

Vægtfyldebestemmelser blev udførte efter Pyknometermetoden.

Bestemmelser af Rumfangsvægt og Porevolumen i Hedejord er udførte paa de S. 32—35 omtalte Blokke, hvori de forskellige Horizonter har bevaret deres naturlige indbyrdes Lejring, efter Kopeckys Metode[2]. Jordsøjlerne blev udtagne med et Staalbor *B* (se Fig. 1), der rummede 200 cc. Ved Hjælp af et Haandtag *H*, som blev paaskruet Borets ene Ende, kunde dette drives ind i Jorden. Boret var for-

[1] Fr. Weis: Fysiske og kemiske Undersøgelser over danske Hedejorder. Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab. Biologiske Meddelelser. VII, 9. 1929. S. 39—45.

[2] J. Kopecky: Die physikalischen Eigenschaften des Bodens. Intern. Mitteil. für Bodenkunde Bd. IV 1914 Heft 2/3.

Se ogsaa Fr. Schucht: Grundzüge der Bodenkunde. 1930. S. 362—363.

neden tilslebet saaledes, at den inderste Kant i Væggen stod urørt, for at forhindre, at Jordsøjlen ved Udtagningen blev sammenpresset fra Siden. Naar Boret forsigtig var drevet ind i Jorden, overskar man med en bred, tynd Kniv Jordsøjlen ved Borets øverste og nederste Ende, idet man fjernede Haandtaget og Jorden paa Borets ene Side. Paa Haandtagets Plads anbragtes derefter et Laag, *L*, og Jordsøjlens Vægt bestemtes. Jordens Vandindhold bestemtes i en samtidig udtagen Prøve paa c. 20 gr, der blev hensat til Tørring i Vejeglas ved 105°.

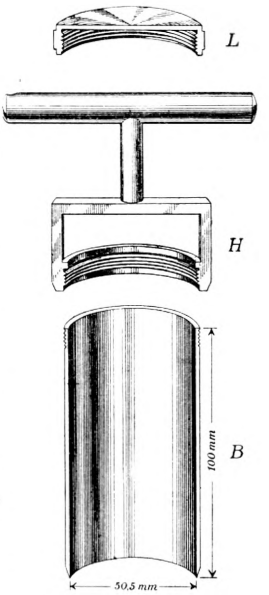


Fig. 1. Jordbor, til Udtagelse af Prøver for Bestemmelsen af Rumfangsvægt, Porevolumen m. m.

Soil drill to draw samples for determinations of volumen weight, pore volumen etc.

Har man fundet Jordens Vandindhold, kan man beregne den udtagne Cylinders Indhold af Tørstof og deraf Volumenvægten, d. e. Vægten af 1000 cc naturlig Jord i tørret Tilstand. Da nogle af Jordprøverne indeholdt ret store Sten, blev Bestemmelserne korrigerede ved Subtraktion af disses Vægt og Volumen fra den vaade Jords. Kaldes Volumenvægten for v, og Jordens specifike Vægt s (bestemt ved Hjælp af Pyknometer), beregnes det procentiske Rumfang af fast Substans i Jorden, f, af Ligningen $\frac{v \cdot 100}{1000 \cdot s} = f$. Jordens Porevolumen, udtrykt i Procent, faaes da ved at subtrahere denne Størrelse fra 100. I Naturen er dette Volumen ikke altid luftførende, men, især for de her omtalte Jorders Vedkommende, ofte delvis eller helt fyldt med Vand. Et Ud-

tryk for Jordens Indhold af Luft faar man ved at trække Vandindholdet, omregnet i Rumfangsprocent, fra Porevolumenprocenten.

Bestemmelse af Jordens vandholdende Evne. Her anvendtes en Metode, der er udarbejdet og beskrevet af G. J. Bouyoucos (1929)[1]. Metoden gaar ud paa at bestemme den Mængde Vand, som tilbageholdes af en gennemfugtet Jordprøve, naar den udsættes for en konstant Sugning. Derved fremkommer der for forskellige Jordprøver Værdier, som kan benyttes til Sammenligning. I Büchnertragte (Nutsch) paa 43 × 20 mm anbragtes Jordprøverne paa hærdet Filtrerpapir, saaledes at de fyldte $^3/_4$ af Tragten. Derefter blev de omhyggeligt gennemfugtede ved Henstand med Vand, for de humusrige Jorders Vedkommende i 3—4 Timer. Sugningen blev foretaget med en Vandluftpumpe, idet Büchnertragten anbragtes paa en Sugeflaske. Da det er nødvendigt at anvende samme Sugekraft ved alle Bestemmelserne, maa man sørge for, at Vandets Temperatur (af Hensyn til dets Viskositet og Damptryk) holdes konstant. Dette opnaas med tilstrækkelig Nøjagtighed ved at benytte Ledningsvand fra samme Hane og lade dette løbe nogen Tid, før Bestemmelserne foretages. Vandet fra Sugepumpen strømmede gennem et Kar, hvori Sugeflasken stod, og det samme Vand blev brugt til Fugtning af Jordprøverne lige før Sugningen.

Sugetiden var 15 Minutter, da det viste sig, at efter 10 Min. kom der kun faa Draaber Vand fra Jordprøverne, og ved Sugning ud over 15 Min. gik der ikke nævneværdig mere Vand bort. For at forhindre, at der under Sugningen fordampede Vand fra Jordens Overflade, blev der over

[1] G. J. Bouyoucos: A New, Simple and Rapid Method for Determining the Moisture Equivalent of Soils and the Role of Soil Colloids on This Moisture Equivalent. Soil Science XXVII. 1929. p. 233.

Büchnertragten anbragt et tæt sluttende, perforeret Urglas, hvis Huller var dækkede af et Lag fugtig Bomuld. Differensen i Vægten af den tørre Jord og Vægten efter Gennemblødningen og Sugningen angiver den Mængde Vand, som Jorden har formaaet at holde tilbage. Bestemmelserne blev foretagne med lufttør Jord, og Middeltallet af 3 Bestemmelser anvendtes til Beregning af den relative vandholdende Evne paa Tørstof.

Mekaniske Analyser. I mit forrige Arbejde fra 1929[1] havde jeg foruden Sigtning anvendt Slemning i strømmende Vand efter KOPECKYS Metode. Jeg bemærkede allerede deri (S. 51 og 52), at det havde været at foretrække, om disse Analyser var blevne udførte efter de mere moderne, internationalt anvendte Pipettemetoder, men Analyserne var udførte, før man var enedes om saadanne, og Enigheden gælder forøvrigt i Øjeblikket ogsaa kun Principet for disse Bestemmelser, Sedimentationshastigheden, medens der endnu langt fra er Enighed om de dertil bedst egnede Apparater, af hvilke der i de senere Aar er konstrueret en hel Række, indbyrdes ret forskellige. Jeg har da maattet gøre mit Valg mellem disse.

Til Sigtning af de grovere Bestanddele er anvendt et System af Sigter, konstruerede af »Chemisches Laboratorium für Tonindustrie« og benævnte »Normal-Siebbüche mit einschliesslich Normen-Gewebe aus Phosphorbronzedraht«. Til Sigtningen anvendtes yderligere et særlig konstrueret Rysteapparat, der efter 5—6 Timers Rystning gav en fuldstændig ren Fordeling i de enkelte Fraktioner. Der sigtedes i følgende Fraktioner: 1,2 — 0,54 — 0,25 — 0,12 mm. Der blev hver Gang anvendt 100 gr Jord og vejet med 0,1 gr Nøjagtighed.

[1] l. c. S. 38—39.

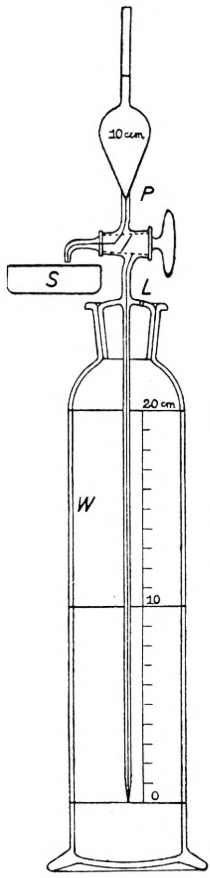


Fig. 2. Andreasens Slemningsapparat.

Andreasens elutriation apparatus.

Til den finere Fraktionering er anvendt dels A. H. M. Andreasens Slemningsmetode dels G. J. Bouyoucos saakaldte Hydrometermetode.

Andreasens Metode, som i sin nyeste Udformning er beskreven af ham selv, bl. a. i nedennævnte Publikationer[1], gaar i Korthed ud paa følgende. Der benyttes et hertil særlig konstrueret Slemningsapparat af Udseende som vist paa Fig. 2. Til hver Analyse anvendes 10 gr Jord, der i Forvejen er sigtet saaledes, at ingen Partikler er over 0,12 mm i Kantstørrelse. Materialet opslemmes i en $^1/_{2500}$ mol. Natriumpyrofosfatopløsning for paa enhver Maade at være sikret mod Koagulationer. (Det foreliggende Materiale var i Forvejen gennemprøvet af Professor Andreasen, der havde anbefalet netop denne Koncentration af Natriumpyrofosfat til Opslemning). Det til Undersøgelse bestemte Stof blødes ud i c. 20 Min., hvorefter det kvantitativt bringes over i Sedimentationscylindren, der herefter fyldes op til øverste Mærke.

[1] A. H. M. Andreasen und J. J. V. Lundberg: Apparat zur betriebsmässigen Feinheitsbestimmung der Mörtelstoffe und über einige damit ausgeführte Untersuchungen. »Zement«. Wochenschr. f. Hoch- u. Tiefbau. Jahrg. 1930, Nr. 30/31.

A. H. M. Andreasen: Einige Beiträge zur Erörterung der Feinheitsanalyse und ihre Resultate. Archiv f. Pflanzenbau. VI. Bd. 2. Heft. Berlin 1931.

A. H. M. Andreasen: Fremgansmaade ved Undersøgelse af forskellige (formalede) Produkters Finhed. Kemisk Maanedsblad. 10. Aargang (1929) Nr. 10.

Opslemningen gøres nu homogen, ved at Apparatet nogle Gange vendes kraftigt op og ned. Tidspunktet for Omrystningens Ophør noteres, og umiddelbart derefter, d. v. s. saa tidligt, at de sidste grove Korn endnu ikke har passeret Pipetteaabningen, udtages Nulprøven, der giver et Udtryk for Stofkoncentrationen i den oprindelige, homogene Opslemning. Der udtages nu med bestemte Mellemrum Prøver, som opfanges i smaa Sølvskaale, hvorefter disses Indhold inddampes over Vandbad til Tørhed og vejes. Til hvert Tidspunkt for Prøveudtagningerne vil der svare en bestemt Kornstørrelse, og man vil da kunne faa udtrykt i Procent, hvor meget af en vis Kornstørrelse der endnu er tilbage i Opslemningen. Resultaterne vil i det følgende være fremstillede dels tabellarisk dels grafisk, hvilket sidste, efter Prof. ANDREASENS Udsagn, skulde give det bedste Udtryk for Jordens Karakteristik.

BOUYOUCOS' Metode er baseret paa ved Hjælp af et Hydrometer (Aræometer, Fig. 3) at bestemme Vægtfylden i en Opslemning efter forskellige Sedimentationstider, hvorunder der kommer et Tidspunkt, efter 15 Min., da alt det opslemmede Materiale ligger i Størrelsesklassen mellem 0,02 og 0 mm og af ham anses for at være af kolloidal Beskaffenhed. Metoden blev første Gang beskrevet i April 1927[1], er derefter modificeret og bragt i Anvendelse paa stadig flere Egenskaber ved Jord, bl. a. til Udførelse af en detailleret mekanisk Analyse, hvorfor der er gjort Rede i en Række senere Meddelelser[2]. Den seneste Udform-

[1] G. J. BOUYOUCOS: The Hydrometer as a New and Rapid Method for Determining of the Colloidal Contents of Soils. Soil Science XXIII. p. 319. April 1927.

[2] G. J. BOUYOUCOS: The Hydrometer Method for Studying Soils. Soil Science. XXV. p. 365. May 1928.

G. J. BOUYOUCOS: Making Mechanical Analysis of Soils in Fifteen Minutes. Ibid. XXV. p. 473, June 1928.

ning af Metoden, saaledes som den er fulgt her, er givet i Aug. 1930[1].

Det maa dog straks bemærkes, at Metoden, efter Forfatterens egne Angivelser, kun giver nøjagtige Resultater, hvor den anvendes paa mineralske Jorder, hvis organiske Stof er stærkt dekomponeret, medens den ikke slaar til over for Tørvejord og lignende Humusjorder. Den vil altsaa kun kunne anvendes for Hedejordernes dybere Lag, og sandsynligvis vil det organiske Stof i Allagene, navnlig i Humusalen, der jo har en helt anden Vægtfylde end de mineralske Bestanddele, gøre den uanvendelig her. Derimod skulde den egne sig vel for Leralsundersøgelserne, ikke blot til en finere mekanisk Analyse af disse Dannelser, men ogsaa til en kvantitativ Bestemmelse af deres Kolloidindhold. Overensstemmelserne mellem de Resultater, der er naaede ved denne og Andreasens Metode paa disse rent mineralske Jordlag er da ogsaa ret tilfredsstillende, medens Bouyoucos' Metode har svigtet ved Undersøgelserne af de mere humusrige Hedejorder, hvor ganske naturligt Humusstoffernes ringe Vægtfylde i Sammenligning med de mineralske Bestanddele — som Bouyoucos selv jo ogsaa har forudsagt — vil gøre den uanvendelig[2].

En mere indgaaende Beskrivelse af Metoden skal derfor

G. J. Bouyoucos: The Hydrometer Method for Making a Very Detailed Mechanical Analysis of Soils. Ibidem XXVI. p. 233. Sept. 1928.

G. J. Bouyoucos: The Ultimate Natural Structure of Soils. Ibid. XXVIII. p. 27. July 1929.

G. J. Bouyoucos: The Indirect Determination of Various Soil Characteristics by the Hydrometer Method. Ibid. XXX. p. 267, Oct. 1930.

[1] G. J. Bouyoucos: A Comparison of the Hydrometer Method and the Pipette Method for Making Mechanical Analysis of Soils, with new Directions. Journ. of the American Society of Agronomy. Vol. 23. Aug. 1930.

[2] Se herom ogsaa Hermann Gessner: Die Schlämmanalyse. Kolloidforschung in Einzeldarstellungen. Begr. von R. Zsigmondy, herausgegeben von H. Freundlich. Bd. 10. 1931. p. 114.

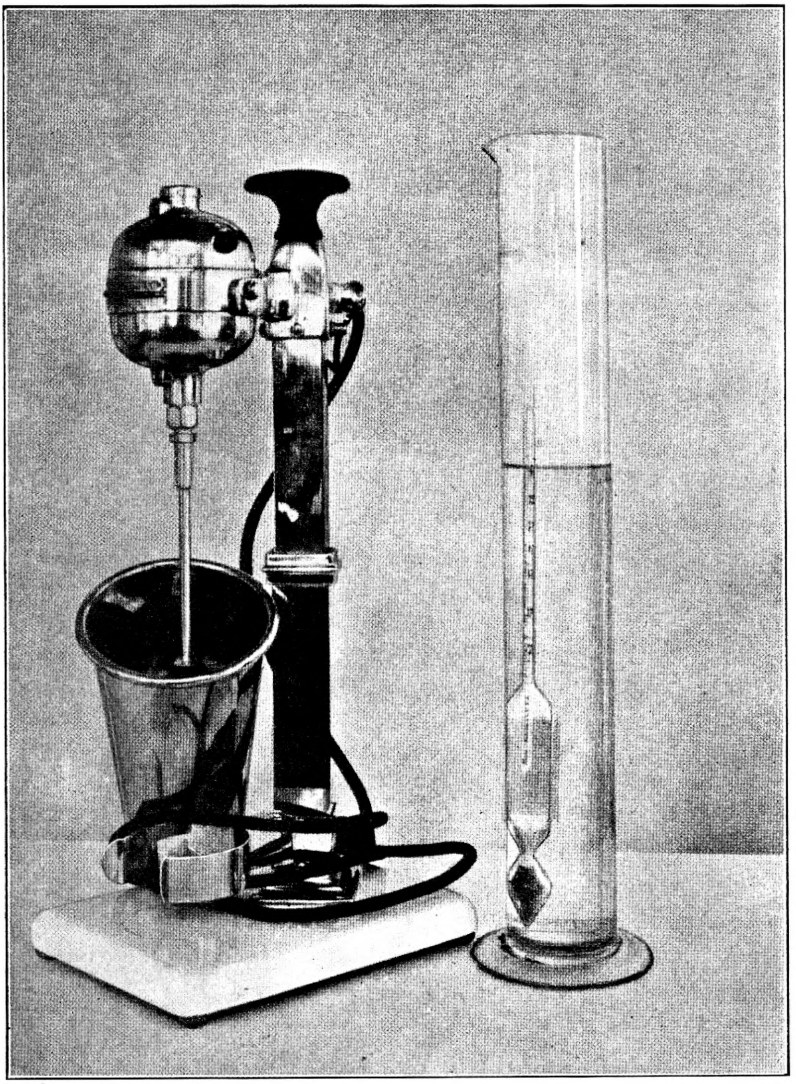


Fig. 3. Bouyoucos' Dispersionsmaskine (til Venstre) og Hydrometer (til Højre).

Bouyoucos' Dispersing Machine (left), Cylinder and Hydrometer (right).

heller ikke gives her, men kun nogle Hovedtræk. Det anvendte, lufttørrede Materiale (Finjord under 2 mm) blev efter fornøden Udblødning anbragt i en Dispersionsmaskine (en Cocktail-mixer, Fig. 3), hvis Konstruktion Bouyoucos ogsaa nøje beskriver, og som blev anskaffet fra det Firma, han anbefaler. Efter Tilsætning af 5 cc af en mættet og filtreret Natriumoksalatopløsning og 5 cc normal Natriumhydroksyd (for at forhindre Flokkulationer) samt destilleret Vand op til $1^1/_2$ Tomme fra Dispersionsbeholderens øverste Rand er 50 gr Lerjord eller 100 gr Sand- og Hedejord kraftigt bearbejdede i den motordrevne Maskine, henholdsvis 5 Min. (for Sandjorder) og 10 Min. (for Lerjorder). Derefter er Indholdet skyllet over i et hertil særlig kalibreret Cylinderglas (se ogsaa Fig. 3), og Vand paafyldt til et bestemt Rumfang, det hele kraftigt omrystet ved at lukke Cylinderglasset med Haandfladen, og Flydevægten umiddelbart derefter anbragt til Aflæsning i Opslemningen. Denne første Aflæsning kan besørges i Løbet af 40 Sekunder, og hvad der sedimenterer indenfor et Tidsrum af 1 Minut (Partikelstørrelser over 0,08 mm), regnes for »Sand«. Lignende Aflæsninger foretoges efter 2, 5, 15, 30 og 60 Min., og hver Gang blev Flydevægten hurtigt sænket i Cylinderglasset, og umiddelbart efter at den var bragt saaledes i Ro, at Aflæsningen kunde foretages, blev den taget op igen og aftørret. Der sørgedes for, at det anvendte Vand havde en Temperatur af c. 20° (67 F°), men hvis Temperaturen afveg herfra, udførtes en Korrektion for Hydrometeraflæsningen. Hydrometret var kalibreret for Jorder, hvis Vægtfylder ligger omkring 2,68. Det siger da sig selv, at Resultaterne maa blive desmere afvigende, jo mere kolloidalt Humus, af Vægtfylden 1,3—1,4, der findes indblandet Jordprøven.

Medens de fleste her anførte »Humus«bestemmelser er udførte efter samme, KNOPS, Metode ved vaad Forbrænding som den, der blev anvendt under mine tidligere Undersøgelser over Hedejord[1], er enkelte Bestemmelser fra den senere Tid udførte efter den af TOVBORG JENSEN beskrevne kalorimetriske Metode[2], ved hvilken Jordprøverne (særlig naar de er humusfattige) blandes med omtrent deres egen Vægt pulveriseret Svovl og presses sammen til en lille Briket, der da forbrænder i Kalorimeterbomben under et Ilttryk af 20 Atmosfærer for at opnaa den Temperatur, der er nødvendig for at faa Kulstoffet forbrændt fuldstændig til Kuldioksyd. Hvorledes Forbrændingsprodukterne absorberes, Sulfitet ved Brintoverilte iltes fuldstændigt til Sulfat, de efterfølgende Titreringer udføres, og man finder det endelige Kulstofindhold, fremgaar af den citerede Afhandling. En Række sammenlignende Analyser udførte efter denne og andre Metoder, bl. a. Kromsyreforbrændingen, viser den nøjeste Overensstemmelse, saa der er ingen Tvivl om, at denne for Jordbundsundersøgelser tilpassede kalorimetriske Bestemmelse af Kulstof egner sig fortræffeligt til Formaalet og vil frembyde en stor Besparelse i Tid uden Formindskelse af Nøjagtigheden i Forhold til de hidtil anvendte, langvarige, almindelige Forbrændingsmetoder. — Det vil i de følgende Analysetabeller blive specielt angivet, hvor TOVBORG JENSENS Metode er anvendt. Hvor intet saadant anføres, er Kromsyreforbrændingen benyttet.

[1] l. c. p. 40.

[2] S. TOVBORG JENSEN: Om Bestemmelse af Jordens Kulstofindhold ved Forbrænding i komprimeret Ilt. Tidsskr. for Planteavl 37 Bd. S. 151. 1931. Se ogsaa »Archiv für Pflanzenbau« Bd. VI. 1931. p. 299.

III. Jordbunden paa uberørt Hede. Grindsted Hedeslette.

A. Lokalitets- og Profilbeskrivelser.

Det før omtalte Forsøgsareal, der blev stillet til min Disposition af Det danske Hedeselskab, ligger inde i Grindsted Plantage, c. 3 km N.N.Ø. for Grindsted By og 6 km S.S.Ø. for Sønder Omme, paa en ganske plan Hedeflade c. 41 m over Havfladen. Da det udtoges i Efteraaret 1929, var det bevokset med kraftig Lyng o. a. Planter, som det vil fremgaa af den følgende Profilbeskrivelse, og at der paa det fandtes en tæt baade Lyngskjold og Al, fremgik bl. a. af, at det klare Vand i det fugtige Efteraar stod over Arealet. Nærmere bestemt ligger det i den sydlige Del af en Trekant, der begrænses henholdsvis af Grindsted—Troldhede og af Grindsted—Silkeborg Jernbaner samt af Landevejen Vejle—Tarm mellem Filskov og Sønder Omme, mellem Sønderkær Bæk mod Syd og Simmelbæk mod Nord (se Fig. 4).

Hedeslettens Natur og geologiske Oprindelse er nøje beskrevne af V. Milthers[1].

Hvad E. Dalgas[2] betegnede som den store Sønder Omme Flade, har vore Geologer senere delt op i mindre Hedesletter, og den her omhandlede Lokalitet hører da til, hvad V. Milthers betegner som Grindsted Hedeslette (l. c. S. 93—95 og de dertil hørende Kort, se ogsaa Fig. 4).

Ifølge denne Forfatter hører den paagældende Flade til de senglaciale Dannelser, bestaaende af Ferskvands Sand uden paafølgende Flyvesand. Det skulde da være en yngre

[1] Beskrivelse til Geologisk Kort over Danmark. Kortbladet Bække, ved V. Milthers. Danmarks geologiske Undersøgelse. I. Række Nr. 15. København 1925.

[2] E. Dalgas: Geographiske Billeder fra Heden. København 1867.

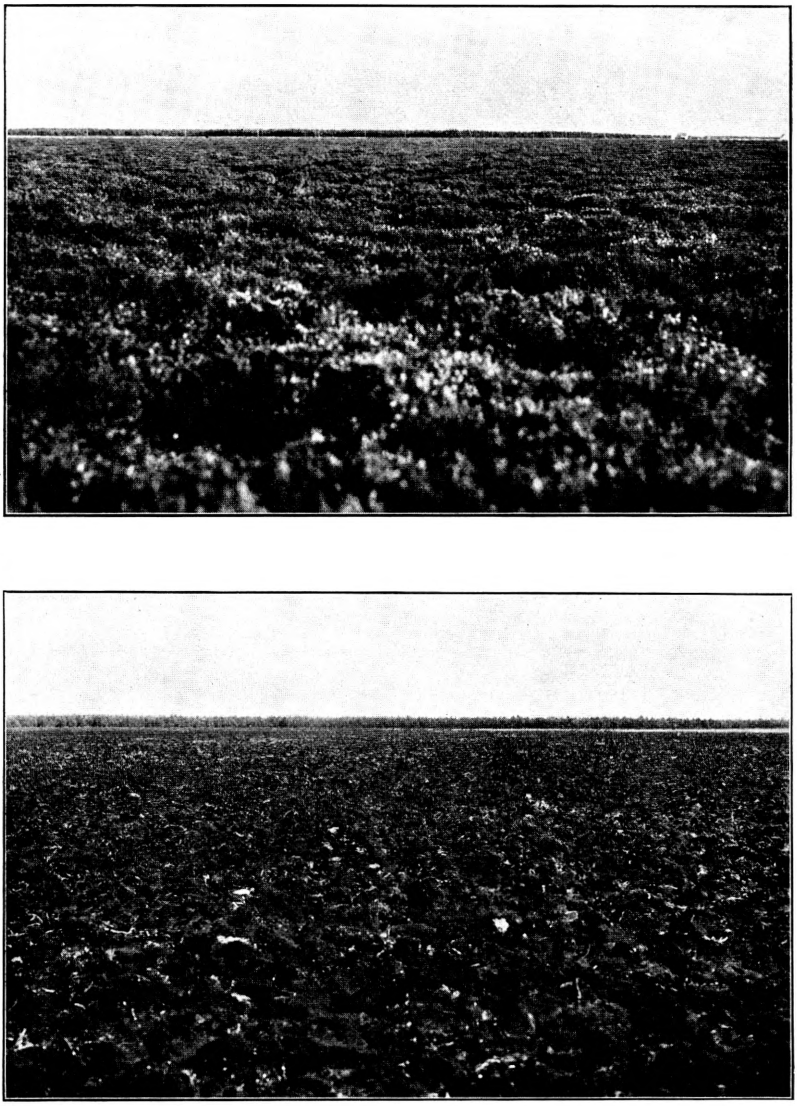


Fig. 4. Fra Grindsted Hedeslette. Foroven et Stykke uberørt Calluna-Hede. Forneden det skrælpløjede Forsøgsareal.

From Grindsted Heath-plain. Above Virgin Calluna-heath; below Experimental plot, superficially trenched.

Dannelse end den Flade, paa hvilken Skovsende Plantage er anlagt, og hvorfra jeg i mit sidste Arbejde havde hentet mit Hedeflademateriale. V. Milthers har nemlig i en senere Publikation[1] fremsat og begrundet den Opfattelse, at den Del af Brande-Paarup Fladen (hvilken han forøvrigt kalder Arnborg Hedeslette), der ligger omkring en Linje fra Skarrild til Sønder Omme (efter E. Dalgas hørende til Sønder Omme Fladen), har været dækket af Indlandsisen før den sidste Interglacialtid. Som Følge heraf maa det Parti af Hedesletten, hvorpaa Skovsende Plantage ligger, derfor være en betydeligt ældre Dannelse end den senglaciale Grindsted Hedeslette, hvilket ogsaa flere Ejendommeligheder ved denne sidste, som et gennemgaaende noget lavere Indhold af uorganiske Kolloider i Allagene og en ringere Stigning af de organiske Stoffers Indhold af Kvælstof med Dybden, ogsaa tyder paa.

Forsøgsarealets Form er et Rektangel paa 350 × 300 m, med Længderetning omtrent Nord—Syd (lidt hældende mod Nordøst og Sydvest), ialt paa 10,5 ha, hvorfra dog gaar et Midterbælte paa $^1/_2$ ha gennem Længderetningen. Paa denne Maade er Arealet inddelt i 10 Parceller à 1 ha med Bearbejdnings-, Kalknings- og Beplantningsformaal for Øje (se Fig. 5), og omtrent i Midten af hver af disse Parceller blev der d. 18. og 19. Novbr. 1929 — umiddelbart efter en Regnperiode — gravet et større Jordbundshul, hvorfra der dels blev optaget Profilbeskrivelser af de enkelte Lags (Horizonters) Udseende og Karakter samt foretaget Opmaaling af deres Tykkelse, dels udtaget Jordprøver fra disse Horizonter — A_1, A_2, A_3, B_1, (B_2) og C — til nærmere Undersøgelse i Laboratoriet. De forskellige Horizonter svarer til,

[1] V. Milthers: En jysk Hedeslette. Meddelelser fra Dansk geologisk Forening Bd. 7. S. 303. 1929.

hvad man i Almindelighed kalder Lyngskjolden eller Lyngmoren (A_1), Bleg- eller Blysand (A_2), Humusalen (A_3), Jernalen (B_1), Overgangen mellem Jernal og Undergrund (B_2) og den egentlige Undergrund (C). Der blev her lagt

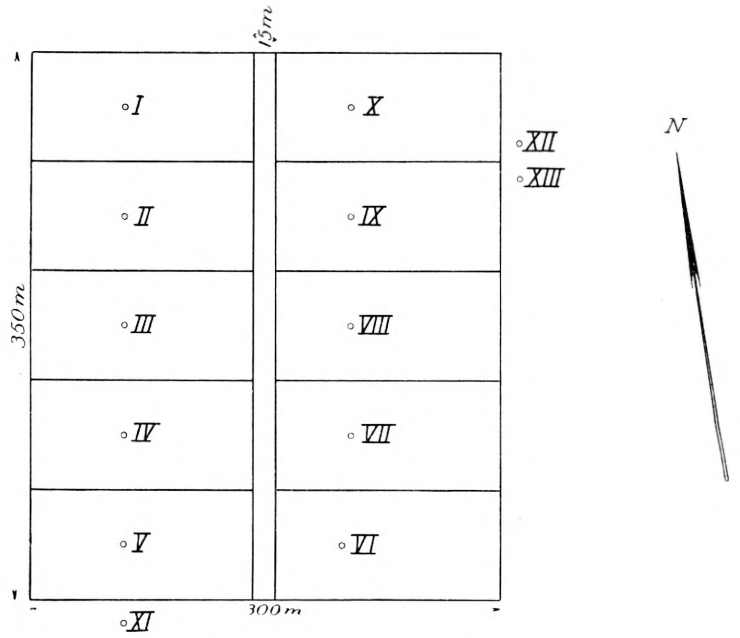


Fig. 5. Plan over Forsøgsarealet paa Grindsted Hedeslette. Romertallene svarer til de aabnede Profiler (I—XIII).

Plan of Experimental Area, Grindsted Heath. Roman numerals indicate the opened profiles (I—XIII).

Vægt paa nøje at holde disse Lag adskilte, hvilket ikke var sket i mine tidligere offentliggjorte Undersøgelser.

Hvor ensartet det paagældende Forsøgsareal var, vil fremgaa af efterfølgende Profilbeskrivelser, der ligesom Udtagelsen af Jordprøverne er foretagne af Assistent, Forstkandidat Cecil Treschow og her anføres efter hans Dagbog.

Profilbeskrivelser.

Parcel Nr. I.

Ret kraftig Vegetation af Hedelyng, isprængt rigeligt Rensdyrlav. Ret megen Tuegræs (*Carex*-Arter), særlig umiddelbart omkring Jordbundshullet.

Over Lyngskjolden[1] overalt Vand (det havde regnet kraftigt Dagen forinden), der ikke har kunnet synke, og i det gravede Hul iagttages det, at Vandet siver ud lige over Alen, som det øjensynlig ikke kan trænge igennem.

Profilen.

0—10 cm. Sort-brun Lyngskjold, der ret ujævnt gaar over i Blegsandslaget.

10—13 cm. Overgang mellem Lyngskjold og Blegsand.

13—18 cm. Blegsand, med temmelig mange humøse Partikler, særlig i det øverste Lag. Enkelte ærtestore, ret skarpe Sten (Kvarts). Meget skarp Overgang til Allaget.

18—24 cm. Sort Humusal, de øverste 2 cm med mange hvide Korn, men meget haard og fast.

24—31 cm. Jernal, der forneden gaar ret ujævnt over i Undergrunden og sender mange, ca. 70—80 cm lange, Tunger ned deri. Jernalen er rødligbrun, grynet og ret skør. 2—3 Gleistriber (vandrette).

31—65 cm. Overgang til Undergrund. Groft, storkornet, marmoreret Sand, med 3—4 tydelige Gleistriber. Enkelte mindre Sten.

65 cm og derunder. Undergrund af lysere gulbrunt Sand, meget groft, nærmest stenfast.

Parcel Nr. II.

Hist og her ret svag Lyng med megen Rensdyrlav. Ellers ret kraftig, ren Hedelyng. Overfladen i Modsætning til Parcel I tør, men Allaget i Profilen er dog meget fugtigt. Vand siver stadig ud ved dets Overflade.

Profilen.

0—11 cm. Sort til sort-brun Lyngskjold.

11—15 cm. Overgangslag mellem Lyngskjold og Blegsand.

15—25 cm. Blegsand, ret lyst med ret mange Smaasten, enkelte ret store. Skarp Overgang til Allaget.

[1] Udtrykkene »Lyngskjold« og »Lyngmor«, der bruges i Flæng, betyder det samme.

25—32 cm. Humusal, øverst med mange hvide Korn. Sort, fast og ganske haard.
32—40 cm. Jernal, med enkelte Smaasten, rødbrun, skør og grynet.
40—70 cm. Stærkt marmoreret Overgang til Undergrund med ujævn Grænse mod Allaget. Mange lange Altunger, 2—3 Gleistriber. Faa, men ret store, kantede Sten.
70 cm og nedefter. Undergrund af lyst, gulbrunt, meget groft Sand.

Parcel Nr. III.
Kraftig Lyng med rigeligt Rensdyrlav. Overfladen ret tør.

Profilen.
0— 8 cm. Sort, tørveagtig Lyngskjold.
8—13 cm. Lidt ujævnt Bælte, der danner Overgang til det egentlige Blegsandslag.
13—19 cm. Blegsand med ret mange mindre Sten, skarpt afgrænset mod Allaget.
19—26 cm. Meget haard, sort Humusal, øverst med mange hvide Korn, gaar ret skarpt over i Jernalen.
26—33 cm. Jernal, rødbrun, øverst lidt tørveagtig, længere nede skør og grynet, med en Del Smaasten.
33—60 cm. Overgang til Undergrund. Rødbrunt, storkornet Sand med ret korte Altunger og 4—5 Gleistriber.
60 cm og derunder. Undergrund af lyst, næsten hvidgult Sand af nogen anden Beskaffenhed end i Parcel I og II, ret groft og storkornet.

Parcel Nr. IV.
Ret kraftig Lyng med svag Indblanding af Rensdyrlav. Hist og her Tyttebær og Revling. Overfladen ganske tør.

Profilen.
0— 8 cm. Sort Lyngskjold.
8—12 cm. Ujævn Overgang mellem Blegsand og Lyngskjold.
12—20 cm. Ret svær Blegsand, rent, uden større Indblanding af Humus. Skarp Grænse mod Allaget.
20—26 cm. Humusal, sort tørveagtig, meget haard og fast, ret skarpt afgrænset mod Jernalen.
26—34 cm. Sortbrun Jernal med enkelte Smaasten, ret grynet og skør.
34—55 cm. Overgang til Undergrund. Rødgult og marmoreret Sand,

uden Gleistriber og kun med en enkelt Altunge i Profilen og en Del større og mindre Sten.

55 cm og derunder. Undergrund af lyst, gult Sand, meget groft.

Parcel Nr. V.

Kraftig Lyng med ret stærk Indblanding af Revling. Hist og her Tyttebær. Noget Rensdyrlav. Overfladen tør.

Profilen.

0— 8 cm. Sort Lyngskjold.

8—12 cm. Ujævn Overgang mellem Lyngskjold og Blegsand.

12—22 cm. Blegsand med mange skarpe og ret store Sten (Kvartsiter). Skarpt afgrænset mod Humusalen.

22—30 cm. Humusal, meget haard, i nederste Del mange, ret store Sten.

30—34 cm. Jernal, rødbrun, skør og grynet, med temmelig mange Sten.

34—70 cm. Marmoreret Overgang til Undergrund af ret groft Sand, foroven med mange ret store Sten, enkelte 20—30 cm lange Altunger. 1 enkelt Gleistribe i 60 cm Dybde.

70 cm og derunder. Undergrund af lyst, meget groft, rødligbrunt Sand.

Parcel Nr. VI.

Ret kraftig Lyng med nogen Indblanding af Rensdyrlav. Temmelig meget Græs i Tuer over den vestre Del af Parcellen. Paa Overfladen meget Vand, der ikke har kunnet trænge igennem Lyngskjolden.

Profilen.

0— 8 cm. Sort Lyngskjold.

8—12 cm. Overgang mellem Lyngskjold og Blegsand.

12—16 cm. Blegsand uden Sten, skarpt afgrænset mod Allaget.

16—24 cm. Humusal, meget haard og fast, øverst med mange hvide Korn.

24—30 cm. Jernal, rødbrun, og ret tørveagtig, med nogle baade runde og skarpe, større og mindre Sten, skør og grynet.

30—68 cm. Overgang til Undergrund, stærkt marmoreret. Sand med lange Altunger. Ingen Gleistriber. Nogle Sten.

68 cm og derunder. Undergrund af meget groft, lysegult Sand, uden Sten.

Parcel Nr. VII.

Lyng med ret kraftig Indblanding af Rensdyrlav, hist og her smaa Tuer af *Carex*, Overfladen næsten tør.

Profilen.

0— 8 cm. Sort Lyngskjold.

8—12 cm. Overgang mellem Lyng og Blegsand, med en Del Smaasten.

12—18 cm. Blegsand med mange store, skarpe, mest gule Sten, skarpt afgrænset mod Allaget.

18—23 cm. Humusal, meget haard og fast. Hist og her enkelte mindre Sten. Ogsaa ret skarpt afgrænset mod Jernalen.

23—29 cm. Jernal, rødbrun, foroven lidt tørveagtig, nederst skør og grynet, med temmelig mange Sten.

29—68 cm. Stærkt flammet Overgang til Undergrund med meget lange Altunger, ingen Gleistriber, nederste Del en ret særpræget, rødgul Zone.

68 cm og derunder. Undergrund af rent gult Sand, meget groft og uden Sten.

Parcel Nr. VIII.

Mod Syd ret stor, sumpet Strækning uden Lyng (med Græs og Sten). Ellers kraftig Lyng med jævn Indblanding af Revling og Rensdyrlav. Hist og her *Carex*. Ret fugtigt. Meget Vand siver ud over Allaget.

Profilen.

0—11 cm. Sort til sortbrun Lyngskjold.

11—14 cm. Overgang mellem Lyngskjold og Blegsand.

14—24 cm. Blegsand med meget faa Sten, smaa og skarpe. Skarp Overgang til Allaget.

24—34 cm. Meget haard og fast Humusal, skarpt afgrænset mod Jernalen.

34—38 cm. Rød og rødbrun Jernal med faa ærtestore Sten, foroven ret tørveagtig, længere nede skør og grynet.

38—80 cm. Stærkt marmoreret Overgang til Undergrund med Netværk af Altunger. Ingen udprægede Gleistriber. Rødbrunt til gulbrunt Sand.

80 cm og derunder. Undergrund af lyst, gult og meget groft Sand.

Parcel Nr. IX.

Kraftig Lyng, hist og her lidt Indblanding af Tuegræs, Revling og Rensdyrlav. Overfladen tør.

Profilen.

0— 7 cm. Lyngskjold, sort til sortbrun.
7—11 cm. Ujævn Overgang mellem Lyngskjold og Blegsand.
11—15 cm. Blegsand med mange smaa, skarpe, hvide og gullige Sten, skarpt afgrænset mod Allaget.
15—25 cm. Humusal, sort og temmelig haard, ret skarpt afgrænset mod Jernalen.
25—30 cm. Jernalen brun til rødbrun, meget skør og grynet, særlig forneden, indeholder mange, ret store, næsten udelukkende gule Sten.
30—70 cm. Overgang til Undergrunden marmoreret, med mange lange Altunger. Brunt til rødgult Sand. En Del større og mindre Sten. En enkelt tydelig Gleistribe.
70 cm og derunder. Undergrund af rødgult Sand.

Parcel Nr. X.

Temmelig kraftig Lyng, men med stærk Indblanding af Rensdyrlav. Hist og her Revling. Paa Overfladen Vand, der ikke har kunnet trænge igennem Allaget.

Profilen.

0—10 cm. Sort til sortbrun Lyngskjold.
10—13 cm. Ujævn Overgang mellem Lyngskjold og Blegsand.
13—20 cm. Blegsand, med ret store, skarpe, hvide og gule Sten, indtil valnødstore, skarpt afgrænset mod Allaget.
20—27 cm. Sort Humusal, haard og fast, men med en Del store Sten.
27—34 cm. Ret haard Jernal, forneden noget skørere og mere grynet i nederste Del.
34—72 cm. Overgang til Undergrund af meget stærkt marmoreret, rødgult Sand, med lange Altunger. Ingen Gleistriber.
72 cm og derunder. Undergrund af lyst, gult og meget groft Sand.

Som man af ovennævnte Profilbeskrivelser kan dømme, er Arealet tilsyneladende meget ensartet. Tykkelsen af de forskellige Lag varierer kun ganske ubetydeligt. Floraen er gennemgaaende ret kraftig Hedelyng, med pletvis Indblanding af hovedsagelig Rensdyrlav, lidt Tyttebær, Revling og *Carex*. Der er nogen Variation i Stenholdigheden

fra Parcel til Parcel, men intet Sted bliver denne dog særlig udpræget. Ligeledes varierer den øjeblikkelige Fugtighedstilstand noget fra Parcel til Parcel, for hvilket der er gjort nærmere Rede under hver enkelt Profilbeskrivelse.

Men desuden findes der rundt om paa Parcellerne nogle smaa, helt græsbevoksede, omtrent cirkelrunde Pletter, uden en Lyngplante, ca. 2 m i Diam., ret jævnt fordelte over Arealet.

En af disse Pletter (Parcel XI) beliggende Syd for Forsøgsarealet tæt ved Parcel V (se Fig. 5) blev nærmere undersøgt og beskrevet, idet der blev gravet et Jordbundshul i den, saaledes at man fik Profilen baade af selve Pletten og af den tilstødende, lyngbevoksede Jord. Den viste da det ejendommelige Billede, at i selve det græsklædte Hul fandtes intet Allag eller overhovedet ingen tilsyneladende Podsolering udover en 0—12 cm tyk Græstørv, som ret jævnt gik over i et tilsyneladende blegsandsagtigt Lag, der dog fortsattes uafbrudt, i hvert Fald saa dybt, Jordbundshullet var (over 1 m).

Lige paa Overgangen mellem det lyngklædte og græsbevoksede Areal fandtes der under den her c. 10—15 cm tykke Lyng- eller Græstørv et meget svært blegsandsagtigt Lag ned til c. 65 cm, hvor der fandtes en 1—2 cm tyk Alstribe. Denne Al var skør og grynet, rødlig, nærmest som Jernal. Allerede 35 cm ind i det lyngbeklædte Areal er Allaget steget op til 35 cm Højde og er allerede 10 cm tykt, delt i en 5 cm tyk Humusal og en 5 cm tyk Jernal. Den hele Dannelse ligner saaledes en Gryde uden Bund. 50 cm indenfor dens Rand har vi ganske det normale Billede af den omgivende Hedeflade. Følgende Prøver blev udtagne:

Profil Nr. XI.

A. Den græsbevoksede Plet.

Horizont	A_1	0—12 cm.	Græstørv.
—	A_2	ca. 20 -	Blegsandslignende Sand.
—	A_2	- 40 -	— —
—	A_2	- 60 -	— —
—	A_2	- 100 -	— —

B. Overgang mellem Græs og Lyng.

Horizont	A_1	0—10 cm.	Lyngskjold.
—	B_2	10—65 -	Blegsand.
—	A_3-B_1	65—67 -	Allag.
—	C	67 cm og derunder.	Groft Sand, egentlig Undergrund.

(Se nærmere Tabel XIV).

En Sammenstilling af Lagenes Tykkelse i de forskellige Profiler giver ligeledes godt Begreb om Ensartetheden i det paagældende Areal, idet de enkelte Maal i Regelen kun afviger meget lidt fra Gennemsnittet.

Størst Variation er der i Blegsandslagets Tykkelse, der med et Gennemsnit paa 7,0 cm varierer fra 10 cm til 4 cm. Allaget varierer nærmest kun, naar man sondrer mellem Humusal- og Jernal, idet Humusal med Gennemsnitstykkelse paa 7,4 varierer fra 10—5 cm, og Jernal med Gennemsnitstykkelse paa 6,2 cm varierer fra 8—4 cm. Men tager man de to Aldannelser sammen under eet, finder vi en Gennemsnitstykkelse paa 13,6 cm og kun en Variation fra 15—11 cm.

Lyngskjolden har en Gennemsnitstykkelse paa 8,9 cm og varierer fra 7—11 cm, altsaa ogsaa kun ganske ubetydeligt. Den egentlige Undergrund (det rene, grove Sand uden Spor fra de øvre Lag) begynder gennemsnitlig ved 67,8 cm Dybde, varierende fra 55—80 cm.

Arealet maa da (ogsaa med Hensyn til den før beskrevne Flora) siges at være ganske overordentlig homogent,

Samlet Oversigt over Profilerne I—X i Grindsted Hedeslette.

General aspect of Profiles I—X, Grindsted Heath.

Tykkelsen af de forskellige Lag.

Thickness of the various layers.

Profil Nr. Profile, No.	Lyngskjold Raw humus	Overgang til Blegsand Transition to Bleached Sand	Blegsand Bleached Sand	Humusal Humus Hardpan	Jernal Iron Hardpan	Hele Allaget Entire Hardpan layer	Overgang mellem Jernal og Undergr. Transition betw. Iron Hardpan and Subsoil	Egentlig Undergr. begynder ved The Subsoil proper begins at
Horizonter Horizons	A_1	A_1-A_2	A_2	A_3	B_1	A_3-B_1	B_2	C
	cm	cm	cm	cm	cm	cm	cm	cm
I	10	3	6	6	7	13	33	65
II	11	4	10	7	8	15	30	70
III	8	5	6	7	7	14	27	60
IV	8	4	8	6	8	14	21	55
V	8	4	10	8	4	12	36	70
VI	8	4	4	8	6	14	38	68
VII	8	4	6	5	6	11	39	68
VIII	11	3	10	10	4	14	42	80
IX	7	4	4	10	5	15	40	70
X	10	3	7	7	7	14	38	72
Gennemsnit af samtl. Prøver. . Average of Total Samples	8,9	3,8	7,0	7,4	6,2	13,6	34,4	67,8

med en god, ret tyk Lyngskjold og et særdeles kraftigt Allag.

Der kan da i de fremtidige Forsøg, hvad Jordbunden angaar, antagelig kun fremkomme Uregelmæssigheder grundet paa de før omtalte smaa, cirkelrunde, græsklædte Pletter uden Podsolering. Disse er imidlertid ganske nøje kortlagte og deres eventuelle Indflydelse kan forfølges.

Hvis man da gaar ud fra, at en kraftig, humusrig Lyngskjold og en ligeledes kraftig, med uorganiske Kolloider

velforsynet Al — som disse Beskrivelser og de efterfølgende Analyser bekræfter — er værdifulde Elementer i en Hedejord, især naar Allagene ikke ligger dybere (og i saa forholdsvis ensartet Dybde) end i det foreliggende Tilfælde, skulde man da her have for sig en Hede, der er særdeles velegnet til Opdyrkning (eller Beplantning). I den omgivende Plantage, der er anlagt paa reolpløjet Bund, men uden noget Tilskud af Kalk, har Væksten af Hovedtræarterne, Bjergfyr og Rødgran, ogsaa været tilfredsstillende.

Efter Afsætningen af det beskrevne Forsøgsareal, hvor Lyngen blev afbrændt, og der blev skrælpløjet i Febr. 1930, blev der lige udenfor (se Planen Fig. 5), i den ellers endnu urørte Hede, blot c. 10 m fra Forsøgsarealets østlige Grænse og med en indbyrdes Afstand af ogsaa c. 10 m, i Novbr. 1930 udgravet 2 Blokke (Profilerne XII og XIII) paa 60 cm Dybde og 30 × 30 cm i Flademaal, som omhyggeligt blev nedbragte i Trækasser og forsendte til København, uden at der skete mindste Forstyrrelse i Lagenes indbyrdes Lejring eller oprindelige Struktur.

Ogsaa dette Arbejde blev udført af Assistent Treschow, der har givet følgende Beskrivelse af de to Profiler:

Profil Nr. XII.
Kraftig Vegetation af Lyng, hist og her isprængt Tyttebær.

0— 6 cm. Sort til sortbrun Lyngskjold, der ret jævnt gaar over i Blegsandslaget.

6—10 cm. Overgang mellem Lyngskjold og Blegsand, jævnt aftagende i Farveintensitet nedefter.

10—15 cm. Blegsand med smaa, indtil ærtestore, runde Sten. Enkelte større, skarpe, gule Sten. Temmelig mange Humuspartikler i det meste af Laget, dog særlig i dets øverste Parti, saa det faar et svagt lila Skær.

15—20 cm. Sort Humusal, ret skarpt afgrænset mod Blegsandet og ligeledes ret skarpt afgrænset mod Jernalen nedefter. Meget kompakt og fast, nærmest stenfri.

22—27 cm. Brun til rødbrun Jernal af grynet Konsistens, der ret skarpt gaar over i det stærkt marmorerede Overgangslag til den egentlige Undergrund. En Del mindre, skarpe og runde Sten.

27—58 cm. Overgang til Undergrund, stærkt marmoreret, groft og storkornet Sand. Ingen egentlige Gleistriber, men Pletter og kortere mørktfarvede Striber.

58 cm og derunder. Undergrund af groft, lysere Sand.

Profil Nr. XIII.

Kraftig Vegetation af Lyng.

0— 7 cm. Sort, kraftig Lyngskjold, der gaar ret jævnt over i Blegsandslaget.

7—10 cm. Overgang mellem Blegsand og Lyngskjold med svagt lilla Skær.

10—21 cm. Blegsand, ret tykt og gennemgaaende rent, med kun faa Sten.

21—30 cm. Sort Humusal, ret skarpt afgrænset mod Blegsandet, men den horizontale Grænselinje er ikke, som sædvanlig, helt vandret, idet den skyder en Tunge af Blegsand nogle cm ned i det øverste af Allaget. Alen fast og haard, ret skarpt afgrænset mod Jernalen, men med lange (indtil 50 cm) Tunger ned gennem Jernalen mod Undergrunden.

30—35 cm. Jernal, mørkebrun, af skørere, mere grynet Konsistens, gaaende jævnt over i Overgangslaget til Undergrunden.

35—60 cm. Overgang til Undergrund, bestaaende af storkornet, groft Sand, mørkt marmoreret, men uden tydelige Gleistriber.

60 cm og derunder. Undergrund af groft, lysere Sand.

Disse to meget smukke og karakteristiske Profiler er dels fotograferede (Fig. 6 og 7), dels af Malerinde Fru B. Strubberg tegnede i deres naturlige Størrelse og farvelagt med deres naturlige Farve, som vist paa Tavle I (Fig. 8—9). I Fig. 6 er blot foretaget den Ændring i Profilens naturlige Udseende, at Jernallaget (Profil XII), der tilfældigt var afbrudt paa den i Kassen blottede Overflade og i Virkeligheden kun fremtraadte i c. $^1/_3$ af Profilens Bredde, er trukket helt over, saaledes som det i Almindelighed fore-

findes paa denne Lokalitet og ogsaa her fandtes dybere inde i Blokken, som et sammenhængende Lag. Af de her gen-

Fig. 6. Profil XII.

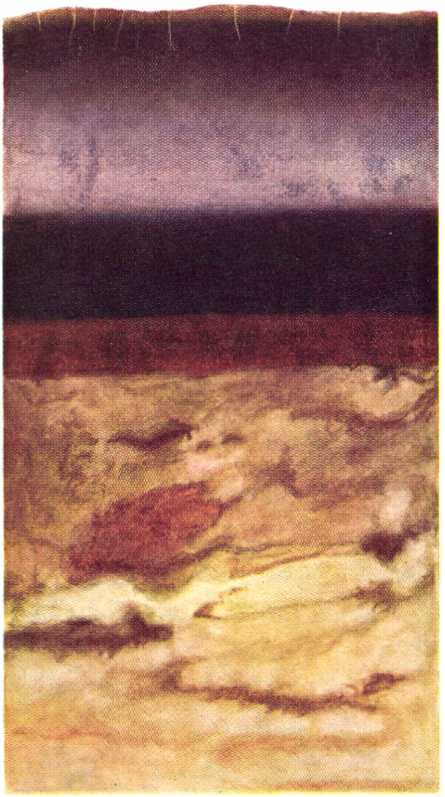
Fig. 7. Profil XIII.

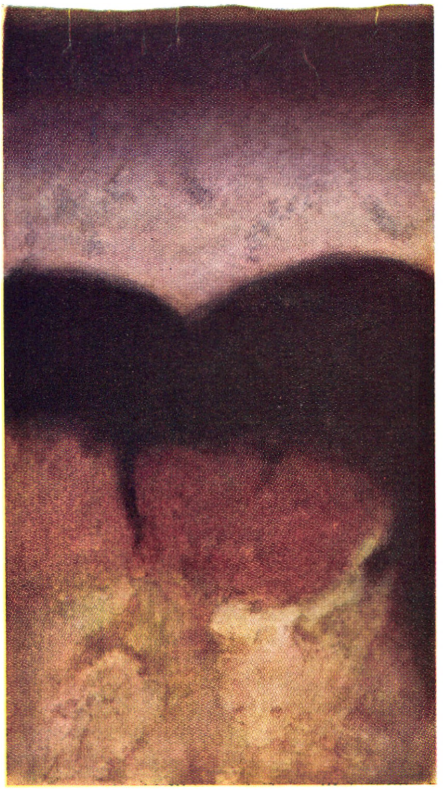
Profiler fra Grindsted Hedeslette.

Begge Profiler er aabnede lige udenfor Forsøgsarealet (se Fig. 5). I Fig. 6 ses den firkantede Tap af Jernal under Humusalen. I Fig. 7 en lysere Klump af Jernal midt i Billedet og to mørktfarvede Altunger henholdsvis midt i og til Højre i Billedet. Begge Fotografier er gengivne i $^1/_6$ nat. St.

Profiles from Grindsted Heath.

Both profiles have been opened just outside the experiment area (see Fig. 5). Fig. 6 shows the square proliferation of iron hardpan below the humus hardpan. Fig. 7 shows a lighter aggregation of iron hardpan in the center of the picture and two darker tongues of hardpan in the center and to the right of the picture respectively. Both photographs are $^1/_6$ nat. size.





B. Strubberg pinx.

Fig. 8 (Profil XII). Fig. 9 (Profil XIII).

Samme Profiler som i Figg. 6 og 7, farvelagte med deres naturlige Farver i fugtig Tilstand, men Jernallaget i Fig. 8 er trukket over til begge Sider (se Teksten). $^1/_6$ nat. St.

Same profiles as in Figs. 6 and 7 coloured according to nature, while moist. The iron hardpan aggregation in Fig. 8 continues on both sides. $^1/_6$ nat. size.

givne Fotografier, der svarer til de to farvelagte Billeder, viser da Fig. 6 ogsaa Jernalen som en fra Humusalen skarpt afgrænset rektangulær Tap, der rager ned i det underliggende Sand. Ved sine rødbrune Farver var den oventil skarpt afgrænset fra den overliggende sorte Humusal, og de to Lag lod sig let adskille ved et blankt skinnende Grænselag, som en tynd Blikplade, hvilket er et for Alens Bygning almindeligt forekommende Fænomen. I Fig. 7 og 9 ses længst til Højre en af de saa hyppigt forekommende dybtgaaende Altunger, og i begge Fotografier saavel som paa de farvelagte Billeder ses tydeligt den marmorerede Tegning, som Overgangslaget mellem Jernalen og Undergrunden sædvanligvis har. Desværre har de fotografisk gengivne Profiler, særlig den paa Fig. 7, faaet en lidt skæv Form, fordi det anvendte Kameras Linse ikke er kommen til at staa ganske parallelt med Jordoverfladen i de aabnede Kasser. Men bortset fra den i sig selv uvæsentlige Forskydning af Profilernes Konturer giver de to Fotografier dog et typisk Billede af den uberørte, podsolerede Hedejords Struktur. Maalene paa de forskellige Lags Tykkelse falder ogsaa saa nøje sammen med de Maal, der er anførte for de 10 første Profiler, saa de ikke vilde forandre de af disse udregnede Gennemsnitstal paa nævneværdig Maade.

Formaalet med Udtagelsen af disse to Jordblokke var forøvrigt at skaffe Materiale til Udførelse af saadanne Bestemmelser, der ikke lader sig anstille paa mindre Prøver, udtagne ude i Marken, men kun paa Materiale, der har sin naturlige Lejring paa det Tidspunkt, da Laboratorieundersøgelsen skal foretages. Dette gælder bl. a. Bestemmelsen af Volumenvægt og Porevolumen, som det har sin store Interesse at faa udført for at vinde en dybere Forstaaelse af nogle af Hedejordens oprindelige Egenskaber, og som alene kan

danne et sikkert Udgangspunkt for Beregningen af de absolute Mængder af saadanne Stoffer som Kvælstoffet, der betyder en økonomisk set saa betydningsfuld Bestanddel af Hedejorden.

B. Resultater af Undersøgelserne.

Ligesom i mine tidligere (1929) offentliggjorte Undersøgelser over danske Hedejorder er Raamaterialet til de Slutninger, der kan uddrages af de her foreliggende Undersøgelser, nedlagte i en Række Tabeller, der giver en mere samlet Oversigt over de udførte Bestemmelser. Men da Tallene fra forskellige Tabeller ofte først ved Sammenstillinger, ved Udregninger og grafiske Fremstillinger kommer til at kaste Lys over eller give en dybere Forstaaelse af de paagældende Jorders Egenskaber og Oprindelse, skal de ogsaa her i det følgende gøres til Genstand for en saadan Bearbejdelse. Skønt det ofte kan have sin Interesse at sammenstille Resultaterne af Undersøgelserne af de 3 Jordbundstyper, hvorom der i nærværende Afhandling er Tale, skal de dog behandles hver for sig. Man vil da altid selv kunne foretage saadanne Sammenligninger af mere speciel Interesse, medens Ligheder eller Forskelligheder af mere almen Betydning vil blive fremhævede, hvor der maatte blive Anledning dertil. I dette Afsnit behandles derfor kun Hedejordens Egenskaber.

Som nævnt i Indledningen frembød den Lokalitet, hvorfra jeg har faaet Materiale til disse Undersøgelser, den store Fordel at repræsentere ganske urørt, jomfruelig Jord fra en Hedeflade, Grindsted Hedeslette, hvor alle Horizonter laa i deres naturlige Lejring, og hvorfra det ogsaa lykkedes at faa udtaget og sendt til mit Laboratorium Blokke, der havde bevaret hele deres oprindelige Struktur. Paa disse

sidste kunde der derfor udføres Bestemmelser, som var meget ønskelige, men som paa mit tidligere Materiale ikke havde kunnet foretages. Og de tidligere udførte Bestemmelser kunde i de iøvrigt udtagne mindre Jordprøver anderledes sikkert lokaliseres til skarpere adskilte, vel karakteriserede Lag.

1. Fysiske Bestemmelser.

a. **Vægtfylden** af de forskellige Lag i en Hedejordsprofil frembyder en ikke ringe Interesse, hvorfor der blev udført Pyknometerbestemmelser heraf i et saa stort Antal Prøver, at de med betydelig Sikkerhed kan angives at have almengyldig Værdi for de paagældende Lokaliteter. Prøverne er udtagne i 7 af de i selve Forsøgsarealet aabnede 10 Profiler og i saadanne Dybder, at de kan siges at repræsentere rene Horizonter, idet f. Eks. Overgangsbæltet mellem Lyngskjold og Blegsand samt mellem Jernalen og den rene uforvitrede Undergrund er udeladte.

De udførte Bestemmelser gav følgende Resultater:

Tabel I. Vægtfyldebestemmelser.
Table I. Specific gravity determinations.

Profil Profile	Lag Layer	Horizont Horizon	Dybde Depth	Vægtfylde Specific gravity
Nr. IV	Lyngskjold ..... Raw humus	A_1	1— 8 cm	1,84
—	Blegsand ..... Bleached sand	A_2	12—20 -	2,61
—	Humusal..... Humus hardpan	A_3	20—26 -	2,23
—	Jernal ..... Iron hardpan	B_1	26—34 -	2,69
—	Undergrund ..... Subsoil	C	55— -	2,74

Tabel I (fortsat, continued).

Profil Profile	Lag Layer	Horizont Horizon	Dybde Depth	Vægtfylde Specific gravity
Nr. V	Lyngskjold ..... Raw humus	A_1	0— 8 cm	1,86
—	Blegsand ..... Bleached sand	A_2	12—22 -	2,91
—	Humusal..... Humus hardpan	A_3	22—30 -	2,39
—	Jernal ..... Iron hardpan	B_1	30—34 -	2,66
—	Undergrund ..... Subsoil	C	60— -	2,71
Nr. VI	Lyngskjold ..... Raw humus	A_1	0— 8 cm	1,99
—	Blegsand ..... Bleached sand	A_2	12—16 -	2,88
—	Humusal..... Humus hardpan	A_3	16—24 -	2,29
—	Jernal ..... Iron hardpan	B_1	24—30 -	2,77
—	Undergrund ..... Subsoil	C	60— [2]	2,71
Nr. VII	Lyngskjold ..... Raw humus	A_1	0— 8 cm	1,82
—	Blegsand ..... Bleached sand	A_2	12—18 -	2,60
—	Humusal..... Humus hardpan	A_3	18—23 -	2,59
—	Jernal ..... Iron hardpan	B_1	23—29 -	2,58
—	Undergrund ..... Subsoil	C	68— -	2,71
Nr. VIII	Lyngskjold ..... Raw humus	A_1	0—11 cm	1,90
—	Blegsand ..... Bleached sand	A_2	14—24 -	2,77
—	Humusal..... Humus hardpan	A_3	24—34 -	2,42
—	Jernal ..... Iron hardpan	B_1	34—38 -	2,58
—	Undergrund ..... Subsoil	C	80— -	2,60

Tabel I (fortsat, continued).

Profil Profile	Lag Layer	Horizont Horizon	Dybde Depth	Vægtfylde Specific gravity
Nr. IX	Lyngskjold Raw humus	A_1	0— 7 cm	1,92
—	Blegsand Bleached sand	A_2	11—15 -	—
—	Humusal Humus hardpan	A_3	15—25 -	2,31
—	Jernal Iron hardpan	B_1	25—30 -	2,59
—	Undergrund Subsoil	C	70— -	—
Nr. X	Lyngskjold Raw humus	A_1	0—10 cm	1,79
—	Blegsand Bleached sand	A_2	13—20 -	2,59
—	Humusal Humus hardpan	A_3	20—27 -	2,24
—	Jernal Iron hardpan	B_1	27—37 -	2,58
—	Undergrund Subsoil	C	72— -	—

Gennemsnittet af disse Vægtfylder bliver da
Average of specific gravities

For Lyngskjolden (Raw humus) 1,88
— Blegsandet (Bleached sand) 2,73
— Humusalen (Humus hardpan) 2,35
— Jernalen (Iron hardpan) 2,64
— Undergrunden (Subsoil) 2,67

De forholdsvis meget smaa Variationer i Vægtfylden af tilsvarende Horizonter i forskellige Profiler giver formentlig et tilforladeligt Grundlag for Sikkerheden af de udførte Bestemmelser. Man maa nemlig ikke glemme, at der i Lyngskjolden findes indblandet en vis — men naturligvis varierende — Mængde Sand, tilført ved Paafygning, at der

i Blegsandet altid findes nedslemmet en vis — men ligeledes varierende — Mængde organiske Partikler, at Kolloidhinderne om Mineralpartiklerne i Allagene i større eller mindre Grad kan være af organisk Natur (Humussyrer), hvorfor Humusalen ogsaa gennemgaaende har en tydelig ringere Vægtfylde end Jernalen, og at det indbyrdes Forhold mellem Kiselsyre, Aluminium- og Jernhydroksyd i Allagenes Kolloidhinder kan influere paa Vægtfylderne. Men paa den anden Side kan de ganske smaa Mængder, der udtages til en Pyknometerbestemmelse, dog hver især afvige saa meget fra de Gennemsnitsprøver, der er udtagne til Humus- og Kolloidbestemmelser, at man ikke maa vente at finde disse Korrelationer klart udtalte ved en Sammenstilling af de paagældende Analyseresultater.

Efter E. Ramann[1] har de vigtigste Bestanddele, der kan forekomme i saadanne Jordbundstyper, følgende Enkeltvægtfylder:

Humus (efter Schübler)	1,37	Kvartssand	2,50—2,80
Tørv (— Lang)	1,26	Jerniltehydrat .	3,73
— (— Wollny) .	1,46	Forskellige Silikater	2,50—3,50

Vi ser da, at Vægtfylderne for Lyngskjolden, der for en stor Del bestaar af »Humus«, men altid indeholder en noget større Mængde Kvartskorn, og for Blegsandet, der væsentligst bestaar af næsten rent Kvarts, egentlig stemmer meget smukt med de Tal, der er gengivne hos Ramann, og naar Humusalens Vægtfylde ligger lavere end baade Blegsandets, Jernalens og Undergrundens, finder dette ogsaa sin tilfredsstillende Forklaring gennem den relativt store Ind-

[1] E. Ramann: Bodenkunde. III. Aufl. 1911. S. 316.

blanding af Humusstoffer i Forbindelse med varierende Mængder af Aluminium- og Jernhydroksyd.

Hvorledes saa den samlede Jords Vægtfylde i dens naturlige Struktur eller dens Volumenvægt endelig bliver, kræver imidlertid en særlig Bestemmelse.

b. **Volumenvægten** af og det dermed i Forbindelse staaende **Porevolumen** i en Jord er ogsaa Egenskaber af den største Interesse for Bedømmelsen af en Jordbunds Kulturværdi. Men dette sidste Spørgsmaal er i det foreliggende Tilfælde noget kompliceret at udrede.

I en almindelig dyrket Jord er det af afgørende Betydning for Planternes Trivsel, at Jordbundens Bestanddele ikke er for fast indbyrdes lejrede, saa der til enhver Tid kan være et for Røddernes Respiration fornødent Kvantum Ilt til Raadighed. De Mellemrum mellem de faste Partikler, der tilsammen udgør Jordens Porevolumen, vil imidlertid kunne være mere eller mindre fyldte snart med Vand, snart med atmosfærisk Luft, og fra begge disse Medier vil Rødderne da kunne skaffe sig Ilt, dog i Regelen kun i utilstrækkelig Mængde fra Porer, der i længere Tid er fyldte med stillestaaende Vand, da den heri absorberede ringe Mængde Ilt hurtigt vil kunne blive forbrugt. Med Vand i Bevægelse forholder det sig anderledes og for Planterne gunstigere.

Ved Bestemmelsen af Volumenvægt og Porevolumen i en Jordprøve maa man imidlertid altid regne med Prøvens Tørstofvægt som Enhed, idet Vandindholdet af flere Grunde er altfor varierende. Man maa da tørre Jorden enten ved almindelig Temperatur, hvorunder alt det saakaldte »fysisk bundne« (kapillære) Vand gaar bort, og kun det »hygroskopisk bundne« bliver tilbage, eller i en Tørrekasse ved 105°—110°, hvor ogsaa det »hygroskopisk bundne« Vand fordamper, og kun det »kemisk bundne« — som der i de

her omhandlede Jordprøver slet ikke bliver Tale om — bliver tilbage.

Nu har imidlertid vore Horizonter, med Undtagelse af Blegsandet (A_2) og Undergrunden (C), en særlig stor vandholdende Evne, idet de ikke blot i Kraft af organiserede Cellevævs Imbibitionsevne (Lyngskjoldens) og af deres Indhold af hydrofile Kolloider (Lyngskjolden og Allagene) fastholder en større Mængde hygroskopisk bundet Vand, men de vil yderligere med en større Kraft end de paa Kolloider yderst fattige Horizonter (Blegsandet og Undergrunden) indsuge og tilbageholde Vand (»Haftwasser«) i deres Kolloidhinder, der netop derunder svulmer op som Geler og helt fylder Mellemrummene mellem Lagenes faste Partikler, og derved bliver Jorden i sin Helhed meget vanskeligere gennemtrængelig for yderligere Tilførsel af Vand og for Luft. I fugtige Perioder har da Lyngskjolden praktisk talt intet Porevolumen, i hvert Fald i sin nederste Del, og selv efter længere Tids Tørke holder saavel Humus- som Jernallagene saa fast paa deres Vand, at de lukker helt tæt sammen og dels forhindrer saavel ovenfra som nedenfra tilført Vand i at bevæge sig gennem Allagene, dels udelukker nogen nævneværdig Absorption af iltholdig Luft, endsige — Optræden af luftfyldte Porer mellem de faste Partikler. Det er da først, naar disse Allag bliver brudte, eller maaske først, efter at de ved Henliggen nogen Tid paa Jordens Overflade, gennem gentagne Udtørringer og Frysninger, er blevne smulrede, at de faar et Porevolumen i egentlig Forstand. En Hedejord, der blot er bearbejdet ovenpaa Allagene, vil derfor kun have Porevolumen til de Dybder, i hvilke disse begynder, medmindre der i Allagene

findes Afbrydelser (Revner, Huller), der sætter de bearbejdede Jordlag i Forbindelse med den mere porøse Horizont B_2 og med Undergrunden.

De Metoder, ved hvilke man da bestemmer Porevolumen i saadanne uberørte Jorder — ved Borttørring af det Vand, der faktisk normalt udfylder Mellemrummene mellem de faste Jorddele — giver derfor egentlig ikke det sande Billede af Jordens naturlige Tilstand, da man maa regne med, at Lyngskjolden i alle fugtige Perioder, og Allagene yderligere selv i tørre Perioder, hvor alt fysisk bundet Vand er fordampet fra Lyngskjolden og Blegsandet, har det saakaldte Porevolumen fyldt med iltfrit eller iltfattigt Vand og ikke med Luft.

De paagældende Bestemmelser af de forskellige Horizonters, A_1, A_2, A_3, og B_1^s, Rumfangsvægt eller »tilsyneladende Vægtfylde« samt det deraf udledede »Porevolumen« udførtes paa den S. 10—12 beskrevne Maade. (I Horizonterne B_2, med deres paa Grund af svingende Alindhold højst varierende Struktur, og i Undergrunden, C, udførtes saadanne Bestemmelser ikke). Hertil blev anvendt de tidligere omtalte, i Novbr. 1930, udtagne Blokke af Jordprofiler fra Grindsted Hedeslette, som imidlertid havde henstaaet i deres Kasser i en kold, men forholdsvis tør, Ladebygning indtil April 1931, hvorunder der var sket en større Udtørring af i hvert Fald Allagene, end der sædvanligvis vil finde Sted i Jordens naturlige Leje. Det Luftvolumen, der da her blev fundet, vil næppe kunne paavises i friskt udtagne Prøver, hvor bl. a. Jernalen ikke vil kunne afgive Vand til en ovenover liggende fugtigere Humusal, men dette naturligvis lettere kan ske gennem Sprækkerne i Trækasser, der var lagte ned, saa Jordlagene ikke var komne til at staa horizontalt over, men vertikalt ved Siden af

Tabel

Profil Profile	Horizont Horizon	Vandindhold i Procent af naturlig Jords Vægt Water content in percentage of weight of raw soil	Vægtfylde af Jordens Tørstof Specific gravity of dry substance in the soil	Vægt af den med Boret udtagne Jord (÷ Vægt af Sten) Weight of soil drawn with the drill — weight of stones gr.	Den udtagne Jords Indhold af Tørstof (beregnet) Computed content of dry substance in soil drawn gr.
Nr. XII	Lyngskjold A_1 . . . Raw humus	60,82	2,09	216,6	84,9
—	Blegsand A_2 . . . . . Bleached sand	6,54	2,59	314,2	293,6
—	Humusal A_3 . . . . . Humus hardpan	22,74	2,45	319,7	247,0
—	Humusal A_3 . . . . . Humus hardpan	22,16	2,46	309,1	240,6
—	Jernal B_1 . . . . . . Iron hardpan	6,63	2,58	323,2	301,8
Nr. XIII	Lyngskjold A_1 . . . Raw humus	62,48	2,20	219,4	82,3
—	Blegsand A_2 . . . . . Bleached sand	5,16	2,58	336,9	319,5
—	Humusal A_3 . . . . . Humus hardpan	23,30	2,49	319,1	244,7
—	Jernal B_1 . . . . . . Iron hardpan	8,35	2,60	286,8	262,9

Anm. »Humus«indholdet blev ved en Fejltagelse først bestemt, efter at de tilskjolden 26,39 %, for Blegsandet 1,30 %, for Humusalen 12,89 % og for Jernalen rende Horizonter viser, at de ikke indbyrdes kan have varieret meget med Hensyn

hinanden. Tallene for Vand- og Luftindholdet i ovenstaaende Tabel II maa derfor læses med Kritik; de første er for lave, de sidste for høje for Allagenes Vedkommende i deres naturlige Tilstand (hvor de, som nævnt ovenfor, som oftest antagelig skulde være 0), selv efter en længere Tørkeperiode, medens en saadan vil influere langt stærkere i Retning af at formindske Lyngskjoldens og Blegsandets Vandindhold og i tilsvarende Grad at forøge deres Luftindhold.

II.

Borets Rumfang (÷ Rumfang af Sten) Volume of the drill — volume of stones cc.	1000 ccm ved 105° tørret Jord vejer (Volumenvægt) 1000 cc soil, dried at 105° C. weight (Volume weight) gr.	Fast Substans $\frac{v \cdot 100}{1000 \cdot s}$ i Volumenprocent Solid substance $\frac{v \cdot 100}{1000 \cdot s}$ in per cent. of volume	Porevolumen 100 ÷ f i Volumenprocent Pore volume (100 — f) in per cent. of volume	Den udtagne Jords Indhold af Vand beregnet paa Jordens Rumfang Content of water in soil drawn computed on volume of the soil %	Luftvolumen (Porevolumen ÷ Værdien af foregaaende) Air volume (pore volume — value of the preceding) %
201,0	422,4	20,2	79,8	65,5	14,3
192,0	1529,4	59,1	40,9	10,7	30,2
195,5	1263,4	51,6	48,4	37,2	11,2
200,5	1200,0	48,9	51,2	34,2	17,0
199,0	1516,6	58,8	41,2	10,8	30,4
201,0	409,5	18,6	81,4	68,2	13,2
203,0	1573,9	61,0	39,0	8,6	30,4
197,0	1242,3	49,9	50,1	37,7	12,4
187,0	1405,8	54,1	45,1	12,8	33,1

svarende Horizonter fra de to Profiler var blandede sammen. Det var da for Lyng- 4,67 %. De forholdsvis smaa Variationer i Volumenvægten i de to Profilers tilsvatil »Humus«indholdet.

Formentlig giver dog disse Bestemmelser værdifulde Oplysninger, der tydeligt fremgaar af Tallene i hosstaaende Tabel II. Det fremgaar af denne, at det er Humusindholdet og dettes store vandholdende Evne (hvorom ogsaa senere skal oplyses nærmere, se Tabel IV), der dominerer saadanne Størrelser som Volumenvægten, Porevolumen og det virkelige Luftvolumen, af hvilke det sidste, særlig i Humusalen, selv om det her er ringere, i naturlig Tilstand vilde være i Regelen endnu mindre og ofte vel endda

lig Nul. Det i Virkeligheden ringe saavel »Porevolumen« som Luftvolumen i de humusfattige Lag, Blegsandet og Jernalen viser yderligere, hvor tæt pakkede disse Lag er i deres naturlige Lejring, hvor smaa Partikler kiler sig tæt ind mellem de større.

Tilsammen viser disse Bestemmelser, hvor ugunstig for Plantelivet den uberørte Hedejord er med Henblik paa de fysiske Betingelser, den byder dette, og alene heraf kan det forklares, hvorfor det kun er et meget begrænset Antal Plantearter, der kan opretholde Livet paa saadan jomfruelig Jord, hvor f. Eks. Skovtræerne, selv om de tidligere havde dækket den (hvilket de dog næppe har paa denne Lokalitet), ikke uden Hjælp fra Menneskets Haand kan vinde varigt Fodfæste. Selve Podsoleringsprocessen har tilvejebragt en saa ugunstig fysisk Tilstand, at selv Udstrøning af Kalk og alsidig Kunstgødning, der kunde bøde paa den uheldige Tilstand, samt Udsæd af Frø af andre Planter næppe vilde fremkalde gennemgribende, varige Forandringer i Vegetationsbilledet. Først en dybtgaaende mekanisk Bearbejdning af den Slags Jord, hvorved dens fysiske Tilstand radikalt forandres, i Forbindelse med saadan kemisk Behandling, at den forstyrrede Podsolering ikke straks tager fat igen, vil varigt kunne ændre dens Flora. Og dette vilde da forøvrigt ogsaa ske, selv om man ikke hverken saaede eller plantede paa et saadant Areal, idet en helt anden vildtvoksende Planteverden da vilde indfinde sig af sig selv. —

c. **Hygroskopicitet og vandholdende Evne.** I de senere Aar er det ofte blevet fremhævet, hvilken afgørende Betydning (sammen med den mikrobiologiske) en Jordbunds fysiske Tilstand og Egenskaber har for Plantelivet, og hvor ringe en Rolle de kemiske Faktorer (Næringsstof-

indholdet) — der altid kan reguleres — spiller, hvor Jordens Struktur og Indhold af fysisk Substrat for Stof- og Energiomsætninger ikke er i Orden. For Hedejordens Vedkommende er saaledes Vand- og Iltforsyningen de alt dominerende Faktorer, idet dog den sidste overvejende er afhængig af den første, saa vi her kan nøjes med nærmere at betragte denne.

Det er jo ikke saaledes, at Hedeegnene i vort Land har en ringere Nedbør end andre Egne. Tværtimod har nogle af dem, saaledes i den centrale Del af Sydjylland, endog et Maksimum af Nedbør, idet der her aarlig falder op mod 800 mm mod knap 600 mm gennemsnitligt i den nordøstlige Del af Jylland og den nordvestlige Del af Sjælland. Men den største Fare, der stadig truer Hedeagerbruget, er dog selv i de nedbørsrige Egne Tørkeperioder i Sommertiden. Denne Fare bliver ganske vist mindre, efterhaanden som Hedejorden bliver underkastet en mere rationel Behandling. Men den vigtigste Begrundelse for den rette Behandling af Hedejord er netop ogsaa, at denne først og fremmest maa modvirke Faren for Udtørring i tørre Perioder og for Forsumpning i fugtige, kort sagt, at Jordens Vandforsyning reguleres. Saa længe Lyngskjolden og Alen ligger ubrudte, vil en stærk Nedbør have vanskeligt ved at trænge ned gennem begge disse Lag, idet deres Kolloidhinder bulner ud og danner en Hindring for, at Vandet kan synke tilstrækkelig hurtigt nedad. Og i tørre Perioder fordamper Lyngskjoldens og Blegsandets løsere bundne Vand ofte fuldstændigt, medens det endnu fugtige Allag hindrer Grundvandet i kapillært at stige til Vejrs, og den ovenover liggende Jord da ikke kan forsyne Planterne med tilstrækkeligt Vand.

Men da der paa den anden Side saavel i Lyngskjolden som i Alen, og særlig Humusalen, i den uberørte Hede findes et relativt stort Indhold af Bestanddele, der begærligt opsuger og fastholder Vand, og det ved at bryde Alen vil blive muligt at bringe baade den nedadgaaende og den opadgaaende Vandbevægelse i en ellers opdyrket Jord i Orden, gælder det om at faa disse vandholdende Bestanddele dels bevarede i Jorden i størst mulig Udstrækning, dels eventuelt forøgede ved Nydannelse af organisk Stof og Forvitring af Mineralier, og dels endelig saaledes fordelte, at de er jævnt blandede i hele Dyrkningslaget. Det er dette Synspunkt, jeg har gjort mig til Talsmand for i de Retningslinjer for Opdyrkning af Hedejord, jeg har givet i nogle almen forstaaelige Publikationer[1] i de sidste Aar. Ved Paavisning af det store Indhold af saavel organiske som uorganiske Kolloider i Lyngskjolden og Alen og disse Kolloiders store Hygroskopicitet, i Forbindelse med de Erfaringer, praktiske Hededyrkere har gjort, var det velbegrundet at tillægge de kolloidrige Lag i Hedejorden Størsteparten af dennes vandholdende Evne. Men da denne gaar langt ud over disse Bestanddeles Evne til at fastholde hygroskopisk bundet Vand (som man mener holdes saa fast, at Planterødderne ikke kan fravriste Jorden det), idet Kolloidpartiklerne i Kraft af deres Hydrofili kan omgive sig med relativt mægtige, stærkt vandsugende Hinder (som geléagtige Stoffer, der buldner ud i Fugtighed), var det ønskeligt at faa et mere nøjagtigt Maal for denne Egenskab. Derfor blev der, efter en simpel Metode, som netop var

[1] Se Fr. Weis: Betragtninger over Hedejordens Værdi til Opdyrkning. Dansk Skovforenings Tidsskrift. 1929.

Fr. Weis: Om Hedejordens Egenskaber og Metoder til dens Opdyrkning. Hedeselskabets Tidsskrift. 1929.

Fr. Weis: Den jyske Hedes Opdyrkning. Nordisk Tidsskrift. 1930.

udarbejdet af G. J. Bouyoucos (se S. 12—13) udført en Række Bestemmelser af Hedejordens vandholdende Evne, samtidig med almindelige Bestemmelser af dens Hygroskopicitet.

Om det hygroskopisk bundne Vand er der her ikke Anledning til at anføre stort ud over, hvad jeg har gjort opmærksom paa i mit foran citerede Arbejde fra 1929 (S. 66—73): at det nøje følger Fordelingen af »Humus« og uorganiske Kolloider, og at de sidste stadig viser den relativt største Hygroskopicitet, saaledes at de paa disse Stoffer rigeste Allag trods et meget ringere »Humus«indhold (navnlig Humusalen) giver ofte lige saa store og undertiden større Tal herfor end den i Regelen paa »Humus« langt rigere Lyngskjold. I mit Arbejde fra 1929 er der S. 72 anført en Tabel over Stigningen med Dybden af Forholdet mellem hygroskopisk bundet Vand og »Humus« + uorganiske Kolloider betegnet ved $\frac{H_2O}{\text{Kolloider}}$.

Tabel III. Gennemsnit af Profilerne IV—X i Grindsted Hedeslette.

Average of profiles IV—X, Grindsted Heath.

Horizont Horizon	i Procent af Tørstof in per cent of dry matter				Hygroskopisk Vand / Samlede Kolloider Hygroscopic water / Total colloids
	Hygroskopisk Vand Hygroscopic water	»Humus« »Humus«	Uorganiske Kolloider Inorganic colloids	»Humus« + uorg. Kolloider »Humus« + inorgan. colloids	
Lyngskjold A_1 .. Raw humus	4,64	32,27	0,29	32,56	0,142
Blegsand A_2 .... Bleached sand	0,26	1,97	0,05	2,02	0,129
Humusal A_3 .... Humus hardpan	2,97	12,57	1,31	13,88	0,214
Jernal B_1 ..... Iron hardpan	1,54	2,94	1,88	4,82	0,320
Undergrund C .. Subsoil	0,20	0,14	0,41	0,55	0,364

Ved at udregne denne Faktor af det her foreliggende Analysemateriale fra 7 Profiler, hvis vandholdende Evne samtidig blev bestemt (se Tabel IV, S. 52—57) faaes da ogsaa en lignende Stigning (Tabel III, S. 49).

Sammenholdt med Tabel V (S. 58) og Fig. 10 (S. 59) viser disse Tal ogsaa, hvor vigtigt det er at faa de dybere, paa uorganiske Kolloider relativt rige, Lag op til Overfladen og her blandede godt med den »humus«rige Lyngskjold.

Det har nu ogsaa sin Interesse at sammenligne Hygroskopiciteten i denne Hedejord med den, der findes i andre Jorder, og til Sammenligning skal derfor anføres følgende Tal (efter Mitscherlich)[1].

Hygroskopiciteten i (Hygroscopicity of)

	Vægtprocent Per cent of weight
Mosejord Peat soil	17
Stiv Lerjord Heavy clay soil	14
Humusrig Sandjord Sandy soil rich in humus	4,2
Humøs Sandjord Humus sandy soil	1,8
Sandet Lerjord (Lehm) Sandy loam	1,6
Leret Sandjord Loamy sandy soil	1,3
Sandjord Sandy soil	0,9

Mosejord kan jo som bekendt indeholde op til 90—100 % organisk Stof. Sammenligner vi hermed den Profil (V, se Tabel IV, S. 53) fra Grindsted Hede, hvis Lyngskjold var rigest

[1] Citerede efter Fr. Schucht: Grundzüge der Bodenkunde. 1930. S. 116.

paa »Humus«, 51,73 %, og desuden af uorganiske Kolloider indeholdt 0,41 %, saa viste denne et Indhold af hygroskopisk Vand paa 7,78 eller meget nær det halve af Mosejordens og lidt mere end Halvdelen af den tunge Lerjords. Humusalen kommer jo gennemsnitlig med 2,97 % op til c. det dobbelte af sandet Lerjord med 1,6 % hygroskopisk Vand, og Jernalen naar samme Højde med 1,54 %, medens Blegsand og Undergrund staar betydeligt tilbage for de almindelige Sandjorder, med henholdsvis 0,26 % og 0,20 % mod 0,9 %.

Imidlertid er det jo ikke alene Hygroskopiciteten, men ogsaa andre Egenskaber ved en Jord, hvorpaa det kommer an, og hvorom de følgende Bestemmelser vil give yderligere Oplysninger.

Bestemmelserne af den vandholdende Evne blev udført paa alle Horizonter i 8 Profiler (IV—XI)[1] af lufttør Jord fra Grindsted Hedeslette. Middeltallet af 3 Bestemmelser blev anvendt til Beregning af den relative vandholdende Evne paa Tørstof, idet følgende Formel blev benyttet: $\frac{(m+h)\cdot 100}{100 \div h}$, hvor m er Middeltallet og h hygroskopisk Vand. I hosstaaende Tabel IV er da Tallet for vandholdende Evne sammenholdt med de paagældende Jordprøvers Indhold af hygroskopisk Vand, »Humus« og uorganiske Kolloider (uddragne af Tabel XIV S. 74 ff.), af hvilke Størrelser den vandholdende Evne saa aabenbart for aller Størstedelen er afhængig. Dette fremgaar smukt saavel af alle de enkelte Bestemmelser som af de i Tabel V udregnede Gennemsnitstal for 7 typisk podsolerede Profiler (IV—X).

Det fremgaar umiddelbart af Tallene i de to sidste Tabeller (se ogsaa Fig. 10, S. 59), at det drejer sig om en betydelig vandholdende Evne i Lyngskjolden og Humusalen, i første Række aabenbart paa Grund af disses store Indhold

[1] Af Profilerne I—III var der ikke tilstrækkeligt Materiale tilbage.

Tabel IV.

Profil Profile	Horizont Horizon	Relativ vandholdende Evne i lufttørret Jord i Procent Relative moisture equivalent in air dried soil, per cent.		Relativ vandh. Evne beregnet paa Tørstof i Procent Relative moisture equivalent in percentage of dry matter	Hygroskopisk Vand Procent Hygroscopic water per cent.	»Humus« Procent "Humus" per cent.	Samlede uorganiske Kolloider Procent Total inorganic colloids per cent.	»Humus« + uorganiske Kolloider Procent "Humus" + inorganic colloids per cent.	Total Vand / Saml. Kolloider Ratio: Total water / Total colloids
		Enkelte Bestemmelser Single determinations	Middel Average						
Nr. IV	Lyngskjold A_1 .... Raw humus	53,13 56,94 55,05	55,04	63,66	4,65	30,71	0,30	31,01	2,053
—	Blegsand A_2 ..... Bleached sand	6,26 6,43 6,29	6,33	6,53	0,19	1,38	0,07	1,48	4,427
—	Humusal A_3 ..... Humus hardpan	16,47 17,32 17,24	17,01	20,42	2,83	12,22	1,23	13,45	1,518
—	Jernal B_1 ..... Iron hardpan	9,22 8,79 9,23	9,08	10,86	1,61	3,21	1,83	5,04	2,155
—	Undergrund C .... Subsoil	3,91 3,57 4,02	3,83	4,05	0,18	0,15	0,36	0,51	7,941

Nr. V	Lyngskjold A_1 .... Raw humus	67,11 68,63 66,92	67,55	81,69	7,78	51,73	0,41	52,14	1,567
—	Blegsand A_2 ..... Bleached sand	5,97 6,48 6,04	6,16	6,36	0,19	1,42	0,09	1,51	4,215
—	Humusal A_3 ..... Humus hardpan	15,15 15,82 16,08	15,68	18,27	2,19	9,85	0,79	10,64	1,717
—	Jernal B_1 ..... Iron hardpan	6,07 6,36 6,57	6,33	7,35	0,95	2,08	0,97	3,05	2,410
—	Undergrund C .... Subsoil	3,09 3,24 3,62	3,32	3,58	0,25	0,16	0,35	0,51	7,020
Nr. VI	Lyngskjold A_1 .... Raw humus	24,57 24,82 24,89	24,76	27,68	2,29	17,18	0.17	17,35	1,595
—	Blegsand A_2 ..... Bleached sand	7,43 7,04 7,90	7,46	7,76	0,28	2,16	0,09	2,25	3,450
—	Humusal A_3 ..... Humus hardpan	19,08 18,82 17,93	18,61	21,64	2,49	11,92	0,95	12,87	1,689
—	Jernal B_1 ..... Iron hardpan	7,38 6,49 6,97	7,05	8,31	1,16	2,56	1,30	3,86	2,153
—	Undergrund C .... Subsoil	4,94 4,77 4,61	4,84	5,06	0,16	0,12	0,29	0,41	12,341

Tabel IV (fortsat).

Profil Profile	Horizont Horizon	Relativ vandholdende Evne i lufttørret Jord i Procent Relative moisture equivalent in air dried soil, per cent.		Relaliv vandh. Evne beregnet paa Tørstof i Procent Relative moisture equivalent in percentage of dry matter	Hygroskopisk Vand Procent Hygroscopic water per cent.	»Humus« Procent "Humus" per cent.	Samlede uorganiske Kolloider Procent Total inorganic colloids per cent.	»Humus« + uorganiske Kolloider Procent "Humus" + inorganic colloids per cent.	Total Vand / Saml. Kolloider Ratio: Total water / Total colloids
		Enkelte Bestemmelser Single determinations	Middel Average						
Nr. VII	Lyngskjold A_1 .... Raw humus	51,43 53,23 52,36	52,34	59,94	4,75	33,21	0,28	33,49	1,790
—	Blegsand A_2 ..... Bleached sand	7,23 6,93 7,41	7,19	7,58	0,36	2,94	0,08	3,02	2,512
—	Humusal A_3 ..... Humus hardpan	18,52 18,40 18,17	18,36	21,42	2,52	11,82	1,11	12,93	1,657
—	Jernal B_1 ..... Iron hardpan	6,71 7,13 6,47	6,77	8,03	1,17	2,30	1,47	2,77	2,899
—	Undergrund C .... Subsoil	3,90 3,96 3,83	3,90	4,09	0,18	0,11	0,31	0,42	9,738

Nr. VIII	Lyngskjold A_1 .... Raw humus	42,08 38,71 40,08	40,29	47,15	4,66	32,91	0,24	33,15	1,422
—	Blegsand A_2 ..... Bleached sand	7,37 7,35 —	7,36	7,54	0,17	1,24	0,13	1,37	5,504
—	Humusal A_3 ..... Humus hardpan	18,12 17,77 16,85	17,58	20,82	2,68	10,49	1,12	11,61	1,793
—	Jernal B_1 ..... Iron hardpan	11,89 11,97 12,65	12,17	14,73	2,23	4,66	2,98	7,64	1,928
—	Undergrund C .... Subsoil	5,43 4,96 4,86	5,08	5,33	0,24	0,20	0,72	0,92	5,793
Nr. IX	Lyngskjold A_1 .... Raw humus	51,30 51,95 51,37	51,54	59,36	4,91	34,13	0,35	34,48	1,722
—	Blegsand A_2 ..... Bleached sand	7,32 7,06 7,06	7,15	7,49	0,32	2,45	0,14	2,59	2,892
—	Humusal A_3 ..... Humus hardpan	22,79 23,69 22,40	22,96	28,65	4,42	15,48	2,65	18,13	1,580
—	Jernal B_1 ..... Iron hardpan	11,04 10,08 —	10,56	13,10	2,25	3,86	3,05	6,91	1,896
—	Undergrund C .... Subsoil	5,20 5,54 4,61	5,12	5,31	0,18	0,15	0,52	0,67	7,925

Tabel IV (fortsat).

Profil Profile	Horizont Horizon	Relativ vandholdende Evne i lufttørret Jord i Procent Relative moisture equivalent in air dried soil, per cent.		Relativ vandh. Evne beregnet paa Tørstof i Procent Relative moisture equivalent in percentage of dry matter	Hygroskopisk Vand Procent Hygroscopic water per cent.	»Humus« Procent "Humus" per cent.	Samlede uorganiske Kolloider Procent Total inorganic colloids per cent.	»Humus« + uorganiske Kolloider Procent "Humus" + inorganic colloids per cent.	Total Vand / Saml. Kolloider Ratio: Total water / Total colloids
		Enkelte Bestemmelser Single determinations	Middel Average						
Nr. X	Lyngskjold A_1 .... Raw humus	35,76 35,79 37,67	36,40	41,27	3,45	26,04	0,28	26,32	1,568
—	Blegsand A_2 ..... Bleached sand	5,41 6,63 6,04	6,03	6,33	0,28	1,80	0,13	1,93	3,280
—	Humusal A_3 ..... Humus hardpan	18,25 18,21 19,50	18,65	23,13	3,64	15,64	1,86	17,50	1,322
—	Jernal B_1 ..... Iron hardpan	6,24 6,66 5,92	6,27	7,78	1,40	2,89	1,59	4,48	1,737
—	Undergrund C.... Subsoil	3,98 3,99 3,49	3,82	4,00	0,17	0,13	0,31	0,44	9,091

Nr. XI, A	a. Græstørv A_1 .... Gras peat	32,80 32,40 33,53	32,91	37,64	3,44	22,11	0,31	22,42	1,679
—	b. Blegsandslign. Lag A_2 ..... Bleached sand-like layer	7,79 7,10 7,35	7,41	7,65	0,22	0,98	0,01	0,99	7,759
—	c. Blegsandslign. Lag A_2 ..... Bleached sand-like layer	5,11 5,29 5,23	5,21	5,27	0,06	0,23	0,08	0,31	16,945
—	d. Blegsandslign. Lag A_2 ..... Bleached sand-like layer	5,40 5,10 5,59	5,36	5,42	0,06	0,18	0,06	0,24	23,063
Nr. XI, B	f. Lyngskjold A_1 .. Raw humus	39,97 40,81	40,39	46,62	4,25	28,98	0,29	29,27	1,593
—	g. Blegsand A_2 .... Bleached sand	6,85 6,89	6,87	7,03	0,15	0,63	0,09	0,72	9,777
—	h. Allag A_3-B_1 ..... Hardpan layer	5,70 6,00	5,85	7,80	1,81	2,33	1,55	3,88	2,010
—	i. Undergrund C.. Subsoil	3,96 4,41	4,19	4,28	0,09	0,18	0,13	0,31	13,806

Tabel V. Gennemsnitstal for Profilerne IV—X i Grindsted Hedeslette.

Average figures of profiles IV—X. Grindsted Heath.

	Lyngskjold Raw humus	Blegsand Bleached sand	Humusal Humus hardpan	Jernal Iron hardpan	Undergrund Subsoil
	%	%	%	%	%
»Humus« + uorganiske Kolloider... Humus + inorganic colloids	32,56	2,02	13,88	4,82	0,55
Hygroskopisk Vand ..... Hygroscopic water	4,64	0,26	2,97	1,54	0,20
Vandholdende Evne ..... Moisture equivalent	54,39	7,08	22,05	10,02	4,49
$\frac{\text{Hygroskopisk Vand}}{\text{Samlede Kolloider}}$ ..... Ratio: $\frac{\text{Hygroscopic water}}{\text{Total colloids}}$	0,142	0,129	0,214	0,320	0,364
$\frac{\text{Total Vand}}{\text{Samlede Kolloider}}$ *) ..... Ratio: $\frac{\text{Total water}}{\text{Total colloids}}$	1,670	3,507	1,589	2,079	8,098

*) Denne Kvotient er udregnet af Summerne for »Vandholdende Evne« og »Samlede Kolloidindhold« af alle Horizonter af Lyngskjold, Blegsand etc. hver for sig.

af organiske Stoffer, desuden en relativ stor vandholdende Evne i Jernalen, der gennemgaaende kun har et ringe Indhold af Humus (se Tabel XV, S. 83), men en endnu mindre Evne hos Blegsandet og særlig Undergrunden. Hvad der findes af Vand i denne sidste, er aabenbart for Størstedelen overfladeadsorberet og kapillært tilbageholdt Vand, som ogsaa er dominerende i Blegsandet, (der dog har kendelig Mængder »Humus«), og hvis Størrelse hovedsagelig vil være bestemt af Sandkornenes Findelingsgrad (se Tabellerne VII—XII S. 64—68). Men som der er gjort Rede for i mit forrige Arbejde[1], er Hedejordens vandholdende Evne kun

[1] Fr. Weis: Undersøgelser over danske Hedejorder. 1929. S. 66—73.

for en forholdsvis ringe Del betinget af dens Indhold af finere uorganiske, faste Partikler, hvis disses Størrelse ikke naar saa langt ned (under 0,02 mm), at de maa henregnes til de kolloidale Bestanddele. Paa den anden Side kan man selv i en Sandjord ikke vente, at den vandholdende Evne

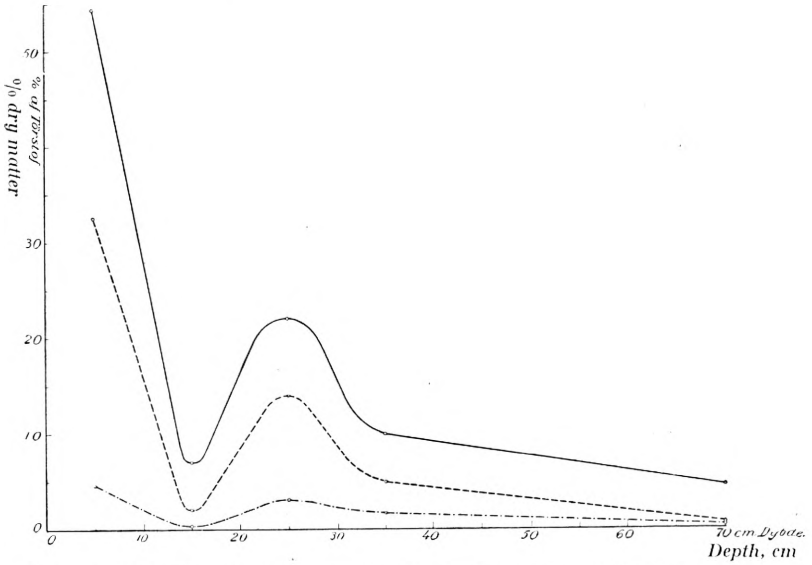


Fig. 10. Forholdet mellem vandholdende Evne, samlede Kolloidindhold og hygroskopisk Vand i forskellige Horizonter i Gennemsnit af Profilerne IV—X paa Grindsted Hedeslette.

Relation between moisture equivalent, total colloids and hygroscopic water in average of profiles IV—X. Grindsted Heath.

Signaturer (signs):

———— Vandholdende Evne.
Moisture equivalent.

– – – – – – »Humus + uorganiske Kolloider.
Humus + inorganic colloids.

·—·—·—· Hygroskopisk Vand.
Hygroscopic water.

gaar ned under et vist Minimum, vel beliggende omkring 3—4 %, eller ganske lidt under den her behandlede Undergrunds, hvis Jorden ikke har en ganske grov Beskaffenhed

som Grus eller Smaasten. Først naar vi naar op til det faste, nøgne Fjæld, bestaaende af kompakte, ikke porøse Klippemasser, nærmer den vandholdende Evne sig Nulpunktet. Men da er der heller ikke længere Tale om, hvad vi forstaar ved en »Jordbund«. Det maa yderligere tilføjes, at det overfladeadsorberede eller kapillært forekommende Vand sikkert ikke fastholdes med nogen synderlig Kraft, men hurtigt bortgaar ved Fordampning.

Hvor højt man nu skal vurdere den vandholdende Evne i Lyngskjolden og Allagene, forstaas imidlertid bedst, naar man kan sammenligne den med andre Jorder, der netop er kendte for at besidde denne Evne i fremtrædende Grad. G. J. Bouyoucos, der ogsaa tillægger de kolloidale Bestanddele af Jordbunden dens vandholdende Evne, har nogle Bestemmelser udførte efter samme (hans egen) Metode, hvoraf nogle skal anføres her til Sammenligning[1]. Han har kun arbejdet med udpræget mineralske Jorder, af hvilke de, han betegner ved »loam« er muldede sandblandede Lerjorder eller lerede Sandjorder, medens »clay« (Ton) er typiske Lerjorder. »Silt« betegner et mere findelt Sand (Lehm). Det maa dog her bemærkes, at hans Kolloidbestemmelser er udførte efter hans egen Hydrometermetode, om hvis Nøjagtighed der maa henvises til Bemærkningerne S. 16. (Se Tabel VI, næste Side).

Det ses af disse Tal, at Sandjordernes vandholdende Evne ligger paa samme Niveau som Blegsandets og Undergrundens i Hedejorderne, medens de udprægede Lerjorder med den maksimale vandholdende Evne paa c. 38 % tilsyneladende ligger betydeligt under en stærk humusholdig Lyngskjolds, med henholdsvis ved 63,66 og 81,69 % i Pro-

[1] G. J. Bouyoucos: A New Simple and Rapid Method for Determining the Moisture Equivalent of Soils and the Role of Soil Colloids on this Moisture Equivalent. Soil Science XXVII. 1929. S. 233.

Tabel VI. (Efter Bouyoucos).

Percentage of moisture equivalent, colloidal content and relationship between these two sets of results for the various kinds of soil.

Jordbundens Art Kinds of soil	Indhold af Kolloider % Percentage of colloids	Tilbageholdt Vand % Percentage of water	$\frac{\text{Vand}}{\text{Kolloider}}$ Ratio: $\frac{\text{water}}{\text{colloids}}$
Calumet sand	8,70	5,60	0,644
Michigan sand C	8,50	5,74	0,675
Fox loam B_2	18,08	11,95	0,657
Ontanogon silt loam A_2	63,82	32,70	0,512
California Yolo clay	56,80	35,16	0,618
Michigan silt loam	36,00	19,00	0,528
Wabash clay	54,20	38,50	0,710
Bremer clay	55,40	38,20	0,689
Gennemsnit, Average	..	..	0,629

filerne IV og V, (se Tabel IV). Her maa det imidlertid erindres, at Vandet, der her er bestemt i Vægtprocent, er fordelt over et større Rumfang i Lyngskjold end i Lerjord, der i Almindelighed vil have 3—4 Gange saa stor Rumfangsvægt som Lyngskjolden, dels paa Grund af Humusstoffernes ringere Vægtfylde, dels paa Grund af en meget løsere Struktur (større »Porevolumen«), hvorom Tabellerne I og II (S. 37—39 og 44—45) giver Oplysninger. Derimod ligger de kompakte Allags Rumfangsvægt omtrent paa Højde med Lerets, saa den vandholdende Evne, der i Humusalen kan gaa op til 28,65 % (Profil IX) og i Gennemsnit for de 7 Profiler ligger ved 22,05 % (se Tabel V) direkte kan sammenlignes med Bouyoucos' stærkt lerede Jorder.

Da Bouyoucos har udregnet den Faktor, der gælder for Forholdet mellem tilbageholdt Vand og Indholdet af Kolloider, der for alle hans Jorder ligger ret konstant ved 0,63, har jeg foretaget samme Beregning for mine Bestem-

melsers Vedkommende. Den viste sig at være ikke meget varierende for Lyngskjoldens og Humusalens Vedkommende, men rigtignok betydeligt højere beliggende, ved gennemsnitlig henholdsvis 1,67 og 1,60, hvilket dels kan skyldes den store Humusrigdom i Hedejordshorizonterne, dels at selve Kolloidbestemmelserne er udførte efter ganske forskellige Metoder. Men her maa da ogsaa gøres opmærksom paa, at medens der i Hedeprofilerne fandtes den samme regelmæssige Stigning i Kvotienten $\frac{\text{Hygroskopisk Vand}}{\text{Samlede Kolloider}}$ med Dybden, som tidligere var fundet for andre Hedejorders Vedkommende, saa viste Kvotienten $\frac{\text{Total Vand}}{\text{Saml. Kolloider}}$ ikke nogen tilsvarende Regelmæssighed her. Gennemsnitlig laa den for Blegsandets Vedkommende ved 3,58 og for Undergrundens ved 8,17, i begge Tilfælde med meget store indbyrdes Variationer, og for Profil XI's Vedkommende, der ikke er medtaget i Gennemsnitsudregningerne, gaar den for blegsandslignende Lags Vedkommende meget højere op til 13,80, 17,12 ja endog ved 22,80. Disse høje Tal kan nu meget let forklares, fordi der i de paagældende Jordlag kun findes minimale Mængder af Kolloider, og det fundne Vand ganske overvejende er overfladeadsorberet eller kapillært fastholdt. Først naar den fastholdte Vandmængde kommer over den af disse Kræfter bestemte Minimumsgrænse, viser den lovmæssige Afhængighed mellem tilbageholdt Vand og Kolloidindholdet sig.

Den i alle Tilfælde dog betydelige vandholdende Evne, der her er konstateret hos kolloidrig Hedejord, fortjener, synes det mig, den største Opmærksomhed. Da den er knyttet til de samme Bestanddele, som betinger Jordens Absorptionsevne overfor Gødningsstoffer, vil den ogsaa kunne danne Grundlaget for

Bedømmelsen af saadanne Jorders Dyrkningsværdi. For at opretholde denne i størst mulig Udstrækning vil det da være overmaade vigtigt stadig at bevare et stort Humusindhold i Jorden, bl. a. ved at erstatte den Del af Raahumusen, der normalt forsvinder ved Formuldningens Oksydationsprocesser, med de Rodrester og andet organisk Affald, som gode Afgrøder altid efterlader i Jorden, ved rigelig Tilførsel af naturlig Gødning (Staldgødning) eller eventuelt ved regelmæssig Nedpløjning af Grøntgødningsafgrøder. Vigtigt vil det ogsaa være, saaledes som det netop bør tilstræbes i Hedejord, at have et dybt Pløjelag, adskilligt dybere end det, man sædvanlig opretholder paa den rent mineralske Jord. Og giver man da de manglende Plantenæringsstoffer, hvoraf de lerede Jorder jo stadig frigør en Del ved Forvitring, i Form af Gødning med tilstrækkeligt Indhold af Kalk, Kali, Magnesia og Fosforsyre, vil man efter al Sandsynlighed kunne tage omtrent de samme Afgrøder paa en Hedejord som paa Landets almindelige sandede Lerjorder eller lerede Sandjorder. Men der rejser sig nu ogsaa det Spørgsmaal, som nærmere bør undersøges, hvorledes det gaar med Hedejordens vandholdende Evne, naar de adsorptivt umættede Kolloider helt eller delvis mættes med Baser som Kalk, Kali og Ammoniak, og den sure Humus gaar over til »mild« Humus eller Muld. Efter hvad der foreligger for andre Jorders Vedkommende, skulde dette kun forøge den vandholdende Evne.

d. **De mekaniske Analyser.** Medens saadanne blev anstillede paa alle de Jordprøver, som blev undersøgte i mit tidligere Arbejde, og Resultaterne heraf i Hovedsagen stemte med dem, som flere andre Forskere har fundet, blev af de her behandlede Jordprøver mekaniske Analyser kun udførte paa en af Blokprøverne fra Grindsted Hede

(Profil XIII). Og da Resultaterne heraf i Hovedtrækkene var de samme som tidligere fundne i Prøver fra Skovsende Plantage, er de sikkert et almengyldigt Udtryk for den samlede Hedeslettes Struktur paa denne Lokalitet, bortset fra pletvise Variationer i Indholdet af Sten og Grus (se Profilbeskrivelserne S. 24 ff.). Til Sammenligning skal dog medtages nogle Sigtninger og Slemninger i 3 Horizonter fra en Bakkeølokalitet, Grimlund Hede paa Varde-Aadum Bakkeø.

Der anvendtes til disse Analyser dels Sigtning, dels Slemning efter Andreasens og Bouyoucos' Metoder, saaledes som beskrevet S. 13 ff..

Ved Udførelsen af Sigtningerne var de grovere Bestanddele (Smaasten, Rodstumper og i det hele Partikler over 2 mm i Diameter) fjernede, og Resultaterne var da følgende:

Tabel VII. Grindsted Hedeslette.
Grindsted Heath Plain.
Sigtningsanalyser. Sifting analyses.

Partikelstørrelse Size of particles	Lyngskjold Raw humus	Blegsand Bleached sand	Humusal Humus hardpan	Jernal Iron hardpan	Undergrund Subsoil
	%	%	%	%	%
2 —1,2 mm.....	2,7	2,0	2,1	2,0	0,4
1,2 —0,54 —	21,2	17,6	17,2	14,5	18,0
0,54—0,25 —	45,3	47,7	49,7	48,1	62,8
0,25—0,12 —	19,4	21,0	21,4	22,0	13,6
under 0,12 —	11,4	11,7	9,6	13,4	5,2

Med Undtagelse af Undergrunden viser de forskellige Horizonter omtrent samme Indhold af Partikler af de her opførte Størrelsesklasser, og ligesom i Skovsende-Analyserne fra mit forrige Arbejde overvejer Partikelstørrelserne mellem 0,54 og 0,12 saa stærkt, at de udgør omkring $^2/_3$ af hele Materialet, noget mere end i Skovsende-Prøverne, hvor

de finere Partikler optræder i noget større Mængde, i Overensstemmelse med, at Skovsendelokaliteten er en ældre Dannelse end Grindsted Hedeslette (se S. 20—22), og at Forvitringen derfor paa den første er noget videre fremskreden.

I nogle fra Dr. med. K. A. Hasselbalchs Ejendom »Heimdal« modtagne Alknolde med vedhængende Blegsand, der var udtagne paa den forannævnte Bakkeø-Lokalitet, blev de samme Sigtninger udførte og gav følgende Resultater:

Tabel VIII. Varde-Aadum Bakkeø. Grimlund Hede.
Varde-Aadum Hill Island. Grimlund Heath.
Sigtningsanalyser. Sifting analyses.

Partikelstørrelse Size of particles	Blegsand[1] Bleached sand	Humusal Humus hardpan	Jernal Iron hardpan
	%	%	%
2 —1,2 mm	0,5	0,5	0,4
1,2 —0,54 —	10,4	10,1	11,2
0,54—0,25 —	55,4	47,5	50,2
0,25—0,12 —	22,2	23,8	20,3
under 0,12 —	11,5	18,1	17,9

[1] Egentlig Overgangslaget mellem Blegsand og Humusal.

Her er, ligesom i Skovsende Plantage, et noget større Indhold af de fineste Partikler. Men Bakkeø-Heden er jo sikkert ogsaa betydeligt ældre end Grindsted Hedeslette, saa der intet overraskende er heri. Størrelsegruppen 0,54—0,25 dominerer igen her og udgør sammen med den følgende Gruppe (mellem 0,25 og 0,12) henimod $^3/_4$ eller mere af det samlede Materiale.

Ved Slemningsanalyserne er der nu efter Andreasens Metode udført en yderligere Sortering af de finere Partikler (under 0,12 mm), hvorved der altsaa bl. a. skulde faaes Oplysning om, hvor stor en Del af disse der kan

Tabel IX. Slemningsanalyser efter Andreasens Metode.

Elutriation analyses, Andreasens method.

Grindsted Hedeslette.

Grindsted Heath Plain.

Lyngskjold Raw humus			Blegsand Bleached sand			Humusal Humus hardpan			Jernal Iron hardpan			Undergrund Subsoil		
Kornstørrelse i mm Size of particles, mm.	Vægtprocent af Partikler under 0,12 mm Weight percentage of particles below 0,12 mm.	Vægtprocent af samlede Jordmgd. Weight percentage of total soil	Kornstørrelse i mm Size of particles, mm.	Vægtprocent af Partikler under 0,12 mm Weight percentage of particles below 0,12 mm.	Vægtprocent af samlede Jordmgd. Weight percentage of total soil	Kornstørrelse i mm Size of particles, mm.	Vægtprocent af Partikler under 0,12 mm Weight percentage of particles below 0,12 mm.	Vægtprocent af samlede Jordmgd. Weight percentage of total soil	Kornstørrelse i mm Size of particles, mm.	Vægtprocent af Partikler under 0,12 mm Weight percentage of particles below 0,12 mm.	Vægtprocent af samlede Jordmgd. Weight percentage of total soil	Kornstørrelse i mm Size of particles, mm.	Vægtprocent af Partikler under 0,12 mm Weight percentage of particles below 0,12 mm.	Vægtprocent af samlede Jordmgd. Weight percentage of total soil
0,12— 0,0271	82,5	9,4	0,12— 0,0225	91,4	10,7	0,12— 0,0221	83,7	8,04	0,12— 0,0225	87,4	11,71	0,12— 0,0219	92,6	4,82
0,0271	17,5	**2,0**	**0,0225**	8,6	**1,0**	**0,0221**	16,3	**1,66**	**0,0225**	12,6	**1,69**	**0,0219**	7,4	**0,38**
0,0155	6,0	0,7	0,0129	2,8	0,32	0,0127	6,1	0,59	0,0129	6,0	0,80	0,0126	2,6	0,14
0,0088	2,1	0,24	0,0073	0,23	0,02	0,0072	2,2	0,21	0,0073	3,0	0,40	0,0072	0,8	0,04
0,0048	0,74	0,08	0,0040	0,14	0,02	0,0039	1,1	0,11	0,0040	0,85	0,11	0,0039	0	0
0,0028	0,18	0,02	0,0023	0	0	0,0023	0,2	0,02	0,0023	0,51	0,07	0,0023	0	0
0,0015	0,17	0,01	0,0013	0	0	0,0013	0,2	0,02	0,0013	0,17	0,02	0,0013	0	0

Tabel X. Slemningsanalyser efter Andreasens Metode.

Elutriation analyses, Andreasens method.

Grimlund Hede. Varde-Aadum Bakkeø.

Grimlund Heath. Varde-Aadum Hill Island.

Overgang mellem Blegsand og Humusal Transition between bleached sand and humus hardpan			Humusal Humus hardpan			Jernal Iron hardpan		
Kornstørrelse i mm Size of particles, mm.	Vægtprocent af Partikler under 0,12 mm Weight percentage of particles below 0,12 mm.	Vægtprocent af samlede Jordmgd. Weight percentage of total soil	Kornstørrelse i mm Size of particles, mm.	Vægtprocent af Partikler under 0,12 mm Weight percentage of particles below 0,12 mm.	Vægtprocent af samlede Jordmgd. Weight percentage of total soil	Kornstørrelse i mm Size of particles, mm.	Vægtprocent af Partikler under 0,12 mm Weight percentage of particles below 0,12 mm.	Vægtprocent af samlede Jorgmgd. Weight percentage of total soil
0,12—0,0225	86,8	9,48	0,12—0,0221	78,2	14,15	0,12—0,0225	72,0	12,89
0,0225	13,2	**1,52**	**0,0221**	21,8	**3,95**	**0,0225**	28,0	**5,01**
0,0129	5,9	0,68	0,0127	10,4	1,88	0,0129	15,5	2,78
0,0073	4,1	0,47	0,0072	5,3	0,96	0,0073	8,1	1,45
0,0040	3,6	0,41	0,0039	4,7	0,85	0,0040	6,4	1,15
0,0023	3,6	0,41	0,0023	4,2	0,76	0,0023	5,3	0,95
0,0013	3,6	0,41	0,0013	3,6	0,65	0,0013	4,7	0,84

henregnes til den kolloidale Fraktion (efter Bouyoucos vel nok lidt vilkaarligt ansatte Grænse af 0,02 mm Partikelstørrelse og derunder), og efter Bouyoucos' Metode er der umiddelbart i de oprindelige Jordprøver (den samlede Jordmængde under 2,0 mm) foretaget de S. 15—18 omtalte Bestemmelser. Det maa her bemærkes, at det ofte, paa Grund af Skumdannelse o. l., er svært at aflæse Flydevægtens Stand nøjagtig.

Tabel XI. Slemningsanalyser efter Bouyoucos' Metode.

Elutriation analyses, Bouyoucos' method.

Grindsted Hedeslette.

Grindsted Heath Plain.

Tid for Sedimentationen Rate of sedimentation	Kornstørrelser i mm Size of particles mm	Vægtprocent af Partikler endnu i Opslemning Weight percentage of particles still in suspension				
		Lyngskjold Raw humus	Blegsand Bleached sand	Humusal Humus hardpan	Jernal Iron hardpan	Undergrund Subsoil
40 Sek. sec.	Sand	11,0	5,4	9,7	8,1	3,8
1 Min. min.	0,0779	10,0	4,9	8,7	7,6	3,6
2 —	0,0551	9,4	4,5	8,1	6,1	3,3
5 —	0,0348	6,9	3,3	6,1	6,0	3,1
15 —	**0,0201**	**5,8**	**2,8**	**5,1**	**4,6**	**2,8**
30 —	0,0142	4,4	2,8	3,0	4,0	2,8
60 —	0,0101	4,1	2,3	3,0	3,5	2,3

Tabel XII. Slemningsanalyser efter Bouyoucos' Metode.

Elutriation analyses, Bouyoucos' method.

Grimlund Hede. Varde-Aadum Bakkeø.

Grimlund Heath. Varde-Aadum Hill Island.

Tid for Sedimentationen Rate of sedimentation	Kornstørrelser i mm Size of particles mm	Vægtprocent af Partikler endnu i Opslemning Weight percentage of particles still in suspension		
		Overgang mell. Blegsand og Humusal Transition betw. Bleached sand and Humus hardpan	Humusal Humus hardpan	Jernal Iron hardpan
40 Sek. sec.	Sand	8,5	11,4	12,9
1 Min. min.	0,0779	7,5	10,9	11,9
2 —	0,0551	6,0	9,9	10,9
5 —	0,0348	5,5	6,9	9,4
15 —	**0,0201**	**4,2**	**5,4**	**6,8**
30 —	0,0142	3,4	3,9	6,1
60 —	0,0101	2,8	3,4	6,1

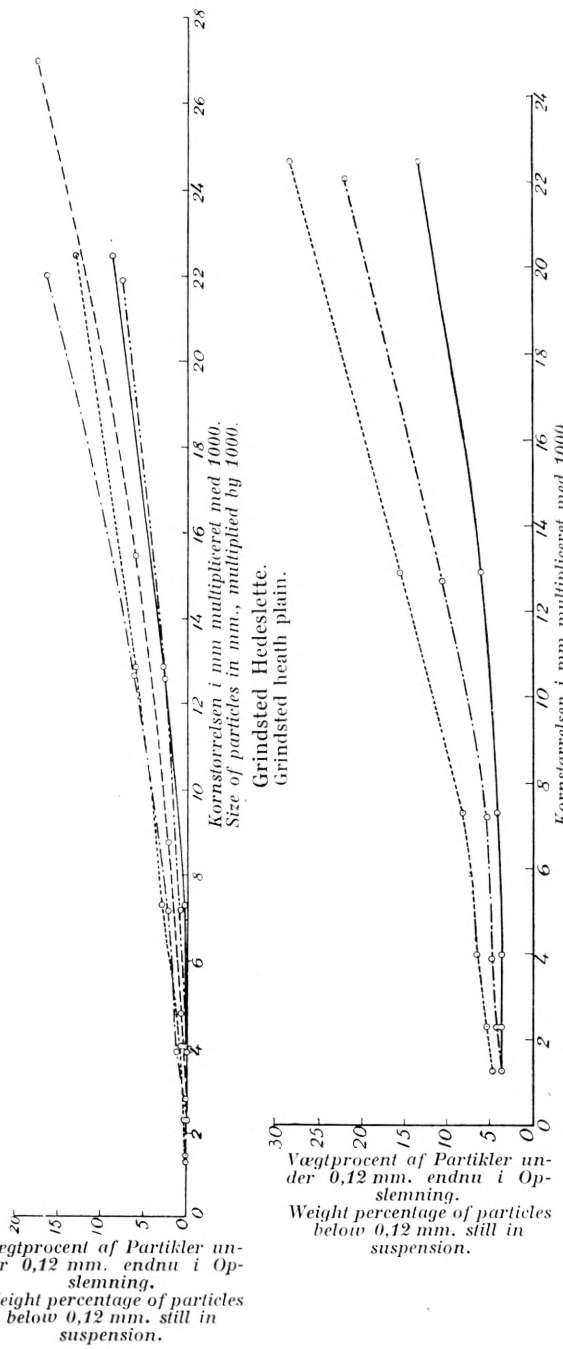


Fig. 11. Slemningsanalyser efter Andreasens Metode.
Elutriation analyses, Andreasens method.

I de vedføjede Tabeller (IX—XII) er opført Resultaterne af Slemningsanalyserne efter disse Metoder. Ved Andreasens Metode er Kornstørrelsen bestemt efter Formlen $k = 0{,}0142 \left(\frac{h}{t\,(\varsigma - 1)} \right)^{\frac{1}{2}}$, hvor ς er det undersøgte Stofs Vægtfylde, k Kornstørrelsen maalt i Millimeter, h Faldhøjden i Centimeter, og t Sedimentationstiden maalt i Minuter. Da Vægtfylden af Materialet fra de forskellige Horizonter er forskellig, vil Kornstørrelsen efter den samme Sedimentationstid ogsaa blive varierende, som i Tabellerne anført f. Eks. 0,0271, 0,0225, 0,0221 o. s. v.

Betragtes nu først de Tabeller og Figur 11, der giver Resultaterne efter Andreasens Metode, bør der særlig lægges Mærke til de Kolonner, der angiver Indholdet af de fineste Bestanddele i Vægtprocent af det samlede Materiale (Jordpartikler under 2 mm). Her er Tallene for Partikler under Kolloidgrænsen (c. 0,02 mm) jo forholdsvis smaa for Grindsted Hedeslette, men betydeligt større for den ældre Dannelse, Grimlund Hede. De vedføjede Kurver for Fordelingen af de forskellige Størrelsesklasser (Fig. 11) viser dette endnu tydeligere, og disse Figurer giver ogsaa et talende Diagram for Jordprøvernes Struktur med Henblik paa de finere og fineste Bestanddele.

Imidlertid er der ret betydelige Afvigelser saavel mellem de absolute som mellem de relative Mængder af kolloidale Bestanddele, fundne efter Andreasens og Bouyoucos' Metoder. Dette fremgaar tydeligt, naar Tallene for Fraktionerne omkring Partikelstørrelsen 0,02 mm stilles sammen (se Tabel XIII), men hvis man her tillige medtager »Humus«-bestemmelserne for de paagældende Horizonter, bliver Afvigelserne noget bedre forstaaelige, idet Bouyoucos' Metode (efter hans egen Angivelse) jo svigter ved Undersøgelsen af

særligt humusrige Jorder. De mindste Afvigelser findes da ogsaa i de humusfattige Horizonter.

Tabel XIII.

Grindsted Hedeslette.

Grindsted Heath Plain.

Comparison between the Andreasen and Bouyoucos elutriation methods.

	Lyng-skjold Raw humus	Bleg-sand Bleached sand	Humus-al Humus hardpan	Jern-al Iron hardpan	Under-grund Sub-soil
Efter ANDREASEN:					
Kornstørrelse i mm .... Size of particles	0,0271	0,0225	0,0221	0,0225	0,0219
Kolloidale Bestanddele.. Colloids	2,0 %	1,0 %	1,56 %	1,69 %	0,38 %
Efter BOUYOUCOS:					
Kornstørrelse 0,0201 mm Size of particles	—	—	—	—	—
Kolloidale Bestanddele.. Colloids	5,8 %	2,8 %	5,1 %	4,6 %	2,8 %
»Humus«indhold..... »Humus« content	26,39 %	1,30 %	12,85 %	4,67 %	0,56 %

Grimlund Hede. Bakkeø.

Grimlund Heath. Hill Island.

	Overgang mell. Blegsand og Humusal Transition betw. bleached sand and humus hardpan	Humusal Humus hardpan	Jernal Iron hardpan
Efter ANDREASEN:			
Kornstørrelse i mm ..... Size of particles	0,0225	0,0221	0,0225
Kolloidale Bestanddele..... Colloids	1,52 %	3,95 %	5,01 %
Efter BOUYOUCOS:			
Kornstørrelse 0,0201 mm..... Size of particles	—	—	—
Kolloidale Bestanddele..... Colloids	4,2 %	5,4 %	6,8 %
»Humus«indhold..... »Humus« content	3,63 %	9,99 %	7,34 %

Sammenlignes disse Bestemmelser nu endelig med Analyserne for uorganiske Kolloider, udførte efter den Tamm'ske kemiske Metode (se Tabel XVIII S. 97 ff. og i Noten S. 102), saa er der en vis Overensstemmelse mellem Resultaterne for Humusal, Jernal og Undergrund i Grindsted Hedeslette fundne efter Andreasens og Tamms Metoder, medens Lyngskjolden og Blegsandet viser større Afvigelser. En Tendens i samme Retning, men mindre tydelig udtalt, kan ogsaa for de to Metoders Vedkommende paavises ved Sammenstilling af Resultaterne fra Grimlund Hede. Men Tallene fundne efter Bouyoucos' Metode ligger jo alle i et betydeligt højere Plan og giver næppe noget rigtigt Udtryk for hverken det uorganiske eller det organiske Kolloidindhold. I det store og hele maa denne Metode da siges at have svigtet ved Undersøgelse af humusrige Jordbundstyper som Hedejorderne, medens den, som vi senere skal se, bedre lader sig anvende ved mere udpræget mineralske Jordlag som Leral (se Tabel XXVIII).

Men alt i alt faar man gennem mekaniske Analyser, som de her anvendte, dog næppe saa paalidelige Oplysninger om Hedejordernes Indhold af uorganiske Kolloider som ved den Tamm'ske kemiske Metode i alt Fald ikke Resultater, der direkte kan sammenlignes[1], dels fordi den Grænse for Partikelstørrelse, der fastsættes som angivende Kolloidindholdet, foreløbig er ret vilkaarlig sat, dels fordi den kombinerede kvalitative og kvantitative Analyse af uorganiske Kolloider sikkert har betydelig større Interesse ved Fremskaffelsen af Oplysninger om de mest betydningsfulde Jordbestanddele, Zeolithkomplekset, end de rent mekaniske Analyser. Derfor er disse ingenlunde uden Betydning i anden Henseende, og ved kraftige Lerjorder

[1] Se forøvrigt Bemærkningerne herom Side 9.

er de vel foreløbig de bedste til at skaffe kvantitative Udtryk for en Jordbunds kolloidale Bestanddele.

2. Kemiske Bestemmelser.

Alle de her anførte Analyser er foretagne efter de samme Metoder som i mit forrige Arbejde[1], og i den følgende Tabel er de opførte paa samme Maade som tidligere, idet blot de mekaniske Analyser er udeladte. Naar ingen Rubriker findes for Salpeter- og Ammoniak-Kvælstof, er det, fordi der absolut intet findes heraf i denne uberørte Hedejord (gentagne Prøver gav aldeles negative Resultater). Til Gengæld er det saa anført, hvor stor en Procent Totalkvælstoffet udgør af Humusindholdet, hvilket har en mere almen Interesse, som der bliver Lejlighed til at komme noget nærmere ind paa i det følgende.

Hvad der i disse Analyser har særlig Interesse i Sammenligning med de tidligere udførte, er, at hver Profils forskellige Horizonter er holdt skarpt ude fra hinanden, og at den hele Undersøgelse er udført paa uberørt Hedejord, der aldrig har været underkastet nogen mekanisk Bearbejdning, og hvor Lyngtørven ikke bærer Mærke af, at den tidligere har været brændt eller paa anden Maade fjernet (hvilket dog ikke er helt udelukket, for lang Tid tilbage). Her findes da ogsaa helt andre Tal for »Humus« i de øverste Lag og en udpræget Forskel paa Humusindholdet i henholdsvis Humusalen og Jernalen. Af Blegsandet er der ogsaa helt igennem udtaget Prøver i dettes mellemste Parti og ikke, hvor det gaar uskarpt over i Lyngskjolden foroven eller Humusalen forneden. Man faar da ogsaa heraf et anderledes klart Billede af en typisk Podsoljords oprindelige Beskaffenhed end af de Analyser, der af Forfatteren tidligere blev anstillede paa delvis bearbejdet Jordbund.

[1] Fr. Weis: Undersøgelser over Hedejord. 1929. S. 39—44.

Tabel XIV.

Grindsted

Grindsted

Kemiske Analyser.

Profil Profile	Horizont Horizon	Beskrivelse Description	Dybde cm Depth cm.
I	A_1	Lyngskjold: sort med ujævn Overgang til Blegsand	0—10
		Raw humus: black with uneven transition to bleached sand	
—	A_2	Blegsand: med temmelig mange humøse Partikler. Skarpe Sten	13—18
		Bleached sand: with rather many humic particles, sharp stones	
—	A_3	Humusal: meget haard og fast Al, de øverste cm med mange hvide Korn	18—24
		Humus hardpan: very strong hardpan, the top layers with many white grains	
—	B_1	Jernal: rødligbrun, grynet, ret skør. 2—3 vandrette Gleistriber	24—31
		Iron hardpan: reddish-brown, gravel, rather brittle. 2—3 gley horizons	
—	C	Undergrund: groft, storkornet, marmoreret Sand, ogsaa med Gleistriber	65 og deru.
		Subsoil: coarse, large grained, marbled sand, also with gley horizons	
II	A_1	Lyngskjold: sort til sortbrun	0—11
		Raw humus: black to blackish-brown	
—	A_2	Blegsand: lyst, med ret mange Smaasten	15—25
		Bleached sand: light, with rather many pebbles	
—	A_3	Humusal: sort, fast og ganske haard, med mange hvide Korn øverst	25—32
		Humus hardpan: black, hard and ralher strong, with many white grains in the upper layer	
—	B_1	Jernal: rødbrun, skør og grynet med enkelte Smaasten	32—40
		Iron hardpan: reddish-brown, brittle and gravelly	
—	C	Undergrund: lyst, gulbrunt, meget groft Sand	70 og deru.
		Subsoil: light, yellow-brown, very coarse sand	
III	A_1	Lyngskjold: sort, tørveagtig	0— 8
		Raw humus: black, peaty	
—	A_2	Blegsand: med ret mange mindre Sten	13—19
		Bleached sand: with rather many smaller stones	
—	A_3	Humusal: meget haard, sort	19—26
		humus hardpan: very hard, black	
—	B_1	Jernal: rødbrun, øverst lidt tørveagtig, nede skør og grynet	26—33
		Iron hardpan: reddish-brown, uppermost slightly peaty, below brittle and gravelly	
—	C	Undergrund: lyst, næsten hvidgult Sand	60 og deru.
		Subsoil: light, nearly whitish-yellow sand	

Table XIV.

Hedeslette.

Heath Plain.

Chemical analyses.

pH	Hygroskopisk Vand, % Hygrosc. water per cent.	»Humus« %	Total N %	Total N i % af »Humus« Total N in p. c. of »humus«	SiO_2 %	Fe_2O_3 %	Al_2O_3 %	Samlede uorganiske Kolloider, % Total inorgan. colloids per cent.
3,6	2,71	17,28	0,34	1,96	0,017	0,068	0,083	0,17
3,9	0,25	1,64	0,027	1,65	0,018	0,017	0,042	0,08
4,0	3,66	16,17	0,39	2,41	0,040	0,58	1,28	1,90
4,6	0,57	1,31	0,027	2,06	0,034	0,59	0,34	0,96
4,7	0,31	0,30	0,006	2,00	0,053	0,084	0,17	0,31
3,5	2,88	19,16	0,35	1,83	0,014	0,049	0,096	0,16
4,0	0,13	1,05	0,018	1,71	0,035	0,009	0,017	0,06
4,3	3,68	11,84	0,26	2,20	0,033	0,92	1,40	2,35
4,6	0,79	1,86	0,037	1,99	0,190	0,35	0,41	0,95
4,6	0,48	0,81	0,016	1,97	0,060	0,15	0,36	0,57
3,6	1,23	7,98	0,14	1,75	0,022	0,040	0,048	0,11
4,0	0,21	1,77	0,030	1,69	0,018	0,015	0,010	0,04
4,3	3,32	11,11	0,28	2,52	0,038	0,60	0,99	1,63
4,7	0,85	1,81	0,040	2,21	0,042	0,43	0,46	0,93
4,6	0,24	0,24	0,005	2,08	0,043	0,07	0,16	0,27

Tabel XIV

Profil Profile	Horizont Horizon	Beskrivelse Description	Dybde cm Depth cm.
IV	A_1	Lyngskjold: sort Raw humus: black	0— 8
—	A_2	Blegsand: ret svært, uden større Indblanding af humøse Partikler Bleached sand: rather heavy with no large admixture of »humus« particles	12—20
—	A_3	Humusal: sort, tørveagtig, meget haard og fast Humus hardpan: black, peaty, very hard and firm	20—26
—	B_1	Jernal: sortbrun med enkelte Smaasten, ret grynet og skør Iron hardpan: blackish-brown, with a few pebbles, rather gravelly and brittle	26—34
—	C	Undergrund: lyst, ret gult Sand, meget groft Subsoil: light, rather yellow sand, very coarse	55 og deru.
V	A_1	Lyngskjold: sort Raw humus: black	0— 8
—	A_2	Blegsand: med mange skarpe og ret store Sten Bleached sand: with many sharp and rather large stones	12—22
—	A_3	Humusal: meget haard, i nederste Del mange ret store Sten Humus hardpan: very hard, in lower part many rather large stones	22—30
—	B_1	Jernal: rødbrun, skør og grynet med temmelig mange Sten Iron hardpan: reddish-brown, brittle and gravelly with rather many stones	30—34
—	C	Undergrund: lyst, meget groft, rødligbrunt Sand Subsoil: light, very coarse, reddish-brown sand	70 og deru.
VI	A_1	Lyngskjold: sort Raw humus: black	0— 8
—	A_2	Blegsand: uden Sten Bleached sand: without stones	12—16
—	A_3	Humusal: meget haard og fast, øverst med mange hvide Korn humus hardpan: very hard and firm, uppermost many white grains	16—24
—	B_1	Jernal: rødbrun, ret tørveagtig, med baade runde og skarpe Sten Iron hardpan: reddish-brown, rather peaty with both round and sharp stones	24—30
—	C	Undergrund: stærkt marmoreret, lange Altunger. Nogle Sten Subsoil: strongly marbled, long tongues of hardpan. Some stones	60 og deru.

(fortsat, continued).

pH	Hygroskopisk Vand, % Hygrosc. water per cent.	»Humus« %	Total N %	Total N i % af »Humus« Total N in p. c. of »humus«	SiO_2 %	Fe_2O_3 %	Al_2O_3 %	Samlede uorganiske Kolloider, % Total inorgan. colloids per cent.
3,5	4,65	30,71	0,62	2,02	0,023	0,14	0,14	0,30
3,7	0,19	1,38	0,024	1,74	0,012	0,044	0,016	0,07
4,0	2,83	12,22	0,27	2,21	0,026	0,44	0,75	1,23
4,4	1,61	3,21	0,072	2,24	0,037	1,12	0,66	1,82
4,8	0,18	0,15	0,004	2,67	0,050	0,16	0,15	0,36
3,5	7,78	51,73	1,06	2,05	0,023	0,18	0,21	0,41
4,0	0,19	1,42	0,024	1,69	0,025	0,04	0,024	0,09
4,0	2,19	9,85	0,21	2,13	0,023	0,15	0,62	0,79
4,0	0,95	2,08	0,048	2,31	0,048	0,39	0,53	0,97
4,4	0,25	0,16	0,004	2,50	0,045	0,13	0,17	0,35
3,7	2,29	17,18	0,30	1,75	0,015	0,085	0,068	0,17
4,5	0,28	2,16	0,035	1,62	0,020	0,043	0,026	0,09
4,0	2,49	11,92	0,26	2,18	0,026	0,23	0,69	0,95
4,4	1,16	2,56	0,067	2,62	0,130	0,62	0,55	1,30
4,7	0,16	0,12	0,003	2,50	0,035	0,12	0,13	0,29

Tabel XIV

Profil Profile	Horizont Horizon	Beskrivelse Description	Dybde cm Depth cm.
VII	A_1	Lyngskjold: sort Raw humus: black	0— 8
—	A_2	Blegsand: med mange store, skarpe, mest gule Sten Bleached sand: with many large, sharp, mostly yellow stones	12—18
—	A_3	Humusal: meget haard og fast. Hist og her en enkelt mindre Sten Humus hardpan: very hard and firm. Here and there a single medium sized stone	18—23
—	B_1	Jernal: rødbrun, foroven tørveagtig, nederst skør og grynet, mange Sten Iron hardpan: reddish-brown, uppermost peaty, below brittle and gravelly, many stones	23—29
—	C	Undergrund: rent gult Sand, meget groft og uden Sten Subsoil: pure yellow sand, very coarse and without stones	68 og deru.
VIII	A_1	Lyngskjold: sort til sortbrun Raw humus: black to blackish-brown	0—11
—	A_2	Blegsand: med meget faa Sten, smaa og skarpe Bleached sand: with very few, but small and sharp stones	14—24
—	A_3	Humusal: meget haard og fast Humus hardpan: very hard and firm	24—34
—	B_1	Jernal: rød og rødbrun med faa ærtestore Sten Iron hardpan: red and reddish-brown with a few stones, the size of a pea	34—38
—	C	Undergrund: lyst, gult og meget groft Sand Subsoil: light, yellow and very coarse sand	80 og deru.
IX	A_1	Lyngskjold: sort til sortbrun Raw humus: black to blackish-brown	0— 7
—	A_2	Blegsand: med mange smaa, skarpe, hvide og gullige Sten Bleached sand: with many small, sharp, white and yellow stones	11—15
—	A_3	Humusal: sort og temmelig haard Humus hardpan: black and rather hard	15—25
—	B_1	Jernal: brun til rødbrun, mange ret store, næsten kun gule Sten Iron hardpan: brown to reddish-brown, many rather large, almost only yellow stones	25—30
—	C	Undergrund: groft, rødgult Sand Subsoil: coarse, reddish-yellow sand	70 og deru.

(fortsat, continued).

pH	Hygroskopisk Vand, % Hygrosc. water per cent.	»Humus« %	Total N %	Total N i % af »Humus« Total N in p. c. of »humus«	SiO_2 %	Fe_2O_3 %	Al_2O_3 %	Samlede uorganiske Kolloider, % Total inorgan. colloids per cent.
3,5	4,75	33,21	0,61	1,84	0,019	0,13	0,13	0,28
3,7	0,36	2,94	0,045	1,53	0,018	0,058	0,012	0,08
3,9	2,52	11,82	0,30	2,54	0,024	0,47	0,62	1,11
4,4	1,17	2,30	0,063	2,74	0,035	1,00	0,43	1,47
4,8	0,15	0,11	0,003	2,73	0,048	0,14	0,12	0,31
3,6	4,66	32,91	0,52	1,57	0,012	0,11	0,12	0,24
3,8	0,17	1,24	0,019	1,53	0,034	0,050	0,045	0,13
4,2	2,68	10,49	0,24	2,29	0,012	0,35	0,76	1,12
4,6	2,23	4,66	0,10	2,15	0,039	1,91	1,03	2,98
5,0	0,24	0,20	0,006	3,00	0,043	0,50	0,18	0,72
3,6	4,91	34,13	0,55	1,61	0,016	0,16	0,17	0,35
3,9	0,32	2,45	0,042	1,71	0,027	0,067	0,04	0,14
4,2	4,42	15,48	0,36	2,33	0,037	1,47	1,14	2,65
4,6	2,25	3,86	0,097	2,51	0,061	2,14	0,85	3,05
5,9	0,18	0,15	0,004	2,67	0,091	0,24	0,19	0,52

Tabel XIV

Profil Profile	Horizont Horizon	Beskrivelse Description	Dybde cm Depth cm.
X	A_1	Lyngskjold: sort til sortbrun Raw humus: black to blackish-brown	0—13
—	A_2	Blegsand: med ret store, skarpe, hvide og gule Sten Bleached sand: with rather large, sharp, white and yellow stones	13—20
—	A_3	Humusal: sort, haard og fast med en Del store Sten Humus hardpan: black, hard and firm with several large stones	20—27
—	B_1	Jernal: ret haard, noget skørere og mere grynet i nederste Del Iron hardpan: rather hard, more brittle and gravelly in the lowest section	27—37
—	C	Undergrund: lyst, gult, meget groft Sand Subsoil: light, yellow, very coarse sand	72 og deru.
XI A. a.	A_1	Græstørv (i Midten af Hullet) Clad (in the center of the hole)	0—12
— — b.	A_2	Blegsandslignende Sand Similar to bleached sand	20
— — c.	A_2	Blegsandslignende Sand Similar to bleached sand	40
— — d.	A_2	Blegsandslignende Sand Similar to bleached sand	60
— B. a.	A_1	Overgang mellem Græs og Lyng: Lyngskjold Transition between gras and heather. Raw humus	0—10
— — b.	A_2	Overgang mellem Græs og Lyng: Blegsand Transition between gras and heather. Bleached sand	10—65
— — c.	A_3—B_1	Overgang mellem Græs og Lyng: Allag Transition between gras and heather. Hardpan	65—67
— — d.	C	Overgang mellem Græs og Lyng: Undergrund Transition between gras and heather. Subsoil	67 og deru.

a. **Reaktionen (Brintionkoncentrationen, pH).** Her viser Lyngskjolden en forbavsende Konstans, idet pH-Værdien i 12 Profiler kun svinger mellem 3,5 og 3,7. Blegsandet viser noget større Variationer, mellem 3,7 og 4,5, Humusalen svinger mellem 3,9 og 4,3, Jernalen mellem 4,0

(fortsat, continued).

pH	Hygroskopisk Vand, % Hygrosc. water per cent.	»Humus« %	Total N %	Total N i % af »Humus« Total N in p. c. of »humus«	SiO_2 %	Fe_2O_3 %	Al_2O_3 %	Samlede uorganiske Kolloider, % Total inorgan. colloids per cent.
3,5	3,45	26,04	0,45	1,70	0,017	0,11	0,15	0,28
3,9	0,28	1,80	0,039	2,17	0,025	0,067	0,039	0,13
4,1	3,64	15,64	0,37	2,37	0,043	0,52	1,30	1,86
4,6	1,40	2,89	0,074	2,56	0,060	0,94	0,59	1,59
4,7	0,17	0,13	0,004	3,08	0,048	0,11	0,15	0,31
3,6	3,44	22,11	0,46	2,08	0,021	0,15	0,14	0,31
3,9	0,22	0,98	0,035	3,58	0,017	0,036	0,013	0,07
4,3	0,064	0,23	0,012	5,21	0,031	0,033	0,017	0,08
4,2	0,06	0,18	0,008	4,44	0,012	0,029	0,014	0,06
3,5	4,25	28,88	0,56	1,93	0,013	0,14	0,14	0,29
3,9	0,15	0,63	0,021	3,33	0,026	0,036	0,027	0,09
4,3	1,81	2,33	0,066	2,83	0,037	0,92	0,59	1,55
4,2	0,09	0,18	0,008	4,44	0,008	0,098	0,028	0,13

og 4,7 (kun i 1 Tilfælde ligger Tallet under 4,4) og Undergrunden mellem 4,4 og 5,9 (det er dog ogsaa her kun i 1 Tilfælde, at Tallet gaar over 5,0).

I Almindelighed ligger da Reaktionstallene ved følgende pH-Værdier:

For	Lyngskjold Raw humus	Blegsand Bleached sand	Humusal Humus hardpan	Jernal Iron hardpan	Undergrund Subsoil
pH ved	3,6	3,9	4,1	4,5	4,8

Bestemmelserne viser altsaa en meget regelmæssig Stigning af Reaktionstallene (pH-Værdien) eller Fald i Brintionkoncentrationen mod Dybden, hvilket i Almindelighed er Tilfældet med podsolerede Jorder. Det er værdt at bemærke den meget høje Surhedsgrad i Lyngskjolden, der, i Forbindelse med et kvantitativt meget stort Indhold af sure Humusstoffer, vil kræve en meget stor Kalkmængde for at tilvejebringe neutral Reaktion. At en saadan aabenbart ikke er nødvendig og heller ikke ønskelig, fordi den tit foraarsager Gulspidssyge og Lyspletsyge i Kornarterne, og man ved et betydeligt lavere Reaktionstal (omkring 6) kan opnaa maksimale Afgrøder af de fleste Agerbrugsplanter, er dels berørt i en tidligere Afhandling[1] og dels i Overensstemmelse med talrige Erfaringer, som de praktiske Hededyrkere har gjort. Yderligere Bemærkninger om denne Sag er der ikke Anledning til at gøre paa dette Sted.

b. **„Humus."** I mit forrige Arbejde fra 1929 har jeg i Hovedtabellerne V—VII gengivet Tallene fra nogle Bausch-Analyser fra 3 Profiler, hvori Horizonterne A_1, A_2, A_3, B_1 og C fra uberørt Hedejord var undersøgte hver for sig, og der bl. a. ogsaa var Tal for »Humus«indholdet, medens en saadan skarp Adskillelse paa Grund af Materialets Natur (fra bearbejdede, delvis dyrkede Hedearealer) ikke havde kunnet gennemføres for de øvrige Analysers Vedkommende (Hovedtabellerne I—IV). De her foreliggende Bestemmelser, der ganske vist ikke omfatter Bausch-Analyser, har derimod alle kunnet udføres i vel adskilte Horizonter og frem-

[1] Fr. Weis: Undersøgelser over danske Hedejorder 1929. S. 66.

byder derved formentlig en betydelig Interesse som Supplementer til de tidligere offentliggjorte. Og ganske særligt oplyser de om det ofte meget store Indhold af »Humus«, der kan forekomme i Lyngskjolden og Humusalen, i Sammenligning med Jernalen, der er relativt fattig paa Humus. Et Blik paa Tabel XIV giver umiddelbart et Indtryk heraf, men et Uddrag af denne store Tabel og en Sammenstilling af de paagældende Tal, som er foretaget i nedenstaaende Tabel XV, gør disse Ejendommeligheder og Forskelligheder endnu mere iøjnefaldende.

Tabel XV. »Humus«indholdet i de forskellige Horizonter i Grindsted Hedeslette.

»Humus« content in various horizons. Grindsted Heath.

Profil Profile	Lyngskjold, A_1 Raw humus	Blegsand, A_2 Bleached sand	Humusal, A_3 Humus hardpan	Jernal, B_1 Iron hardpan	Undergrund, C Subsoil
	%	%	%	%	%
I	17,28	1,64	16,17	1,31	0,30
II	19,16	1,05	11,84	1,86	0,81
III	7,98	1,77	11,11	1,81	0,24
IV	30,71	1,38	12,22	3,21	0,15
V	51,73	1,42	9,85	2,08	0,16
VI	17,18	2,16	11,92	2,56	0,12
VII	33,21	2,94	11,82	2,30	0,11
VIII	32,91	1,24	10,49	4,66	0,20
IX	34,13	2,45	15,48	3,86	0,15
X	26,04	1,80	15,64	2,89	0,13
Gennemsnit Average	27,03	1,79	12,65	2,65	0,24

Vi ser af denne Tabel, at det gennemsnitlige Humusindhold i Lyngskjolden gaar op over $^1/_4$, i en enkelt Profil endog over Halvdelen af det samlede Tørstof i Vægtprocent, og at det da i Rumfangsprocent vil gaa betydeligt højere op. Lyngskjolden er i det hele taget en Dannelse, der ofte

meget nærmer sig en Mosetørv i Kulstofindhold. Det er derfor ikke mærkeligt, at den almindelig gaar under Navnet »Lyngtørv«, og at den i de træløse Hedeegne i saa udstrakt Grad er bleven anvendt til Brændsel. Tallene giver dernæst et klart Udtryk for, hvor langt »Humus«procenten gaar ned i det egentlige Blegsand. Men her maa dog bemærkes, at de udtagne Prøver hidrører fra Horizontens midterste Lag, der ofte uden skarp Grænse gaar over i Lyngtørven opad, saa der dog ofte i den samlede Horizont af Blegsand (A_2) findes betydelig større Mængder af »Humus«, mest i Form af nedslemmede, faste, kulagtige Partikler. Det ringe Indhold af hygroskopisk Vand og Blegsandets ringe vandholdende Evne viser, at de organiske Stoffer her kun findes i forsvindende Mængder som kolloidal Humus. — Derimod indeholder Humusalen igen stærkt stigende Mængder af aabenbart for Størstedelen ægte, kolloidal Humus. Men her ses ikke noget konstant Forhold mellem Lyngskjoldens og Humusalens Humusindhold, idet vi f. Eks. i Profil V har den største Mængde heraf (51,73 %) i Lyngskjolden samtidig med den mindste Mængde (9,85 %) i Humusalen, og omvendt i Profil I (med henholdsvis 17,28 og 16,17 %). — Heller ikke er der noget bestemt Forhold mellem Humus- og Jernalens Humusindhold (sml. f. Eks. Profilerne I og VIII i Tabel XV). — I Undergrunden forsvinder Humus'en jo næsten fuldstændig, og de ringe Mængder, der findes heraf, hidrører sikkert væsentligst fra Altunger eller tilfældigt dybtgaaende Rødder.

Naar jeg i mit forrige Arbejde (S. 80—90 og specielt S. 89) argumenterede for, at man ikke burde bruge Betegnelserne »Humusal« og »Jernal« til at adskille to forskellige Altyper, saaledes som bl. a. P. E. Müller har ment

at kunne karakterisere henholdsvis Hedesletternes og Bakkeøernes Alformer, men at man i Almindelighed blot skulde tale om »Al« som en Fællesbetegnelse for alle de fast sammenkittede Lag af sort, rød-brun, gul eller endog graalig Farve, der opstaar i mange udpræget podsolerede Jorder, saa mener jeg fremdeles, at der intet naturligt Grundlag findes for at karakterisere Hedesletternes Al som en udpræget »Humusal« og Bakkeøernes som en udpræget »Jernal«. Foruden de Analyser, der taler herimod, og som jeg har anført i et Par Smaatabeller i mit forrige Arbejde (S. 83 og S. 86), kan jeg her yderligere anføre et Par Analyser fra en Bakkeø (Grimlund Hede, Varde-Aadum Bakkeø, Dr. HASSELBALCHS Ejendom »Heimdal«), hvor der i, hvad jeg kalder »Humusal«, fandtes 9,99, og i hvad jeg kalder »Jernal«, 7,34 % Humus. Her er der ganske vist et forholdsvis lavt Humusindhold i Humusalen, men til Gengæld et usædvanligt stort Indhold i Jernalen, større end jeg nogensinde har fundet det paa Hedeslettelokaliteter. Men naar jeg dog i det foreliggende Arbejde stadig benytter Udtrykkene og skelner mellem »Humusal« og »Jernal«, saa er det, fordi der aabenbart i de fleste udprægede Aldannelser findes to tydeligt adskilte Lag[1], i Regelen endog saa skarpt afgrænsede, som om Jernalens Grænse opad var dannet af en blankt skinnende Plade, og Farveforskelligheder plejer at være lige saa udprægede, paa den ene Side sort, paa den anden brun, rustfarvet. De to Dannelser er sikkert ogsaa af helt forskellig Oprindelse, Humusalen repræsenterende en eluvial, og Jernalen en illuvial Horizont (henholdsvis A_3 og B_1). Og da Hedens Befolkning stadig bruger disse Betegnelser, og disse Alformer gennem

[1] Jeg kender ganske vist kraftige Aldannelser, hvori jeg ikke har kunnet konstatere noget særligt Jernallag, og omvendt.

deres Farver praktisk let lader sig adskille, finder jeg det naturligt at knæsætte disse Betegnelser ogsaa i den videnskabelige Terminologi, skønt der ofte, som jeg baade tidligere har fremhævet og ogsaa senere vil komme tilbage til, findes et større Indhold af baade Total-Jern og kolloidalt Jernhydroksyd i Humusalen end i Jernalen.

c. **Hedejordens Kvælstofindhold.** Af de værdifulde Bestanddele, Hedejorden indeholder, har jeg tidligere fremhævet foruden de organiske og uorganiske Kolloider dens store Indhold af Kvælstof, der, hvis det bliver muligt at mobilisere denne Beholdning som Plantenæringstoffer (Ammoniak og Salpetersyre) i passende Tempo, vilde betyde en overordentlig stor Vinding for Hededyrkningen[1]. I hvilken Grad og hvorledes denne Mobilisering lader sig realisere, har jeg, med Støtte af Det Zeuthenske Mindelegat, taget op til særlig Undersøgelse, og en stor Mængde Forsøg paa at løse denne vigtige Opgave er f. T. i Gang paa mit Laboratorium. Forhaabeltlig kan jeg ogsaa faa disse Laboratorieundersøgelser kombinerede med praktiske Dyrkningsforsøg paa Heden, og i hvert Fald vil der senere fremkomme en speciel Meddelelse om Resultaterne heraf. Derfor skal selve Mobiliseringsproblemet ikke nærmere omtales her, men en yderligere Konstatering af, hvad der kan findes af selve Raamaterialet, Total-Kvælstoffet, i Hedejorden giver de her udførte Analyser yderligere Oplysninger om.

Kvælstoffet i den uberørte Hedejord forekommer alene i faste organiske Forbindelser, som en Bestanddel af det, vi her kalder »Humus«. Hvor der er »Humus«, er der da

[1] Se de i Indledningen citerede Arbejder og desuden Fr. Weis: Endnu et Par Ord om Hedejordens Kvælstofindhold og Muligheden af dets Mobilisering. Hedeselskabets Tidsskrift 1929 Nr. 21.

ogsaa Kvælstof. I den rent mineralske Jord findes der intet af det, med mindre Jorden bliver underkastet en Bearbejdning, navnlig i Forbindelse med en Kalkning, hvorefter der af det organiske Kvælstof kan frigøres mindre eller større Mængder af Ammoniak.

Det siger da sig selv, at det særlig er i Hedejordens Lyngskjold og Allag, at vi kan vente at finde større Mængder Kvælstof, og et Blik paa Tabel XVI giver ogsaa straks Oplysning om, at der bestaar et nøje Forhold mellem Jordlagenes »Humus«- og deres Kvælstofindhold. Hvor man derfor har fjernet Lyngskjolden ved at skære den af som Tørv til Brændsel, hvor den er brændt (i Bunden), eller hvor man har dyrket Heden ved at pløje ovenpaa Alen og uden at give Jorden tilstrækkelig Gødning, saa Hovedparten af Lyngskjolden er fortæret (formuldet), og Pløjelaget væsentligt kun bestaar af Blegsand — dér maa man ikke vente at finde meget Kvælstof tilbage i de øverste Lag. Sammen med Kulstoffets Forsvinden er det frigjort som Ammoniak og Salpetersyre, og saa enten optaget af de dyrkede Planter eller sivet ned med Regnvandet i Undergrunden. Imidlertid findes der en Beholdning tilbage i Alen, hvis denne endnu er i Behold, og skønt Kvælstoffet i denne synes at være endnu fastere bundet end i Lyngskjolden, er der dog stadig en Mulighed for at faa i hvert Fald noget af det frigjort, navnlig hvis man faar Alen op i Pløjelaget. Skulde det vise sig, at denne Reserve af Kvælstof kun i begrænset Grad lader sig frigøre, er det dog altid en Trøst, at i saa Tilfælde bevares i samme Forhold Alens Humusindhold, saa det kan blive ved at fungere som vandholdende og næringsstofabsorberende Materiale. Ti Kvælstoffets Frigørelse hænger nøje sammen med en tilsvarende Mine-

ralisering af »Humus«en. Bliver denne fortæret, vil ogsaa alt Kvælstof være frigjort som Plantenæring[1].

I de undersøgte Jordprøver fra Grindsted Hede viste der sig nu ogsaa i Overensstemmelse med deres »Humus«-et tilsvarende stort Kvælstofindhold, hvilket bedst fremgaar af nedenstaaende Tal, uddragne af den store Tabel XIV. Tallene repræsenterer det samlede Indhold af Kvælstof i Procent af hele den paagældende Horizont.

Tabel XVI. Grindsted Hedeslette. Kvælstofindhold i Procent. (Jfr. Tabel XV).

Grindsted Heath. Nitrogen content p. c. (Comp. Table XV).

Profil Profile	Lyngskjold, A_1 Raw humus	Blegsand, A_2 Bleached sand	Humusal, A_3 Humus hardpan	Jernal, B_1 Iron hardpan	Undergrund, C Subsoil
	%	%	%	%	%
I	0,34	0,027	0,39**	0,027	0,006
II	0,35	0,018	0,26	0,037	0,016
III	0,14*	0,030	0,28	0,040	0,005
IV	0,62	0,024	0,27	0,072	0,004
V	1,06	0,024	0,21	0,048	0,004
VI	0,30	0,035	0,26	0,067	0,003
VII	0,61	0,045	0,30	0,063	0,003
VIII	0,52	0,019	0,24	0,100	0,006
IX	0,55	0,039	0,37**	0,074	0,004
X	0,45	0,042	0,36**	0,097	0,004
Gennemsnit Average	0,49	0,03	0,29	0,06	0,006

* Her fandtes ogsaa kun en meget lav »Humus«procent (7,98).

** Her fandtes en paafaldende høj »Humus«procent (16,17, 15,48 og 15,64).

[1] Man kunde heraf slutte, at det slet ikke vilde være ønskeligt at faa Kvælstoffet frigjort, naar da samtidig de organiske Kolloider ogsaa omsættes til uorganiske Forbindelser. Men man maa ikke glemme, at i en dyrket Jord vil der af Rodrester, Affald af de overjordiske Skud og Blade, af tilført organisk Gødning og af døde Smaadyr, Svampe og Bakterier stadig nydannes Humus, saa det er muligt dog at bevare et nogenlunde konstant maaske endog stigende Indhold heraf, og i des højere Grad, jo mere intensivt Jorden dyrkes.

Sammenholdte med den foregaaende Tabel XV over disse Lags »Humus«indhold viser Tallene den skønneste Overensstemmelse og Samhørighed mellem »Humus« og Kvælstof. Og yderligere viser de et forbavsende stort Kvælstofindhold i Lyngskjold og Humusal, endnu betydelig større, end hvad mine tidligere Analyser viste, og hvoraf jeg uddrog mine Slutninger om den uberørte Hedejords store Kvælstofrigdom. I en tidligere Publikation[1] har jeg anslaaet denne til at udgøre c. 0,2 % af Hedejorden i en Dybde af c. 30 cm (et godt Pløjelag), svarende til c. 15000 kg Kvælstof eller c. 100000 kg Chilesalpeter pr. ha. Her i Grindsted Hede, hvor Humusalen gennemgaaende ligger i indtil c. 30 cm Dybde og den sammen med Lyngskjolden udgør c. $^2/_3$ af dette Jordlag (man maa ikke glemme, at navnlig den øverste Del af Blegsandet er ret humusrigt) vil vi da her (i c. 30 cm Dybde) kunne regne med et Kvælstofindhold paa gennemsnitlig 0,3 % eller svarende til c. 150000 kg Chilesalpeter pr. ha, hvis det skulde blive muligt at mobilisere hele denne store Beholdning og regulere dens Frigørelse saaledes, at den kom de dyrkede Planter tilgode. I en almindelig frugtbar Agerjord findes der i Almindelighed blot mellem 0,1 og 0,2 % Kvælstof i Pløjelaget, hvoraf sikkert ogsaa kun en mindre Del er direkte tilgængelig for Planterne, efterhaanden som den frigøres, saa Hedejorden i saa Henseende ikke staar tilbage for den almindelige, dyrkede, frugtbare Jord.

Det maa nu blive Fremtiden forebeholdt at løse det for Praksis saa vigtige Spørgsmaal, hvorledes denne Kvælstoffrigørelse kan realiseres. At den foregaar i betydeligt Omfang, saa snart Hedejorden bearbejdes og kalkes, har jeg

[1] Fr. Weis: Om Hedejordens Værdi til Opdyrkning. Dansk Skovforenings Tidsskrift 1929. p. 103.

tidligere paavist[1]. Her skal kun tilføjes, at alle Prøver for saavel Ammoniak som Salpetersyre i alle Horizonter af den uberørte Grindsted Hede kun gav negative Resultater. Kvælstoffrigørelsen kommer først i Gang, naar Hedejorden bearbejdes, og den standser hurtigt igen, hvis Bearbejdningen ikke stadig fortsættes, med mindre der samtidig med en Bearbejdning tilføres Jorden saa megen Kalk og tilvejebringes en saadan Vegetation (f. Eks. ved Beplantning), at der indfinder sig Regnorme eller andre Smaadyr, som kan opretholde en stadig Blanding og Gennemluftning af de øvre Jordlag.

Nærværende, i Forbindelse med mine tidligere, Analyser af Hedejord kan imidlertid bidrage til at belyse et Spørgsmaal af foreløbig overvejende, men dog ikke blot, teoretisk Interesse, om hvilket den f. T. føres en livlig Diskussion i den videnskabelige Literatur om Jordbundsspørgsmaal, nemlig Humusstoffernes procentiske Indhold af Kvælstof eller nøjere udtrykt Forholdet mellem Kulstof og Kvælstof, $\frac{C}{N}$, i de organiske Forbindelser, som forekommer i Jordbunden.

Allerede i mit forrige Arbejde har jeg udførlig omtalt dette Spørgsmaal (S. 90 ff.) ud fra S. A. Waksmans'[2] Paastand om, at Forholdet mellem Kulstof og Kvælstof i Humusstofferne ligger ret konstant mellem 12:1 og 8:1 og i Regelen ved 10:1, svarende til et Kvælstofindhold paa c. 6%. I en Række senere Arbejder, som dog ikke her skal refereres,

[1] Se Fr. Weis: Undersøgelser over danske Hedejorder. 1929. S. 90—106 og Hovedtabellerne I—IV samt d. S. 86 citerede Meddelelse i Hedeselskabets Tidsskrift 1929. Nr. 21.

[2] Selman A. Waksman: The Origin and Nature of Soil Organic Matter and Soil »Humus«. I—V. Soil Science Vol. XXII. 1926.

idet jeg kan nøjes med at henvise til Forfatterens nye, 2den Udgave af »Principles of Soil Microbiology«[1]) og følgende Uddrag af et Brev af 27. April 1931, hvori han i Korthed gør Rede for sit nuværende Standpunkt i denne Sag, har han dog paa væsentlige Punkter ændret sine Anskuelser:

». . . We have been carrying on recently investigations dealing with the chemical and physico-chemical relations between the nitrogenous complexes of the soil organic matter and their influence upon the resistance of these complexes to the action of microorganisms. I hope that these investigations will throw light upon the C:N ratio in soil.

I believe that your results concerning the carbon-nitrogen ratio in the soil organic matter in different horizons of forest soil[2] profiles can be very readily explained. My contention of a definite carbon-nitrogen ratio of soil organic matter holds true only of inorganic soils and not of forest or peat soils. But even in the case of inorganic soils, there is marked variation in the ratio, depending on climate, which influences the rapidity and nature of organic matter decomposition, depth of soil, as shown by various investigators, soil type, etc.

In the case of forest or heath soils with a high organic matter content in the surface layer, we must consider the fact that this organic matter has not been as yet sufficiently decomposed, as shown by the abundance of cellulose.

You have thus two distinct factors influencing the C:N ratio in soil humus, 1) the extent of decomposition, as shown by presence of undecomposed cellulose and hemicelluloses, and 2) the nature of decomposition, as influenced by environmental conditions. In other words, to use an old

[1] S. A. Waksman and R. L. Starkey: The Soil and the Microbe. 1931.
[2] Skal være »heath soil«.

expression, the degree of »humification« and nature of »humification«. Further, the problem is still more complicated by the fact that some of the organic complexes are washed into the deeper layers of the soil more rapidly than others, as shown by your own results on the very high nitrogen content in the lower layers of the podsol profile. The carbon-nitrogen ratio of soil thus presents a series of complicated problems, which can be explained only by considering the various processes of decomposition of organic matter in soil by microorganisms, the mobility of the various humus constituents, etc. Far be it from me to insist upon the constancy of this ratio.

The idea of the simplicity of »humus« and existence of »humic acids«, prevalent among chemists, from Sprengel and Berzelius to Odén and Page, must be given up as fantastic, unreal and totally unbased upon experimental evidence. Humus is highly complex, with various composition, depending upon the nature of the original plant residues, decomposition processes, as influenced by the microorganisms active in these processes, and environmental conditions influencing these organisms, climate, especially the moisture and temperature relationships, depth of soil, aeration, etc. All these factors will influence the relative nitrogen content of the soil organic matter or the soil humus and hence also the C:N of the soil or of the soil humus . . .«

Naar jeg her gengiver saa fyldigt et Uddrag af Professor Waksmans Brev, saa er det, fordi disse hans egne Ord bedre gengiver denne vor Tids mest fremragende Humusforskers Opfattelse end et kort Referat af hans mange Arbejder vilde kunne gøre.

Jeg havde jo nemlig i mit forrige Arbejde (se Tabellerne

S. 94 og 95) fundet meget varierende og ofte langt højere Kvælstofprocenter i »Humus« (fra c. 1 op til over 22) end de af WAKSMAN antagne, der skulde ligge omkring 6. Forholdet C:N varierede da ogsaa i mine Analyser mellem 61,7 og 2,6[1], og det laa kun i relativt faa Tilfælde omkring 10. Men der var en anden, som det syntes, lovmæssig og for mig paafaldende Stigning i Kvælstofprocenten med Dybden, saaledes at den steg gennemsnitlig for alle mine Profiler (Hedeflade- og Bakkeølokaliteter under ét) fra 2,08 i Horizont A_1—A_2 (Lyngskjold + Blegsand), til 2,24 i A_3—B_1 (Humusal + Jernal), til 3,99 i B_2 (Laget under Alen), og 8,44 i C (Undergrunden). Men denne Stigning var størst paa Bakkeølokaliteten (Mangehøje), hvor den gik op til gennemsnitlig 9,89 %, medens den paa Hedefladelokaliteten kun gik op til gennemsnitlig 6,77 %. Til dette interessante Forhold skal jeg snart vende tilbage.

Men imidlertid var der ogsaa fra anden Side kommen Meddelelser, der rokkede ved WAKSMANS paastaaede konstante C:N Forhold, saaledes fra W. R. LEIGHTY and EDMUND C. SHOREY[2], der havde undersøgt en stor Mængde, dog ogsaa udpræget mineralske, Jorder og heri fundet C:N Forholdet varierende fra 35,2 til 3,5, omend Gennemsnittet for alle Prøverne mærkeligt nok laa ved 10,5:1, for alle Overfladeprøverne ved 12,8:1 og for alle Dybdeprøver ved 8,2:1. Der var udtaget Prøver i varierende Dybder fra 0 til 36 Tommer, og i saa at sige alle Profiler var der en udpræget Stigning af Kvælstofprocenten og en tilsvarende Aftagen af C:N Forholdet med Dybden, som i mine tidligere Analyser.

[1] Der er her regnet med et Kulstofindhold i »Humusen« paa 60 %.

[2] WILBUR R. LEIGHTY and EDMUND C. SHOREY: Some Carbon-Nitrogen Relations in Soils. Science XXX. Oct. 1930.

Jeg skal her blot berøre, men forbeholder mig at komme nærmere tilbage hertil i et senere Arbejde, at der nu foreligger en Række Undersøgelser, bl. a. af H. L. Jensen[1] og Chr. Barthel[2], der synes at vise, at de paa Kvælstof særlig rige Humusforbindelser kun vanskelig frigør noget af dette Kvælstof i Form af Ammoniak og Salpetersyre. Som før bemærket vil dette derfor ogsaa have til Følge, hvis Forholdet viser sig at have Almengyldighed, at det i Humusstofferne indeholdte Kulstof da heller ikke frigøres, men at de organiske Kolloider frembyder en særlig Stabilitet, hvilket igen vil sige, at Allagenes organiske Kolloidindhold bevares meget længere end Lyngskjoldens, og dette saaledes vil være et yderligere Argument for at faa Alen op i Pløjelaget.

I mine Analyser af Profilerne fra Grindsted Hedeslette fandt jeg nu imidlertid en langt ringere Stigning af Kvælstofindholdet i Procent af »Humus« med Dybden end i Mangehøje og Skovsende Plantager. De absolute Tal fra hver enkelt Analyse og Gennemsnitsprocenten for hver Horizont findes sammenstillede i hosstaaende Tabel XVII.

Efter et ubetydeligt Fald i Kvælstofprocenten fra Lyngskjold til Blegsand (der her er adskilte) er der vel en udpræget Stigning i Humusalen, der, efter et lille Fald i Jernalen, viser samme Kvælstofindhold som Undergrunden (her viser dog 2 Prøver 3 % og derover). Forholdet C:N svinger her mellem 37,9 og 18,8 og naar altsaa i intet Tilfælde ned til Maksimumsgrænsen 12 (efter Waksman).

[1] H. L. Jensen: The influence of the Carbon: Nitrogen Ratios of Organic Material on the Mineralisation of Nitrogen. Journ. of Agric. Science. Vol. XIX. Part I. 1929.

[2] Chr. Barthel: Bidrag til frågan om stallgödselkväfvets nitrification i åkerjorder. Meddelande No. 382 från Centralanstalten för forsöksväsandet på jordbruksområdet. Bakteriologiske avdelningen No. 53. 1930.

Tabel XVII. Kvælstofindholdet i Procent af »Humus« i Prøver fra Grindsted Hedeslette.

Nitrogen content in per cent. of »humus« in samples from Grindsted Heath Plain.

Profil Profile	Lyng-skjold, A_1 Raw humus	Blegsand, A_2 Bleached sand	Humusal, A_3 Humus hardpan	Jernal, B_1 Iron hardpan	Under-grund, C Sub-soil
	%	%	%	%	%
I	1,96	1,65	2,41	2,06	2,00
II	1,83	1,71	2,20	1,99	1,97
III	1,75	1,69	2,52	2,21	2,08
IV	2,02	1,74	2,21	2,24	2,67
V	2,05	1,69	2,13	2,31	2,50
VI	1,75	1,62	2,18	2,62	2,50
VII	1,84	1,53	2,54	2,74	2,73
VIII	1,57	1,53	2,29	2,15	3,00
IX	1,61	1,71	2,33	2,51	2,67
X	1,70	2,17	2,37	2,56	3,08
Gennemsnit Average	**1,81**	**1,71**	**2,52**	**2,34**	**2,52**

Jeg havde i min Afhandling fra 1929 (S. 97) forklaret eller fremsat som Formodning, at Aarsagen til en stærkere Stigning i Kvælstofindholdet med Dybden i Mangehøje end i Skovsende Plantage skyldtes, at den første var en meget ældre Dannelse (Bakkeø) end den sidste (Hedeslette). Ifølge V. Milthers geologiske Undersøgelser, som er refererede S. 20 ff., skal Grindsted Hedeslette imidlertid være en endnu yngre Dannelse, fra Senglacialtiden, medens Skovsende Hede skal stamme fra Tiden før den sidste Interglacialtid. For saa vidt skulde det da ogsaa være naturligt at finde den svagere Stigning med Dybden i Humusstoffernes Kvælstofindhold paa Grindsted Hedeslette, og muligvis kunde saaledes Kvælstoffets Forhold til Kulstoffet i Humus-

stofferne blive et Hjælpemiddel for Geologerne til at bestemme vore Heders Alder[1].

Viser det sig nu at være en almengyldig Lov, at Kvælstoffet mobiliseres des lettere, jo større Faktoren for C:N-Forholdet er, eller jo yngre de paagældende Dannelser er i geologisk Forstand, skulde de gennemgaaende yngre Hedesletter (i Forhold til Bakkeøerne) frembyde den Fordel, at deres, ofte meget store, Kvælstofbeholdning lettere sættes i Cirkulation end de ældre Dannelsers. Jeg har tidligere vist[2], at Kvælstoffet i Lyngskjolden fra en ung Hede ved Kalkning meget lettere nitrificeres end i Lyngskjolden fra en ældre Hede, og det samme kan da sandsynligvis ogsaa være Tilfældet med Kvælstoffet i Allagene. Men i og for sig vil det være en Fordel, om Alens Kvælstof kun omsættes yderst langsomt, dels fordi der er rigeligt deraf i en uberørt Lyngskjold, dels fordi det betyder den ovennævnte store Fordel, at Alens Kulstofforbindelser i det hele taget — og dette vil sige dens organiske Kolloider — da samtidig bevares og vedbliver at udgøre en saa fortræffelig Indblanding i Jordbundens øverste Lag, naar de ved den rationelle Bearbejdning er førte herop.

d. **Det uorganiske Kolloidkompleks** (SiO_2, Fe_2O_3 og Al_2O_3). Om dettes Betydning i Almindelighed, om hvor

[1] Jeg vil dog ikke undlade at anføre nogle faa Kvælstofbestemmelser i Blegsand, Humusal og Jernal fra Grimlund Hede (Dr. Hasselbalchs Ejendom) paa Varde-Aadum Bakkeø, der gav henholdsvis 2,18 (Blegsand), 2,40 (Humusal) og 2,18 % (Jernal) Kvælstof i Humus'en. Her synes da heller ikke at være nogen paafaldende Kvælstofrigdom eller Stigning med Dybden. Men af Alderen af denne Hede, der danner et ret jævnt Plateau paa Bakkeøen, har vore Geologer, saa vidt mig bekendt, endnu ikke foretaget nogen Bestemmelse, og man kan jo heller ikke drage Slutning af saadan et Par Tal.

[2] Fr. Weis: Om Salpetersyrens Forekomst og Dannelse i Muld og Mor. Det forstlige Forsøgsvæsen i Danmark. II. Bd. 1908.

Se ogsaa: Centralbl. für Bacteriologie. II. Abt. 28. Bd. 1910.

meget der hidtil er fundet deraf i Hedejord samt om dets Fordeling heri, maa jeg henvise til mit tidligere Arbejde fra 1929 (S. 106—135). Nærværende Undersøgelser bekræfter smukt Forekomsten af omtrent de samme Mængder heraf paa en ny Hedelokalitet, men da der ved Prøveudtagningen paa denne er sondret skarpt mellem de enkelte Horizonter i hver aabnet Profil, giver de mere detaillerede Oplysninger om Fordelingen. Bl. a. har det vist sig, at der findes ikke helt ubetydelige Mængder af uorganiske Kolloider i Lyngskjolden og i Undergrunden. Den bedste Oversigt herover faaes ved af den store Tabel XIV at uddrage de paagældende Tal fra de 10 Profiler i Grindsted Hedeslette.

Tabel XVIII. Det uorganiske Kolloidkompleks i Grindsted Hedeslette.

The inorganic colloid complex. Grindsted Heath Plain.

Kolloidal Kiselsyre (SiO_2).
Colloidal silicic acid.

Profil Profile	Lyngskjold, A_1 Raw humus	Blegsand, A_2 Bleached sand	Humusal, A_3 Humus hardpan	Jernal, B_1 Iron hardpan	Undergrund, C Subsoil
	%	%	%	%	%
I	0,017	0,018	0,040	0,034	0,058
II	0,014	0,035	0,033	0,190	0,060
III	0,022	0,018	0,038	0,042	0,043
IV	0,023	0,012	0,026	0,037	0,050
V	0,023	0,025	0,023	0,048	0,045
VI	0,015	0,020	0,026	0,130	0,035
VII	0,019	0,018	0,024	0,035	0,048
VIII	0,012	0,034	0,012	0,039	0,043
IX	0,016	0,027	0,037	0,061	0,091
X	0,017	0,025	0,043	0,060	0,048
Gennemsnit Average	0,018	0,023	0,030	0,068	0,052

Tabel XVIII (fortsat, continued).

Jernhydroksyd (Fe_2O_3).

Iron hydroxide.

Profil Profile	Lyng-skjold, A_1 Raw humus	Blegsand, A_2 Bleached sand	Humusal, A_3 Humus hardpan	Jernal, B_1 Iron hardpan	Under-grund, C Sub-soil
	%	%	%	%	%
I	0,068	0,017	0,58	0,59	0,08
II	0,049	0,009	0,92	0,35	0,15
III	0,040	0,015	0,60	0,43	0,07
IV	0,140	0,044	0,44	1,12	0,16
V	0,180	0,040	0,15	0,39	0,13
VI	0,085	0,043	0,23	0,62	0,12
VII	0,130	0,058	0,47	1,00	0,14
VIII	0,110	0,050	0,35	1,91	0,50
IX	0,160	0,067	1,47	2,14	0,24
X	0,110	0,067	0,52	0,94	0,11
Gennemsnit Average	0,11	0,04	0,57	0,95	0,17

Aluminiumhydroksyd (Al_2O_3).

Aluminum hydroxide.

Profil Profile	Lyng-skjold, A_1 Raw humus	Blegsand, A_2 Bleached sand	Humusal, A_3 Humus hardpan	Jernal, B_1 Iron hardpan	Under-grund, C Sub-soil
	%	%	%	%	%
I	0,083	0,042	1,28	0,34	0,17
II	0,096	0,017	1,40	0,41	0,36
III	0,048	0,010	0,99	0,46	0,16
IV	0,140	0,016	0,75	0,66	0,15
V	0,210	0,024	0,64	0,53	0,17
VI	0,068	0,026	0,69	0,55	0,13
VII	0,130	0,001	0,62	0,43	0,12
VIII	0,120	0,045	0,76	1,03	0,18
IX	0,170	0,040	1,14	0,85	0,19
X	0,150	0,039	1,30	0,59	0,11
Gennemsnit Average	0,12	0,03	0,96	0,59	0,17

Tabel XVIII (fortsat, continued).

Samlede uorganiske Kolloidkomplex ($SiO_2 + Fe_2O_3 + Al_2O_3$).
Total inorganic colloid complex.

Profil Profile	Lyng-skjold, A_1 Raw humus	Blegsand, A_2 Bleached sand	Humusal, A_3 Humus hardpan	Jernal, B_1 Iron hardpan	Under-grund, C Sub-soil
	%	%	%	%	%
I	0,17	0,077	1,90	0,96	0,31
II	0,16	0,061	2,35	0,95	0,57
III	0,11	0,043	1,63	0,93	0,27
IV	0,30	0,072	1,23	1,82	0,36
V	0,41	0,089	0,79	0,97	0,35
VI	0,17	0,089	0,95	1,30	0,29
VII	0,28	0,077	1,11	1,47	0,31
VIII	0,24	0,13	1,12	2,98	0,72
IX	0,35	0,14	2,65	3,05	0,52
X	0,28	0,13	1,86	1,59	0,31
Gennemsnit Average	0,25	0,10	1,56	1,60	0,40

De vedføjede Kurver, Fig. 12 og 13, samler Billedet af Kolloidernes Fordeling paa endnu mere overskuelig Maade. Og sammenlignede med Tabellerne og Figurerne 11—13 i min forrige Afhandling (1929) viser disse Tal vel gennemgaaende noget mindre Mængder af uorganiske Kolloider i Allagene, men dog den samme regelmæssige Ophobning i disse og aftagende Mængder baade i de over- og underliggende Lag. Men medens der kun findes minimale Mængder heraf i Blegsandet, er der dog et ikke helt ubetydeligt Indhold i Lyngskjolden, hvis organiske Stoffers Askebestanddele under den begyndende Humificering antagelig afgiver Hovedkontingentet deraf.

En nærmere Betragtning af de enkelte Kolloiders Fordeling giver for Kiselsyrens Vedkommende samme Billede som i mine forrige Analyser. Men medens Jernet i disse oftere (og baade paa Bakkeø og Hedeslette) var ophobet i

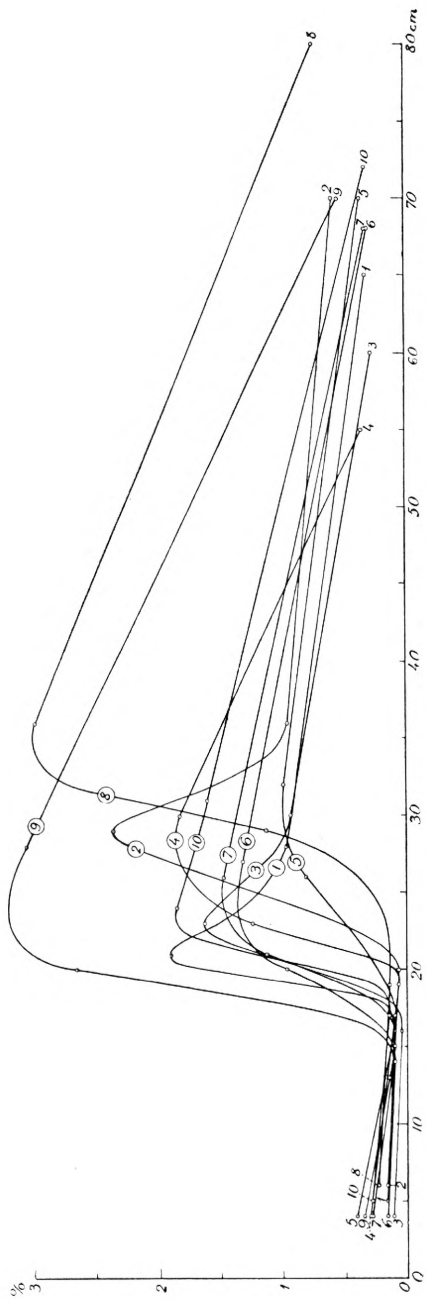


Fig. 12. Fordelingen af det samlede uorganiske Kolloidindhold i 10 Profiler i Grindsted Hedeslette. Ordinaterne angiver Kolloidmængderne i Procent af Tørstof, Abscisserne Dybderne, og Tallene paa Kurverne svarer til Profilnumrene.

Distribution of the total inorganic colloid content in 10 profiles, Grindsted Heath. The ordinals indicate the amount of colloids in percentage of dry matter, the abscissa the depths, and the figures on the curves correspond to the numbers of the profiles.

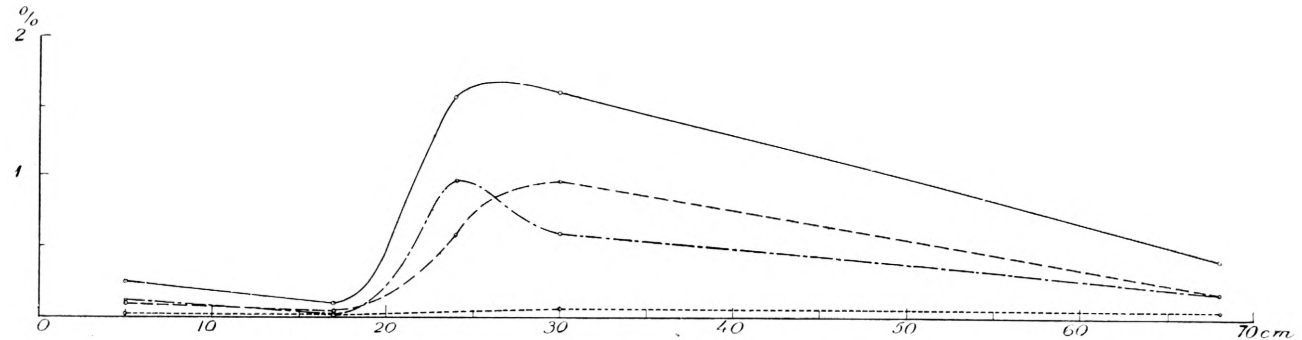


Fig. 13. Fordelingen af det samlede uorganiske Kolloidindhold og af hver af dets enkelte Bestanddele (Al_2O_3, Fe_2O_3 og SiO_2) i Gennemsnit af 10 Profiler i Grindsted Hedeslette.

Distribution of the total inorganic colloid content and of each separate components (Al_2O_3, Fe_2O_3 and SiO_2) in average of 10 profiles. Grindsted Heath Plain.

Signaturer (Explanation of curves):

- . — . — . — . — Al_2O_3.
- — — — — — Fe_2O_3.
- ---------- SiO_2.
- ———— Samlede uorganiske Kolloider ($Al_2O_3 + Fe_2O_3 + SiO_2$). Total inorganic colloids.

større Mængder i Humusalen end i Jernalen, og Lerjorden i 2 Bakkeøprofiler var til Stede praktisk talt i samme Mængde i Humusal og Jernal, i Hedesletteprofilen derimod i større Mængde i Humusalen end i Jernalen (se mit forrige Arbejde, Tabellerne S. 86 og 137), er Jernet i Grindstedprofilerne regelmæssig stærkest ophobet i Jernalen og Lerjorden gennemsnitligt (men dog med langt større indbyrdes Variationer) i samme Mængde ophobet i Humusalen. Dog er der stadig saa meget Jern i Humusalen, at det ikke kan rokke ved min tidligere fremsatte Paastand (mit forrige Arbejde S. 136—138), at der intet Grundlag findes for at karakterisere Bakkeøernes Al som en udpræget Jernal og Hedesletternes som en udpræget Humusal, som P. E. Müller i sin Tid havde gjort[1].

Det bekræftes yderligere ved disse Analyser, at de uor-

[1] Jeg undlader dog ikke at vedføje nogle Kolloidbestemmelser, sammenholdt med Humusindholdet, fra en Bakkeø, Grimlund Hede, Dr. Hasselbalchs Ejendom (Varde-Aadum Bakkeø).

	SiO_2	Fe_2O_3	Al_2O_3	Samlede uorgan. Kolloider Total inorganic colloids	»Humus«
	%	%	%	%	%
Overgang mellem Blegsand og Humusal Transition between bleached sand and humus hardpan	0,04	0,12	0,15	0,31	3,63
Humusal Humus hardpan	0,03	0,35	0,73	1,11	9,99
Jernal Iron hardpan	0,03	2,32	1,01	3,36	7,34

Her er vel et paafaldende stærkt Indhold af Jern, men ogsaa af »Humus«, i Jernalen, men da der andetsteds saavel paa Bakkeø som paa Hedeslette er fundet et større Indhold af Jern i Humusalen end i Jernalen, og disse to Dannelser som oftest er skarpt adskilte paa begge Lokaliteter, rokker dette ikke noget ved ovenanførte Slutninger (se mit Arbejde fra 1929, Tabellerne S. 86 og Hovedtabellerne V og VII).

ganiske Kolloiders Fordeling er et typisk Udtryk for Hedejordernes Podsoleringsgrad, og med Henblik paa disse Stoffers store Betydning for Jordbundens vandholdende og baseudvekslende Evne er der fremdeles Grund til at skænke dem den største Opmærksomhed som et særlig værdifuldt Materiale i disse Jorder og som et brugbart Middel ved deres Bonitering.

De mekaniske Analyser har vel vist et større Indhold af uorganiske Kolloider i de udpræget mineralske Horizonter som det rene Blegsand[1] og Undergrunden, hvor Indholdet af organiske Kolloider ikke har kunnet spille nogen nævneværdig Rolle som Indblanding i Kolloidfraktionerne. Men den ringe Hygroskopicitet og vandholdende Evne i disse mineralske Lag tyder dog paa, at man ikke kan tillægge den Kolloidfraktion, man faar ved den mekaniske Analyse, samme Betydning som de Bestanddele, der bestemmes ved den Tammske kemiske Metode, og som aabenbart er de specielt baseudvekslende, komplekse Zeolither. Den livlige Diskussion, der f. T. føres om, hvad man skal forstaa ved egentlige Kolloider, om dette alene er et Partikelstørrelsesbegreb, eller om den kemiske Kvalitet af Partiklerne er det afgørende, i hvert Fald for de Stofomsætninger i Jordbunden og forskellige værdifulde fysiske Egenskaber, som er knyttede til Kolloiderne, føler Forfatteren sig ikke kompetent til at deltage i. Men han hælder dog nærmest til den sidste Anskuelse og mener at maatte advare mod alt for vidtgaaende Slutninger fra de Bestemmelser af Kolloider, der faas som de fineste Fraktioner ved de mekaniske Slemningsanalyser eller ved

[1] Hvad der findes i Blegsandet af organisk Stof (her kaldet »Humus«), er sikkert kun for en yderst ringe Del i kolloidal Tilstand.

Hydrometermetoden. Tamms Metode, der saa fortræffeligt lader sig anvende paa sandede Jorder som de her behandlede, synes ikke at have vakt den Opmærksomhed, den fortjener, idet man ved Bestemmelsen af uorganiske Kolloider i Jord f. T. næsten udelukkende lader sig nøje med mekaniske Analyser, hvortil de forskellige Metoder, anvendte paa samme Slags Jord, foreløbig giver alt for store indbyrdes Afvigelser og derved røber deres Unøjagtighed.

En meget anset russisk Jordbundsforsker, Alexander Stebutt, har nylig i en original og meget interessant Fremstilling af Jordbundslæren[1] betegnet Zeolitherne som »Jordbundens Protoplasma«, som det kolloide System, hvortil de vigtigste Stof- og Energiomsætninger er knyttede, og som giver Jorden en Struktur, der svarer til de levende Væseners Celleprotoplasma. Jordbunden er i sig selv at betragte som et organiseret Legeme, der foruden sine døde Skeletdele indeholder de labile kolloidale Zeolither. Og ligesom det levende Stof (ægte Protoplasma) stadig optager livløst Stof udefra, assimilerer det og gør det levende, saaledes kan Jordbundszeolithernes Mængde ogsaa forøges ved Forvitring af krystallinske Silikatmineraler, hvoraf der dannes de vandholdige kolloide Komplekser af Kiselsyre, Lerjords- og Jernhydroksyd. Af Kiselsyre i krystallinske Forbindelser er der jo ubegrænsede Mængder til Raadighed for Dannelsen af kolloidal Kiselsyre, men denne Proces foregaar dog yderst langsomt, eller ogsaa krystalliserer Kiselsyren meget let igen, saa den stadig nydannes i kolloidal Tilstandsform.[2] Af Aluminium- og Jernforbindelser er der relativt større Mængder (op mod

[1] Alex. Stebutt: Lehrbuch der allgemeinen Bodenkunde. Der Boden als dynamisches System. Berlin 1930. S. 3.

[2] At man ved den Tamm'ske Ekstraktionsmetode næppe faar al den kolloidale Kiselsyre med, vil jeg komme tilbage til i et senere Arbejde.

Halvdelen) til Stede i kolloidal Tilstand, men dertil altsaa endnu en Reserve, hvoraf nye Kolloider kan dannes (se Bausch-Analyserne, Tabellerne V—VII i min forrige Afhandling og Teksten S. 136). Og en saadan Kolloiddannelse foregaar stadig ved Forvitring i rigtig dyrket Jord.

Af ganske lignende Betydning er nu sikkert ogsaa de organiske Kolloider, de ægte Humusstoffer, i Jordbunden, saa de ogsaa maa regnes til dennes »Protoplasma«bestanddele. Og netop ved Bedømmelsen af Hedejord er det vigtigt at tage begge disse kolloidale Stofgrupper i Betragtning. I den naturlige, jomfruelige Hedejord kan de være til Stede i betydelige Mængder[1], navnlig i Lyngskjolden og Alen, men i en saa uheldig fysisk Tilstand og Fordeling samt delvis i Forbindelser af saa udpræget sur Karakter, at de ikke kan komme til at medvirke ved saadanne normale Stof- og Energiskifteprocesser i Jordbunden som dem, der er Betingelsen for et mere intensivt Planteliv. En saadan Jordbund er syg, dens »Vitalitet« i høj Grad nedsat, men den er ikke helt »død«, og en Helbredelse med stærkt forøget »Vitalitet« er mulig ved blot at bringe den uheldige Lagdeling til Ophør, sørge for en ligelig Blanding af Kolloiderne i det øverste dyrkede Lag, dermed ogsaa for en Regulering af Jordens Vandforsyning og en delvis eller fuldstændig Ophævelse af dens sure Reaktion ved Kalkning eller Mergling, som uskadeliggør det Overskud af Brintioner, der har ophobet sig i den.

Naar man da paa den Maade har skabt et sundt Substrat for Planteliv, vil man altid, med relativt smaa Drifts-

[1] Desværre mangler vi endnu nøjagtige Metoder til at bestemme, hvor meget af de organiske Stoffer i Jordbunden der er tilstede i kolloidal Tilstand, saa vi foreløbig maa nøjes med indirekte Maal herfor.

omkostninger, i Form af Gødning kunne tilføre de andre Plantenæringsstoffer, der mangler eller er til Stede i utilstrækkelige Mængder i Hedejorden, og endda, hvis det lykkes at mobilisere dennes store Kvælstofforraad i passende Tempo, spare paa dette det dyreste af alle Gødningsstoffer.

Naar der i det foreliggende Arbejde ikke — som i mit forrige fra 1929 — er medtaget fuldstændige kemiske, saakaldte Bausch-Analyser af de vigtigste Bestanddele i Hedejorden, er det, fordi intet tyder paa, at Grindsted Hedeslette vilde have givet afvigende Resultater fra dem, der blev fundne i Mangehøje og Skovsende Plantager (se mit forrige Arbejde, Hovedtabellerne V—VII), som ogsaa i alle væsentlige Træk er i Overensstemmelse med tidligere udførte Analyser (af Tuxen og Rørdam) af danske Hedejorder og (Ramann) af slesvig-holstenske og Lüneburger Heide. Hvor der ikke netop — som jævnligt i Bakkeøerne — findes Mergelaflejringer, men en kraftig Podsoldannelse med tykt Blegsandslag og en veludviklet, haard Al, er der ingen Grund til at vente, at der skal være mere af de egentlige mineralske Plantenæringsstoffer, Kalium, Kalcium, Magnium, Svovl og Fosfor i opløselig Form end de minimale Mængder, der hidtil er fundne, saa det nærmest vilde være overflødigt Arbejde at lade udføre flere af disse tidsrøvende og besværlige Bausch-Analyser.

IV. Podsolering m. m. paa et Sandflugtsareal i Haarup Sande, ved Silkeborg.

A. Lokalitets- og Profilbeskrivelser.

Selv de »fattigste« Hedejorder eller rettere de, der hidtil har vist sig vanskeligst at opdyrke, rager dog i Ydeevne (Frugtbarhed) højt op over visse i vort Land ret udbredte Omraader, der betegnes som »afføgne Sande«. Disse er nemlig veritable, golde Ørkener, hvor selv Lyngen ikke vil trives, og den nøjsomste af vore dyrkede Træarter, Bjergfyrren, i 50 Aars Alderen ofte kun naar op i Knæhøjde, eller blot bliver en krybende Busk.

Saadanne Arealer findes rundt omkring paa de jyske Heder, men ogsaa udenfor de egentlige Hedeegne, som Tilfældet netop er med den Lokalitet, her skal beskrives. De opstaar som Følge af Sandflugt inde i Landet, (ikke af det ved Kysterne opskyllede Sand), i Regelen efter at det af Plantevækst dannede jordbundsbeskyttende Humuslag er brændt, eller man ved anden uforsigtig Behandling har blottet en sandet Jordbunds øverste Lag. Brænder f. Eks. foruden Lyngen ogsaa Lyngskjolden, vil det derunder liggende Blegsand let blive sat i Bevægelse af Vinden, og den derefter blottede Al vil da i Løbet af nogen Tid smuldre, saa dens finere Bestanddele ogsaa blæser bort, hvorefter en uforvitret Undergrund, dækket af grovere Grus og Sten, som Vinden ikke har kunnet magte, bliver tilbage. Det Sand, der blæser bort, danner saa i Nærheden Klitter (Indsande, Kytter), og disse, der kommer til at bestaa dels af forvitret Blegsand, dels af Al med et vist Indhold af Kolloider, bliver, hvis de falder til Ro, som oftest let bevoksede med ret god Lyng og dennes Ledsageplanter. De viser sig i Regelen ogsaa ganske velegnede til Beplantning, og mange

af vore Hedeplantager er for en større Del netop anlagte paa saadanne Indsande. Smukke Eksempler paa deres Evne til at bære Trævækst har vi f. Eks. i Frederikshaab Plantage (i Randbøl Statsskovdistrikt) og i Gludsted Sande (i Palsgaard Statsskovdistrikt), hvor man finder dem Side om Side med de golde, afføgne Sande.

Da de paagældende Kytter er dannede af det samme mineralogiske Urmateriale, som forefindes paa de afføgne Partier af et saadant Sandflugtsomraade, frembød det en stor Interesse at faa opklaret Grundene til deres forskellige Evne til at bære Plantevækst, her specielt Bevoksninger af Træer. Den fysiske Tilstand af Jorden paa de afføgne Partier kan nemlig tilsyneladende være den samme som i de sammenblæste Kytter, ofte med et stærkt Indhold af fint Sand mellem de grovere, grusede eller stenede Bestanddele, og der vil her aldrig findes sure Humuslag, Blegsand eller Al, saa i denne Henseende skulde de endog være gunstigere for Planterne. Det omvendte har imidlertid som sagt vist sig at være Tilfældet, og det blev derfor en lokkende Opgave for videnskabelig Forskning at paavise Aarsagerne hertil og om muligt herigennem at finde Midlerne til af saadan raa Undergrund at skabe en virkelig Jordbund, som det vilde lønne sig at beplante eller opdyrke til Agerbrug. Da en gunstig Lejlighed til et Forsøg af den første Art frembød sig, gik jeg derfor med stor Interesse i Gang med at prøve paa at løse en saadan Opgave.

Nogle faa Kilometer uden for Silkeborg, Nord for Aarhus Landevej, findes et saadant Flyvesandsareal, Haarup Sandflugt (Fig. 14), paa ialt c. 150 ha, Kytter og afføgne Sletter iberegnet. Arealet og den Bevoksning, man har søgt at fremskaffe paa det for at dæmpe Sandflugten, er ind-

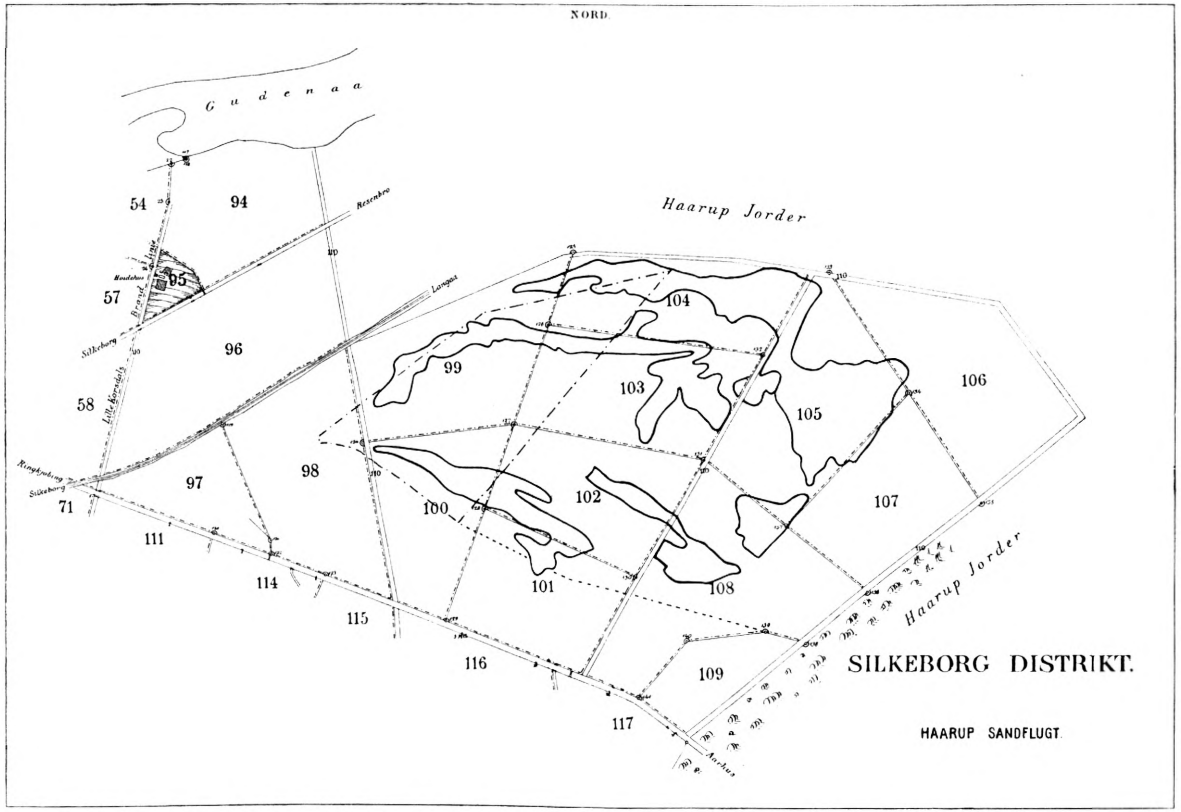


Fig. 14. Billedet viser Afdelingsnumre og de med tyk Streg optrukne Partier er Kytter i 4 Hovedrevler med affogne Flader imellem. Forsøgsarealets Beliggenhed findes let ved Sammenligning med Fig. 18.

Map of sandblown area. Silkeborg State Forest Reserve.

gaaende beskrevet af Johs. Helms[1]. Denne mener (ifl. Edv. Egeberg[2]), at Sandflugten først er opstaaet omkring 1750, men i et senere Arbejde af Egeberg (1924)[3] anføres bl. a. følgende: »Et af Birkeretten i 1739 beskikket Syn over Tilstandene paa Silkeborg Hede . . . siger, at de har forhørt sig hos de ældste Mænd i Haarup, og disse forklarer »at det ungefähr kand være 45 Aar siden (altsaa ved Aar 1694), da et skarnagtigt Menneske uden nogens Tilladelse satte Ild paa Lyngen og Heden, og ved at det afbrændte saa dybt ned i Jorden har der ingen Lyng kunnet vokse, hvoraf Sandflugten Aar efter anden siden mere og mere tiltager««. Ogsaa J. C. Schytte[4] omtaler i en Amtsbeskrivelse, nedskreven 1842, Haarup Sandflugt og nævner efter Begtrups Oeconomiske Correspondent for 1818, »at de i Gjern Herred værende Indsande have udgjort tilsammen $264^1/_2$ Tdr. Land, men at, efter Sandflugts-Commissairernes Indberetning, de 112 Tdr. Land deraf allerede vare dæmpede i 1816. Landinspecteur og Sandflugts-Commissair Sørensen, der beboede Lavind-Hougaard, dæmpede for en Del Haarup Sandflugt ved at udsaae og udplante Birke«. Muligvis er Heden først opstaaet, efter at en tidligere paa samme Areal staaende Skov er afbrændt, idet Helms (efter Egeberg) mener, at omkring 1600 har Skoven strakt sig lige fra Silkeborg Slot, som laa der, hvor nu Papirfabrikens Have er, langs Langsøen og Gudenaaen til »Krudthuset« ved Resenbro, altsaa over den Strækning, hvoraf Sandflugten nu er en væsentlig Del.

[1] Johs. Helms: De gamle Skovfyrbevoksninger paa Silkeborg Skovdistrikt. Dansk Skovforenings Tidsskrift Bd. VII. 1922. S. 378—386 og 407—428.

[2] Edv. Egeberg: Linaa Sogn i gamle Dage. Aarbøger, udgivne af Historisk Samfund for Aarhus Amt. VII. 1914.

[3] Edv. Egeberg: Silkeborg Slot. III. Bd. (1924). S. 210 o. flg.

[4] J. C. Schytte: Skanderborg Amt. 1843.

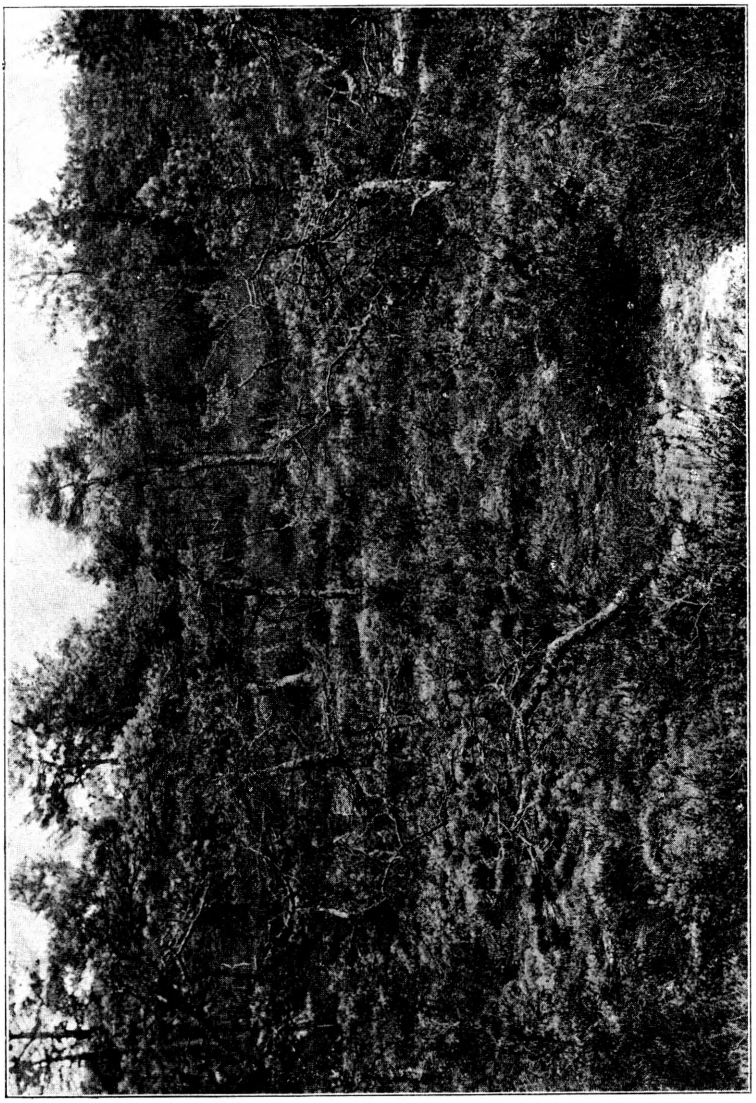
Om denne Dannelses Oprindelse hersker der saaledes aabenbart ret stor Usikkerhed. De mægtige Aldannelser, der forekommer i Kytterne, og som straks skal omtales, gør det usandsynligt, at de kan være opstaaede i saa kort et Spand af Tid. Sikkert har der været Sandflugt til forskellige Tider, og sandsynligvis er den begyndt meget langt tilbage i Tiden, hvorefter den da igen med Mellemrum har været dæmpet. Da hele Omraadet hører til Gudenaaens Floddal, har der været rigeligt af letbevægeligt Flodsand, der efter nogen Tids Forvitring har været velegnet til at bære saavel Skovvegetation som Lynghede. Og begge Dele i Forening kan da have produceret de betydelige Humusaflejringer, som synes at have været nødvendige for Dannelsen af saa mægtige Blegsands- og Allag, som her forekommer.

Fra 1834 til 1850 blev et Areal paa omtrent 180 Tdr. Land Flyvesand (og afføgne Sande) besaaet med Skovfyr. Disse slog godt an paa de sammenblæste Partier, Kytterne, der optræder i 3 Hovedrevler, og hvor der nu staar en særdeles velformet, omend ikke videre høj Bestand af disse Træer (Fig. 15). Men paa de mellemliggende afføgne, flade Partier gik Skovfyrren enten helt ud eller er kun bevaret i Form af nogle enkelte forkrøblede, buskagtige Individer (Fig. 16).

Fra 1880 begyndte man saa i Stedet at plante Bjergfyr, hvor Skovfyrren havde slaaet fejl. Bevoksningen paa det Stykke af det afføgne Omraade, der ligger mellem 1ste og 2den Revle, beplantet med Bjergfyr i 1885, og hvor der senere blev anlagt det nedenfor omtalte Forsøg, karakteriserer Helms (1922, S. 422), saaledes: »Af den oprindelige Skovfyrkultur er der kun enkelte lave, forkrøblede Træer tilbage (se Fig. 17), men der er senere plantet Bjergfyr, som

Johs. Helms fot.

Fig. 15. Skovfyrbevoksningen paa første Revle. Afd. 100.
Stand of pine on dune sand.



Johs. Helms fot.

Fig. 16. C. 90-aarig Skovfyr paa afføgen Flade i Afd. 105. 1915.
90-year old pine on windblown plain.

vel danner en nogenlunde sluttet Bevoksning, men Væksten er meget tarvelig«. Det kan her tilføjes, at mellem de aabne Rækker af Bjergfyr trivedes Lyngen ogsaa kun slet, repræsenteret af spredte Tuer med Rensdyrlav og andre Laver imellem sig.

Axel S. Sabroe fot.

Fig. 17. C. 50-aarig Bjergfyr paa afføgen Flade lige Vest for Forsøgsarealet (se Fig. 18). Stokken er $1^1/_2$ m høj.

Fifty year old mountain pine on windblown plain due west of experimental area (see fig. 18). The pole is $1^1/_2$ m high.

Den 3. Juli i den usædvanlig tørre Sommer 1921 antændtes Plantningerne af Gnister fra Silkeborg—Langaa Banen, og 77 ha af Bevoksningerne brændte. Denne Brand gik særlig ud over Bjergfyrrene paa de afføgne Sande, medens de gode Skovfyr paa Kytterne for Størstedelen gik fri, skønt det paa flere Steder mellem dem brændte i Bunden, og Stammerne blev svedne forneden.

Idet hele Humuslaget paa det afbrændte Areal dermed ogsaa gik op i Luer meldte Faren for ny Sandflugt sig igen, og faktisk har der ogsaa været en Del Sandflugt her i de

siden forløbne Aar, skønt en tynd Skorpe af Laver og smaa Mosser har dækket den brændte Jordbund.

Skovvæsenet stod da over for den Opgave at skulle beplante paany for at forhindre Sandflugt, men at begynde

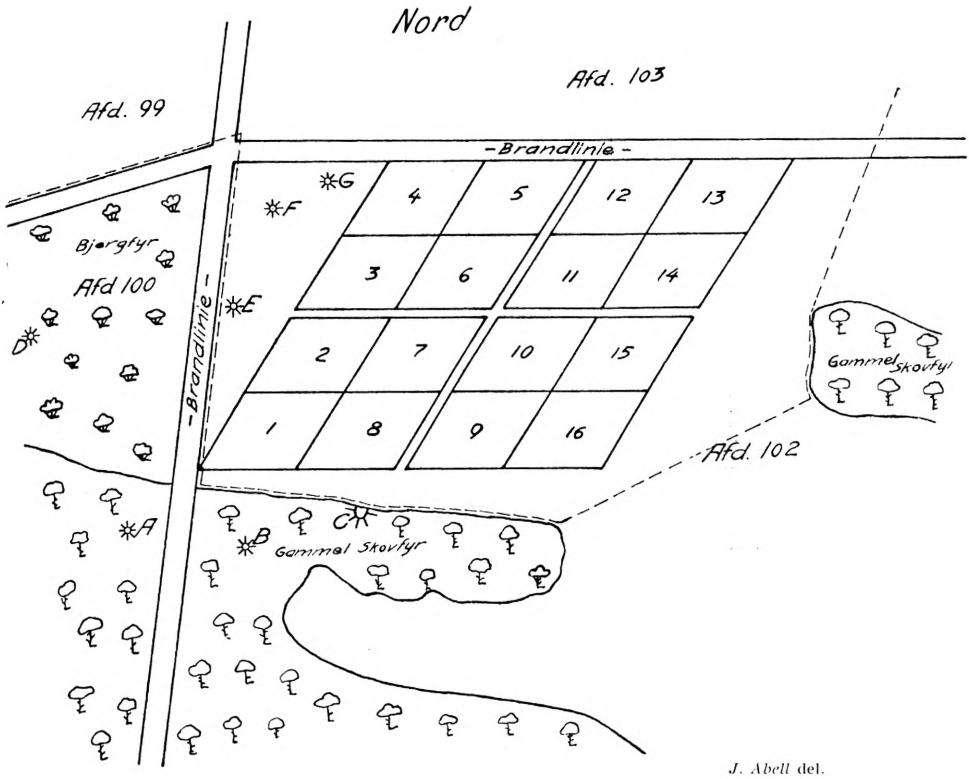


Fig. 18. Forsøgsarealet i Haarup Sandflugt. Afd. 102. Parcellerne er angivne med Tal, de udenfor aabnede Profiler med Bogstaverne A—G og en Stjerne.

Experimental area in Haarup Sand Blown Plain, near Silkeborg. The letters A—G and a star indicate the opened profiles.

igen med Bjergfyr — den eneste Træart, man hidtil havde faaet frem her — var ikke meget fristende. Det blev da overdraget mig i Forbindelse med Skovrider H. H. Bojesen at forsøge paa at faa Jorden dækket med andre Træ-

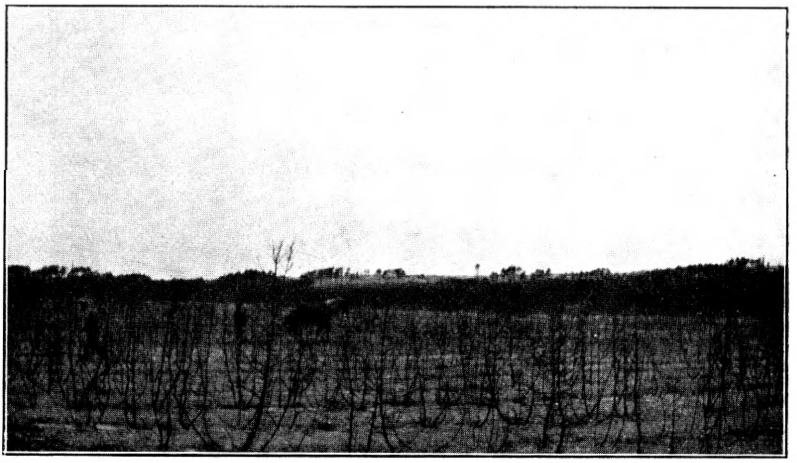
arter, og paa den affogne Slette mellem første og tredie Revle, Vest for anden Revle, valgte jeg et Areal paa 16000 m² til et Beplantningsforsøg (Fig. 18).

Ud fra den Antagelse, at Aarsagerne til Jordens Sterilitet paa det affogne Areal var den, at man her kun havde uforvitret Undergrund for sig, idet det fine Sand, der fyldte Porerne mellem det grovere Materiale (Grus og Smaasten) og den tynde Skorpe af Laver og Mosser, som dækkede det helt, i Forbindelse med, at der af Mangel paa organisk Stof ikke fandtes noget Bakterieliv i Jorden, forhindrede Forvitringen i at tage fat, ræsonnerede jeg, at det gjaldt om at faa denne i Gang og »Liv« i Jorden, før man kunde tænke paa at plante Træer, som senere skulde overlades til sig selv.

Efter at have ryddet hveranden Række af de afsvedne Bjergfyrbuske (Fig. 19) og have givet Jorden en Bearbejdning med Sarauws Hakke samt efter Paaførselen af 5000 kg Kalk pr. ha (paa den ene Halvdel af Arealet) og alsidig Kunstgødning tilsaaedes Arealet i Foraaret 1923 med nøjsomme Grøngødningsplanter, Lupiner og Seradella, som blev podede med Nitragin, men ikke fik Kvælstofgødning, og Spergel og Sommerhvede, der fik alle Slags Gødning. Disse Planter gav dog kun — tildels som Følge af ugunstigt Vejr og flittigt Besøg af Harer — kummerlige Afgrøder, som blev gravede ned om Efteraaret, sammen med den ret rige Ukrudtsflora, som til Forskel fra Arealet udenfor Forsøgsstykket, der fremdeles var saa at sige uden Blomsterplanter, havde indfundet sig.

Det blev saa besluttet at gentage Tilsaaningen med Grøngødningsplanter endnu et Aar, og dette fandt da ogsaa Sted i Sommeren 1924 med adskilligt bedre Resultat end Aaret forud. Ukrudtsfloraen, der bestod af næsten mands-

A. Howard Grøn fot.



A. Howard Grøn fot.

Fig. 19. Forsøgsarealet ved Besaaningen i 1923. Hveranden Række af de afbrændte Bjergfyr er borttagne. Foroven ses den nøgne, sandede Jord mellem de tilbagestaaende Rækker, forneden, hvorledes en Hest trækker et Slæbebrædt hen over Jorden for at dække Sæden.

The experiment area, after sowing in 1923. Every other row of the burned mountain pine has been removed. The upper picture shows the bare sandy soil between the remaining rows, the lower a horse drawing a beard over the soil to cover the seed.

høje Skov-Brandbæger, Gederams, Ferskenbladet Pileurt med flere (der taltes over 20 forskellige) Blomsterplanter, bidrog ogsaa til Forøgelsen af det organiske Stof, man ønskede indblandet i Jorden, og var i sig selv et Tegn paa, at der var kommet mere »Liv« i denne, sammenlignet med Arealet udenom, hvor *Carex arenaria*, Sandstar, og *Weingärtneria canescens*, Sandskæg, i spredte smaa Tuer bogstavelig talt var de eneste forekommende Blomsterplanter (Lyng var endnu næsten ikke til at paavise).

Tredie Aar, 1925, blev Arealet saa beplantet med en Række forskellige Træarter, dels Naaletræer som Sitkagran, japansk Lærk, Skovfyr og Contortafyr, dels Løvtræer som Hvidel, Birk, Seljerøn og Havtorn (*Hippophaë rhamnoides*), idet hver af de 16 Parceller, hvori Arealet var inddelt, igen blev delt i 4 Underparceller (a, b, c og d), og Træerne blev blandede saaledes, at der altid fandtes Repræsentanter for dem, der har kvælstofbindende Mikroorganismer i Knolde paa deres Rødder, som Hvidel, Havtorn og senere *Caragana arborescens*, *Robinia pseudoacacia* og Gyvel.

Det er nu ikke Meningen her at gøre Rede for denne Beplantnings videre Udvikling. Det skal blot siges, at alle de indførte Træarter straks slog udmærket an, indtil en vedholdende Tørke i Midtsommeren 1925 fik en stor Del til at gaa ud, men at disse saa næste Sommer erstattedes med andre Træarter som *Picea Engelmanni*, *Abies nobilis*, *Quercus rubra*, *Caragana* og *Robinia*, og der senere (1928) paa Halvdelen af Arealet indsaaedes Gyvel.

For Øjeblikket, Sommeren 1931, staar der en nu næsten overalt sluttet Bevoksning af Hvidel, japansk Lærk, Sitka, Skovfyr, *Picea Engelmanni* og, paa den kalkede Del, *Hippophaë*, med en Frodighed, som man ikke kan ønske sig stort bedre paa god Jord, medens de samme Planter,

anbragte i nogle Rækker udenfor Forsøgsarealet og uden at have faaet den tilsvarende Behandling, enten er døde eller staar hensygnende, og her stadig væk er øde og goldt med Mos og Lav over Jorden og enkelte svage Lyngbuske spredte med store Mellemrum.

I Foraaret 1929 kom saa det Tidspunkt, da jeg fik Lyst til at undersøge, om jeg kunde paavise, hvilke Forandringer der var sket med Jordbunden, og i den Anledning blev der udtaget en Række Jordprøver, dels inde i, dels udenfor Forsøgsarealet. For da muligvis ogsaa at faa en Forklaring paa, hvad der betingede den forholdsvis gode Vækst af Træerne paa Kytterne i Sammenligning med de afføgne Partier, blev der saa ogsaa udtaget Jordprøver i de første. Den Gravning, som var nødvendig herfor, bragte imidlertig straks de største Overraskelser og afslørede Profiler, om hvis Eksistens jeg tidligere ikke havde haft nogen Anelse, og som er den egentlige Anledning til, at disse Undersøgelser medtages her, som en Parallel til Podsoldannelserne paa den typiske Hede.

Ved Gravning inde mellem de velvoksne Skovfyr paa de højeste Partier af den Kytte (første Revle), der ligger lige Syd for Forsøgsarealet, og som kun hæver sig 2—3 m over dette, ned til godt $1^1/_2$ m Dybde, viste der sig nemlig en meget udpræget og højst interessant Podsolering. Der blev da gravet to (dybe) Huller (Profilerne A og B), i en indbyrdes Afstand af c. 20 m, det første i Afd. 100, det andet i Afd. 102, og udtaget Jordprøver fra forskellige karakteristiske Lag. Men da Profilerne her var vanskelige at tegne, endsige fotografere, og en Afbildning var meget ønskelig, gravedes der en Stolle (Gang) ind i Kyttens Nordside ud mod Forsøgsarealet (Afd. 102) og i Flugt med dettes Overflade, idet der ogsaa her udtoges Jordprøver (Profil C). Denne Stolle

er senere uddybet et Par Gange, og de Beskrivelser, som er optagne af den til forskellige Tider, af hvilke her dog kun skal gengives en enkelt, Geologen, Dr. phil. H. Ødums fra 13. Aug. 1930, har derfor Maal for Lagenes Beliggenhed, der ikke ganske falder sammen med den Afbildning af Profilen, som blev udført af Fru Strubberg efter en ny Oprensning af Stollen i Juli 1931, som igen afviger noget fra en fotografisk Gengivelse, efter en ny Oprensning, d. 13. Aug. 1931. Lagene gaar nemlig ikke horizontalt i en saadan Podsolprofil, lodrette Tunger af Al har et i horizontal og vertikal Retning meget afvekslende Forløb, men alt i alt giver disse Maal og Afbildninger dog tilsammenlagt et karakteristisk Billede af denne mærkelige Podsoldannelse. De Profilbeskrivelser, som herefter følger, skyldes forøvrigt, hvor andet ikke er anført, Hr. Forstassistent Axel S. Sabroe, der har ydet mig saa mange store Tjenester ved Undersøgelsen af hele denne Lokalitet.

Paa den afføgne Flade, hvor Beplantningsforsøget blev anlagt, blev der desuden gravet en Række Huller, dels udenfor Forsøgsarealet (Profilerne D, E, F og G), dels i hver af de 16 Parceller i dette. Profil D blev aabnet mellem levende Bjergfyr i et ikke afbrændt Areal (Afd. 100) ganske nær ved (6,5 m fra) det afbrændte, hvori Profilerne E, F og G blev optagne. Paa denne Flade blev der baade af mig og Dr. Ødum gravet Huller paa indtil 1,5 m Dybde, uden at vi kunde paavise nogen typisk Podsolering. Dr. Ødum giver af en af disse Profiler følgende Beskrivelse, der kan gælde for hele Fladen: »Overfladen er afblæst, ret stærkt smaastenet. Den 1,5 m dybe Profil viser udelukkende groft, lidt smaastenet Smeltevandssand, meget lyst, omtrent hvidt, næsten udelukkende bestaaende af Kvarts. Ingen udtalt Podsolering. Der er en Anelse af Affarvning lige under

den meget tarvelige Vegetationsskorpe, og herunder en Anelse af Rødfarvning, strækkende sig til 10—15 cm Dybde«. Derfor er der heller ikke i Fladeprofilerne udtaget Jordprøver i de dybere Lag, i Regelen kun 5—10 cm, i nogle Tilfælde dog ogsaa 30—35 cm fra Overfladen.

Profilbeskrivelser.

Profil A. Kytte under Skovfyr.

0—10 cm. Mor.
10—15 cm. Blegsand.
15—65 cm. Lyst, rødbrunt Sand.
65—70 cm. Svag Blegsandsdannelse, foroven med 1 cm. mørk Skygge (gammel Mor).
70—90 cm. Mørkebrun, ret fast, lysspættet Al, øverst sortagtig, derefter stærk Okkerindblanding og hvidlige Konkretioner. Typiske Tunger, der gaar langt ned. Skarp Grænse mellem den sorte og den brune Al.
90—100 cm. Mørkt, brungult Sand med lyse Striber.
100—135 cm. Grovere, lysere Sand.

Profil B. Kytte under Skovfyr.

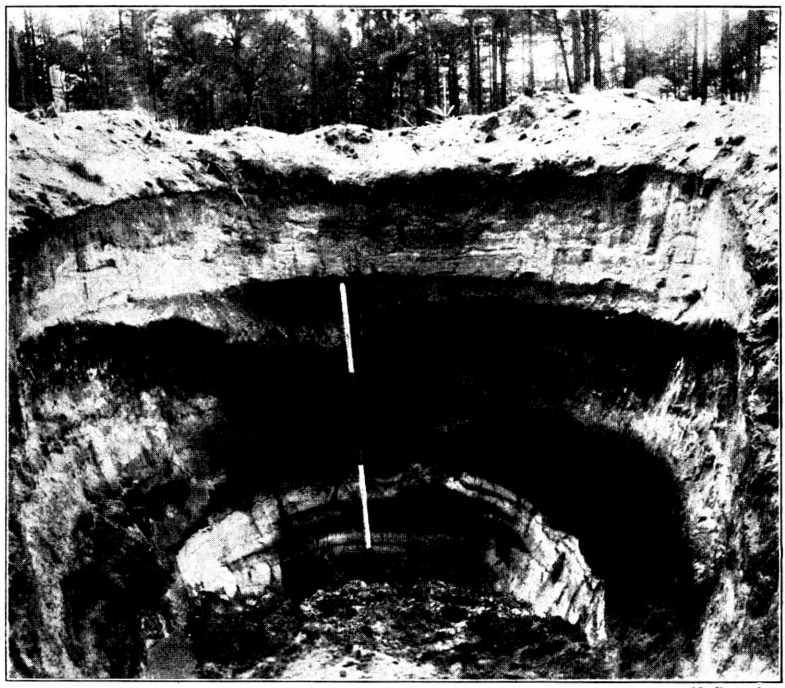
0—10 cm. Mor.
10—15 cm. Antydning af Blegsand.
15—100 cm. Gulbrunt Sand, der i 45 cm Dybde bliver noget mørkere med graabrune Striber.
100—110 cm.
- 0,5 cm. Svag Morstribe.
- 2 — Blegsandsstribe.
- 0,5 — Morstribe.
- 2 — Blegsandsstribe.
- 1 — Lidt kraftigere Mor.
- 2,5 — Blegsand.

110—128 cm. Mor og Blegsand uden skarpe Grænser, nedad mørkere, gaaende over i
128—153 cm. Mørk, stærkt sammenkittet Al, der i c. 1,5 m Dybde afløses af rødbrunt Sand. (Rødder i 1,5 m. Dybde).

Profil C. (Beskr. af Dr. Ødum). Den i Kytten udgravede Stolle. (Figg. 20 og 21).

0—54 cm. Rent gult Sand, ret groft, men med tydelig Lagdeling (urolig — horizontal). Øverst en tynd Morskorpe og Vegetation af Hedelyng, *Festuca ovina*, *Polytrichum* og *Lichener*, under denne en Anelse af Affarvning, men ingen udtalt Podsolering.

54—75 cm. Stærkt affarvet Blegsand, øverst skarpt afgrænset mod det gule Sand ved en meget tynd, sort Stribe, sandsynligvis



H. Pors fot.

Fig. 20. Profil C i Kytten lige Syd for Forsøgsarealet, udfor Parcel 8. Stokken er $1^1/_2$ m høj (se nærmere Forklaring i Teksten).

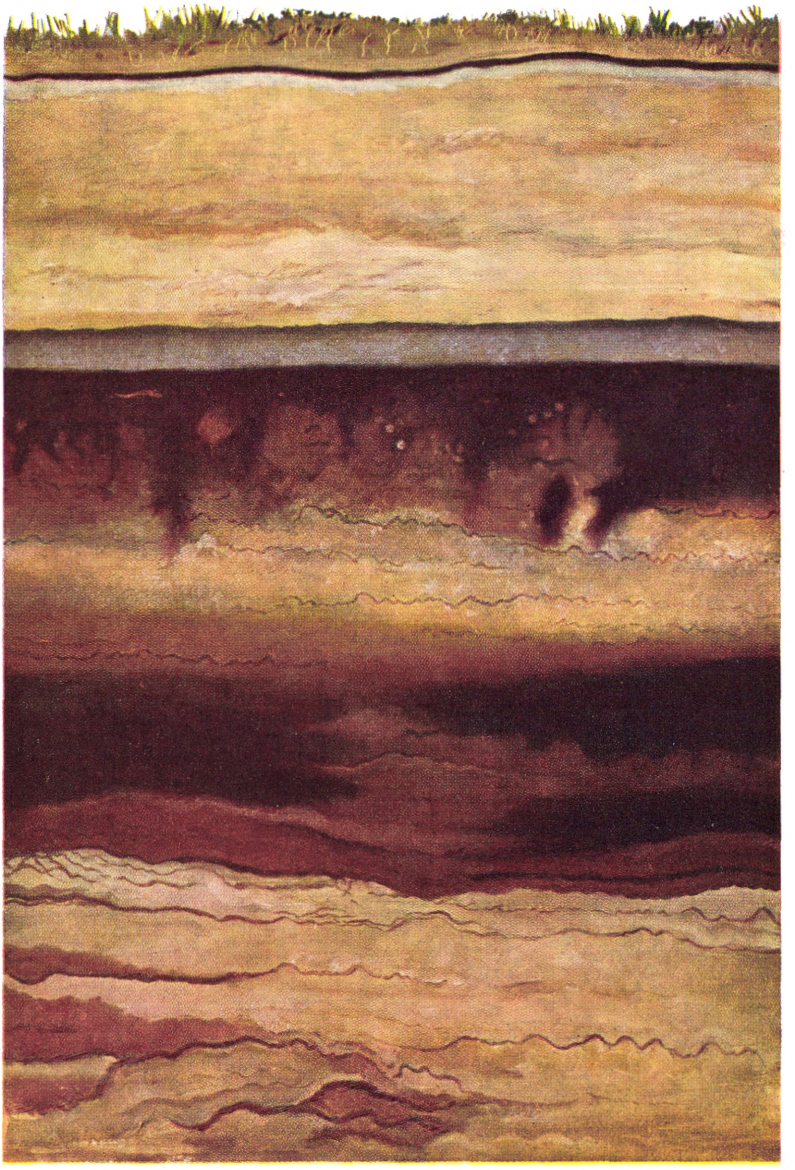
Profile C in the dune south of experimental area opposite plot 8. The pole is $1^1/_2$ m. high.

Rester af en ældre Lyngtørv, af hvilken dog intet strukturelt er tilbage. Nedad gaar Laget med mørkere Farve jævnt over i

75—81 cm. Sort »Tørveal«,[1] meget fast, med lyse Sandkorn. I Underkanten optræder en Mængde gamle Rødder i ganske tynd Horizont.

81—110 cm. Sort haard Al, stærkt varierende i Tykkelse, med Ud-

[1] ɔ: Humusal.



B. Strubberg pinx.

Fig. 21. Farvelagt Billede af en Del af den højre Side af Profil C (Fig. 20).

Coloured picture of a section of the right side of profile C (Fig. 20).

løbere helt ned til ca. 130 cm. Selv i den massiveste Del af Laget optræder der rødgule Pletter lige under Overgrænsen, især hvor Laget er tyndest; nedad, imellem Forsænkningerne af Laget, udvikler dette sig til rent »Leopardskind«, okkerfarvede Pletter og et Netværk af sort Al.

110—132 cm. Laget under den egentlige Al bestaar af gult og rødt Sand, tydeligt lagdelt, men uden skarp Grænse mod Alflammerne fra oven. Selv hvor disse mangler helt, er dette Lag gennemsat af tynde, sorte og brune Striber, horizontalt forløbende, men altid meget mere bølgende end den rigtige Lagdeling i Sandet. Nedad bliver disse Striber mægtigere og danner (uden skarp Grænse)

132—152 cm. Et Lag »Al«, formodentlig Glei, brunlig sort, meget haardt. Ogsaa dette Lag varierer i Tykkelse, nedad er det skarpt afgrænset, men opad gaar det over i de ovennævnte Striber og kan stedvis næsten naa sammen med Forsænkninger og Udløbere fra det øvre Lag virkelig Al (81—110 cm), mens det paa andre Punkter kun er c. 4—5 cm tykt (i saa Fald dog i Virkeligheden »erstattet« ved Mørkfarvning af Laget ovenover).

152—205 cm. Gult skarpt Sand af samme Farve som det øverste i Profilen. Ogsaa dette Lag indeholder dog tynde, sorte Striber, horizontalt bølgede, stedvis toner disse ud opad og bliver til Brunfarvning, mens de altid er skarpt begrænsede nedad.

205—209 cm. Et tyndt Lag meget fint, lerholdigt Sand, der er skarpt begrænset opad, mens der stedvis strækker sig smaa mørktfarvede Tunger fra Overgrænsen nedad i Laget.

209— cm. Groft, af og til smaastenet Sand, hvidgult eller omtrent hvidt, kan indeholde Okkerstriber.

Lagene fra 0—205 cm Dybde er Flyvesand, mens Bunden under 205 cm er det samme Smeltevandssand som Sletten udenfor Klitten, liggende i omtrent samme eller ganske samme Niveau. De forskellige Podsoleringshorizonter forsvinder ud mod Skraaningen af Klitten.

Profil D. Paa Fladen. Mellem levende (ikke afbrændte) Bjergfyr, men i et Hul, hvor selv dette Træ ikke trives. Ingen Lyng, kun Rensdyrlav. Bjergfyrren knæhøj. I Hullet øverst Antydning af Humuslag og ligeledes af Blegsandslag, derunder lyst groft Flodsand.

(Prøver udtagne i 5—10 og 30—35 cm Dybde).

Profil E. Paa Fladen, mellem afbrændte Bjergfyr, Vest for Forsøgsarealet. Under tæt Dække af lav Polytrichum og Lichener c. 2 cm mørkere og 10 cm rødbrunt Sand, derefter lyst, groft Sand som i (D).

(Prøver udtagne i 5—10 og 30—35 cm Dybde).

Profil F. Paa Fladen, nogle faa Meter Nord for (E). 12 cm mørk, flammet Overgrund, ellers som (E).

(Prøver udtagne i 5—10 og 30—35 cm Dybde).

Profil G. Paa Fladen, nogle faa Meter Nord-Øst for (F). Øverste Lag mindre flammet, iøvrigt som de foregaaende Profiler.

(Prøver udtagne i 5—10 og 30—35 cm Dybde).

Inde i Forsøgsarealet er der desuden, som nævnt, udtaget Jordprøver i hver af de 16 Parceller, i dem alle i 5—10 cm Dybde, i en Del tillige i 30—35 cm Dybde. Da de øverste Jordlag her har været bearbejdede, kan der ikke tales om egentlige Profiler. Som anført foran, kan der heller ikke paavises nogen egentlig Podsolering her, hvor vi har at gøre med en Undergrund, der endnu ikke er nogen rigtig »Jordbund«.

B. Resultater af Undersøgelserne.

Som før omtalt afslørede Gravninger i en Kytte for at udtage Jordprøver til Undersøgelse en saa kraftig og flere Gange gentagen Podsolering, at ogsaa en Sammenligning med den podsolerede Hedejord vilde frembyde Interesse. En saadan knyttedes særlig til Forekomsten og Fordelingen af Jordernes Kolloidindhold, og Undersøgelserne planlagdes derfor efter samme Skema, som var anvendt ved mine tidligere Hedeundersøgelser (fra 1929), idet der dog ikke blev udført mekaniske Analyser, fordi man i For-

vejen ved god Besked med, hvilke Størrelsesklasser af Sandkorn Klitterne i Almindelighed bestaar af[1]. Paa denne Klit, hvor der voksede Skovfyr af middel Vækstbonitet, vil man (efter R. Albert) kunne regne med et Indhold af »Finsand« (under 0,2 mm) paa op til 20 %. At Indholdet af saadant Finsand paa de afføgne Flader imidlertid ikke er den afgørende Betingelse for Trævegetation, har de Plantningsforsøg, der i 1925 blev anlagte i Haarup Sandflugt (se S. 118), givet Beviset for.

Bestemmelserne, der er opførte paa de vedføjede Tabeller XIX og XX, kom derfor i det væsentligste kun til at omfatte Reaktionen (pH-Værdien), hygroskopisk Vand, »Humus«, Totalkvælstof og de uorganiske Kolloider SiO_2, FeO_3 og Al_2O_3, i et enkelt Tilfælde tillige den totale Mængde af Fe_2O_3, af SiO_2 samt af Gruppen $Fe_2O_3 + Al_2O_3 + TiO_2$, der bestemtes som en samlet Fraktion.

Jeg havde paa Forhaand troet, at de mægtige, oftest dybt mørktfarvede Allag i Kytten vilde have vist et særligt stort Indhold baade af »Humus« og af uorganiske Kolloider. Men Analyserne frembød i saa Henseende store Overraskelser. Ikke blot laa Indholdet af »Humus« i de mest mørkfarvede Allag, som jeg derfor ogsaa har kaldt Humusal, kun i et enkelt Tilfælde saa højt som ved 10,19 %, men i Almindelighed kun mellem 4 og 5 %. Og det højeste Indhold af samlede uorganiske Kolloider var 2,3 %, i Regelen betydelig lavere, medens jeg i Al fra Mangehøje og Skovsende Plantager jævnligt fandt op mod 4 % og derover, i et enkelt Tilfælde endog 4,7 %. Men der var dog en udtalt Ophobning af saavel organiske som uorganiske Kolloider i Kyttens Allag, og i Betragtning af disses store Mægtighed (se Profilbeskrivelserne S. 121 ff.) vil den absolute Mængde af

[1] Se Fr. Weis: Undersøgelser over danske Hedejorder. 1929. S. 53 ff.

Tabel XIX.

Haarup Sandflugt. Silkeborg

Haarup Sand Blown Plain.

Profiler i en

Profiles of

Profil Profile	Kort Lokalitetsbeskrivelse Brief description of locality	Dybde cm Depth cm
A.	Klit (Kytte) med velvoksen Skovfyr. Umiddelbart under 10 cm Mor. Typisk Blegsand. Dune with well developed pine (Pinus silvestris). Sample drawn just below 10 cm raw humus. Typical bleached sand.	10—12
»	Under første Blegsandslag, lyst rødbrunt Sand. Under first layer of bleached sand, light reddish-brown sand.	c. 30
»	Andet Blegsandslag. Second layer of bleached sand.	c. 65
»	Sort Humusal. Black humus hardpan.	70—80
»	Brunsort Al (Jernal). Brownish-black iron hardpan.	80—90
»	Laget under Alen, marmoreret og tunget. Layer below hardpan, marbled and running in tongues.	c. 100
»	Groft, grynet, hvidgult Sand. Coarse, gravelly whitish-yellow sand.	c. 135
B.	Kytte med velvoksen Skovfyr. Blysand lige under øverste Morlag. Dune with well developed pine. Bleached sand just below the upper raw humus layer.	10—12
»	Gulbrunt Sand. Yellowish-brown sand.	30—35
»	Noget mørkere Sand med graabrune Striber. Somewhat darker sand with greyish-brown stripes.	75—80
»	Mor og Blegsand uden skarpe Grænser. Raw humus and bleached sand without sharp limits.	115—120

Table XIX.

Statsskovdistrikt. Nordskoven.

Silkeborg State Forest Reserve.

Klit (Kytte).

a dune.

pH	Hygroskopisk Vand, % Hygrosc. water per cent.	»Humus« %	Total-N. %	N. i % af »Humus«	Kolloidal SiO_2 %	Kolloidal Fe_2O_3 %	Kolloidal Al_2O_3 %	Samlede uorganiske Kolloider, % Total inorgan. colloids, per cent.
3,8	0,37	1,71	0,025	1,46	0,066	0,068	0,047	0,18
4,6	0,16	0,39	0,008	2,05	0,018	0,052	0,057	0,13
4,7	0,24	1,37	0,017	1,24	0,014	0,020	0,057	0,09
4,6	2,56	10,19	0,190	1,86	0,030	0,340	1,020	1,39
4,7	1,60	3,91	0,065	1,66	0,041	1,210	1,050	2,30
4,9	0,27	0,56	0,010	1,79	0,025	0,088	0,260	0,37
4,9	0,11	0,16	0,004	2,50	0,015	0,040	0,087	0,14
3,9	0,32	1,07	0,023	2,15	0,042	0,120	0,027	0,19
4,7	0,16	0,27	0,008	2,96	0,035	0,028	0,130	0,19
5,2	0,12	0,17	0,005	2,94	0,043	0,087	0,130	0,26
4,1	0,29	2,05	0,033	1,61	0,017	0,026	0,019	0,06

Tabel XIX

Profil Profile	Kort Lokalitetsbeskrivelse Brief description of locality	Dybde cm Depth cm
B.	Sort Alklump—Humusal. Total Mængde af ..... / Black hardpan clump—humus hardpan. Total amount of ..... Fe_2O_3: 0,85 %, SiO_2: 86,1 % / $Fe_2O_3 + Al_2O_3 + TiO_2$: 3,54 %	c. 140
»	Brun Alklump—Jernal. Brown hardpan clump—Iron hardpan.	c. 150
»	Rødbrunt Sand. Reddish-brown sand.	under 150 below
C.	Stolle (Gang) ind i Kytte med velvoksen Skovfyr, øverste Lag gult Sand, svagt græs- og lyngbevokset. Svag Morstribe. Trench in a dune with well developed pine, upper layer yellow sand, thin gras- and heather cover. Slight stripe of raw humus.	0—15
»	Stærkt affarvet Blysand, ganske skarpt afgrænset baade for oven og for neden. Very light bleached sand, sharply defined above and below.	57—67
»	Sort Humusal med mange gamle Rødder i ganske tynd Horizont. Black humus hardpan with many old roots in very thin horizon.	75—81
»	Mørk Jernal, stærkt marmoreret med kraftige Tunger og mange Gleistriber. Dark iron hardpan, sharply marbled with prominent tongues and many stripes of gley.	84—94
»	Andet Allag 132—152 cm Dybde, bredt og ensartet, dog med lidt lysere og nogle mørkere parallele Striber. Prøven udtaget i et mørkt Parti i ca. 144 cm Dybde. Second layer of hardpan 132—152 cm deep, broad and homogenous, though with a few lighter and a few darker parallel stripes. Samples drawn in a dark section 144 cm deep.	c. 144
»	Gult, skarpt Sand med mørke- og lysebrune Gleistriber. Prøverne tagne mellem to saadanne. Yellow sharp sand with dark and light-brown gley stripes. Samples drawn between two such stripes.	c. 154
»	Samme Lag umiddelbart under en Gleistribe. Same layer directly below a gley stripe.	165—170
»	Et tredie Allag (tykkere Gleistribe?). A thicker hardpan layer (thicker gley stripe?).	190—200

(fortsat, continued).

pH	Hygroskopisk Vand, % Hygrosc. water per cent.	»Humus« %	Total-N %	N i % af »Humus«	Kolloidal SiO_2 %	Kolloidal Fe_2O_3 %	Kolloidal Al_2O_3 %	Samlede uorganiske Kolloider, % Total inorgan. colloids, per cent.
4,4	1,79	4,86	0,093	1,91	0,020	0,060	1,200	2,00
4,6	1,24	2,67	—	—	0,070	0,690	0,770	1,53
5,3	0,27	0,28	0,006	2,14	0,053	0,081	0,200	0,33
4,6	0,17	0,34	0,008	2,35	0,028	0,087	0,066	0,18
4,6	0,07	0,49	0,006	1,22	0,069	0,035	0,064	0,17
4,3	1,40	4,45	0,088	1,98	0,022	0,073	0,680	0,78
4,6	1,32	2,30	0,035	1,52	0,100	0,340	0,980	1,42
4,4	0,39	0,85	0,013	1,53	0,054	0,180	0,170	0,40
4,5	0,25	0,62	0,009	1,45	0,020	0,081	0,150	0,25
4,8	0,14	0,12	0,002	1,67	0,042	0,034	0,078	0,15
4,7	0,41	0,74	0,013	1,76	0,051	0,076	0,200	0,33

Tabel XX.

Haarup Sandflugt. Silkeborg

Haarup Sand Blown Plain.

Profiler i en

Profiles of a

Udenfor

Outside the

Profil Profile	Kort Lokalitetsbeskrivelse Brief description of locality	Dybde cm Depth cm
D.	Paa den afføgne Flade mellem levende, knæhøj Bjergfyr. Ingen Lyng. Antydning af Humus- og Blegsandslag, derunder lyst, groft Flodsand. Vest for Forsøgsarealet. In the sandblown plain between living kneehigh mountain pines. No heather. Slight indication of humus and bleached sand layer, under which light coarse river sand. West of experiment area.	5—10
»	Samme Sted. Ibidem.	30—35
E.	Paa den afføgne Flade mellem afbrændte Bjergfyr, under Polytrichum og Lichener. Ingen Lyng. Nogle Meter fra forrige Profil. In the sandblown plain between burned mountain pines, under Polytrichum and lichens. No heather. Some meter from the preceding profile.	5—10
»	Samme Sted. Ibidem.	30—35
F.	Paa den afføgne Flade mellem afbrændte Bjergfyr, nogle Meter fra foregaaende Profil. 12 cm mørk, flammet Jord, ellers som (E). In the sandblown plain between burned mountain pines, some meter from the preceding profile. 12 cm. dark curled soil, for the rest as profile E.	5—10
»	Samme Sted. Ibidem.	30—35
G.	Paa den afføgne Flade mellem afbrændte Bjergfyr, nogle faa Meter Nordøst for (F). Øverste Lag mindre flammet, ellers som de foregaaende Profiler. In the sandblown plain between burned mountain pines, some few meter N. E. of profile F. Upper layer less curled, for the rest as the preceding profiles.	5—10
»	Samme Sted. Ibidem.	30—35

Table XX.

Statsskovdistrikt. Nordskoven.

Silkeborg State Forest Reserve.

afføgen Flade.

sandblown plain.

Forsøgsarealet.

experiment area.

pH	Hygroskopisk Vand, % Hygrosc. water per cent.	»Humus« %	Total-N %	N i % af »Humus«	Kolloidal SiO_2 %	Kolloidal Fe_2O_3 %	Kolloidal Al_2O_3 %	Samlede uorganiske Kolloider, % Total inorgan. colloids, per cent.
4,6	0,20	0,47	0,010	2,13	0,027	0,073	0,100	0,20
4,7	0,08	0,10	0,002	2,00	0,028	0,021	0,057	0,11
4,8	0,36	0,63	0,014	2,22	0,037	0,240	0,270	0,55
5,0	0,08	0,09	—	—	0,006	0,020	0,012	0,04
4,8	0,18	0,39	—	—	0,018	0,035	0,089	0,14
5,1	0,10	0,08	—	—	0,025	0,013	0,043	0,08
4,8	0,32	0,63	0,014	2,22	0,059	0,130	—	—
4,9	0,18	0,17	0,005	2,94	0,043	0,033	0,084	0,16

Tabel XX

I Forsøgs-

In the ex-

Ukalket Del.
Unlimed section.

Parcel Nr.	Første Bearbejdning The first treatment	Kunstgødning Artificial fertilizers	Grøngødning Green manure	Oprindelig Bevoksning First stock of trees	Senere Bearbejdning Later treatment	Dybde cm Depth cm
1, a	Overflad. Rivning Superficial raking	K + P + Mg	Seradella	Japansk Lærk, Hvidel og Skovfyr Larix leptolepis, Alnus incana and Pinus silvestris	Senere ubearb. Later untreated	0—10
1, a	do.	do.	do.	do.	do.	30—35
2, b	do.	do.	Lupiner Lupinus	Sitkagran, Hvidel og Birk Picea sitchensis, Alnus incana and Betula pubescens	do.	I Overfladen In the surface
2, b	do.	do.	do.	do.	do.	30—35
7, c	Hakning Hoeing	do.	do.	Skovfyr, Sitkagran og Hippophaë Pinus silvestris, Picea sitchensis, Hipp. rhamnoides	Senere ophakket Later hoeed	5—10
8, d	do.	do.	Seradella	Japansk Lærk, Hippophaë og Seljerøn Larix leptolepis, Hippophaë and Sorbus scandica	Senere ubearb. Later untreated	5—10
10, b	Overflad. Rivning Superficial raking	N + K + P + Mg	Sommerhvede Summer wheat	Hvidel, Birk og Sitkagran Alnus incana, Betula pubescens, Picea sitchensis	Senere ophakket Later hoeed	5—10 mell. st. Hvidelle betw. large Aln. incana
9, a	do.	do.	Spergel Spergula	Japansk Lærk, Hvidel og Skovfyr Larix leptolepis, Alnus incana and Pinus silvestris	do.	5—10 mell. st. Hvidelle betw. large Aln. incana
15, c	Hakning Hoeing	do.	Sommerhvede Summer wheat	Skovfyr, Sitkagran og Hippophaë Pinus silvestris, Picea sitchensis, Hipp. rhamnoides	do.	5—10
15, c	do.	do.	do.	do.	do.	30—35
16, d	do.	do.	Spergel Spergula	Japansk Lærk, Hippophaë og Seljerøn Larix leptolepis, Hippophaë and Sorbus scandica	do.	5—10 mell. st. Hvidelle betw. large Aln. incana

(fortsat, continued).

arealet.

periment area.

pH	Hygroskopisk Vand, % Hygrosc. water per cent.	»Humus« %	Total-N %	N i % af »Humus«	Kolloidal SiO_2 %	Kolloidal Fe_2O_3 %	Kolloidal Al_2O_3 %	Samlede uorganiske Kolloider, % Total inorgan. colloids, per cent.
4,4	0,37	1,78	0,033	1,85	0,020	0,061	0,081	0,16
4,8	0,09	0,10	0,002	2,00	0,038	0,060	0,068	0,17
5,0	0,46	1,93	0,049	2,54	0,044	0,200	0,110	0,35
5,1	0,09	0,08	0,002	2,50	0,020	0,021	0,059	0,10
6,6	0,34	1,22	0,028	2,30	0,021	0,160	0,081	0,26
4,7	0,40	1,39	0,036	2,59	0,027	0,170	0,110	0,31
4,9	0,29	0,87	0,011	1,26	0,032	0,081	0,085	0,20
4,9	0,49	1,39	0,031	2,23	0,053	0,230	0,150	0,43
4,9	0,19	0,73	0,015	2,05	0,031	0,072	0,032	0,14
5,1	0,21	0,19	0,060	3,16	0,036	0,110	0,130	0,28
4,9	0,49	1,39	0,031	2,23	0,053	0,230	0,150	0,43

Tabel XX

I Forsøgs-

In the ex-

Kalket Del.
Limed section.

Parcel Nr.	Første Bearbejdning The first treatment	Kunstgødning Artificial fertilizers	Grøngødning Green manure	Oprindelig Bevoksning First stock of trees	Senere Bearbejdning Later treatment	Dybde cm Depth cm
3, c	Overflad. Rivning Superficial raking	K + P + Mg	Lupiner Lupinus	Skovfyr, Sitkagran og Hippophaë Pinus silvestris, Picea sitchensis and Hippophaë	Senere ophakket Later hoeed	5—10
4, d	do.	do.	Seradella	Japansk Lærk, Hippophaë og Seljerøn Larix leptolepis, Hippophaë and Sorbus scandica	do.	5—10
5, a	Hakning Hoeing	do.	do.	Japansk Lærk, Skovfyr og Hvidel Larix leptolepis, Pinus silvestris and Alnus incana	do.	0—10 nær Hvidel near Alnus incana
5, a	do.	do.	do.	do.	do.	30—35
6, b	do.	do.	Lupiner Lupinus	Sitkagran, Hvidel og Skovfyr Picea sitchensis, Alnus incana and Pinus silvestris	do.	5—10 nær Hvidel near Alnus incana
11, c	Overflad. Rivning Superficial raking	N + K + P + Mg	Sommerhvede Summer wheat	Skovfyr, Sitkagran og Hippophaë Pinus silvestris, Picea sitchensis, Hipp. rhamnoides	do.	5—10
12, d	do.	do.	Spergel Spergula	Japansk Lærk, Skovfyr og Seljerøn Larix leptolepis, Pinus silvestris and Sorbus scandica	do.	5—10 nær Hippophaë near Hippophaë
12, d	do.	do.	do.	do.	do.	30—35
13, a	do.	do.	do.	Japansk Lærk, Skovfyr og Hvidel Larix leptolepis, Pinus silvestris and Alnus incana	do.	5—10
14, b	do.	do.	Sommerhvede Summer wheat	Sitkagran, Hvidel og Birk Picea sitchensis, Alnus incana and Betula pubescens	do.	5—10

(fortsat, continued).

arealet.

periment area.

pH	Hygroskopisk Vand, % Hygrosc. water per cent.	»Humus« %	Total-N %	N i % af »Humus«	Kolloidal SiO_2 %	Kolloidal Fe_2O_3 %	Kolloidal Al_2O_3 %	Samlede uorganiske Kolloider, % Total inorgan. colloids. per cent.
6,6	0,35	1,62	0,039	2,41	0,028	0,100	0,061	0,19
6,8	0,32	1,15	0,026	2,26	0,033	0,069	0,064	0,17
7,2	0,27	0,91	0,020	2,20	0,030	0,100	0,084	0,21
5,0	0,19	0,17	0,007	4,12	0,068	0,075	0,190	0,33
7,3	0,41	1,37	0,029	2,12	0,048	0,330	0,170	0,55
7,3	0,34	1,27	0,022	1,73	0,032	0,089	0,068	0,19
7,3	0,37	1,34	0,032	2,39	0,043	0,190	0,066	0,30
5,6	0,18	0,21	0,005	2,38	0,032	0,049	0,018	0,10
7,5	0,37	1,25	0,030	2,40	0,031	0,130	0,068	0,23
7,0	0,34	1,62	0,032	1,98	0,038	0,059	0,054	0,15

Kolloider i en Kytte dog være meget større end i de paagældende Hedejorder.

Da Analyserne for »Humus« gav saa paafaldende smaa Tal, hvor jeg havde ventet dem usædvanlig store, kom jeg i Tvivl om Bestemmelsernes Rigtighed. De blev derfor i nogle Tilfælde gentagne, men gav samme Resultat, og en simpel Glødning af helt sort Materiale i en Digel bekræftede ogsaa det ringe Indhold af Kulstof, idet hele den sorte Farve forsvandt efter et Øjebliks Ophedning, uden at der derunder viste sig nogen Røg, og en mikroskopisk Undersøgelse viste, at den mørke Farve kun skyldtes en ganske tynd, kulsort Hinde (af »Humus«) udenpaa de enkelte Sandkorn.

Det relativt ringe Indhold af uorganiske Kolloider, specielt af Jernhydroksyd, foranledigede ogsaa nogle Totalbestemmelser af enkelte Stoffer og Stofgrupper i en Alklump fra Profil B, der gav et Totalindhold af Fe_2O_3 paa 0,85 % (af kolloidal Fe_2O_3 0,06 %), af SiO_2 paa 86,1 % (kolloidal SiO_2 0,02 %) og af Gruppen $Fe_2O_3 + Al_2O_3 + TiO_2$ paa 3,54 % (Totalmængde af kolloidal $SiO_2 + FeO_3 + Al_2O_3$ var 2,00 %).

Der var nu ogsaa den Ejendommelighed ved Profilerne her i Modsætning til de almindelige Hedeprofiler, at medens Alen i disse, efter at være bleven blottet og udsat for Udtørring eller Frost, meget hurtigt smuldrer hen som et fint Pulver, blev de i Sandkytterne aabnede Profilers Allag staaende aarevis som næsten blanke, haarde Vægge. Dette sidste — der ogsaa forklarer det ringe Indhold af uorganiske Kolloider — hidrører formentlig fra, at de oprindelig nedsivede Kolloider i Tidens Løb er gaaede over i krystallinsk Tilstand som faste Silikater, og at de organiske Humuskolloider i de mægtige Allag er blevne fordelte paa saa

stort et Rumfang, at de procentisk kun er komne til at udgøre en relativt ringe Bestanddel.

Naar i det hele taget Kiselsyren saavel i disse Jorder som i Hedejord kun optræder i ganske smaa Mængder i kolloidal Tilstand, hænger dette muligvis sammen med dens store Tilbøjelighed til at krystallisere, hvorunder den river en tilsvarende Del af Jernhydroksyd og Aluminiumhydroksyd i den komplekse Gel med sig. I humide Jorder i det tropiske og subtropiske Klima udskiller den kolloidale Kiselsyre, der dannes i Jordbundens øverste Lag, sig ofte som Chalcedon eller Chalcedonsandsten i Undergrunden, og i Lateriterne (Rødjorderne) danner Jernhydroksydet ofte Konkretionsslakker, og Aluminiumhydroksydet krystalliserer under visse Betingelser som monoklinisk Hydrargillit[1].

Den afvekslende Nydannelse under Forvitringsprocesserne og senere Udkrystallisering af disse uorganiske Kolloider er muligvis et Led i Jordbundens dynamiske Processer, der giver denne Stofgruppe en endnu større Betydning som Substrat for Adsorption og Baseudveksling, end dens i hvert givet Øjeblik forekommende absolute Mængde er Udtryk for. Man maa nemlig ikke glemme, at man her har med en meget labil Jordbundsbestanddel at gøre, der som det levende Celleprotoplasma meget let forandrer Tilstandsform og derfor bliver særlig reaktionsdygtig.

Sammenlignes nu det absolute Kolloidindhold i den afføgne Flade, hvis Totalmængde af uorganiske Kolloider gennemsnitlig ligger ved 0,27 % i de øverste 10 cm og ved 0,15 % i 30—35 cm Dybde, med Hedejordens Undergrund, der har gennemsnitlig 0,40 % (se Tabel XVIII, S. 99), saa faar

[1] Se G. Wiegner: Boden und Bodenbildung in kolloidchemischer Betrachtung. V. Aufl. 1929. S. 57.

man dog et talende Udtryk for, i hvor ringe Grad den affogne Flades Mineralier er forvitrede, selv i dens øverste Lag. Og naar tilmed »Humus«indholdet udenfor Forsøgsarealet, dels mellem levende Bjergfyr, dels paa det afbrændte Parti, kun andrager c. 0,5 % i Overfladen (0—10 cm Dybde) og 0,1 % i 30—35 cm Dybde, bliver det samlede Indhold af organiske og uorganiske Kolloider her overmaade ringe.

Det er da tydeligt nok saaledes, at de affogne Flader har afgivet hele deres Kolloidmateriale til de sammenfogne Kytter, og disses relative Frugtbarhed overfor de affogne Fladers Sterilitet bliver heraf forstaaelig. De aabnede Profiler viste ogsaa, hvorledes Rødderne søgte ned og bredte sig i Allagene selv ned til 80—100 cm Dybde (Profil B og C).

Naar det nu er lykkedes paa det før omtalte Forsøgsareal paa den affogne Flade (se S. 140—143) at faa en frodig og meget lovende Bevoksning frem af forskellige Træer, som ikke vil trives ved umiddelbar Plantning udenfor Forsøgsarealet, hvor de hurtigt sygner hen og gaar ud, og hele det store afbrændte Parti af Fladen, hvori der ikke er foretaget nogen Bearbejdning, Kalkning eller Gødskning, endnu 10 Aar efter Branden for Størstedelen henligger som en Ørken, hvori der ganske vist vokser nogle selvsaaede Skov- og Bjergfyr samt plantede Contortafyr, men hvor ellers næsten ingen Blomsterplanter vil trives (Hedelyngen staar endog kun som svage spredte Tuer), saa giver Bestemmelserne af uorganiske Kolloider i dette Forsøgsareal dog ikke noget Holdepunkt for, at her er kommen nogen bemærkelsesværdig Forvitring i Gang, som jeg formodede vilde indtræde. Ganske vist er Jordprøverne, hvori Bestemmelserne er udførte, udtagne for snart 3 Aar siden (i April 1929), og det synes, som Bevoksningerne netop i disse 3 Aar har taget særlig Fart. Det er da muligt, at en tilsvarende Forøgelse i de uorganiske Kolloiders Mængde er fulgt hermed.

Men det skulde synes rimeligt, at den da ogsaa kunde paavises allerede for 3 Aar siden, hvilket altsaa ikke har været Tilfældet.

Men en anden Proces af samme Betydning har kunnet paavises, nemlig en gennemsnitlig Forøgelse af Humusindholdet i de øverste 10 cm fra 0,53 til 1,33 % eller omtrent til det tredobbelte. Og nu i de sidste 3 Aar, hvor Løv- og Naalefaldet fra de sommergrønne Træer har været meget betydeligt, vil Humusindholdet sikkert være forøget betydelig mere. Hermed følger utvivlsomt et stærkt forøget »Liv« af Bakterier og andre nyttige Mikrober, der saavel befordrer Ophobningen af organisk Stof som Frigørelsen af de i de nedfaldne Blade ophobede Plantenæringsstoffer. Tilstedeværelsen af kvælstofbindende Symbionter (Hvidel, Gyvel, *Hippophaë* og *Caragana* med deres rodknolddannende, kvælstoffikserende Mikrober) vil da ikke blot have bidraget til at forøge Jordens Kulstof-, men ogsaa dens Kvælstofbeholdning, saa den stadig arbejder sig op til at blive mere og mere produktionsdygtig (frugtbar). Men den Slags Processer tager deres Tid. Det var paafaldende i de første Aar efter Forsøgets Paabegyndelse, hvor langsomt det gik med Omsætningen af den nedgravede Grøngødning. Nu kan den ikke længere paavises, men er formuldet. Og nye Muldbestanddele dannes bestandig af døde Rødder og nedfaldne Blade.

Som Bevoksningerne staar nu (se Fig. 22—25), synes Opforstningsproblemet paa en saadan øde Jordbund at være løst[1]. Det er vel ikke alle de indplantede Træer, der er slaaede an. Saa at sige alle Birketræer er forsvundne, vist fordi Bunden var for tør i de første Aar. Nu kunde de maaske trives, og enkelte overlevende begynder da ogsaa

[1] Et mindre Forsøg af lignende Art paa afføgne Sande i Rind Plantage ved Herning har ogsaa givet lovende Resultater.

H. Pors fot.

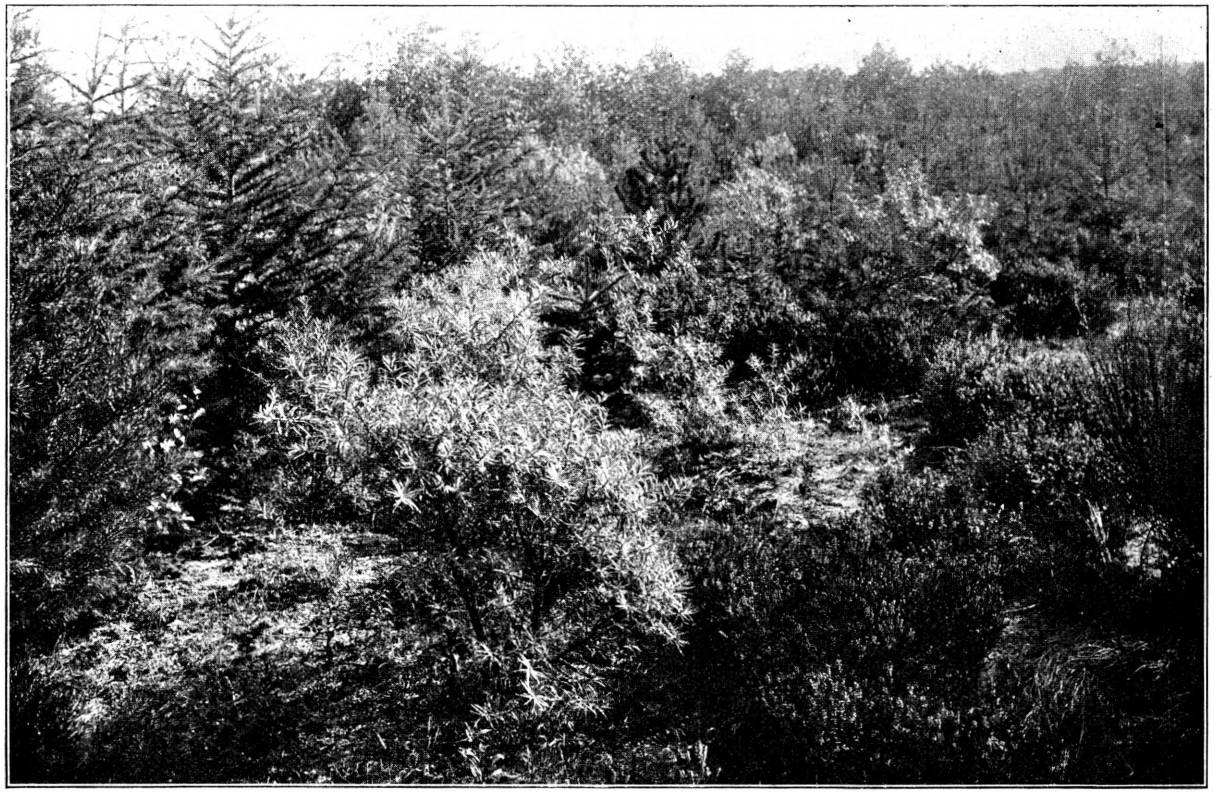
Fig. 22. Et Blik fra Nord ind over Forsøgsarealet i Slutn. af Aug. 1931. I Forgrunden et Stykke af den afbrændte Flade med smaa, spredte Lyngbuske. Midt i Billedet en Brandlinje af goldt, nøgent Sand, med enkelte smaa Tuer af *Weingärtneria canescens* som eneste Vegetation. I Baggrunden Bevoksninger af Hvidelle, japanske Lærk, Skovfyr m. m.

A view from North of the experiment area, end of August 1931. In the foreground a part of the burned plain with small and far between the heathers. In the center of the picture a fire protection belt of sterile naked sand with some few solitary tuft of *Weingärtneria canescens* as sole vegetation. In the background a stand of *Alnus incana*, *Larix leptolepis* and *Pinus silvestris* etc.

H. Pors fot.

Fig. 23. Forsøgsarealet set fra Øst, Aug. 1931. Forgrundens Sterilitet karakteriseres ved de store, nøgne Pletter mellem de smaa Lyngbuske. I Forsøgsarealet ses her fortrinsvis japansk Lærk og Sitkagran.

The experiment area seen from East, August 1931. The sterility of the foreground is characterized by large naked plots between the small heathers. In the experiment area are *Larix leptolepis* and *Picea sitchensis* preponderant.



H. Pors fot.

Fig. 24. Inde i den kalkede Del af Forsøgsarealets nordøstlige Hjørne, Aug. 1931. I Forgrunden en *Hippophaë rhamnoides*, til venstre japanske Lærk, i Midten og til højre *Picea Engelmanni* og *sitchensis*, Skovfyr og Hvidelle. Bemærk ogsaa de kraftige Buske af Lyng i Forgrunden til Højre.

Inside the limed section of the north-eastern corner of the experiment area. In the foreground a vigorous *Hippophaë rhamnoides*, to the left *Larix leptolepis*, in the center and to the right *Picea Engelmanni* and *sitchensis*, *Pinus silvestris* and *Alnus incana*. Observ the vigorous bush of heather in the foreground to the right!

H. Pors fot.

Fig. 25. I det sydvestlige, ukalkede Parti af Forsøgsarealet, Aug. 1931. I Forgrunden og Midten *Picea Engelmanni* og *sitchensis*, i Baggrunden japanske Lærk.

In the south-western unlimed section of the experiment area. In the foreground and in the center *Picea Engelmanni* and *sitchensis*, in the background *Larix leptolepis*.

at tage fat. Seljerøn og Rødeg er heller ikke blevne til noget, og *Abies nobilis* staar stadig meget lav, omend med mange friske Skud. Bedst har Hvidel, japansk Lærk og Skovfyr slaaet an, som Billederne, der er optagne i August 1931, viser. Men ogsaa Sitka- og Engelmannsgran staar særdeles godt. Og meget interessant er det, at *Hippohaë rhamnoides* (Havtorn, Tidse) er slaaet udmærket an paa hele den kalkede Del af Forsøgsarealet (se ogsaa Fig. 24), medens den er gaaet totalt ud paa hele den ukalkede Afdeling. Den er da aabenbart en udpræget kalkelskende Plante. I det hele og store staar Træerne bedst paa den kalkede Del, selv om nogle, som Hvidel, japansk Lærk og Skovfyr, ogsaa vokser særdeles godt paa den ukalkede.

I denne Forbindelse har det Interesse at betragte de i Tabellerne anførte Reaktionsbestemmelser. Med Undtagelse af det øverste Lag i Profilerne A og B paa Kytten, hvor der var en tydelig, af Fyrrenaale dannet Mor, og hvor Reaktionstallene ligger ved pH-Værdierne 3,8 og 3,9, samt nogle dybere, begravede Morlag eller Lag af Humusal med pH-Værdier paa 4,1 og 4,3 har næsten alle Horizonter en gennemgaaende noget lavere Brintionkoncentration end de tilsvarende paa Grindsted Hede. Dette gælder dog særlig den afføgne Flade og særlig den Del, der har været afbrændt, hvilket ogsaa finder sin naturlige Forklaring, dels i at det her drejer sig om blottet Undergrund med meget ringe Humusdække, dels i at Asken fra Branden i nogen Grad har svækket Syrerne. Men særlig Opmærksomhed fortjener Reaktionstallene fra den kalkede Del af Forsøgsarealet. Her blev ved Forsøgets Begyndelse i Foraaret 1923 givet 5000 kg kulsur Kalk pr. ha, og denne Kalkmængde har i de fleste Parceller været tilstrækkelig til fuldstændig Neutralisation af Syrerne i Jordbundens øverste Lag (5—10 cm), hvor

Reaktionen i flere Parceller endog er bleven svagt alkalisk (pH-Værdier paa 7,3—7,5), medens Reaktionstallet i 30—35 cm Dybde endnu ligger ved 5,0 og 5,6. Denne hurtige Neutralisation viser hen paa, at den oprindelige, høje, aktuelle Aciditet har skyldtes en ringe absolut, potentiel Aciditet, og at ligeledes Stødpudeindholdet i Jorden har været meget ringe. Prof. RØRDAM, der efter Anmodning fra daværende Skovrider, senere Professor HELMS i Septbr. 1919 foretog en kemisk Undersøgelse af Jordprøver fra samme Lokalitet, kom ogsaa til det Resultat, at Aciditeten her ikke skyldes Humussyrer, men smaa Mængder af de stærkt dissocierede uorganiske Syrer, Svovlsyre og Saltsyre eller Salte af disse Syrer, hvoraf han anslog Mængderne i en Kubikmeter af Jorden til henholdsvis 200 gr vandopløselig Svovlsyre og 50 gr Saltsyre.

Gennem de her foretagne Undersøgelser og det i Forbindelse hermed anlagte Plantningsforsøg synes der da at være tilvejebragt en Forstaaelse af Aarsagen til de afføgne Sandes Goldhed i Sammenligning med de tilstødende Kytters samt vist en Vej til at skabe Muligheden for tilfredsstillende Trævækst, d. v. s. for Frugtbargørelsen af afføgne Sande.

Det vil imidlertid være af den største Interesse ogsaa i de kommende Aar at følge Forandringerne i Jordbundstilstanden indenfor Forsøgsarealet i Haarup Sandflugt og faa udført nye Bestemmelser af Indholdet af »Humus« og uorganiske Kolloider i Forbindelse med biologiske Undersøgelser (af Bakteriefloraen, den mulige Forekomst af Regnorme m. m.).

V. Leralsdannelser paa Morænejorder.

A. Lokalitets- og Profilbeskrivelser.

Medens de i det foregaaende beskrevne Podsoljorder er dannede paa oprindelig meget fattig udvasket Sandjord, paa hvilken Hedelyngen ved sin kraftige Humusophobning enten har været den fremherskende eller ogsaa — i visse Tidsrum i hvert Fald — stærkt medvirkende Plante ved Podsoleringen, tilhører de Profiler, der nu skal beskrives, den frugtbare, stærkt lerholdige Morænebund, der endnu er dækket af frodig Skov (væsentligst Løvskov) eller indenfor historisk Tid har været Skovbund. Paa saadan Bund, selv om den fra Naturens Side er nok saa frugtbar, kan der meget let og hurtig indtræde Podsolering, som vi kender det under Mordannelser i vore Bøge- og Rødgranskove. I Løbet af nogle ganske faa, 10—20, Aar kan her en dejlig Muld omdannes til Mor med Ophobning af et ofte anseligt Raahumuslag, derunder en kraftig, foroven gerne skarpt afgrænset, Blegsandsdannelse og derunder endelig en tydelig rustfarvet Rødjord, der sandsynligvis let gaar over til en fastere sammenkittet lys- eller mørkebrun Al, som ofte paa dyrkede Marker, hvor der tidligere har været Skov, ved en Dybpløjning kommer op til Overfladen. Saadanne Jorder er indgaaende beskrevne af P. E. Müller[1].

Denne Forfatter har i det citerede Arbejde (I. Del S. 30) og navnlig i dettes anden Del[2] ogsaa flere Gange omtalt de Leralsdannelser, der synes forskelligartede fra den lige under Blegsandet sædvanlig optrædende Al, idet de dels i Regelen ligger adskilligt dybere, ogsaa gerne er mægtigere og ikke altid rustfarvede, men ofte af samme lyse Farve

[1] P. E. Müller: Studier over Skovjord I. 1878 og II. 1884.

[2] l. c. S. 18, 118, 130, 133 og i »Studien über die naturlichen Humusformen. 1887. S. 25, 133, 210, 220 og 222.

som de over- eller underliggende Lag af Sand eller Ler, idet de dog i sig selv er mer eller mindre stærkt lerholdige, og disse Bestanddele aabenbart udgør det kitagtige Materiale, der giver dem deres — navnlig i fugtig Tilstand — faste, ja tit næsten sandstensagtige Konsistens. De Prøver, jeg foreløbig har haft til Undersøgelse, smuldrer dog let til et fint Pulver, naar de udsættes for almindelig Lufttørring. Betragter man dem i fugtig, endnu sammenhængende Tilstand blot under Lup, ser man, at de har en regelmæssig kamret eller kapillær Bygning, hvorved de i deres naturlige Leje let indsuger og fastholder Vand, saa de her vel aldrig er udsatte for at smuldre paa Grund af Udtørring[1].

Da de forekommer baade i typisk podsoleret Jordbund med tydelige eluviale Horizonter og i saadanne, hvor disse i hvert Fald i Øjeblikket ikke kan erkendes, maa det vel foreløbig staa hen, om de i alle Tilfælde hører til virkelige Podsoldannelser, eller om de eluviale Horizonter, hvor de forekommer sammen, er dannede før eller efter Leralslagene. Meget tyder dog paa, at de selv hører til den illuviale Horizont (B) i en Podsolprofil, og, saa vidt vides, kan man ikke i selve Leralen sondre mellem to i Oprindelse forskellige Lag, en A_3- og en B_1-Horizont, som for det meste er tydelig adskilte i Hedealen og i de foran omtalte Klitaldannelser. De repræsenterer da rimeligvis B_2, B_3 ... Horizonter.

Hvad der gav mig Anledning til at tage disse Leraldannelser op til Undersøgelse i Forbindelse med de andre her beskrevne Podsoljorder, var deres store Lerindhold, saa de kunde formodes at være Dannelser homologe eller ana-

[1] Denne porøse Beskaffenhed har de muligvis faaet ved Udvaskning af oprindelig smaa Korn af kulsur Kalk, saa de tidligere har repræsenteret en Mergel.

loge med de zeolithagtige, uorganiske, komplekse Kolloider, der for en stor Del danner Kitmassen i Hede- og Klitalen. Jeg havde nemlig en grundet Formodning om i disse Dannelser at finde særlig store Mængder af kolloidal Kiselsyre, Jern- og Aluminiumhydroksyd, men dette syntes dog ikke at være Tilfældet (ifølge nogle Bestemmelser efter den Tammske Metode, der kun gav fra 0,60 til 0,92 % af samlede uorganiske Kolloider), og andre Metoder til Bestemmelse af kolloidalt Ler toges da i Brug.

Særlig meget nyt og positivt kan jeg imidlertid ikke oplyse om disse Leraldannelser. Men Arbejdet med dem, som har været ret omfattende og tidsrøvende, giver formentlig ikke uvigtige Oplysninger om de Metoder, der her har været anvendte, og deres mulige Værdi ved Undersøgelser af de andre her beskrevne Podsoljorder. Mine Oplysninger om Leralen maa derfor nærmest betragtes som en foreløbig orienterende og væsentlig methodologisk Undersøgelse, idet jeg haaber senere at faa Lejlighed til et mere indgaaende Studium af denne, som det synes, meget udbredte Dannelse (se Bemærkningerne herom i Indledningen), der kan tænkes ogsaa at faa ret stor praktisk Betydning. I hvert Fald volder Forekomsten af ubrudt Leral i Mark og Skov ofte meget store Ulemper for Dyrkningen, men hvor man har pløjet den op og faaet den indblandet i Muldlaget, synes den at have haft lignende gavnlige Virkninger paa Jordbundens Frugtbarhedstand som Hedealen.

De Lokaliteter, hvorfra jeg har mit Materiale, karakteriseres bedst ved følgende

Profilbeskrivelser.

Profil I. Høsterkøb Hegn, Rude Skov, Afd. 28. 1. Københavns Distrikt. Bevoksning: Kultur af *Larix koreensis* efter mislykket ung Ædelgran, der fulgte efter gammel Bøgeskov paa Morbund.

0—10 cm. Gammel Bøgemor.
10—20 cm. Stærkt humusfarvet Blegsand.
20—25 cm. Lyst Blegsand.
25—45 cm. Lyst Rødsand. Enkelte haarde Konkretioner indblandet i dette.
45—90 cm. Lyst farvet Leral.
90 cm og derunder. En stærkt leret, løsere Undergrund.

Profil II. Samme Lokalitet, en Snes Meter fra (I).
0— 8 cm. Gammel Bøgemor.
8—18 cm. Blegsand.
18—30 cm. Rødjord, nærmest Rødsand.
30—50 cm. Et løsere lyst Lag, endnu ikke sammenkittet som Leral, nærmest lerblandet Sand.
50—80 cm. Lys Leral.
85 cm og derunder. Undergrund af løst, leret, groft Sand.

Profil III. Femsølyng. Rude Skov. 1. Københavns Distrikt. Frodig Kløvermark, hvor der tidligere har været Løvskov.
0—15 cm. Muld, umiddelbart under frodig Kløver, lys, lidt brunfarvet.
15—40 cm. Leral, lyst farvet.
40—50 cm. Løst, lysegraat, svagt lerblandet groft Sand.
50—80 cm. Herfra stiger Lerholdigheden med Dybden.
80—90 cm. Svagt sandblandet Ler som Undergrund.

Profil IV. Torbenfeldt Dyrehave I. Afd. 1. (Midtsjælland). Bevoksning: Bøg efter Bøg.
0—30 cm. Muldet Overgrund med talrige Rødder, øverste Del nærmest let moragtig.
30—66 cm. Lys Leral, fast, smuldrer dog let, med mørke Tunger og Konkretioner. Fører næsten ingen Rødder. Nedefter gaar den jævnt over i et løsere Lag.
66—100 cm. Løsere Lag, jævnt aftagende i Fasthed og Tæthed.
100 cm og derunder. Fastere, nærmest som et andet Lerallag.

Profil V. Torbenfeldt Dyrehave I. Afd. 2. Bevoksning: Eg efter gammel Slette (sikkert tidligere Skov). Mange Nælder, særlig omkring Jordbundshullet.
0—40 cm. Temmelig ensartet, lyst, lerblandet Sand.
40—70 cm. Leral af samme Beskaffenhed som i (IV), ogsaa næsten uden Rødder.

70—90 cm. Overgang mellem Leral og Undergrund, noget løsere men dog ret haardt Lag.
90 cm og derunder. Undergrund af nærmest rent, plastisk Ler.

B. Resultater af Undersøgelserne.

a. Reaktionsbestemmelser. Saadanne blev udførte i forskellige Dybder af de Profiler, der var aabnede, og gav følgende Resultater:

Tabel XXI.

		pH
Profil I. Høsterkøb Hegn. Afd. 28. Hul I.		
Dybde: 0— 10 cm.	Gammel Bøgemor Old beech raw humus	4,2
— 10— 20 cm.	Blegsand Bleached sand	4,3
— 25— 45 cm.	Rødsand Red sand	4,6
— 45— 90 cm.	Leralen Clay hardpan	5,1
— 90—140 cm.	Laget under Leralen Under clay hardpan	5,2
Profil II. Høsterkøb Hegn. Afd. 28. Hul II.		
Dybde: 0— 8 cm.	Gammel Bøgemor Old beech raw humus	3,4
— 8— 18 cm.	Blegsandet Bleached sand	3,9
— 18— 30 cm.	Rødsandet Red sand	4,4
— 30— 50 cm.	Laget over Leralen Over clay hardpan	4,7
— 50— 80 cm.	Leralen Clay hardpan	5,1
— 90—100 cm.	Laget under Leralen Under clay hardpan	4,7
Profil III. Femsølyng. Kløvermark.		
Dybde: 0—15 cm.	Muld under frodig Kløver "Mull" under luxuriant clover	5,6
— 15—40 cm.	Leralen Clay hardpan	5,0
— 40—50 cm.	Laget under Leralen Under clay hardpan	4,8
— 50—80 cm.	Laget under Leralen Under clay hardpan	5,1

Profil IV. Torbenfeldt Dyrehave I Afd. 1.			pH
Dybde:	0— 10 cm.	Moragtigt Lag over Mulden Raw humus like layer over "mull"	3,9
—	40— 50 cm.	Leralen Clay hardpan	4,8
—	70— 80 cm.	Laget under Leralen Under clay hardpan	4,9
—	100—120 cm.	Laget under Leralen Under clay hardpan	5,0

Profil V. Torbenfeldt Dyrehave I. Afd. 2.			
Dybde:	0— 10 cm.	Lyst lerblandet Sandmuld Light loamy sand "mull"	4,6
—	30— 40 cm.	Laget over Leralen Layer over clay hardpan	4,7
—	40— 60 cm.	Leralen Clay hardpan	4,9
—	80— 90 cm.	Laget under Leralen Layer under clay hardpan	4,6
—	100—120 cm.	Leret Undergrund Clayish subsoil	4,1

Det ses, at Leralen gennemgaaende har den laveste Brintionkoncentration af de her undersøgte Lag, beliggende temmelig konstant omkring en pH-Værdi af 5, men denne repræsenterer dog en saa høj Surhedsgrad, at der her ikke længere kan være Tale om Tilstedeværelse af kulsur Kalk, og at den i Noten S. 147 udtalte Formodning om en tidligere foregaaet Udvaskning af dette Stof derfor ikke kan anses for at være usandsynlig. I et Par Profiler (II og V) er der en paafaldende højere Aciditet i de dybeste Lag end i de overliggende, hvilket er noget usædvanligt for rent mineralske Jordlag.

b. Mekaniske Analyser. Disse blev som for Hedejordens Vedkommende (se S. 13 ff.) udførte dels efter Andreasens, dels efter Bouyoucos' Metode, efter den sidste dog kun paa 4 Profiler, da Materialet fra Torbenfeldt Dyrehave I Afd. 1 (Profil IV) slap op. De fundne Resul-

Tabel XXII.

Slemningsanalyser efter Andreasens Metode.

Elutriation analyses, Andreasens method.

Høsterkøb Hegn Afd. 28. Profil I.

Høsterkøb Fence, section 28, profile I.

Kornstørrelser i mm Size of particles in mm	Mor 5—15 cm Raw humus		Blegsand 15—20 cm Bleached sand		Rødsand 20—45 cm Red sand		Leral 45—90 cm Clay hardpan		Under Leralen 90—140 cm Under clay hardpan	
	V_1	V_2	V_1	V_2	V_1	V_2	V_1	V_2	V_1	V_2
0,12—0,0219	67,3	31,9	65,1	26,7	67,8	28,2	56,3	22,8	59,9	17,4
0,0219	32,7	**15,5**	34,9	**14,3**	32,2	**13,4**	43,7	**17,7**	40,1	**11,7**
0,0126	18,8	8,9	24,8	10,2	20,9	8,7	33,9	13,7	32,2	9,4
0,0072	10,5	5,0	16,6	6,8	14,0	5,8	27,2	11,0	26,0	7,6
0,0039	6,3	3,0	11,3	4,6	9,6	4,0	20,7	8,4	20,8	6,1
0,0023	4,9	2,3	7,7	3,1	7,6	3,2	17,8	7,2	17,4	5,1
0,0013	4,1	1,9	6,0	2,7	6,5	2,7	14,8	6,0	15,5	4,5

Tabel XXIII.

Slemningsanalyser efter Andreasens Metode.

Elutriation analyses, Andreasens method.

Høsterkøb Hegn Afd. 28. Profil II.

Høsterkøb Fence, section 28, profile II.

Kornstørrelser i mm Size of particles in mm	Morlag 0—15 cm Raw humus		Blegsand 15—20 cm Bleached sand		Rødsand 20—30 cm Red sand		Over Leralen 30—50 cm Over clay hardpan		Leralen 50—85 cm Clay hardpan		Under Leralen 90—100 cm Under clay hardpan	
	V_1	V_2	V_1	V_2	V_1	V_2	V_1	V_2	V_1	V_2	V_1	V_2
0,12—0,0219	73,4	24,4	64,7	26,7	40,8	26,4	53,7	20,6	46,4	16,4	49,1	18,5
0,0219	27,6	**9,4**	35,3	**14,5**	39,2	**17,0**	46,3	**17,4**	43,6	**12,9**	50,9	**19,1**
0,0126	12,9	4,4	24,6	10,1	28,6	12,4	36,2	13,6	37,6	11,1	39,7	14,9
0,0072	6,5	2,2	16,4	6,8	19,9	8,6	27,9	10,5	27,3	8,1	31,3	11,8
0,0039	4,4	1,5	10,6	4,4	13,0	5,6	21,4	8,0	22,1	6,5	24,4	9,2
0,0023	3,6	1,2	7,7	3,2	9,5	4,1	17,7	6,6	18,5	5,5	20,0	7,5
0,0013	3,2	1,1	5,3	2,2	8,1	3,5	14,8	5,6	15,8	4,7	18,7	7,0

V_1 = Vægtprocent af Partikler under 0,12 mm.
Weight in percent of particles below 0.12 mm.

V_2 = Vægtprocent af samlede Jordmængde.
Weight in percent of total soil.

Tabel XXIV.

Slemningsanalyser efter Andreasens Metode.

Elutriation analyses, Andreasens method.

Femsølyng. Profil III.

Femsølyng. Profile III.

Kornstørrelser i mm Size of particles in mm	Muld 0—15 cm Mull		Leral 15—40 cm Clay hardpan		Under Leralen 40—60 cm Under clay hardpan		Under Leralen 60—80 cm Under clay hardpan	
	V_1	V_2	V_1	V_2	V_1	V_2	V_1	V_2
0,12—0,0219	65,6	26,6	69,6	28,5	51,0	19,6	49,8	16,9
0,0219	34,4	**13,9**	30,4	**12,4**	49,0	**18,8**	50,2	**17,1**
0,0126	23,2	9,4	22,2	9,1	38,4	14,7	41,6	14,1
0,0072	14,9	6,0	15,6	6,4	29,3	11,3	34,9	11,9
0,0039	9,0	3,6	10,8	4,4	21,6	8,3	28,5	9,7
0,0023	6,5	2,6	9,0	3,7	17,0	6,5	24,0	8,2
0,0013	5,1	2,1	6,7	2,7	13,5	5,2	17,7	6,0

Tabel XXV.

Slemningsanalyser efter Andreasens Metode.

Elutriation analyses, Andreasens method.

Torbenfeldt Dyrehave Afd. I. Profil IV.

Torbenfeldt Deer Garden, section I, profile IV.

Kornstørrelser i mm Size of particles in mm	Morlag 0—10 cm Raw humus		Leralen 40—50 cm Clay hardpan		Under Leralen 70—80 cm Under clay hardpan		Under Leralen 100—120 cm Under clay hardpan	
	V_1	V_2	V_1	V_2	V_1	V_2	V_1	V_2
0,12—0,0219	71,4	34,3	57,4	20,9	46,0	16,9	47,8	15,1
0,0219	28,6	**13,7**	42,6	**15,5**	54,0	**19,9**	52,2	**16,5**
0,0126	16,2	7,8	34,3	12,5	44,9	16,5	44,6	14,1
0,0072	11,5	5,5	27,5	10,0	38,6	14,2	38,2	12,1
0,0039	7,0	3,4	21,9	8,0	33,0	12,1	31,7	10,0
0,0023	5,9	2,8	18,2	6,6	29,5	10,8	28,8	9,1
0,0013	5,7	2,7	14,4	5,2	9,7	3,6	25,1	7,9

V_1 = Vægtprocent af Partikler under 0,12 mm.
Weight in percent of particles below 0,12 mm.

V_2 = Vægtprocent af samlede Jordmængde.
Weight in percent of total soil.

Tabel XXVI.

Slemningsanalyser efter Andreasens Metode.

Elutriation analyses, Andreasens method.

Torbenfeldt Dyrehave Afd. I. Profil V.

Torbenfeldt Deer Garden, section I, profile V.

Kornstørrelser i mm Size of particles in mm	Over Leralen 30—40 cm Over clay hardpan		Leralen 40—60 cm Clay hardpan		Under Leralen 80—90 cm Under clay hardpan		Under Leralen 100—120 cm Under clay hardpan	
	V_1	V_2	V_1	V_2	V_1	V_2	V_1	V_2
0,12—0,0219	62,8	31,1	54,0	22,2	51,6	19,9	62,8	24,2
0,0219	37,2	**18,5**	46,0	**18,9**	48,4	**18,6**	37,2	**14,3**
0,0126	26,4	13,1	34,1	14,0	40,7	15,6	29,3	11,2
0,0072	17,0	8,4	27,5	11,3	34,0	13,1	23,7	9,1
0,0039	11,0	5,5	21,9	9,0	27,8	10,7	19,0	7,3
0,0023	8,5	4,2	18,2	7,5	23,1	8,9	15,5	6,0
0,0013	6,8	3,4	14,4	5,9	19,8	7,6	13,3	5,1

V_1 = Vægtprocent af Partikler under 0,12 mm.
Weight in percent of particles below 0.12 mm.

V_2 = Vægtprocent af samlede Jordmængde.
Weight in percent of total soil.

Tabel XXVII.

Slemningsanalyser efter Bouyoucos' Metode.

Elutriation analyses, Bouyoucos' method.

Profilerne I og II.

Profiles I and II.

Tid for Sedimentationen Rate of sedimentation	Kornstørrelser i mm Size of particles	Vægtprocent af Partikler endnu i Opslemning Weight in percent of particles still in suspension								
		Høsterkøb Hegn, Afd. 28, I Høsterkøb Fence, section 28. I				Høsterkøb Hegn, Afd. 28, II Høsterkøb Fence, section 28. II				
		Morlag 5—15 cm Raw humus	Blegsand 15—20 cm Bleached sand	Leral 40—90 cm Clay hardpan	Under Leral 90—100 cm Under clay hardpan	Morlag 0—15 cm Raw humus	Blegsand 15—20 cm Bleached sand	Over Leral 30—50 cm Over clay hardpan	Leral 50—85 cm Clay hardpan	Under Leral 90—100 cm Under clay hardpan
40 Sek.	Sand Sand	28,4	25,2	30,4	28,6	24,0	27,4	32,0	32,6	36,4
1 Min.	0,0778	26,8	23,2	29,4	27,6	23,0	25,4	29,4	30,2	34,4
2 —	0,0551	23,4	20,8	24,4	23,6	18,2	23,4	25,4	26,6	30,4
5 —	0,0348	19,8	17,2	28,4	21,2	13,2	17,2	24,0	22,2	26,8
15 —	**0,0201**	**15,6**	**14,0**	**20,0**	**13,0**	**8,6**	**15,8**	**20,0**	**20,4**	**23,4**
30 —	0,0142	12,8	10,8	19,0	12,2	6,6	12,2	17,4	16,4	20,4
60 —	0,0101	10,2	9,8	17,0	11,0	5,0	11,4	15,4	16,0	17,4

Tabel XXVIII.

Slemningsanalyser efter Bouyoucos' Metode.

Elutriation analyses, Bouyoucos' method.

Profilerne V og III.

Profiles V and III.

Tid for Sedimentationen Rate of sedimentation	Kornstørrelser i mm Size of particles	Vægtprocent af Partikler endnu i Opslemning. Weight in percent of particles still in suspension. Torbenfeldt Dyrehave, I, 2 Torbenfeldt Deer Garden, I, 2				Femsølyng Femsølyng			
		Morlag 30—40 cm Raw humus	Leral 40—60 cm Clay hardpan	Under Leral 80—90 cm Under clay hardpan	Under Leral ca. 120 cm Under clay hardpan	Muldlag 0—15 cm Mull	Leral 15—40 cm Clay hardpan	Under Leral 40—60 cm Under clay hardpan	Under Leral 60—80 cm Under clay hardpan
40 Sek.	Sand Sand	34,0	32,6	33,6	34,0	26,6	27,6	32,4	36,6
1 Min.	0,0778	32,0	30,2	31,6	32,0	24,6	25,6	30,4	33,8
2 —	0,0551	30,0	26,6	26,4	29,0	23,6	21,2	27,4	30,6
5 —	0,0348	24,8	23,6	26,0	23,0	20,2	17,6	24,0	25,0
15 —	**0,0201**	**19,4**	**19,6**	**24,0**	**16,8**	**14,2**	**13,6**	**21,4**	**20,6**
30 —	0,0142	17,4	16,6	22,8	13,8	13,4	12,2	18,8	18,6
60 —	0,0101	14,2	14,6	20,2	10,2	11,2	10,0	17,4	17,2

Tabel XIX. Sammenligning mellem Resultaterne efter Andreasens og Bouyoucos' Metoder.

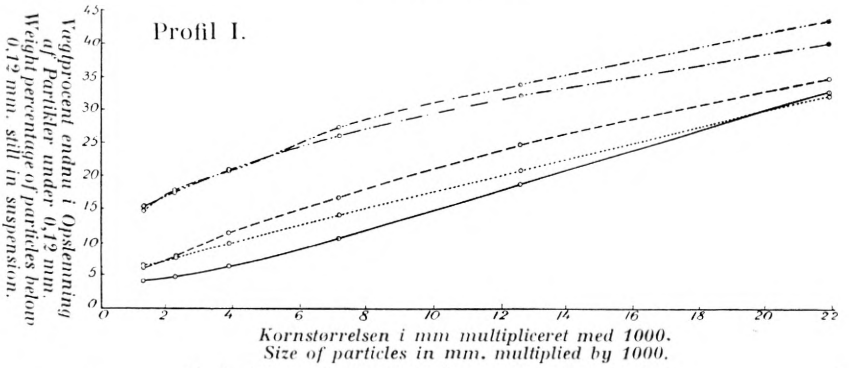
Comparison between the results after Andreasens and Bouyoucos' methods.

Profil I. Profile I.	Mor Raw humus	Blegsand Bleached sand	Rødsand Red sand	Leral Clay hardpan	Under Leralen Under clay hardpan
Dybde Depth	5—15 cm	15—20 cm	20—45 cm	45—90 cm	90—140 cm
Efter Andreasen	15,5	14,3	13,4	17,7	11,7
— Bouyoucos	15,6	14,0	—	20,0	13,0

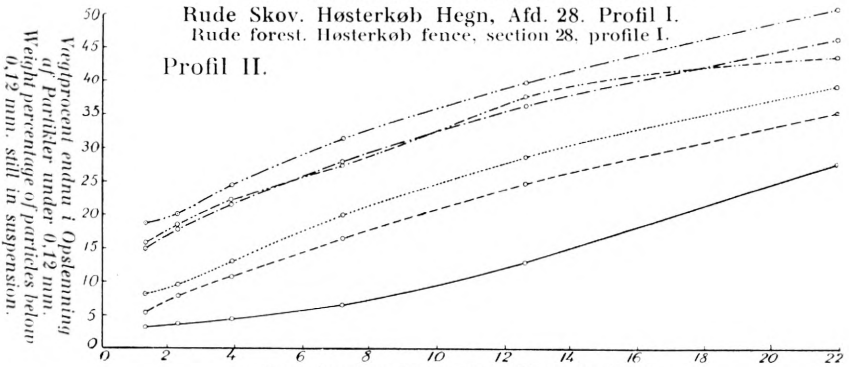
Profil II. Profile II.	Mor Raw humus	Blegsand Bleached sand	Rødsand Red sand	Over Leralen Over clay hardpan	Leralen Clay hardpan	Under Leralen Under clay hardpan
Dybde Depth	0—15 cm	15—20 cm	20—30 cm	30—50 cm	50—85 cm	90—100 cm
Efter Andreasen	9,4	14,5	17,2	17,4	12,9	19,1
— Bouyoucos	8,6	15,8	—	20,0	20,4	23,4

Profil III. Profile III.	Muld Mull	Leral Clay hardpan	Under Leralen Under clay hardpan	Under Leralen Under clay hardpan
Dybde Depth	0—15 cm	15—40 cm	40—60 cm	60—80 cm
Efter Andreasen	13,9	12,4	18,8	17,1
— Bouyoucos	14,2	13,6	21,4	20,6

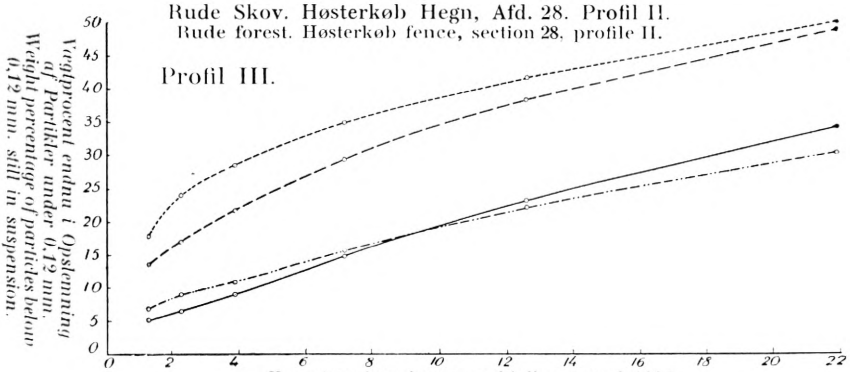
Profil V. Profile V.	Over Leral Over clay hardpan	Leralen Clay hardpan	Under Leralen Under clay hardpan	Under Leralen Under clay hardpan
Dybde Depth	30—40 cm	40—60 cm	80—90 cm	100—120 cm
Efter Andreasen	18,5	18,9	18,6	14,3
— Bouyoucos	19,4	19,6	24,0	16,8



Rude Skov. Høsterkøb Hegn, Afd. 28. Profil I.
Rude forest. Høsterkøb fence, section 28, profile I.



Rude Skov. Høsterkøb Hegn, Afd. 28. Profil II.
Rude forest. Høsterkøb fence, section 28, profile II.

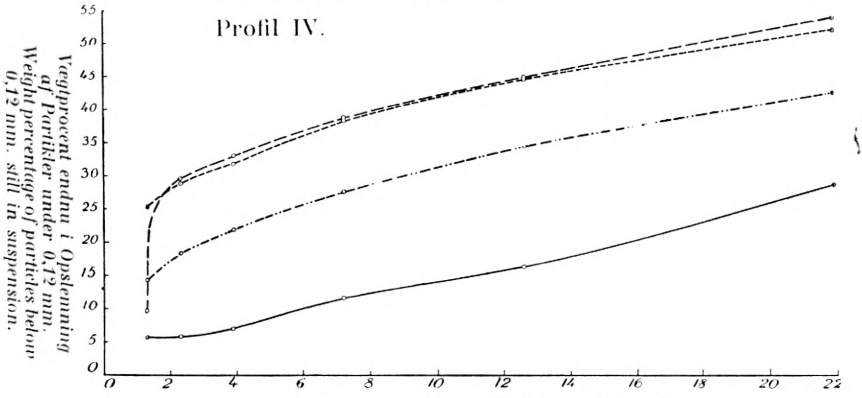


Femsølyng. Kløvermark. Profil III.
Femsølyng. Clover field, profile III.

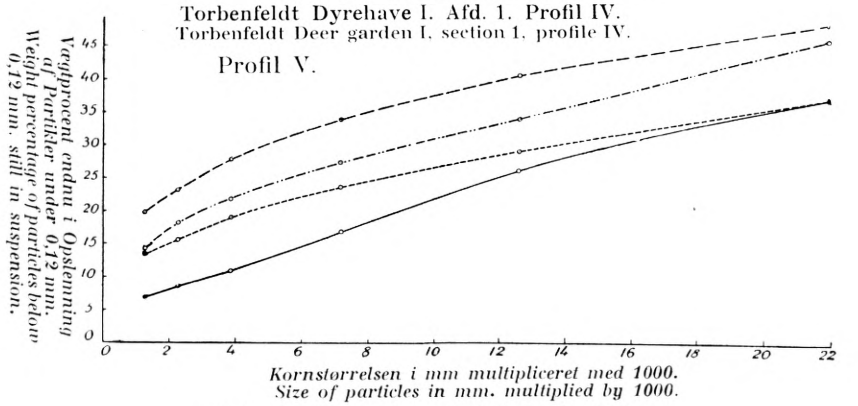
Signaturer (Explanation of curves):

- Morlag. (Prof. I og II). Raw humus.
- Muld. (Prof. III). Mull.
- Blegsand. (Prof. I og II). Bleached sand.
- Rødsand. (Prof. I og II). Red sand.
- Over Leral. (Prof. II). Over clay hardpan.
- Leral. (Alle Profiler). Clay hardpan.
- Under Leral. (Prof. I og II). Under clay hardpan.
- Under Leral. (Prof. III). Under clay hardpan.
- Under Leral. (Prof. III). Under clay hardpan.

Fig. 26. Slemningsanalyser efter Andreasens Metode.
Elutriation analyses, Andreasens method.



Torbenfeldt Dyrehave I. Afd. 1. Profil IV.
Torbenfeldt Deer garden I. section 1. profile IV.



Torbenfeldt Dyrehave I. Afd. 2. Profil V.
Torbenfeldt Deer garden I. section 2. profile V.

Signaturer (Explanation of curves):

	Profil IV. Profile IV.		
————	Morlag ..... Raw humus	0— 10 cm	Dybde Depth
·· — — ·· — —	Leral ..... Clay hardpan	40— 50 —	—
— — — — — —	Under Leral ..... Under clay hardpan	70— 80 —	—
----------	Under Leral ..... Under clay hardpan	100—120 —	—
	Profil V. Profile V.		
————	Over Leral ..... Over clay hardpan	30— 40 cm	Dybde Depth
·· — — ·· — —	Over Leral ..... Over clay hardpan	40— 60 —	—
— — — — — —	Under Leral ..... Under clay hardpan	80— 90 —	—
----------	Under Leral ..... Under clay hardpan	100—120 —	—

Fig. 27. Slemningsanalyser efter ANDREASENS Metode.
Elutriation analyses, Andreasens method.

tater er opførte i foranstaaende Tabeller XXII—XXVIII og i Figurerne 26—27.

I de her undersøgte, væsentlig mineralske Jordlag er der fundet en langt bedre og gennemgaaende tilfredsstillende Overensstemmelse i Resultaterne efter Andreasens og Bouyoucos' Metoder, hvilket vil fremgaa af den i Tabel XXIX foretagne Sammenstilling af Procentindholdet i den samlede Jordmængde (under 2 mm) af de Bestanddele (omkring 0,02 mm og derunder), som Bouyoucos henregner til de kolloidale. Bouyoucos' meget nemme og hurtige Metode synes da irkelig at være overordentlig anvendelig ved mekaniske Analyser af saadanne humusfattige, mineralske Jorder.

Hvad der særligt falder i Øjnene ved at sammenligne disse Jordtyper med Hedejorderne, er deres store Indhold af finere kolloidale Bestanddele. Dette fremgaar ikke alene af Tabellerne, men ogsaa særligt ved en Betragtning af de grafiske Fremstilling paa Figurerne 26—27 sammenlignet med Figuren 11, S. 69, der giver to Slags indbyrdes meget forskellige Diagrammer.

Da de her meddelte Undersøgelser over Leralsjorder, som tidligere nævnt, kun ønskes opfattede som rent foreløbige og orienterende og nærmest er medtagne i denne Publikation for at henlede Opmærksomheden paa disse vidt udbredte Jordtyper — der sikkert fortjener et langt mere indgaaende Studium — skal der heller ikke drages videregaaende Slutninger af de fundne Resultater. Men det er Forfatterens Haab at faa Lejlighed til at fortsætte disse Undersøgelser paa bredere Basis.

VI. Sammenfattende Oversigt over Resultaterne og nogle almindelige Betragtninger.

A. Hedejorden.

De foreliggende Undersøgelser har det Fortrin fremfor tidligere udførte, at de alle er anstillede paa Materiale fra en uberørt Hedeslette med alle den podsolerede Jordbunds Profiler og deri forekommende Horizonter uforstyrrede, i deres naturlige Leje. Kun herigennem kan der naturligvis naas et nøjagtigt Kendskab til Hedejordens oprindelige Bygning og til dens væsentligste fysiske og kemiske Egenskaber, og der er nu udført Bestemmelser af de vigtigste af disse, der kan tænkes at faa Betydning for Bedømmelsen af Hedejordens Dyrkningsværdi. Den naturlige Hedejords biologiske Egenskaber er nærmest af negativ Art, d. v. s. at Jorden ikke umiddelbart egner sig til Dyrkning af almindelige Kulturplanter. Først gennem en ved Menneskets Indgriben foretagen Forandring af dens Struktur og dens fysisk-kemiske Komponenter kan der blive et Substrat for aktiv Livsudfoldelse, i første Række for den Mikrokosme, der betinger det højere Plantelivs Trivsel og en positiv Produktionsevne. Men for at øge denne til dens yderste Grænse er det af største Betydning at lære det foreliggende Jordbundsmateriales fysiske og kemiske Egenskaber at kende i størst mulig Udstrækning. Nærværende Undersøgelser, der skulde være et Bidrag hertil, angaar ganske vist kun en enkelt, begrænset Lokalitet, men denne er til Gengæld typisk for udpræget podsoleret Hedejord i Danmark og tilgrænsende Lande, i hvilke der findes *Calluna*-Heder af i Hovedsagen samme Beskaffenhed, saa disse Undersøgelsers Resultater, sammenholdte med andre tidligere fundne —

med hvilke de i Hovedtrækkene korresponderer — formentlig kan antages at have almen Gyldighed.

Kort resumeret har da nærværende Undersøgelser givet følgende Hovedresultater:

1) Der er optaget en nøjagtig Beskrivelse af en typisk podsoleret Jordbund i en senglacial (Grindsted) Hedeslette, med Maaling i 10 (12) Profiler af de enkelte Horizonters Beliggenhed og Tykkelse og Beskrivelse af deres Udseende (Farver), Konsistens o. s. v., kort sagt Jordbundens »anatomiske« Ejendommeligheder. Lokaliteten, der udgjorde 10 ha, har vist en paafaldende, ikke almindelig, Ensartethed, hvilket bl. a. skyldes, at den har været saa godt som fri for Flyvesand, at den sandsynligvis aldrig har været bevokset med Skov eller dyrket til Agerbrug, at Lyngskjolden i lange Tidsrum (om nogensinde) ikke har været brændt, at der heller ingen Tegn findes paa, at den har været afskaaret til Brændsel, kort sagt, at vi her har haft en virkelig jomfruelig, uberørt *Calluna*-Hede, af tør, »høj« Beskaffenhed, med kun meget ringe Indblanding af *Erica*, for os. Af den Slags Hede findes der imidlertid endnu store Partier i Egnen omkring Grindsted, den midterste Del af det sydlige Jylland, o. a. St.

Gennemsnit af Maalinger i 10 Profiler gav følgende Tykkelser af de enkelte Horizonter (i Parentes er vedføjet Variationerne):

A_1	Lyngskjold	8,9 cm	(7—11)
A_1—A_2	Overgang til Blegsand	3,8 -	(3—5)
A_2	Rent Blegsand	7,0 -	(4—10)
A_3	Humusal	7,4 -	(5—10)
B_1	Jernal	6,2 -	(4—8)

A_3—B_1	Hele Allaget	13,6 cm	(11—15)
B_2	Overgang mellem Jernal og Undergrund	34,4 -	(21—42)
C	Undergrunden begynder ved en Dybde af	67,8 -	(55—80)

Fotografierne og de farvelagte Billeder (Fig. 6, 7, 8 og 9 S. 34) giver de paagældende Profilers almindelige Udseende.

B_2-Horizonten, Laget mellem Jernalen og Undergrunden, er ikke nærmere beskrevet og har ikke været Genstand for de udførte fysiske og kemiske Bestemmelser, da den i Almindelighed ikke spiller nogen Rolle for Opkultivering af Heden, hvorimod C-Horizonten (Undergrunden) overalt er medtagen, da den jo har afgivet Raamaterialet til det væsentligste af de overliggende Lags mineralske Bestanddele.

2) Den absolute Vægtfylde af de Bestanddele, der tilsammen udgør de enkelte Horizonter, er bestemt. Den varierer ret betydeligt i de forskellige Horizonter, men indenfor den enkelte Horizont fra forskellige Profiler er dens Variationer væsentligst bestemte af Humusindholdet. Som Gennemsnit for 7 Profiler var den (i Parenthes er vedføjet Variationerne):

For Lyngskjolden	1,88	(1,79—1,99)
- Blegsandet	2,73	(2,59—2,91)
- Humusalen	2,35	(2,23—2,59)
- Jernalen	2,64	(2,58—2,77)
- Undergrunden	2,67	(2,60—2,74)

3) Volumenvægten ɔ: Vægten af 1000 cc naturlig Jord i tørret Tilstand, bestemt i to Profiler, hvor hver Hori-

zont laa i sit naturlige Leje med en »Humus«procent[1] i Lyngskjolden paa c. 26, i Blegsandet c. 1,3, i Humusalen paa c. 13 og i Jernalen paa c. 4,5, var for de to Profiler (XII og XIII) henholdsvis:

	XII		XIII
For Lyngskjolden	422,3	og	409,5
- Blegsandet	1529,4	-	1573,9
- Humusalen	1263,4 / 1200,0	-	1243,3
- Jernalen	1516,6	-	1405,6

- Undergrunden blev ingen Bestemmelse udført.

4) »Porevolumen«, der ellers er en Størrelse af stor Interesse for almindelige mineralske Jorder, maa for de podsolerede Hedejorders Vedkommende ses under en anden Synsvinkel end den sædvanlige. I Almindelighed forstaaes herved det Rumfang i en Jordprøve, der ved fuldstændig Udtørring bliver fyldt med Luft. Dette androg for de samme Profilers Vedkommende, hvori Volumenvægten blev bestemt, henholdsvis:

For Lyngskjolden	79,8 %	og	81,4 %
- Blegsandet	40,9 -	-	39,0 -
- Humusalen	48,4 - / 51,2 -	-	50,1 -
- Jernalen	41,2 -	-	45,1 -

Men i Virkeligheden vil dette »Porevolumen« (Luftrumfang) næppe nogensinde (i hvert Fald kun i særlig haardnakkede Tørkeperioder) være til Stede i sammenhængende Allag, fordi disse paa Grund af deres Indhold af hydrofile Kolloider vil fastholde deres Vandbeholdning saa stærkt, at Lagene vil danne en kompakt Masse, hvori de udbul-

[1] Angaaende »Humus«bestemmelsen, se Anm. efter Tabel II. S. 44—45.

nede Kolloidhinder udfylder alle Mellemrum mellem de faste Partikler. Paa samme Maade vil Lyngskjolden forholde sig i fugtige Perioder, hvor den praktisk talt er uigennemtrængelig for Luft og yderligere Tilførsel af Vand, medens den i tørre Perioder vil frembyde et særlig stort effektivt Porevolumen. En Udtørring af Allagene vil væsentligst være indskrænket til Grænsezoner omkring de Afbrydelser (Sprækker), der maatte findes i dem. Gennem disse vil da ogsaa Undergrunden kunne lade en Del Vand fordampe, og mere end Allagene, fordi der i Undergrunden ikke findes væsentligt af vandsugende Kolloider. Saavel Vand- som Luftbevægelserne vil overhovedet i de paagældende Jorder være betydelig indskrænkede som Følge af de her nævnte Egenskaber ved Jorderne.

5) Hygroskopiciteten viste sig, som i tidligere Undersøgelser, nøje knyttet til Jordlagenes Indhold af Kolloider, og medens den var overmaade ringe i Blegsandet og Undergrunden, kom den i særlig humusrig Lyngskjold op til Halvdelen af den svære Lerjords, i Humusalen op til det dobbelte af en sandet Lerjords og i Jernalen op paa Højde med denne. Forholdet $\frac{\text{Hygroskopisk Vand}}{\text{Samlet Kolloidindhold}}$ steg med Dybden, som ogsaa tidligere fundet.

6) Den samlede vandholdende Evne, der er en af de allervigtigste Egenskaber ved en Jordbund, var ogsaa betydelig i de kolloidrige Horizonter, Lyngskjolden og Humusalen, og stod her i ligefremt Forhold til Kolloidindholdet. Der er dog et vist Minimum, 3—4 Vægtprocent, som man aldrig kommer under i Sandjorder med Partikelstørrelser som de her almindelige, paa Grund af den af disse Partikler betingede Kapillaritet og Overfladeadsorption af Vand, hvorfor en bestemt Proportionalitet

mellem vandholdende Evne og Kolloidindhold ikke gælder for de kolloidfattigste Jordlag. Bestemmelser, udførte paa 7 Profiler, viste i Gennemsnit for de enkelte Horizonter (Variationsgrænserne er opførte i Parentes):

For Lyngskjolden	54,39 %	(27,68—81,69 %)
- Blegsandet	7,08 -	(6,33— 7,76 -)
- Humusalen	22,05 -	(18,27—28,65 -)
- Jernalen	10,02 -	(7,35—14,73 -)
- Undergrunden	4,49 -	(3,58— 5,33 -)

Her er altsaa store Variationer, efter Kolloidindholdet, i Lyngskjolden og Allagene, men kun smaa i Blegsandet og Undergrunden, hvis vandholdende Evne i det hele ligger meget nær ved Minimum.

Ved Sammenligning med andre Jordbundstyper maa der imidlertid for Lyngskjoldens Vedkommende tages Hensyn til dens ringe Volumenvægt, der gaar ned til $^1/_3$—$^1/_4$ af den mineralske Jords (se under 3). Men tages dette i Betragtning, repræsenterer Lyngskjolden dog en meget betydelig vandholdende Evne selv overfor stive Lerjorders med deres c. 38 % (se S. 61), og Humusalen kommer op paa Højde med ret stærkt lerede Sandjorder, Jernalen med de lettere, men Blegsandet samt Undergrunden med de almindelige, lette mineralske Sandjorder.

7) De mekaniske Analyser gav for det grovere Sands Vedkommende Resultater, der i alt væsentligt var i Overensstemmelse med de af mig tidligere fundne for tilsvarende Jorder. De finere Fraktioner bestemtes efter nye, fintsorterende Metoder (Andreasens Slemningsmetode og Bouyoucos' Hydrometermetode), efter hvilke ogsaa de kolloidale Partiklers Mængde skal kunne bestemmes.

Men dels var der en vis indbyrdes Uoverensstemmelse mellem Resultaterne af disse Metoder, anvendte paa de samme Jordprøver, dels gav de andre Tal for Kolloider end den Tammske kemiske Metode for Bestemmelsen af det uorganiske Kolloidkompleks (SiO_2, Al_2O_3 og Fe_2O_3), der synes at være af større Værdi end de rent mekaniske Analyser.

8) Reaktionen (Brintionkoncentrationen) viste som tidligere en stærk Aciditet, men en regelmæssigt stigende pH-Værdi med Dybden i de her skarpt adskilte Horizonter.

I Almindelighed ligger pH-Værdierne i de 12 Profiler ved følgende Tal (Variationerne vedføjede i Parentes):

For	Lyngskjolden	pH omkring	3,6 (3,5 —3,7)
-	Blegsandet	- —	3,9 (3,7 —4,5)
-	Humusalen	- —	4,1 (3,9 —4,3)
-	Jernalen	- —	4,5 (4,0[1]—4,7)
-	Undergrunden	- —	4,8 (4,4 —5,9)[2]

I Overensstemmelse med tidligere fundne Tal fra andre Lokaliteter synes de her fundne pH-Værdier og deres regelmæssige Stigning med Dybden i uberørt Hedejord at være Udtryk for en almengyldig Lov.

9) »Humus« eller rettere organisk Stof, beregnet efter en Kulstofprocent paa 58, fandtes i meget vekslende Mængder i de forskellige Horizonter, stærkt varierende indenfor A_1-Horizonten (Lyngskjolden) og noget mindre varierende i A_3-Horizonten (Humusalen), men i ret konstante smaa Mængder indenfor de øvrige Horizonter. Gennemsnittet for 10 Profiler var følgende (Variationerne vedføjede i Parentes):

[1] Kun i 1 Tilfælde under 4,4.
[2] Kun i 1 Tilfælde over 5,0.

For	Lyngskjolden	27,03 %	(7,98—51,73 %)
-	Blegsandet	1,78 -	(1,05— 2,94 -)
-	Humusalen	12,65 -	(9,85—16,17 -)
-	Jernalen	2,65 -	(1,31— 4,66 -)
-	Undergrunden	0,24 -	(0,11— 0,81[1] -)

Lyngskjoldens »Humus«indhold varierer i Almindelighed meget stærkt og særlig — hvilket ikke just var Tilfældet her — eftersom den pletvis er brændt, skaaret af som Tørv eller mer eller mindre blandet med Flyvesand. I de her undersøgte Profiler var den gennemgaaende velbevaret (se under 1). Der er ingen ligefrem Proportionalitet mellem Lyngskjoldens og de dybere Lags »Humus«indhold, snarere en omvendt. Men der fremtræder i de vel adskilte Horizonter en udpræget Forskel mellem Humusalens og Jernalens Humusindhold. Undersøgelsen af Al fra en Bakkeø, hvor disse to Lag var lige saa skarpt adskilte, gav en meget ringe Forskel i Indholdet af Humus, for Humusalen 9,99 %, for Jernalen 7,34 %, saa der stadig ikke findes nogen Grund til med P. E. Müller at skelne mellem en særlig Humusal for Hedesletterne og en særlig Jernal for Bakkeøerne. Derimod vil det være naturligt for Fremtiden at holde disse to Dannelser ude fra hinanden, idet de i Almindelighed forekommer begge, men vel adskilte, saavel paa Hedeslette (Flade) som paa Bakkeø.

10) Kvælstof forekom i den her undersøgte Hedejord i endnu større Mængder end i de af mig tidligere undersøgte Jorder, væsentligst fordi Lyngskjolden her endnu var i Behold. Alle Jordprøver gav negativ Reaktion for saavel Ammoniak som Salpetersyre, saa alt Kvælstof var tilstede i organiske Forbindelser, knyttet til Humus-

[1] Kun i 1 Tilfælde over 0,30.

stofferne. Der fandtes følgende Mængder Total-Kvælstof som Gennemsnit for 10 Profiler (Variationerne vedføjede i Parentes):

I Lyngskjolden	0,49 %	(0,14[1]—1,06 %)
- Blegsandet	0,03 -	(0,02 —0,04 -)
- Humusalen	0,29 -	(0,21 —0,39 -)
- Jernalen	0,06 -	(0,03 —0,10 -)
- Undergrunden	0,005-	(0,003—0,016-)

Beregnet paa de øverste 30 cm vil en saadan Hedejord da indeholde i alt c. 22500 kg rent Kvælstof eller saa meget, som svarer til c. 150000 kg Chilesalpeter pr. Hektar. Dette er enorme Mængder. Men hvorvidt de kan blive udnyttede af Planterne, vil bero paa, om de kan blive mobiliserede i passende Tempo og paa de rigtige Aarstider som Ammoniak og Salpetersyre. Af tidligere Undersøgelser og af den ofte massevise Optræden af Nitratplanter paa bearbejdet og især kalket Hedejord vides det, at i hvert Fald Lyngskjoldens Kvælstof forholdsvis let mobiliseres, Alens ogsaa i en vis Grad. — I hvor stort Omfang og under hvilke Betingelser Kvælstoffrigørelsen kan iværksættes, er endnu et aabent, men meget vigtigt Spørgsmaal, som fremtidige Undersøgelser maa klarlægge.

Medens der i tidligere Analyser var fundet en mærkværdig regelmæssig og stærk Stigning af Kvælstoffet i Procent af organisk Stof (Humus) med Dybden, særligt fremtrædende paa Bakkeø (Mangehøje), noget svagere paa Hedeslette (Skovsende), fandtes her vel ogsaa en saadan, men langt svagere Stigning, fra gennemsnitlig 1,8 % i Lyngskjolden til 2,5 % i Under-

[1] Kun i 1 Tilfælde, hvor »Humus«indholdet laa særlig lavt, ved 7,98 %, var der under 0,30 % N.

grunden (i Mangehøje gik den gennemsnitlig op til 9,89 %, i Skovsende til 6,77 %). Dette hænger muligvis sammen med, at vi her har med en langt yngre geologisk Dannelse, fra Senglacialtiden, at gøre, medens de tidligere undersøgte Lokaliteter var af ældre Oprindelse (se S. 20—22). Maaske kan man da i dette Forhold faa et Middel i Hænde til at bestemme, eller være medbestemmende ved, en Hedes geologiske Alder.

Som Følge af den omtalte Stigning i Kvælstofprocenten i Humusstofferne, helt op over 22 %, var der tidligere fundet en meget stor Variation i Forholdet C:N, som S. A. Waksman tidligere har paastaaet skulde ligge ved c. 10 og kun svingende mellem 8 og 12. I mine tidligere Analyser var der Svingninger mellem 2,6 og 61,7[1], og det laa kun i faa Tilfælde omkring 10. I de her foreliggende Analyser fra Grindsted Hedeslette svinger det mellem 18,8 og 37,9, men ligger i Almindelighed mellem 20 og 30. At Waksmans første Antagelse saaledes ikke holder Stik, har han nu ogsaa selv erkendt. Men er det saaledes, som paastaaet fra anden Side (H. L. Jensen og Chr. Barthel), at Forholdet C:N i de organiske Kvælstofforbindelser spiller en Rolle for Frigørelsen af disses Kvælstof, saaledes at jo mindre denne Faktor er, des vanskeligere skulde Frigørelsen være, saa skulde de yngre Hededannelser med en høj Faktor (som i dette Tilfælde mellem 18,8 og 37,9) lettere kunne afgive deres Kvælstof i assimilable Forbindelser — et Spørgsmaal, som nu bliver underkastet en nærmere Undersøgelse.

11) Det uorganiske Kolloidkompleks (SiO_2, Fe_2O_3, Al_2O_3), bestemt efter den Tamm'ske Metode, optræder i

[1] Der er her regnet med en Kulstofprocent af 60 i de organiske Stoffer.

noget mindre procentiske Mængder, men i en ganske lignende Fordeling som i de tidligere undersøgte Hedejorder. Der blev dog heraf fundet kendelige Mængder i Lyngskjolden (sandsynligvis stammende fra dennes Askebestanddele), som i de tidligere Analyser for det meste havde været blandet med Blegsandet. I Gennemsnit for 10 Profiler fandtes der i de enkelte Horizonter af det samlede Kompleks (Variationerne vedføjede i Parentes):

I Lyngskjolden	0,25 %	(0,11—0,41 %)
- Blegsandet	0,10 -	(0,04—0,14 -)
- Humusalen	1,56 -	(0,79—2,65 -)
- Jernalen	1,60 -	(0,93—3,05 -)
- Undergrunden	0,40 -	(0,27—0,72 -)

Der findes saaledes en tydelig Ophobning heraf i Allagene, men praktisk talt lige meget i Humusal og Jernal, dog med en forskellig Fordeling af Jern- og Aluminiumhydroksyd, saaledes at der af det første findes omtrent lige saa meget (0,57 %) i Humusalen, som der af det sidste findes i Jernalen (0,58 %), og af Aluminiumhydroksyd omtrent lige saa meget (0,96 %) i Humusalen, som der af Jernhydroksyd (0,95 %) findes i Jernalen. Kiselsyren findes i relativt smaa, ikke stærkt varierende Mængder i alle Horizonter, jævnt stigende med Dybden indtil Jernalen og i omtrent samme Mængde her som i Undergrunden. De mekaniske Analyser gav gennemgaaende et større Indhold af uorganiske Kolloider, men da den Gruppe heraf, der kan bestemmes ad kemisk Vej, ved den Tamm'ske Metode, aabenbart er den, hvortil den vandholdende og baseudvekslende Evne i særlig Grad er knyttet, nemlig det kolloidale Zeolithkompleks, der ogsaa er betegnet som »Jordbundens Protoplasma«, er der al

Grund til ved fremtidige Jordbundsanalyser at faa dette bestemt kvantitativt, hvor den Tamm'ske (eller en lignende) Metode lader sig anvende. — Til den Gruppe Stoffer, som man kan karakterisere som Jordbundens Protoplasma, hører dog sikkert ogsaa de organiske Kolloider, der i Forbindelse med de uorganiske kan udgøre et betydeligt Kontingent af den samlede Hedejord, og som derfor betinger en anselig Dyrkningsværdi hos denne, saa snart de ved rigtig mekanisk Bearbejdning fordeles jævnt i hele Dyrkningslaget, og de ved Tilførsel af Kalk afsvækkes i deres stærkt sure Reaktion d. v. s. gaar fra absorptivt umættede over til for Størstedelen mættede Forbindelser.

Her skal saa forøvrigt ikke drages andre praktiske Slutninger af de fundne Resultater end dem, der lejlighedsvis er indføjede i de foregaaende Afsnit, eller som jeg har draget af et tidligere Arbejde[1]. Formentlig bekræftes og underbygges disse nærmere af det her foreliggende Arbejde, i hvilket der er tilstræbt at kaste Lys over nogle af de vigtigste fysiske og kemiske Egenskaber ved Hedejorden, der kan faa Betydning for Praksis. Og Undersøgelsens Resultater maa da forøvrigt tale for sig selv.

Heller ikke skal der i Almindelighed optages en Drøftelse af den pædologiske Literatur, der er fremkommen siden mit sidste Arbejde, og som kunde have visse Berøringspunkter med det foreliggende.

Naturligvis vil der være endnu adskillige fysiske og kemiske Problemer, der trænger til nærmere og mere detail-

[1] Fr. Weis: Betragtninger over Hedejordens Værdi til Opdyrkning. Bidrag til en Omvurdering af vore Heder. Dansk Skovforenings Tidsskrift. 1929.

leret Undersøgelse. Og da Hedejorden, trods sin tilsyneladende Ensformighed, dog varierer meget fra Plet til Plet, og der i Virkeligheden findes mange Typer af podsoleret Hedejord (den lyngbevoksede, svagt eller slet ikke podsolerede, frugtbare Morænejord regner jeg ikke for rigtig Hede), som trænger til Udforskning, er her endnu meget at gøre. Saaledes vil det have den største Interesse at faa undersøgt, hvad de Rødjords- eller Rødsandslag, der ikke er kittede sammen til egentlig Al, men som forekommer hyppigt paa mange Heder, indeholder af uorganiske Kolloider og »Humus«, eller hvorledes en allerede opdyrket Hedejord, hvori Lyngskjolden for Størstedelen er fortæret, medens Allagene endnu ligger i deres oprindelige Leje, egentlig er beskaffen. Endvidere vil det være af Betydning at følge Forandringerne i Hedejordernes fysiske og kemiske Egenskaber, efterhaanden som de kommer i bedre Kultur. Og i Bakkeøerne er der saa mange Varianter af Jordbundstyper, som det vil have stor Interesse at faa nærmere undersøgte og klassificerede. —

Men derefter staar tilbage det store og overmaade vigtige Spørgsmaal at faa Hedejordens biologiske Egenskaber nærmere undersøgte. I den jomfruelige, uberørte og udyrkede Hedejord er disse sikkert meget enkle og uden større Variationer. Den stærkt sure Reaktion, som hersker her, vil udelukke de vigtigste stofomsættende Bakterier, og de Svampe, der kan taale denne stærke Surhedsgrad, øver øjensynlig ikke nogen nævneværdig Indflydelse paa de organiske Stoffers Nedbrydning. Deres væsentligste Betydning er formentlig Dannelsen af de Humussyrer, der er Hoved-Aarsagen til Podsoleringprocesserne, og som lægger det Kvælstof, der frigøres af Lyngens Affaldslag, fast i stærke organiske Bindinger. Det lavere Dyreliv i selve Hedejorden

ved vi ikke meget om. Der findes muligvis et stort Antal af Arter, som C. H. Bornebusch[1] har paavist i de til Lyngskjolden svarende Morlag i Skovjord. Men i hvert Fald savnes saadanne Dyr som de større Regnorme, der har saa stor Betydning for Stofblanding og Stofomsætning i Jordbunden, i den raa Hedejord. Og de andre, forekommende dyriske Mikroorganismer synes heller ikke at spille nogen større Rolle.

Helt anderledes bliver det derimod, naar Hedejorden bliver underkastet en mekanisk Bearbejdning, en Kalkning (Mergling), der helt forandrer Reaktionsforholdene, og en Dyrkning, der giver Affald fra en Række Planter, som før ikke forekom paa den raa Hede. Da indtræder der helt nye Betingelser for organisk Liv, særlig for de vigtige Bakterier og andre nyttige Mikroorganismer (Protozoer). Og der vil da ogsaa snart indfinde sig saadanne Smaadyr som Regnorme og en Mængde Larver, som ikke tidligere forekom. Der vil bl. a. begynde en Nedbrydning, en Formuldning, af det organiske Stof, som udgør den væsentligste Del af Lyngskjolden, og som repræsenterer Humusstofferne i Alen. Herunder vil en stor Del af Kulstoffet iltes til Kulsyre, og Kvælstoffet vil i tilsvarende Grad frigøres som Ammoniak, Nitriter og Nitrater. Det Tempo, hvori disse Nedbrydningsprocesser foregaar under forskellige Betingelser, eller rettere, hvorledes forskellige ydre Faktorer som Temperaturen, Fugtighedsforhold, Tilstedeværelsen af Bakterienæringsstoffer, Reaktionen, andre Makro- og Mikroorganismers Nærværelse o. s. v. indvirker herpaa, vil det have den største Betydning at faa klarlagt. Det er nemlig afgørende for disse Jorders Frugtbarhedstilstand, hvilken levende

[1] C. H. Bornebusch: The Fauna of Forest Soil (Skovbundens Dyreverden). Det forstlige Forsøgsvæsen i Danmark. XI Bd. 1930.

Mikrokosme der indfinder sig i den, og hvilke biologisk-kemiske Processer der som Følge heraf da kommer i Gang. Og her er ofte et Sammenspil af forskellige Mikroorganismer, der maaske ikke indfinder sig samtidig, nødvendig for at føre en eller anden kemisk Proces til Ende.

Ganske særlig Interesse frembyder Spørgsmaalet om de organiske Kvælstofforbindelsers Mobilisering, ikke blot af dem, der findes i Lyngskjolden, og som synes ret let at kunne bringes i Cirkulation som Ammoniak og Salpetersyre, men ogsaa af de Forbindelser, der findes i Allagene, og hvori Kvælstoffet synes at være fastere bundet.

Alt i alt drejer det sig om at undersøge, hvorledes man bedst og hurtigst tilvejebringer det »Liv« af lavere Organismer, der er typisk for den frugtbare Jord, i Hedejorden, og hvorledes man ved muligvis at regulere det paa den mest formaalstjenlige Maade, kan udnytte eller bevare de Bestanddele af Jordbunden, der betinger dennes størst mulige Ydeevne i det lange Løb.

B. Sandflugtsarealet.

De i vort Land (og særlig paa Hederne) ret almindeligt forekommende Sandflugtsarealer — hvorved her dog ikke tænkes paa Klitter langs Kysterne, men kun paa de saakaldte »Indsande« — frembyder ofte ret mærkelige Jordbundsforhold.

Paa de sammenføgne »Kytter« (Indlandsklitter) kan der, — efter at de gennem et vist Tidsrum har været bevoksede med Lyng eller Trævegetation — konstateres en kraftig og ofte gentagen Podsolering. Dette har f. Eks. fundet Sted i Haarup Sandflugt ved Silkeborg, i Gudenaadalen, hvor det under Istiden ophobede Flodsand afvekslende har været

lyng- eller skovbevokset, og indtrædende Brande helt eller delvis har fortæret det sanddæmpende Humusdække, hvorefter en ofte betydelig Sandflugt hver Gang har taget fat.

Meget kraftig Podsolering er paavist i aabnede Profiler i en Kytte, hvor der findes mægtige Blegsands- og Aldannelser i indtil 2—3 m Dybde. Men Alen har her en noget anden Karakter end paa de typiske jyske Heder, idet den ikke saa let smuldrer under Vejrligets Indflydelse, og aabnede Profiler kan staa aarevis med faste, næsten blanke Vægge. Dette hænger sammen med et forholdsvis ringe Indhold af uorganiske Kolloider, der aabenbart for en stor Del i Tidens Løb er krystalliserede som faste Silikater, og et tilsvarende ringe Indhold af Humus i den iøvrigt dybt mørkfarvede Humusal, hvis mørke Farve skyldes kulsorte, tynde Hinder af Humus, lejret omkring Sandkornene. At Kytterne dog — og sikkert netop i Kraft af deres Kolloidindhold — er en betydeligt bedre Vegetationsbund end de tilstødende afføgne Sande, viser her dels en ofte ret god Bevoksning af Skovfyr, dels en meget kraftigere udviklet Lyngvegetation. I Virkeligheden er alt egentlig Jordbundsmateriale, hvorunder ogsaa tidligere forekommende over hele Arealet udbredte Aldannelser, blæst sammen i disse Kytter og fjernet fra den afblæste Flade.

Denne, det »afføgne Sande«, er da gennem Sandflugten bleven berøvet sin egentlige »Jordbund«, og en steril Undergrund, uden nogen nævneværdig nydannet Jordbund, er bleven tilbage. Skønt det mineralogiske Raamateriale i Hovedsagen er det samme paa Kytterne som paa de afføgne Flader, kun at disse sidste i Overfladen indeholder flere grovere Partikler (Grus og Smaasten), der ikke har kunnet sættes i Bevægelse af Vinden, men Porerne mellem disse dog er udfyldte af fint Sand, og saadant findes i over-

vejende Mængder under den tynde Overflade af grovere Bestanddele, viser den Slags Arealer sig at være næsten sterile, ørkenagtige, idet der her af naturlig Vegetation kun forekommer ganske faa Blomsterplanter (*Calluna vulgaris* i spredte smaa Tuer, *Weingärtneria canescens* og *Carex arenaria*, ligeledes i meget spredt Forekomst), og væsentlig Mos (en lav *Polytrichum*-Art) og Lichener (særlig Rensdyrlav) bedækker Jorden som en tynd Skorpe. Oprindelig (for c. 100 Aar siden) saaede Skovfyr var næsten alle gaaede ud, og Arealet var dernæst, da det brændte i 1921, bevokset med 50-aarig kun indtil c. 2 m høje Bjergfyr. I Overensstemmelse hermed var der da ogsaa kun et ringe Indhold af uorganiske Kolloider i det øverste Lag, 5—10 cm (i 30—35 cm Dybde endnu mindre), et ganske ubetydeligt Humusindhold og en stærkt fremtrædende sur Reaktion (pH-Værdier liggende mellem c. 4,4 og 5,1) i denne Jord.

Ved en særlig Fremgangsmaade — Dyrkning af Grøngødningsplanter i to Aar (1923 og 1924) ved Tilsætning af Kunstgødning — og derpaa følgende Plantning i det tredie Aar (1925) er det dog lykkedes at faa denne blottede Undergrund forvandlet til en Slags Jordbund og bl. a. til i Løbet af 6 Aar at bære velvoksne 4—5 m høje Hvidelle, c. 3—4 m høje japanske Lærk og flere andre noget langsommere voksende, men sunde og frodige Træer og Buske som *Pinus silvestris*, *Picea sitchensis* og *Engelmanni*, *Hippophaë rhamnoides* (paa den kalkede Del), *Caragana arborescens* m. fl., samtidig med at Lyngen paa endnu aabne Pletter i Forsøgsarealet er kommen i kraftig Vækst, og en Række andre forskellige Blomsterplanter frivillig har indfundet sig. Herunder er der da ogsaa sket en betydelig Forøgelse af Jordens Indhold af organisk Stof (og en livligere Omsætning i dette, takket være en rigere Bakterieflora), medens en

Forøgelse af de uorganiske Kolloiders Mængde indtil 1929 endnu ikke sikkert havde kunnet paavises. Paa den kalkede Del af Forsøgsarealet (5000 kg kulsur Kalk pr. ha) er Reaktionen kommen over Neutralpunktet (pH = 7,2—7,5), medens den paa det ukalkede Stykke stadig er ret sur (pH = 4,4—5,1). Den ringe Kalkmængde, der har været tilstrækkelig for at bringe Reaktionstallet saa højt op, tyder paa, at den høje aktuelle Brintionkoncentration har skyldtes smaa Mængder af stærkt dissocierede uorganiske Syrer (H_2SO_4 og HCl), samt paa et ringe Stødpudeindhold i Jorden. — Enkelte Træer, som Hvidel og japansk Lærk, synes ikke at være generede af den høje Surhedsgrad, andre, som Hippophaë, har dog ikke kunnet taale den. Og alt i alt er den kalkede Del dog den, der bærer den frodigste Bevoksning.

Problemet om Opforstning af en saadan Bund, der ikke tidligere har villet lykkes, synes saaledes at være løst med den her anvendte Fremgangsmaade, hvilket naturligvis ikke udelukker, at andre Metoder ogsaa kan være farbare.

C. Leralen.

Rundt omkring paa vort Lands frugtbare Morænejorder, men vistnok dog kun, hvor der ellers tidligere har været Skov, findes der ofte mægtige, mærkelig porøse Aldanneerls i ler- eller sandstensagtigt Materiale, i Regelen dybere beliggende end Alen i Hedejorden og sandsynligvis illuviale Dannelser, repræsenterende en B-Horizont. Undertiden findes flere Lag »Leral« over hinanden.

Udfra den Formodning, at disse Aldannelser maatte indeholde en betydelig Mængde af uorganiske Kolloider, og at det da alene af den Grund kunde være af Betydning

at faa dem op i Overfladen, forsøgtes en kvantitativ Bestemmelse af dem. Da den TAMM'ske Metode imidlertid kun gav et meget ringe Indhold af Kolloider (0,60—0,92 %), bragtes blot mekaniske Analysemetoder, ANDREASENS og BOUYOUCOS', i Anvendelse. Hvis man, efter BOUYOUCOS, regner alt Materiale af en Kornstørrelse under 0,02 mm for at være kolloidalt, viste de undersøgte Prøver fra 5 forskellige Lokaliteter et betydeligt Kolloidindhold, fra 12,5—20 %. Og Bestemmelserne efter de to Metoder, der er baserede paa ret forskellige Principer, gav indbyrdes særdeles vel overensstemmende Resultater. — De her udførte Undersøgelser har dog kun været af orienterende Art, men deres Resultater peger hen paa at ofre ogsaa Leralen større Opmærksomhed i Fremtiden.

Alt i alt frembyder vore Podsoljorder af forskellige Typer — og ikke mindst mange Skovjorder, som her ikke er behandlede — der alle er at betragte som syge, degenererede Jordbundsformer, den største Interesse for videnskabelig Forskning, der, efter Klarlæggelsen af Sygdommenes Symptomer og Aarsager, vil kunne give Jordbrugets Praktikere nyttige Anvisninger til disse Jorders Behandling. De her givne Meddelelser om Podsoldannelser paa udbredte, men indbyrdes meget forskelligartede Omraader af dansk Jord vil maaske kunne bidrage til at skærpe Opmærksomheden og Interessen for den Slags Jordtyper i Almindelighed og for den Rolle, en rationel Behandling af dem utvivlsomt spiller eller vil komme til at spille i vort Jordbrug. Vi har, som sagt, her med sygelige Forandringer i Jordbunden, der nedsætter dennes umiddelbare Ydeevne, at gøre. Men ved at studere den naturlige Jordbunds Egen-

skaber, finde Aarsagen til dens i Tidernes Løb stedfundne Degeneration og de rette Midler til dens Helbredelse, vil der aabne sig Mulighed for en betydelig Forøgelse af den danske Jordbunds Frugtbarhed. Ved Siden af de interessante videnskabelige Opgaver, en saadan Forskning frembyder, ligger der ogsaa en stor Tilfredsstillelse i Bevidstheden om, at Opklaringen af de herunder hørende Problemer vil kunne blive en vægtig Løftestang for Højnelsen af vort vigtigste Erhverv, Jordbruget, i alle dets Afskygninger, Landbrug, Havebrug og Skovbrug.

RESUMÉ

Further Physical and Chemical Investigations on Danish Heath Soils and other Podsols.

I. Introduction.

The present paper is a continuation of the investigations on Danish heath soils which the author has published earlier[1] as well as a study of other podsols so prevalent in Denmark. The latter study was made in part on soils of a sand dune area in central Jutland which included strongly podsolized dunes and sections from which the actual soil had been blown away leaving the unpodsolized subsoil, and also on some of the clay hardpan formations described by P. E. Müller[2] and which occur commonly in the deeper layers in Danish hardwood forests and arable soil where forests were formerly located. Both the two latter types belong to Denmark's more fertile moraine soil. The investigations on the clay hardpan formations are, however, preliminary studies.

[1] Fr. Weis: Fysiske og kemiske Undersøgelser over danske Hedejorder, med særligt Henblik paa deres Indhold af Kolloider og Kvælstof. With an English summary: Physical and Chemical Investigations on Danish Heath Soils (Podsols) especially as to their Colloid and Nitrogen Content. Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab. Biologiske Meddelelser. VII. 9. Kjøbenhavn. 1929.

[2] P. E. Müller: Studien über die natürlichen Humusformen. Berlin. 1887.

II. The Methods Used.

As a rule the chemical analyses are made by the same methods as were used in the previous work. However, a few "humus" (carbon) determinations are made by the new Tovborg-Jensen combustion method.

The physical determinations and mechanical analyses are made according to the following methods:

1. Specific gravity by the pyknometer method.
2. Volume weight, pore space (pore volume), etc. by Kopecky's method.
3. Water-holding capacity by Bouyoucos' method.
4. Mechanical analyses by Andreasen's pipette and Bouyoucos' hydrometer method.

In the Danish text (p. 10—19) reference is made to the literature on the subject and a description given of the new methods. See also Figs. 1 (p. 11), 2 (p. 14) and 3 (p. 17).

III. Results of the Investigations.

The results of the investigations appear in the Tables and graphs in the Danish text, to all of which English text is appended. In the following summary reference is made to the tables and figures in question.

IV. Summary of the Results: General Considerations.

A. Heath Soils.

The present investigations have an advantage over the earlier ones, in that they are made on material drawn from a virgin heath plain of late glacial origin in which all the profiles and horizons in the podsolized soil are undisturbed.

Only in such a case is it possible to obtain accurate knowledge of the original construction of heath soils and their predominant physical and chemical characteristics. In the present paper determinations have been made of the most important of those properties which are useful in determining the cultivation value of heath soil. The biological characteristics of natural heath soils are largely negative, that is to say, the soil, as is, is not adapted to the growth of ordinary cultivated plants. Only after human interference has brought about a change in its structure and physical-chemical components can there be a substratum on which life can develop, first and foremost that microcosm which is the determining factor for the growth of higher plants and for soil productivity. To increase this power to its utmost capacity it is most important to know as completely as possible the physical and chemical characteristics of the soil material at hand. The present investigations may be considered a contribution to this knowledge. They are, however, confined to a single, definite locality, but as it is typical for strongly podsolized heath soils in Denmark and in neighboring countries in which *Calluna* heaths of primarily the same formation are found, the results of the investigations, compared with earlier ones with which they largely concur, may be said to have general application.

Briefly considered, the present investigations have shown the following main results:

1. An exact description has been made of a typical podsol soil in a late glacial (Grindsted) heath plain, by measuring in 10 (12) profiles (Fig. 5, p. 23) the location and thickness and indicating the appearance (color), consistency etc., of the separate horizons — in brief the

anatomical characteristics of the soil. The locality, 10 ha. in area, revealed a striking, but not common homogeniety. This was due, among other causes, to the facts that there was practically no sand drift, that probably no forest had ever grown there, that no effort had ever been made to cultivate the soil, that the heather had not been burned away for a long period, if ever, that there was no indication that it had been cut for fuel, in other words we were dealing with a really virgin, *Calluna*-heath of dry, "high" aspect with only a small quantity of *Erica*. Large areas of that heath type are still to be found in the neighborhood of Grindsted, the central part of Jutland.

The average of the measurements of 10 profiles gave the following thicknesses for the separate horizons (variations appear in the parentheses):

A_1	Raw humus	8.9 cm	(7—11)
A_1-A_2	Transition to bleached sand	3.8 -	(3—5)
A_2	Pure bleached sand	7.0 -	(4—10)
A_3	Humus hardpan	7.4 -	(5—10)
B_1	Iron hardpan	6.2 -	(11—15)
A_3-B_1	Total hardpan	13.6 -	(11—15)
B_2	Transition between iron hardpan and subsoil	34.4 -	(21—42)
C	Subsoil begins at a depth of	67.8 -	(55—80)

See Table p. 31.

The photographs and colored plates Figs. 4 (p. 21), 6, 7, 8 and 9 (p. 34) show the locality and general appearance of the profiles.

B_2-horizon, the layer between the iron hardpan and the subsoil, is not described in detail, and, as this horizon is

usually unimportant for heath cultivation, no physical and chemical determinations have been made there. However, C-horizon, the subsoil, is always investigated as it furnishes the raw material for the most important part of the mineral elements in the superposed layers.

2. The absolute specific gravity of the elements which together form the single horizons is determined.

This varies considerably in the various horizons, but in a single horizon from various profiles the variations depend mostly on the humus content. The average for 7 profiles was (Variations in the parentheses):

Raw humus	1.88 (1.79—1.99)
Bleached sand	2.73 (2.59—2.91)
Humus hardpan	2.35 (2.23—2.59)
Iron hardpan	2.64 (2.58—2.77)
Subsoil	2.67 (2.60—2.74)

See also Table I, p. 37—39.

3. The volume weight i. e. the weight of 1000 cc. natural soil in a dried condition, determined in two profiles (XII and XIII) in which each horizon lay in its natural position with a humus percentage in the heath layer of circa 26, in the bleached sand circa 1.3, in the humus hardpan circa 13 and in the iron hardpan circa 4.5 was:

Raw humus	422.3 and 409.5
Bleached sand	1529.4 - 1573.9
Humus hardpan	1263.4 / 1200.0 - 1243.3
Iron hardpan	1516.6 - 1405.6

No determination was made in the subsoil. See also Table II, p. 44—45.

4. Pore volume, which is an important factor in common mineral soils, cannot be seen from the ordinary point of view when podsolized heath soils are under discussion. The term generally indicates the space in a soil which after total drying is filled with air. In the same profiles in which the volume weight was determined the pore space was:

Raw humus	79.8 %	and	81.4 %
Bleached sand	40.9 -	-	39.0 -
Humus hardpan	48.4 - 51.2 -	-	50.1 -
Iron hardpan	41.2 -	-	45.1 -

See also Table II, p. 44—45.

However in reality, perhaps very long periods of drought excepted, this pore space will hardly ever be present in the total hardpan layers because due to their content of hydrophile colloids, these will fix their water content so firmly that the layers will form a compact mass in which the swollen colloid membranes fill all the spaces between the solid particles. The raw humus acts in the same way in damp periods, and is practically impenetrable for air and further supply of water, whereas in dry periods it affords a particularly large "pore space". The drying of the hardpan layers will be principally confined to the boundary zones about the interstices (cracks) found in them. Through these the subsoil permits some moisture to evaporate, more than the hardpan layers, because the subsoil contains very few water-absorbing colloids. As a matter of fact in the soils in question, the movements of water and air are considerably curtailed by the characteristics of the soils here described.

5. As in earlier investigations, hygroscopicity is seen to be closely connected with the content of colloids in the soil layers. It was very small in the bleached sand layer and the subsoil, but in the raw humus layer, rich in humus, it was found to be half of that of heavy clay soils, and in the iron hardpan the same as that of a sandy clay soil. The ratio, "hygroscopic water : total colloid content", increased at increasing depth, as has been noted earlier. See also Table III, p. 49 and Table IV and V p. 52—58.

6. The total water-holding capacity (moisture equivalent), which is one of the most important characteristics of a soil, was great in the horizons rich in colloids, the raw humus and the humus hardpan. It was found to be in direct proportion to the colloid content. However a certain minimum was observed, 3—4 % of the weight, below which no example was noted in sandy soils with particles of the size common in these investigations. This is conditioned by the capillarity and the surface adsorption of water of these particles and therefore a definite ratio between the water holding capacity and the colloid content does not apply to the soil layer poorest in colloids. Determinations made in 7 profiles showed as average waterholding capacity for the separate horizons (variations in parentheses):

Raw humus	54.39 %	(27.68—81.69 %)
Bleached sand	7.08 -	(6.33—7.76 %)
Humus hardpan	22.05 -	(18.27—28.65 %)
Iron hardpan	10.02 -	(7.35—14.73 %)
Subsoil	4.49 -	(3.58—5.33 %)

See also Table IV, p. 52—57 and Fig. 10, p. 59 as well as Table V, p. 58.

We find here great variations between the raw humus and the hardpan layers, depending on colloidal content, and but small variations between the bleached sand layer and the subsoil, whose water-holding capacity approaches the minimum.

In comparison with other soil types (See Table VI, p. 61), the small volume weight of raw humus which is as low as $^1/_3$—$^1/_4$ of that of mineral soils (Cf. 3) must be taken into consideration. However, aside from this, the raw humus represents a considerable water-holding capacity even compared with heavy clay soils with their circa 38 % (see Table VI, p. 61) and the humus hardpan compares favorably in water-holding capacity with loamy sandy soils, the iron hardpan with the lighter loamy sandy soils, but the bleached sand and subsoil with ordinary light mineral sandy soils.

7. The mechanical analyses showed results for coarse sand which corresponded very nearly to those I had found earlier in similar soils by sifting methods. (See Tables VII and VIII, p. 64 and 65). The fractions of the smallest particles were determined by new methods which separated more exactly. (Andreasen's pipette method and Bouyoucos' hydrometer method), according to which it also might be possible to determine the amount of colloidal particles present. However, there was a certain divergence between the results of these methods applied to the same soil samples, and, moreover, they showed other colloidal figures than appeared from the Tamm chemical method for determining the inorganic colloid complex (SiO_2, Al_2O_3 and Fe_2O_3) which seems to have a greater value than pure mechanical analyses. (See further Tables IX—XIII, p. 66—68 and 71 and Fig. 11, p. 69).

8). Reaction (Hydrogen-ion concentration) showed, as formerly, considerable acidity, but a pH value uniformly increasing with the depth in the horizons which here were sharply defined.

As a rule the pH values for the 12 profiles were as follows (variations in parentheses):

Raw humus	pH about	3.6	(3.5—3.7)
Bleached sand	- —	3.9	(3.7—4.5)
Humus hardpan	- —	4.1	(3.9—4.3)
Iron hardpan	- —	4.5	(4.0[1]—4.7)
Subsoil	- —	4.8	(4.4—5.9)[2]

See also Table XIV, p. 74—81.

In agreement with figures from other localities found earlier, the pH values found here and their uniform increase with increasing depth into virgin heath soil seem to express a general law.

9. "Humus" or rather organic substance, computed on a carbon percentage of 58, was found in greatly varying quantities in the various horizons, as well as greatly varying within the A_1-horizon (raw humus), and somewhat less varying in the A_3-horizon (humus hardpan), but in fairly constant small quantities in the other horizons. The average for 10 profiles follows (variations in parentheses):

Raw humus	27.03 %	(7.98—51.73 %)
Bleached sand	1.78 -	(1.05— 2.94 -)
Humus hardpan	12.65 -	(9.85—16.17 -)

[1] Only in one instance below 4.4.
[2] Only in one instance below 5.0.

Iron hardpan . . . . . 2.65 % (1.31— 4.66 %)
Subsoil . . . . . 0.24 - (0.11— 0.81 -)[1]

See also Tables XIV, p. 74—81 and XV, p. 83.

As a rule the humus content of the raw humus varies greatly, especially, which was not the case here, if it has been burned off in spots, cut as peat or mixed with drift sand. In the profiles investigated it was generally well preserved (See 1). There is no direct proportion between the humus content in the raw humus and that in the deeper layers, rather the converse. However, in the sharply defined horizons, there is a decided difference between the humus content in the humus hardpan and that in the iron hardpan. Investigations of hardpan from a hill-island where these two layers were equally well differentiated showed a very slight difference in humus content, of the humus hardpan 9.99 %, of the iron hardpan 7.34 %, so there seems to be no reason for discriminating, as did P. E. Müller, between a special humus hardpan on the heath plains and a special iron hardpan on the hill islands. On the contrary, it would be natural in the future to keep the two formations quite distinct, for, as a rule, both are to be found, but well-separated, on heath plains and hill islands.

10. Nitrogen was found in the heath soils investigated here in far greater amounts than in the soils investigated in the earlier studies, largely because the raw humus remained in the present soil. All the soil samples showed negative reaction for ammonia and nitric acid, indicating that nitrogen was present in organic compounds, bound in the humus substances. The following amounts of total N were found as averages for 10 profiles (variations in parentheses):

[1] Only in one instance below 0.30.

Raw humus	0.49 %	(0.14[1]—1.06 %)
Bleached sand	0.03 -	(0.02 —0.04 -)
Humus hardpan	0.29 -	(0.21 —0.39 -)
Iron hardpan	0.06 -	(0.03 —0.10 -)
Subsoil	0.005 -	(0.003 —0.016 -)

See also Tables XIV, p. 74—81, XVI, p. 88 and XVII, p. 95.

From this may be computed that to a depth of 30 cm a heath soil of the above consistency will contain a total of 22,500 kg pure N, or what corresponds to about 150,000 kg Chilean nitrate per ha. These are enormous quantities. To what extent they can be assimilated by the plants depends on whether they are liberated at the appropriate rate of speed and at the right season as ammonia and nitric acid. From earlier investigations, and from the appearance of great quantities of nitrate-loving plants on cultivated and especially on limed heath soils, we know that the nitrogen of the raw humus, at all events, is easily liberated, and that of the hardpan fairly so. To what extent and under what conditions nitrogen can be rendered available is still an open, but very important question, which future investigations must answer.

Whereas former analyses showed that there was a strangely uniform increase in the N in percentage of organic substances (humus) at increased depth, especially apparent on hill islands (Mangehøje), a little less so on heath plains (Skovsende), the present investigations also showed an increase, but a

[1] Only in one case in which the humus content was very low, 7,98 %, was there less than 0,30 % N.

much smaller one, from an average of 1.8 % in the raw humus to 2.5 % in the subsoil. (At Mangehøje the average reached 9.89 %, at Skovsende 6.77 % in the subsoil). This may perhaps be due to the fact that we are now dealing with a much younger geological formation, from the late glacial period, while the localities investigated earlier were of older origin. This relation may perhaps furnish a means of determining or helping to determine the geological age of a heath.

As a result of the increase in nitrogen content in the humus substances, — up to 22 %, — a very great variation was found in the ratio C : N. S. A. Waksman has claimed earlier that this should be about 10 and vary between 8 and 12. My earlier analyses showed variations between 2.6 and 61.7[1] and only in a few instances was it about 10. In the present analyses from Grindsted heath plain it varies between 18.8 and 37.9, but lies as a rule between 20 and 30. That Waksman's first assumption is not verified has been admitted by himself (see his letter p. 91—92). However, if we may expect, as claimed by other scientists, (H. L. Jensen and Chr. Barthel), that the ratio C : N in the organic nitrogen compounds is of importance for liberating their nitrogen, so that the smaller this figure the greater the difficulty in liberating N, then the younger heath formations with a high figure, as in this case between 18.8 and 37.9, more easily liberate their N in assimilable compounds, a question which is now being carefully studied in the author's laboratory.

11. The inorganic colloid complex (SiO_2, Fe_2O_3,

[1] The computation is based on a carbon percentage of 60 in the organic substances.

Al_2O_3), determined by TAMM's method, is found in somewhat smaller percentages of amounts but similarly distributed as in heath soils investigated earlier. Appreciable quantities were found, however, in the raw humus (presumably derived from its ash content) which in the earlier analyses was largely mixed with the bleached sand. In an average of 10 profiles there was found in the separate horizons of the total complex (variations in parentheses):

Raw humus	0.25 %	(0.11—0.41 %)
Bleached sand	0.10 -	(0.04—0.14 -)
Humus hardpan	1.56 -	(0.79—2.65 -)
Iron hardpan	1.60 -	(0.93—3.05 -)
Subsoil	0.40 -	(0.27—0.72 -)

See also Table XIV, p. 74—81, Table XVIII, p. 97—99, Figs. 12 and 13, p. 100 and 101, and the note p. 102.

There is, then, a considerable accumulation of the inorganic colloid complex in the hardpan layers, but practically the same amounts in the humus and iron hardpan, though with a different distribution of iron and aluminum hydroxide, so that there is almost as much of the former (0.57 %) in the humus hardpan as there is of the latter in the iron hardpan (0.59 %) and of aluminum hydroxide almost as much (0.96 %) in the humus hardpan as there is of iron hydroxide (0.95 %) in the iron hardpan. Silicic acid is found in relatively small and rather constant amounts in all the horizons, increasing at increasing depth to the iron hardpan layer, and found there in practically the same amounts as in the subsoil. The mechanical analyses showed a comparatively larger content af inorganic colloids. However, as the group of

those colloids which can be determined chemically, by Tamm's method, is apparently the group to which the water-holding and base exchange capacity is bound, — the colloidal zeolithe complex, also called the protoplasma of the soil (A. Stebutt), it would seem advisable in future soil analyses to make a quantitative determination of those colloids where the Tamm (or a similar) method can be used. To the group of substances characterized as the protoplasma of the soil, the organic colloids doubtless also belong. They, together with the inorganic colloids form a large part of the total heath soil. As soon as mechanical treatment of the soil has distributed them evenly throughout the arable layer, and liming has weakened their strongly acid reaction, i. e. changed them from absorptively unsaturated to largely saturated compounds, they determine the cultivation value of the soil.

This is not the place to draw other practical conclusions from the results found than those which have been mentioned from time to time in the present paper, or which are to be found in an earlier paper[1]. They are presumably further substantiated and supported by the present work, in which an effort has been made to explain some of the more important physical and chemical characteristics of heath soil which may have practical application. The results of the investigations speak, moreover, for themselves.

Nor is this an occasion for discussing the pedological literature which has appeared since my last paper was published and which may have certain points of contact with the present.

[1] Fr. Weis: Betragtninger over Hedejordens Værdi til Opdyrkning. Bidrag til en Omvurdering af vore Heder. Dansk Skovforenings Tidsskrift, 1929.

Of course many physical and chemical problems remain for more detailed investigation. Moreover as heath soil, in spite of apparent uniformity, varies greatly from one spot to another, and podsolized heath soils show many types, (heather covered, slightly or non-podsolized fertile moraine soil not included as true heath), requiring scientific study, much work is yet to be done. Of the greatest interest would be investigations of the content of inorganic colloids and "humus" in the red sand layers which have not cemented to actual hardpan, but which are frequent on many heaths, or of the consistency of an already cultivated heath soil in which the humus is largely exhausted, while the hardpan layers are untouched. It would also be of interest to observe the subsequent changes in the physical and chemical character of heath soils under continued cultivation. The hill islands too, contain many variations of soil types which it would be interesting to investigate and classify.

However, aside from these problems, one extremely important matter remains, the investigation of the biological characteristics of heath soils. In uncultivated virgin heath soil these are simple, with no great variation. The strong acid reaction which predominates here precludes most bacteria important for decomposition, and the fungi which tolerate high acidity seem to have little effect on the decomposition of organic matter. Their most important function seems to be the formation of the humus acids which are the main cause of the processes of podsolization and which fix the nitrogen released from the heather residue layer rendering it unavailable to higher plants. Of the lower forms of animal life in heath soil we know very little. There is presumably a large number of species in the humus layer corresponding to those determined by C. H. Borne-

BUSCH[1] in the peat layer of forest soils. At all events such forms as the larger earthworms which play an important part in mixing and decomposing the substances in the soil are not found in raw heath soil. Nor do the other micro-organisms of the animal kingdom seem of consequence.

Very different conditions arise after heath soil has been treated mechanically, limed (marled) to change the soil reaction, and cultivated to give residue from plants not found on the raw heath. Organic life, particularly the important bacteria and other valuable micro-organisms (protozoa), is changed, and soon small animals, earthworms and many larvae not found hitherto, appear, and decomposition and conversion of the organic matter which forms the most important part of the humus layer, and which represents the "humus" substances in the hardpan, takes place. During this process a large part of the carbon is oxidized to carbonic acid and, correspondingly, nitrogen released as ammonium, nitrites and nitrates. In this connection a very important problem awaits solution, namely, how decomposition is influenced by various conditions such as temperature, moisture, reaction and the presence of bacteria nutrients and macro- and micro-organisms in the soil. The fertility of heath soils depends on the living microcosms found in them and the consequent biological and chemical processes depending thereon. The interaction of various micro-organisms which are perhaps not present simultaneously, is necessary to complete any chemical process.

Of special interest is the question of the decomposition of organic nitrogen compounds, those found in the humus

[1] C. H. Bornebusch: The Fauna of Forest Soil (Skovbundens Dyreverden). Det forstlige Forsøgsvæsen i Danmark. XI. Bd. 1931.

layer which seem easily available as ammonia and nitrates, while the compounds in the hardpan layers are more resistant.

The entire problem, then, is an investigation of the way in which that "activity" of lower organisms so typical of fertile soil can be brought to heath soil, how it can be best and most practically regulated in order to utilize or preserve those portions of the soil which occasion the greatest possible productivity in the course of time.

B. The Drift-sand Area.

(See Figs. 14—19, p. 109—117).

Drift-sand areas, so common in Denmark, especially on the heaths, and exclusive of the dunes along the coasts, often present rather curious soil conditions.

On the sand drift mounds (inland dunes) which have been covered with heather and trees for a certain period, it is possible to find evidences of strong and often repeated podsolization. This is the case on the "Haarup Sand Drift" near Silkeborg in the Gudenaa valley (Jutland). Here the sand from the river collected during the glacial period and was by turn covered with heather and forest and ravaged by fires which totally or partially destroyed the sandfixing humus layer, allowing the sand to drift again, often in great drifts.

Very strong podsolization is shown in profiles in an inland dune in which enormous bleached sand and hardpan formations are found to a depth of 2—3 metres (see Figs. 20 and 21, p. 122). However, here the hardpan varies from that of typical Jutland heaths. It does not disintegrate readily under the influence of weathering, the opened profiles can remain standing for years with firm, almost

polished walls. This is presumably due to the fact that inorganic colloids have largely crystallized to silicates in the course of time and are present in but small amounts in colloidal form, and to the corresponding small quantity of humus in the deep, dark coloured humus layer, whose dark colour is caused by coal black, thin layers of humus lodged about the grains of sand. (See Table XIX, p. 126—129). However a fairly good growth of Scotch pine (*Pinus sylvestris*) (see Fig. 15, p. 112) and a powerful heather cover indicate that the inland dunes (presumably on account of their content of colloids) provide a better basis for vegetation than the adjacent sand blown areas. As a matter of fact all the actual soil material, including hardpan formation hitherto spread over the entire area, has been blown away from the plain and piled up by the wind in these inland dunes.

This wind-blown plain has been deprived of its actual soil by sand-drift, and a barren subsoil, with no new formed soil worthy of mention, remains. The mineralogical raw material is practically identical on the inland dunes and wind-blown plains, except that on the surface of the latter more coarse particles (gravel and pebbles) are found, which the wind could not move, while in the pores and openings and underneath the thin layers of small stones, fine sand is found in large quantities. However, these areas prove to be almost barren deserts, — the natural vegetation comprises only a few flowers, *Calluna vulgaris* in small scattered tufts, *Weingärtneria canescens* and *Carex arenaria*, also sporadic, while moss, a low *Polytrichum* species, and lichens, reindeer moss, cover the ground in a thin crust. About one hundred years ago Scotch pine was sown but died, and in 1921, when the area burned, it was covered with a 50 year old *Pinus montanus* growth hardly 2 metres

tall. (See Figs. 16 and 17, p. 113 and 114). As might be expected the upper 5—10 cm of the soil contained but few inorganic colloids, — still fewer at a depth of 30—35 cm — a very small humus content and a strongly acid reaction (pH between about 4.5—5.1. See Table XX, p. 130—135).

By a special method of procedure, cultivation of green manure for two years (1923 and 24), application of fertilizers and subsequent planting the third year, 1925, on a section of the wind-blown plain which was burned in 1921, it was found possible to transform the bare subsoil to a kind of soil, which, in the course of six years was able to nourish well-grown 4—5 metres tall white alder (*Alnus incana*), about 3—4 metre tall Japanese larch (*Larix leptolepis*) and many other healthy well-developed trees and bushes of less rapid growth such as *Pinus silvestris*, *Picea sitchensis* and *Engelmanni*, *Hippophaë rhamnoides* (on the limed area) *Caragana arborescens*, etc., while on the open spaces of the experiment areas the heather grows luxuriantly and many other flowers have appeared spontaneously. (See Figs. 22—25, p. 140—143). In this way the content of organic matter in the soil is considerably increased, and, thanks to a more profuse bacterial flora, the decomposition rendered more rapid, but up to 1929 it was not possible to demonstrate that the amount of inorganic colloids had increased. On the limed section of the experimental area (5,000 kg calcium carbonate per ha), the reaction figure has passed the neutral point (pH = 7.2—7.5) but on the unlimed section it is still quite acid (pH = 4.4—5.1). The small amount of lime which sufficed for so great an increase in reaction figure indicates that the high actual hydrogen-ion concentration was due to small quantities of strongly dissociated inorganic acids (H_2SO_4 and HCl) and to a small buffer

content in the soil. (See further Table XX, p. 130—135). Certain trees, white alder and Japanese larch, are not affected by the high degree of acidity, others, *Hippophaë*, could not endure it. On the whole, the limed area shows the most luxuriant growth.

The question of reforestration on a soil of this nature, which has been impossible hitherto, seems to be solved by the method used here. However, the use of other methods is not precluded.

C. The Clay Hardpan.

Fertile Danish moraine soils, but probably only those where forests grew formerly, often contain huge, strangely porous hardpan formations of a substance resembling clay or sandstone. As a rule they lie deeper than the hardpan of heath soil and are presumably illuvial formations representing a B-horizon. Sometimes several layers of clay hardpan are superposed, one above the other.

Under the supposition that these hardpan formations contain considerable quantities of inorganic colloids which it would be valuable to bring to the surface, a quantitative determination was made of them. As the Tamm method showed only a very small content of colloids (0.60—0,92 %), the mechanical analyses methods of Andreasen and Bouyoucos were used. If all material with a particle size under 0.02 mm is considered colloidal (Cf. Bouyoucos), the tested samples drawn from five various localities show a large colloid content, from 12.5—20 %. Moreover the determinations from the two methods which are based on quite different principles gave results with good agreement. (See Tables XXI—XXIX, p. 150—157 as well as Figs. 26

and 27, p. 158—159). The investigations made here are preliminary, but their results indicate that the clay hardpan merits further study.

Allin all, Danish podsol soils of various types, and not least the many forest soils not included here, every one of which must be considered a sick, degenerate form, afford matter of the greatest interest for research, which after account has been rendered of the causes and symptoms of the case, can give the practical farmer or forester beneficial advice for the treatment of the soils in question. The present investigations on podsol formations on widely spread, but very different areas of Danish soils will perhaps attract attention to and stimulate interest for that kind of soil types in general and for the importance of a rational treatment of such soils. As has been said, we are dealing with pathological changes in the soil which decrease its direct productivity. A study of soil in its natural condition, the cause of the degeneration to which it has been submitted in the course of time and the right methods for its restoration, will reveal possibilities for attaining increased soil fertility. Aside from the interesting scientific problems such study presents, there is much satisfaction to be derived from the consciousness that the solution of the problems will raise the standard of our most important means of livelihood, agriculture, the cultivation of the soil in all its forms, farming, gardening and forestry.

INDHOLDSFORTEGNELSE

	Side
Forord	3
I. Indledning	5
II. Anvendte Undersøgelsesmetoder	10
III. Jordbunden paa uberørt Hede. Grindsted Hedeslette	20
A. Lokalitets- og Profilbeskrivelser	20
B. Resultater af Undersøgelserne	36
1. Fysiske Bestemmelser	37
a. Vægtfylde	37
b. Volumenvægt og Porevolumen	41
c. Hygroskopicitet og vandholdende Evne	46
d. Mekaniske Analyser	63
2. Kemiske Bestemmelser	73
a. Reaktionen (Brintionkoncentrationen)	80
b. »Humus«	82
c. Kvælstof	86
d. Det uorganiske Kolloidkompleks	96
IV. Podsolering m. m. i et Sandflugtsareal. Haarup Sande, ved Silkeborg	107
A. Lokalitets- og Profilbeskrivelser	107
B. Resultater af Undersøgelserne	124
V. Leralsdannelser paa Morænejorder	146
A. Lokalitets- og Profilbeskrivelser	146
B. Resultater af Undersøgelserne	150
VI. Sammenfattende Oversigt over Resultaterne og nogle almindelige Betragtninger	161
A. Hedejorden	161
B. Sandflugtsarealet	175
C. Leralen	178
Resumé in English	181
I. Introduction	181
II. The Methods used	182
III. Results of the Investigations	182
IV. Summary of the Results. General Considerations	182
A. Heath Soils	182
B. The Drift-sand Area	197
C. The Clay Hardpan	200

Færdig fra Trykkeriet 6. Februar 1932.

BIOLOGISKE MEDDELELSER

UDGIVNE AF

DET KGL. DANSKE VIDENSKABERNES SELSKAB

6. BIND (Kr. 18,10):

Kr. Ø.

1. Lundblad, O.: Zur Kenntnis der Quellenhydracarinen auf Møens Klint nebst einigen Bemerkungen über die Hydracarinen der dortigen stehenden Gewässer. Mit 7 Tafeln und 5 Textfiguren. 1926 ..... 5.00
2. Børgesen, F.: Marine Algæ from the Canary Islands, especially from Teneriffe and Gran Canaria. II. Phæophyceæ. 1926 .. 6.00
3. Ostenfeld, C. H.: The Flora of Greenland and its Origin. 1926 ..... 3.35
4. Fibiger, Johannes and Møller, Poul: Investigations upon Immunisation against Metastasis Formation in Experimental Cancer. With 5 plates. 1927 ..... 2.75
5. Lind, J.: The Geographical Distribution of some Arctic Micromycetes. 1927 ..... 1.50
6. Børgesen, F.: Marine Algæ from the Canary Islands, especially from Teneriffe and Gran Canaria. III. Rhodophyceæ. Part 1. Bangiales and Nemalionales. 1927 ..... 4.50
7. Lindhard, J.: Nogle Undersøgelser over den respiratoriske Kvotient under kortvarigt Muskelarbejde. 1927 ..... 1.00

7. BIND (Kr. 14,85):

1. Raunkiær, C.: Dominansareal, Artstæthed og Formationsdominanter. 1928 ..... 1.75
2. Petersen, C. G. Joh.: On some Biological Principles. 1928 ... 2.00
3. Vimtrup, Bj.: Undersøgelser over Antal, Form, Bygning og Overflade af Glomeruli i Nyren hos Mennesker og nogle Pattedyr. 1928 ..... 1.30
4. Bensley R. R. og Vimtrup, Bj.: Undersøgelser over de Rouget'ske Cellers Funktion og Struktur. En Metode til elektiv Farvning af Myofibriller. 1928 ..... 1.00
5. Thomsen, Oluf: Die Erblichkeit der vier Blutgruppen des Menschen, beleuchtet durch 275 Nachkommenschaftsindividuen in 100 AB (IV)-Ehen (nebst 78 Kindern, von denen nur der eine (AB)-Elter bekannt ist). 1928 ..... 1.00
6. Krogh, A. and Hemmingsen, A. M.: The Assay of Insulin on Rabbits and Mice. 1928 ..... 0.70
7. Johnsson, J. W. S.: L'Anatomie mandchoue et les Figures de Th. Bartholin, étude d'iconographie comparée. 1928 ..... 2.00
8. Kemp, Tage: Om Kromosomernes Forhold i Menneskets somatiske Celler. 1929 ..... 1.75
9. Weis, Fr.: Fysiske og kemiske Undersøgelser over danske Hedejorder. Med særligt Henblik paa deres Indhold af Kolloider og Kvælstof. With a Resumé in English. 1929 .... 8.25

8. BIND (Kr. 14,95):

Kr. Ø.

1. Børgesen, F.: Marine Algæ from the Canary Islands, especially from Teneriffe and Gran Canaria. III. Rhodophyceæ. Part II. Cryptonemiales, Gigartinales and Rhodymeniales. Les Mélobésiées par Mme Paul Lemoine. Avec 4 planches. 1929.. 4.50
2. Thomsen, Oluf og Kettel, Karsten: De menneskelige Isoagglutininers og tilsvarende Blodlegemereceptorers Styrke i forskellige Levealdre. Med 1 Tavle. 1929 ..... 1.60
3. Krabbe, Knud H.: Recherches sur l'existence d'un œil pariétal rudimentaire (le corpuscule pariétal) chez les mammifères. Avec 11 planches (22 figures). 1929 ..... 2.80
4. Rosenvinge, L. Kolderup: Phyllophora Brodiæi and Actinococcus subcutaneus. With one plate. 1929 ..... 2.40
5. Thomsen, Oluf og Kettel, Karsten: Kvantitative Undersøgelser over de menneskelige Isoagglutininer Anti-*A* og Anti-*B*. 1929 ..... 0.65
6. Madsen, Th. et Schmidt, S.: Toxine et antitoxine diphtériques. 1930 ..... 2.00
7. Lundblad, O.: Die Hydracarinen der Insel Bornholm. Mit 9 Tafeln und 1 Textfigur. 1930 ..... 5.00
8. Lindhard, J. and Möller, Jens P.: On the Origin of the Initial Heat in Muscular Contraction. 1930 ..... 1.00

9. BIND (Kr. 17,45):

1. Børgesen, F.: Marine Algæ from the Canary Islands, especially from Teneriffe and Gran Canaria. III. Rhodophyceæ. Part III. Ceramiales. 1930 ..... 7.50
2. Ostenfeld, C. H. and Syrach Larsen, C: The species of the Genus Larix and their geographical distribution. With 35 illustrations and 8 maps. 1930 ..... 5.00
3. Schmidt, S.: Eksperimentelle Undersøgelser over forskellige Elektrolyters Indflydelse paa Difteritoksinets og det antidifteriske Serums Stabilitets- og Neutralisationsforhold med særligt Henblik paa Reaktionshastigheden imellem Toksin og Antitoksin. 1930 ..... 5.50
4. Hagerup, O.: Études des Types biologiques de Raunkiær dans la flore autour de Tombouctou. Avec 5 Planches. 1930 ..... 5.25

10. BIND (under Pressen):

1. Jensen, Ad. S.: Der grosse europäisch-sibirische Kreuzschnabelzug 1927. 1930 ..... 1.00
2. Kolderup Rosenvinge, L.: The Reproduction of Ahnfeltia Plicata. 1931 ..... 1.75
3. Weis, Fr.: Fortsatte fysiske og kemiske Undersøgelser over danske Hedejorder og andre Podsoldannelser. With an english Summary: Further investigations on danish Heat Soils and other Podsols. Med 2 Tavler. 1932 ..... 9.25

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab.
Biologiske Meddelelser **X**, 4.

UNDERSØGELSER OVER DEN SAAKALDTE ERYTROLEUKOSE HOS HØNS

AF

J. ENGELBRETH-HOLM

MED 8 TAVLER

KØBENHAVN
HOVEDKOMMISSIONÆR: ANDR. FRED. HØST & SØN, KGL. HOF-BOGHANDEL
BIANCO LUNOS BOGTRYKKERI A/S
1932

Pris: Kr. 2,75.

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskabs videnskabelige Meddelelser udkommer fra 1917 indtil videre i følgende Rækker:

Historisk-filologiske Meddelelser,
Filosofiske Meddelelser,
Mathematisk-fysiske Meddelelser,
Biologiske Meddelelser.

Hele Bind af disse Rækker sælges 25 pCt. billigere end Summen af Bogladepriserne for de enkelte Hefter.

Selskabets Hovedkommissionær er *Andr. Fred. Høst & Søn*, Kgl. Hof-Boghandel, København.

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab.
Biologiske Meddelelser **X**, 4.

UNDERSØGELSER OVER DEN SAAKALDTE ERYTROLEUKOSE HOS HØNS

AF

J. ENGELBRETH-HOLM

MED 8 TAVLER

KØBENHAVN
HOVEDKOMMISSIONÆR: ANDR. FRED. HØST & SØN, KGL. HOF-BOGHANDEL
BIANCO LUNOS BOGTRYKKERI A/S
1932

FRA UNIVERSITETETS INSTITUT FOR ALM. PATOLOGI
CHEF: PROF. DR. MED. O. THOMSEN

Hos høns forekommer der som bekendt en række patologiske processer, der af ELLRMANN og BANG (14) er sammenfattet under betegnelsen hønseleukoser. Det drejer sig om sygdomme, der paa de fleste punkter ganske ligner de hos mennesket forekommende leukæmiformer, selv om der i hønseleukosernes sygdomsbillede findes en del træk, der ikke er almindelige eller ikke kendes ved menneskeleukæmierne.

ELLERMANN inddelte hønseleukoserne i de myeloiske former, aleukæmiske og leukæmiske, de lymfatiske extravaskulære aleukæmiske og intravaskulære leukæmiske og de anæmiske former; men senere ændrede han sin opfattelse, idet han mente at konstatere, at de saakaldte intravaskulære lymfatiske former ikke var lymfatiske, men »erytroleukotiske«, idet den ved disse former dominerende celleform efter ELLERMANN's undersøgelser — navnlig paa grundlag af mitosevinklens størrelse hos disse celler (10—11) samt fordi de udelukkende forekommer intravaskulært — maatte opfattes som erytrogonier (erytrocyternes tidligste forstadier) og ikke som lymfoblaster.

Hønseleukoserne skulde herefter være følgende:

Den myeloiske (aleukæmisk og leukæmisk), den altid aleukæmiske lymfatiske og erytroleukosen samt, knyttende sig til denne, de anæmiske former.

Disse forskellige sygdomsbilleder skulde efter ELLER-

mann's mening være forskellige udslag af samme ætiologiske agens, der, hvad Ellermann og Bang (12) først har vist, kan overføres til sunde høns ved intravenøs eller intraperitoneal indpodning af blod eller organemulsion fra syge dyr. Ellermann og Bang viste ligeledes, at de samme processer kan fremkaldes af filtreret, cellefrit materiale, og de sluttede heraf, at hønseleukosen er en infektionssygdom, der skyldes et ultravisibelt, filtrerbart virus.

At de forskellige former af hønseleukosen af Ellermann betragtes som forskellige udslag af samme sygdom, skyldes, at han i et par af sine stammer mente at se »typeskifte« fra den ene leukoseform til den anden i de forskellige passager af stammen.

Ellermann's og Bang's (12—15) og Ellermann's (6—11) resultater er siden blevet bekræftede af adskillige forskere (Burchardt (3), Magnusson (36), Hirschfeld og Jacoby (24—26), Schmeisser (41), Bang og Andersen (1), Jàrmai (28) o. fl.), der paa flere punkter har udvidet kendskabet til disse sygdommes natur.

Af senere undersøgere, der har beskæftiget sig med spørgsmaalet maa særligt nævnes Furth (16, 44), der i sin opfattelse af de forskellige hønseleukosers forhold til hinanden afviger fra de tidligere opfattelser, idet han mener, at den »lymfatiske leukose« ikke er en leukose — til dens sygdomsbillede hører aldrig blodforandringer, kun lymfatiske hyperplasier i organerne, ofte af tumoragtig karakter — men en sygdom sui generis, en lymfadenomatose eller lymfosarcomatose, som er forskellig fra de myeloiske og erytroleukotiske leukoseformer hos høns. Det viser sig nemlig, at disse lymfatiske forandringer ikke lader sig overføre til sunde dyr (Furth (16), Mathews og Walkey (38), Andersen og Bang (1), Engelbreth-Holm (5)). De

faa leukosetilfælde som ELLERMANN angiver at have set opstaa efter podning fra lymfatiske tilfælde, kan, som det er vist i en tidligere artikel (5), forklares paa anden Maade.

At der alligevel optræder lymfatiske tilfælde blandt forsøgsdyrene i 5 af ELLERMANN's 8 stammer og i FURTH's kan, som FURTH (16) anfører, forklares som spontant opstaaede tilfælde, idet den lymfatiske form er ret almindelig hos høns, den forekommer blandt forsøgsdyrene i de nævnte stammer ikke hyppigere end i enhver anden hønsebesætning. ELLERMANN har saaledes blandt 373 forsøgsdyr iagttaget 8 »lymfatiske leukoser« og FURTH har blandt 377 forsøgsdyr 6 lymfatiske tilfælde og blandt 193 kontroldyr 2 tilfælde, altsaa er ialt ca. 2 % af dyrene angrebet af sygdommen. Efter MATHEWS og WALKEY (37), KERR (30), SCHNEIDER (42) og HARE (18) optræder leukoser imidlertid i almindelige besætninger med en hyppighed, der svinger mellem 2 % og 30 %, og ca. halvdelen af disse tilfælde er lymfatiske, saaledes at der intet er i Vejen for, at de faa lymfatiske tilfælde i ELLERMANN's og FURTH's stammer er spontant opstaaede, tværtimod er det overvejende sandsynligt, og FURTH har saaledes sikkert ret, naar han mener, at de lymfatiske forandringer af lymfadenomatøs eller lymfosarcomatøs karakter hos høns er forskellige fra den myeloiske leukose og erytroleukosen, navnlig i betragtning af, at det maa anses for afgjort, at de lymfatiske former ikke er overførbare — i al fald ikke paa samme maade som de myeloiske og de erytroleukotiske leukoser — og at »typeskifte« fra myeloisk- eller erytroleukose til lymfatisk »leukose« ikke er iagttaget i andre stammer, der ialt omfatter et meget stort antal dyr (3 af ELLERMANN's stammer, BURCHARDT (3), MAGNUSSON (36), HIRSCHFELD og JACOBY (24), SCHMEISSER (41), ANDERSEN og BANG (1), JÀRMAI (28), ENGELBRETH-HOLM (5)).

At den myeloiske leukose og erytroleukosen derimod er nøje sammenhørende og maa betragtes som forskellige manifestationer af den samme sygdomsproces kan der næppe være tvivl om.

Vor opfattelse af hønseleukosen maa da blive denne:

Der findes spontant hos høns en overførbar sygdom, der snart angriber det myeloiske system og da viser sig ved en myeloisk, aleukæmisk eller leukæmisk leukose, snart det erytropoiëtiske under fremkaldelse af en »erytroleukose« og i mange tilfælde dem begge, hvorved der fremkommer blandingsformer mellem myeloisk- og erytroleukose.

Hvordan det nærmere forhold mellem den myeloiske leukose og erytroleukosen er, hvilke faktorer, der afgør om det ene eller det andet eller begge systemer angribes og reagerer, er endnu ikke afgjort, dog synes resultaterne med den stamme hønseleukose, der danner grundlaget for de i dette Arbejde offentliggjorte resultater, som allerede tidligere meddelt (5), at tyde paa, at sygdommen, naar dens agens er meget »virulent«[1], saaledes at det dræber dyret paa 10—30 dage, oftest viser sig som ren eller næsten ren erytroleukose, medens tilfælde med mere langvarigt forløb oftere viser myeloiske træk.

Det er ikke ganske udelukket, at det ejendommelige forhold, at myeloiske og erytroleukotiske leukoser optræder i samme stamme, kunde forklares paa endnu simplere maade, idet erytrogonierne muligvis kunde opfattes som myeloblaster og de to leukoseformer derved begge blev myeloiske, respektive myelocyt-leukose og myeloblast-leukose. Nærmere undersøgelser over de paagældende cellers natur er dog nødvendige førend afgørelse kan træffes i dette spørgsmaal.

[1] Ordet *virulent* skal ikke præjudicere noget om agens' natur, men kun udtrykke den faktiske anslagskraft af agens.

Det kunde endeligt tænkes, at den meget umodne celle, erytrogoniet, var den fælles stamform for saavel cellerne i den myeloiske som i den erytropoiëtiske række, en hæmocytoblast, at hønsenes blodcellegenese altsaa maatte betragtes fra et monophyletisk synspunkt.

Hønseleukoserne er kendt i de fleste lande i Europa og Amerika, dog synes den at forekomme med forskellig hyppighed i forskellige egne, f. eks. finder HARE (18), at 4 % af hønsene i Delaware dør af leukose og HENNEPE (23) angiver, at dødsaarsagen blandt høns i Holland i 7 % er leukoser.

LÜTTSCHWAGER (34) meddeler, at hønseleukosen i Tyskland optræder med stigende hyppighed, i 1930 udgjorde den 16 % af samtlige til vedkommende veterinærinstitut indsendte tilfælde.

Hønseleukoserne synes ikke at optræde lige hyppigt paa alle aarstider, saaledes angiver LÜTTSCHWAGER (34) i en bestemt hønsebestand at se flest tilfælde i vinter- og foraarsmaanederne, færrest i sommermaanederne. Ligeledes angiver ELLERMANN at se flest tilfælde i aarets første maaneder og KITT (29) meddeler, at i Münchens omegn optræder de fleste hønseleukosetilfælde i November, de færreste i sommermaanederne.

At hønseleukosen er overførbar, hersker der ikke mere tvivl om (ELLERMANN og BANG (12—15), ELLERMANN (6—9), ANDERSEN og BANG (1), HIRSCHFELD og JACOBY (24), SCHMEISSER (41), MAGNUSSON (37), JÀRMAI (28), FURTH (16), ENGELBRETH-HOLM (5) o. fl.), men hvordan denne overførbarhed nærmere skal forstaas, er endnu ikke klarlagt.

At det virksomme »agens«, der af ELLERMANN betragtes som et ultravisibelt virus, kan passere selv ganske fine filtre (ZSIGMONDY-BACHMANN's membranfilter, JÀRMAI (28))

synes afgjort, dog passerer det ikke filtre, der er saa fine, at de tilbageholder æggehvidemolekyler (Jàrmai (28)). Flere forfattere meddeler dog forsøg, hvor filtreret materiale ikke har slaaet an (Hirschfeld og Jacoby[1], Schmeisser[1], Furth (16)), og de fleste, for hvem det er lykkedes at overføre hønseleukose med ultrafiltrater, fremhæver, at disse slaar an i langt ringere procenttal end det ufiltrerede materiale (Furth (16), Jàrmai (28)).

Efter Jàrmai's (28) filtrationsforsøg synes »virus« i blodet at være bundet til cellerne, navnlig til de pathologiske celler, selv om det ogsaa kan paavises i plasma. Som ogsaa Furth (16) har iagttaget det, giver plasma anslag i ringere procenttal end blodlegemer, men Jàrmai's forsøg tyder dog paa, at virus kan forekomme uafhængigt af cellerne og virke uden forbindelse med celler eller synlige celledele.

Filtrationsforsøgene leverer dog ikke noget afgørende bevis for, at hønseleukosen er en infektionssygdom. Det formodede virus vilde i alle tilfælde indtage en særstilling blandt de øvrige ultravisible virus, navnlig ved sin strengt begrænsede artsspecifitet, idet det aldrig er lykkedes at overføre hønseleukoser til andre, selv nærstaaende arter, f. eks. kalkun og perlehøns (Ellermann og Bang (13)), ej heller til due (Ellermann og Bang (13), Hirschfeld og Jacoby (24), Jàrmai (16)), marsvin, kanin (Ellermann og Bang (13), Hirschfeld og Jacoby (24)). En saa streng artsspecifitet leder snarere tanken hen paa tumor. Hønseleukosen ligner forøvrigt i disse forhold ganske en anden lidelse hos høns, det Rous'ske sarcom.

Filtrationsforsøg rummer endvidere altid et usikkerhedsmoment paa grund af eventuelle utætheder i filtrene eller gennemvæxt, og endelig er det ikke paa forhaand udelukket,

[1] Efter meddelelser til Furth (16).

at der ved hønseleukoseforsøg kan gøre sig et lignende forhold gældende som det af Begg og Cramer (2) ved forsøg med Rous' sarcom paapegede, nemlig at det sygdomsfremkaldende agens er saa holdbart og er virulent i saa smaa mængder, at der kan opnaas anslag med uvirksomt materiale ved benyttelse af et instrumentarium, der vel er vasket og skyllet, men ikke steriliseret efter een gang at have været inficeret med det paagældende agens.

Selv om disse fejlkilder kunde udelukkes, er det ikke derfor nødvendigt at antage et ultravisibelt virus — i betydningen selvstændige væsener uden genetisk sammenhæng med dyrets egne celler — som aarsag til hønseleukosen. Der er intet, der paa forhaand udelukker, at det kunde dreje sig om celleprodukter eller celledele af samme eller lignende natur, som de, der f. eks. kendes fra d'Herelle's fænomen, eller maaske af en anden, endnu ukendt natur.

Der kan da ogsaa fremhæves forskellige forhold ved hønseleukosen, der daarligt forenes med infektionshypotesen. Der mangler saaledes baade ved den myeloiske leukose og ved erytroleukosen alle de pathologiske processer, der betragtes som typiske for betændelser; i ingen af de ved hønseleukosen angrebne organer ses exsudation, emigration af modne, hvide blodlegemer eller stærkere degeneration af parenchymet. Ej heller finder man granulationsvæv i de angrebne organer.

At der i nogle tilfælde af erytroleukose findes ascites og slimhindeblødninger behøver ikke nødvendigvis at skyldes infektion, disse forandringer kan ogsaa skyldes patologiske processer af anden natur.

De sygelige processer i organerne ved hønseleukosen er først og fremmest kendetegnet ved en voldsom nydannelse af celler af mere eller mindre umoden natur, en nydannelse,

der naar saa udtalte grader, at det synes at ligge nærmere at betragte den som tumoragtig end som fremkommet paa infektionsbasis. Noget andet er, om man ved hønseleukoserne maaske staar overfor sygdomsprocesser, der i nogen grad danner en overgang mellem infektioner og tumores, i lighed med Rous' sarcom, eller muligt om sygdomsprocesser af en ny, ikke hidtil »rubriceret« art.

Flere forskere fremhæver det tumorlignende i hønseleukosernes patologisk-anatomiske forandringer (f. eks. Kitt (29), Jàrmai (28))[1].

At de myeloiske og erytroleukotiske leukoser kun undtagelsesvis optræder som virkelige svulster, men i reglen som diffuse blod- og organforandringer kan ikke undre, thi tumordannelse i et vævssystem som det myeloiske eller det erytropoiëtiske, hvis natur det er at producere fra hinanden løsrevne celler, kunde næppe give noget andet billede end netop leukosens. Man træffer da ogsaa i litteraturen betegnelser som »flydende tumor« (Heiberg (22), Jàrmai (28)), anvendt paa disse leukoser.

En del forskere (f. eks. Ellermann) har mod opfattelsen af leukoserne som tumores fremhævet det forhold, at forandringerne paa een gang rammer flere organer, medens de fleste tumores i andre væv i reglen begynder lokaliseret som en isoleret mere eller mindre knudeformet dannelse, som først senere, ved metastasering fremkalder lignende forandringer andre steder i organismen.

Men da de vævssystemer, der interesseres ved hønseleukosen, det myeloiske og erytropoiëtiske, ikke findes som

[1] Her tænkes kun paa myeloiske- og erytroleukotiske leukoser. De lymfatiske leukoser hos forskellige pattedyr, marsvin (Snijders (48), Tio Tjwan Gie (17)) og mus (Korteweg (31), Richter og Mc. Dowell (39) og Krebs og Medarbejdere (32, 33)) betragtes i almindelighed som tumoragtige processer ligesom de lymfatiske sygdomme hos høns (Furth (16)).

samlede organer, men spredte rundt flere steder i organismen, kan det ikke undre, at en paavirkning, der formaar at bringe disse systemer i tumoragtig vækst, paa een gang vil kunne fremkalde forandringer i flere organer, nemlig i de, hvor der normalt findes depoter af det paagældende væv.

At der i nogle tilfælde iagttages leukoser af iøjnefaldende tumorlignende natur, kan kun støtte tumorhypotesen. Saadanne tilfælde er for den myeloiske hønseleukoses vedkommende beskrevet af ELLERMANN (9), ANDERSEN og BANG (1) og FURTH (16) under navn af myelocytomer og myeloblastomer, for erytroleukosens vedkommende er et enkelt tilfælde beskrevet af ANDERSEN og BANG (1).

Til gunst for tumorhypotesen taler muligt ogsaa det forhold, at det er lykkedes, ved gennem længere tid at paavirke knoglemarven hos høns med stenkulstjære at fremkalde marv- og organforandringer, der saavel makro- som mikroskopisk frembyder et billede, der svarer til det, man finder ved den spontane hønseleukose af myeloisk type og i et enkelt tilfælde af myeloisk-erytroleukotisk type (O. THOMSEN og ENGELBRETH-HOLM (45)).

Egne Forsøg.

Efter forgæves at have overført blod eller organemulsion fra 6 høns med spontan leukose (4 lymfatiske tilfælde, 1 myeloisk og 1 myeloisk-erytroleukotisk) paa ialt 75 høns, lykkedes en overføring fra en Plymouth-Rock høne (HR) med myeloisk-erytroleukose i Marts 1930.

Denne høne viste ved blodundersøgelse følgende:

Hæmoglobinprocent (Sahli): 25,[1] pr. cmm. blod 1,280,000 erytrocyter og 80,000 leukocyter (normalt 3,000,000 og 30,000). Blandt

[1] Det bemærkes, at hæmoglobinprocenten 25 ikke betyder, at dyret kun havde $^1/_4$ af den normale hæmoglobinmængde, men ca. halvdelen

leukocyterne saas en del myelocyter (17 %), og blandt erytrocyterne fandtes mange umodne former, der var pr. cmm. blod ca. 80,000 erytrogonier, hvoraf flere var i mitose, og talrige havde tvillingkærne.

Blodbilledet var saaledes typisk for en blandet myeloisk-erytroleukotisk leukose.

Ligeledes var organfundene typiske; leveren var stor, den vejede 150 gr. (norm. 30—50 gr.), farven var rødviolet med fin, gullig tegning og konsistensen noget spændt. Milten var overordentlig stærkt forstørret, den vejede 40 gr. mod normalt 2 gr., den var af ensartet, mørkviolet farve og spændt konsistens. Endelig var knoglemarven mørkerød og af halvflydende konsistens.

Mikroskopisk fandtes i de nævnte organer et ganske ensartet billede: stærk myeloid hyperplasi og voldsom leukostase (ophobning af erytrogonier i kapillærer og i miltens pulpa).

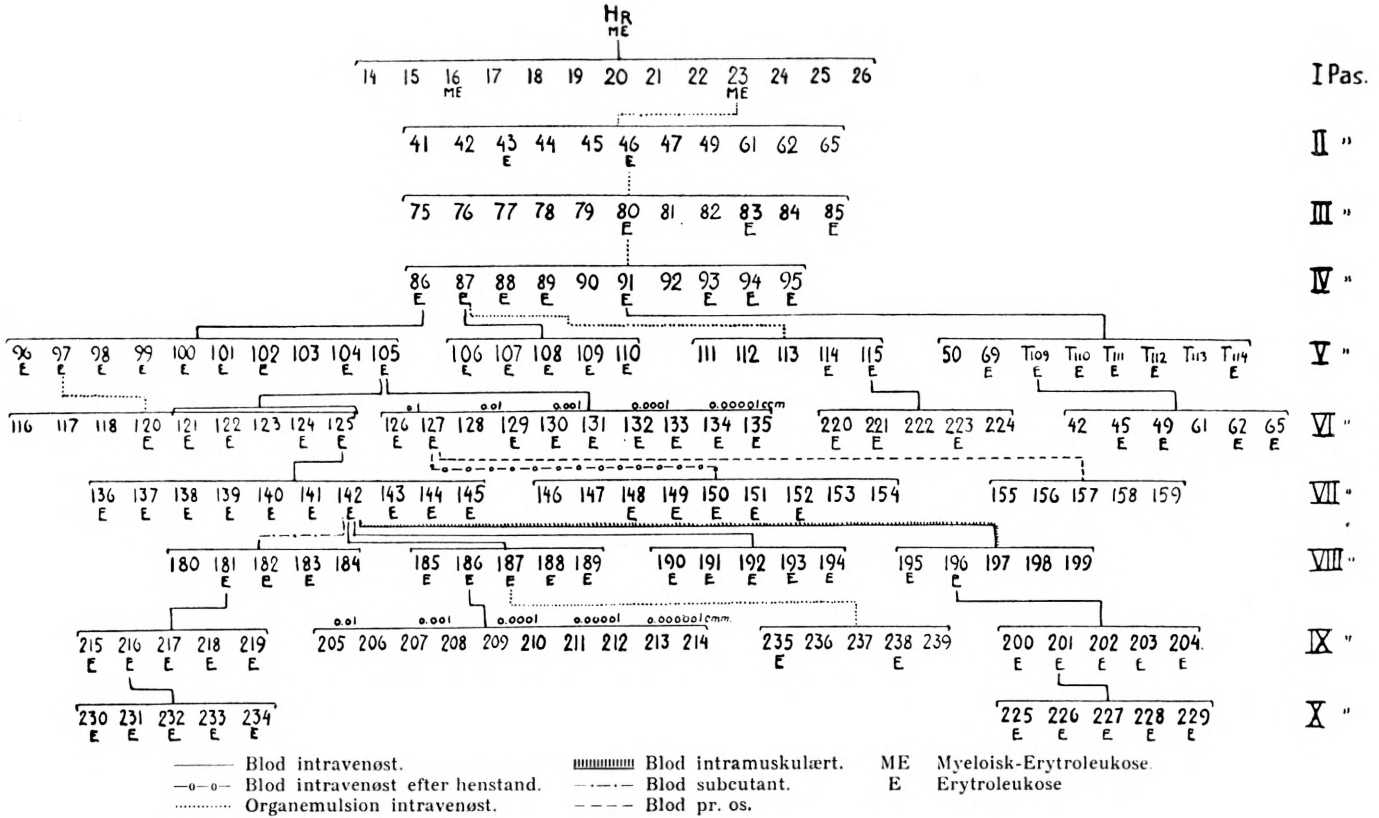
Fra denne høne blev blod indsprøjtet intravenøst paa 10 sunde dyr, medens 3 dyr blev sprøjtet med leveremulsion. Blandt de med blod sprøjtede dyr kom der, efter ca. 1 aars forløb 2 anslag, der begge lignede det oprindelige tilfælde, altsaa var blandede myeloisk-erytroleukotiske. Fra den ene af disse (HS 23) er den stamme overførbar hønseleukose, der udgør mit materiale, udgaaet.

Som overføringsmateriale er i almindelighed anvendt citrat-veneblod fra levende, syge dyr; kun hvor det ikke har været muligt at faa blod fra dyret før dets død er der anvendt 15 % emulsioner af lever- og miltvæv i 0,9 % NaCl-opløsning. Der er til forsøgene anvendt $^1/_2$—1 aar gamle høner (hvide italienere).

Indpodningen af det virulente materiale er i reglen foretaget intravenøst, dog er intramuskulær, subcutan og alimentær (pr. mavesonde) indpodning ogsaa forsøgt.

af det normale, da den normale hæmoglobinværdi hos høns efter den benyttede maaling med Sahli's apparat ligger omkring 50.

De anførte hæmoglobinværdier skal derfor, hvis man ønsker at vide, hvor stor en procentdel af den normale hønes hæmoglobinmængde, de repræsenterer, multipliceres med 2.


HR
ME
14 15 16 ME 17 18 19 20 21 22 23 ME 24 25 26
I Pas.
41 42 43 E 44 45 46 E 47 49 61 62 65
II "
75 76 77 78 79 80 E 81 82 83 E 84 85 E
III "
86 E 87 E 88 E 89 E 90 91 E 92 93 E 94 E 95 E
IV "
96 E 97 E 98 E 99 E 100 E 101 E 102 E 103 104 E 105 E
106 E 107 E 108 E 109 E 110 E
111 112 113 114 E 115 E
50 E 69 E T109 E T110 E T111 E T112 E T113 T114 E
V "
116 117 118 120 E 121 E 122 E 123 124 E 125 E
126 E 127 E 128 129 E 130 E 131 E 132 E 133 E 134 E 135 E
0.1 0.01 0.001 0.0001 0.00001 cm
220 E 221 E 222 E 223 224 E
42 E 45 E 49 61 62 E 65 E
VI "
136 E 137 E 138 E 139 E 140 E 141 E 142 E 143 E 144 E 145 E
146 147 148 E 149 E 150 E 151 E 152 E 153 154
155 156 157 158 159
VII "
180 181 E 182 E 183 E 184
185 E 186 E 187 E 188 E 189 E
190 E 191 E 192 E 193 E 194 E
195 E 196 E 197 198 199
VIII "
215 E 216 E 217 E 218 E 219 E
0.01 0.001 0.0001 0.00001 0.000001 cmm
205 206 207 208 209 210 211 212 213 214
235 E 236 237 238 E 239
200 E 201 E 202 E 203 E 204 E
IX "
230 E 231 E 232 E 233 E 234 E
225 E 226 E 227 E 228 E 229 E
X "
Blod intravenøst.
Blod intravenøst efter henstand.
Organemulsion intravenøst.
Blod intramuskulært.
Blod subcutant.
Blod pr. os.
ME Myeloisk-Erytroleukose.
E Erytroleukose

Tavle 1.

Som tidligere meddelt (5) er der i stammens første 10 generationer blandt ialt 183 dyr foreløbigt iagttaget 110 leukosetilfælde (se tavle 1). Heraf er de to tilfælde i første generation blandede myeloisk-erytroleukotiske leukoser af ganske samme natur som hos stamhønen, medens de øvrige 108 tilfælde er rene erytroleukoser, hvoraf dog 2 (nr. HS 62 og 132) viser svage myeloiske forandringer ved siden af de kraftigt udtalte erytroleukotiske.

Der er ikke iagttaget noget tilfælde af »lymfatisk leukose«, hvilket bekræfter Furth's formodning om, at der ikke forekommer typeskifte fra myeloiske og erytroleukotiske leukoser til lymfatiske former.

Ligesom i tidligere stammer (f. eks. Ellermann (8)) er der i den foreliggende stamme iagttaget en »virulensstigning« med stigende antal passager, saaledes at inkubationstiden er blevet afkortet; fra ca. 300 dage i første passage er den i ottende passage kun ca. 10 dage. Paa tavle 2 er opført gennemsnitslevetiden og anslagsprocenterne i stammens første 10 passager.

Tavle 2.

Passage	Korteste levetid	Længste levetid	Gennemsn. levetid	Anslag i %	Antal dyr
1	287—347		317	c. 15	13
2	22— 33		28	c. 18	11
3	10—140		61	c. 27	11
4	9— 38		21	c. 80	10
5	9— 88		20	c. 80	23
6	10— 68		25	c. 80	11
7	11— 25		16	100	10
8	10— 22		14	100	10
9	9—			100	10
10	11—			100	10

Det fremgaar af tavlen, at virulensstigningen, foruden at vise sig ved en nedsat inkubationstid, i den foreliggende

stamme ogsaa har vist sig ved en forøget anslagsprocent, helt op til 100 % i syvende passage fra ca. 15 % i første. En saadan stigning i anslagsprocenten er ikke tidligere iagttaget, tværtimod fremhæver ELLERMANN (8), at anslagsprocenten (i reglen 30—40 %) ikke stiger, selv om inkubationstiden bliver kortere.

En anslagsprocent paa 100 % er kun iagttaget to gange før, i et enkelt tilfælde af ANDERSEN og BANG (1), hvor det dog kun drejede sig om et Hold paa 3 dyr, i flere passager af JÀRMAI (28).

En saa kort inkubationstid som 1—2 uger, der i talrige tilfælde er iagttaget i den foreliggende stamme (65 af de 108 leukosetilfælde er døde inden 20. døgn efter indpodningen, de 38 inden 15. døgn), er ikke iagttaget i tidligere stammer. Almindeligvis angives inkubationstiden for hønseleukose til 3—4 maaneder, efter flere dyrepassager dog ofte ned til 1 maaned. Død efter saa kort tid som 9—10 døgn efter indpodningen er tidligere kun iagttaget i et enkelt tilfælde af ELLERMANN og BANG (13).

Ved intravenøse indpodninger er det lykkedes at faa anslag med meget smaa blodmængder. Ved podning med stigende fortyndninger af blod i 0,9 % NaCl-opløsning, er der iagttaget anslag med blodmængder paa 0,00001 ccm, men ikke med mindre mængder (se tavle 1, høns nr. 126—135 og 205—214). Disse tilfælde har, hverken hvad inkubationstid eller sygdomsbillede angaar, afveget fra de anslag, der skyldes indpodning af større blodmængder.

Det er endvidere lykkedes, som ogsaa ELLERMANN har vist det, at faa anslag paa dyr, der tidligere har vist sig refraktære (VI. passage, høns nr. 45, 49, 62, 65).

Som tidligere nævnt er det forsøgt at overføre sygdommen ved alimentær, subcutan og intramuskulær indpodning foruden ved intravenøs.

Alimentær og subcutan indpodning er før forsøgt af Andersen og Bang (1) og af Ellermann og Bang (14), men med negativt resultat.

I nærværende forsøgsrække er det ved alimentær overførelse (blod pr. mavesonde) (høns nr. 155—159) ikke lykkedes at faa anslag, hvorimod baade subcutan og intramuskulær indpodning har givet anslag (høns nr. 181, 182, 183, 195, 196). At disse tilfælde ikke er spontant opstaaede, men skyldes indpodningen, kan betragtes som afgjort, da podning fra dem, hvis de var spontane, først vilde slaa an langt senere, end den har gjort (respektive 9. og 19. døgn).

Endvidere viser antallet af anslag ved den subcutane (3 af 5 høns) og den intramuskulære (2 af 5 høns) ogsaa afgørende, at det har drejet sig om overførte tilfælde.

Det er iøvrigt i senere passager lykkedes at gentage disse forsøg med samme resultat.

Stammen adskiller sig fra tidligere stammer foruden ved den meget korte inkubationstid og høje anslagsprocent samt de positive subcutane overføringer, paa endnu en maade, nemlig ved at den fra anden passage næsten udelukkende er erytroleukotisk, idet der, som nævnt, blandt 108 leukosetilfælde er 106 rent erytroleukotiske tilfælde og 2 erytroleukotiske med svage myeloiske forandringer, medens der ikke er forekommet noget tilfælde af ren myeloisk leukose.

Tidligere stammer (f. eks. Ellermann's stamme H (8) og Furth's stamme (16)) har altid vist talrige myeloiske tilfælde og flere tilfælde af blandet myeloisk-erytroleukotisk leukose.

Da alle de i litteraturen meddelte tilfælde af myeloisk leukose er indtraadt efter en inkubationstid paa mindst en maaned, oftest først efter to—tre maaneder, og de 2

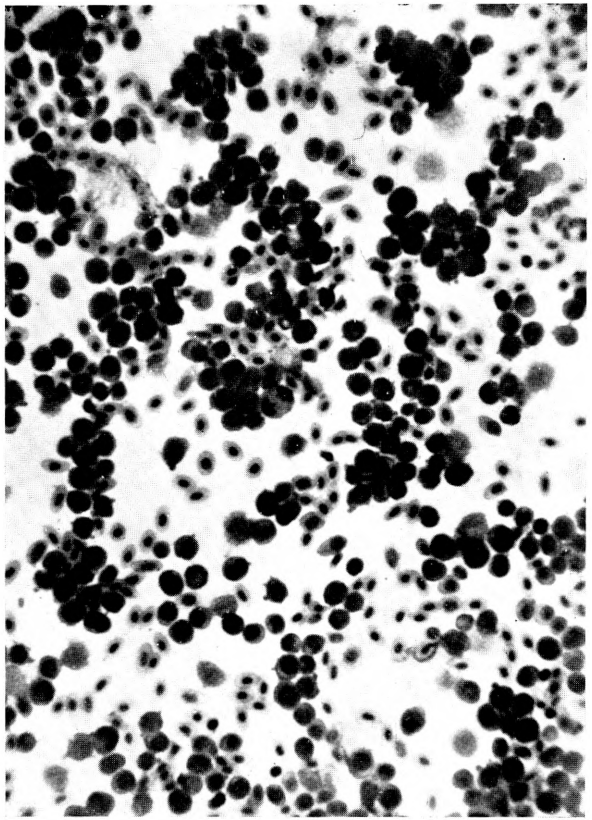


Fig. 1. Typisk erytroleukotisk blodbillede. I midten ses to mitoser, noget under midten en celle med tvillingkærne. Høne nr. S 268. Mikrofot. ca. 300 g. forstørret.

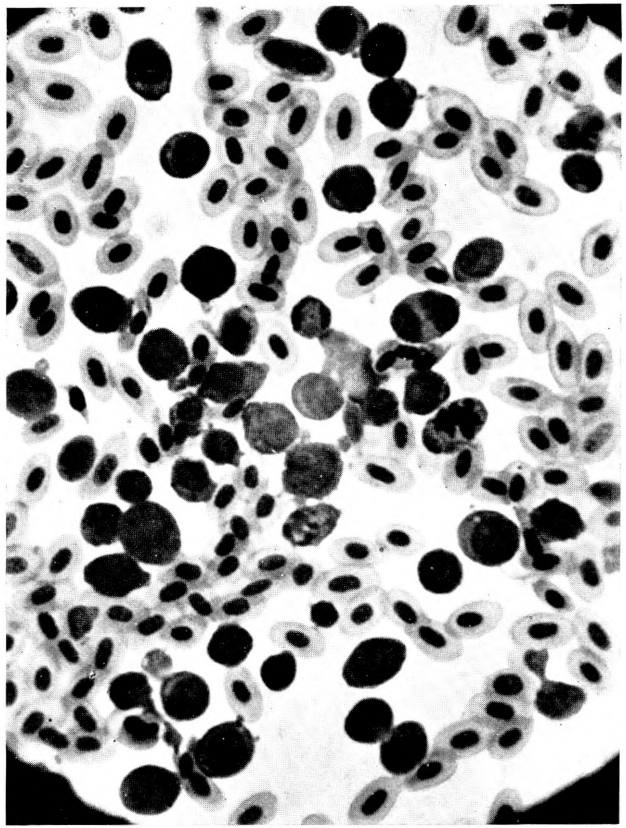


Fig. 2. Erytroleukose. Til h. for midten en mitose og en celle med tvillingkærne. Høne nr. S 109. Mikrofot. 700 g. forstørret.

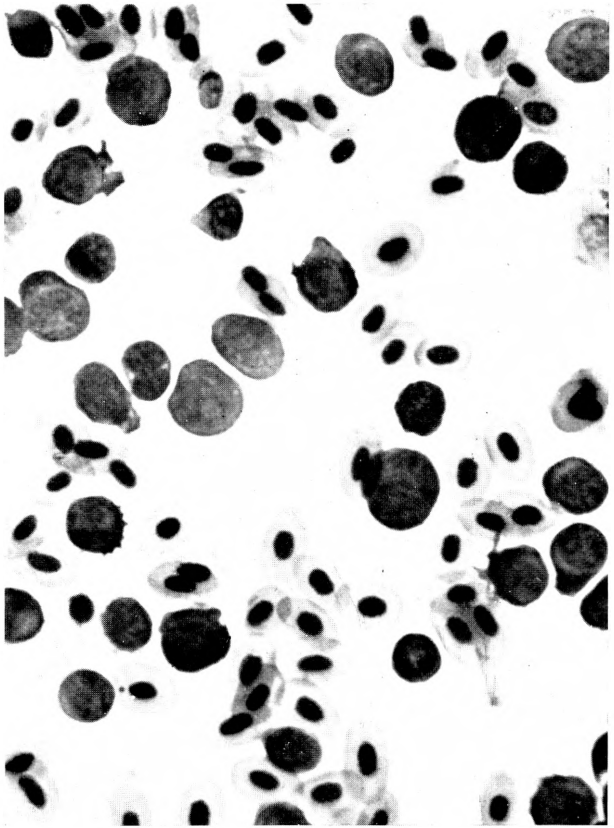


Fig. 3. Akut erytroleukose. Der ses ingen overgangsstadier mellem erytrogonier og modne erytrocyter. Smlgn. fig. 4. Høne nr. S 288. Mikrofot. ca. 800 g. forstørret.

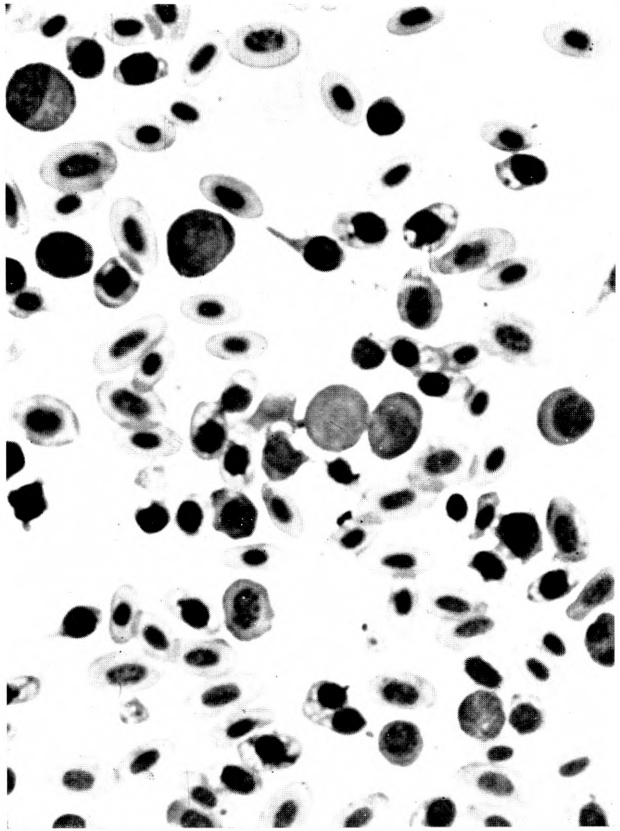


Fig. 4. Subakut erytroleukose. Foruden to typiske erytrogonier ses flere overgangsstadier til modne erytrocyter. Smlgn. Fig. 3. Høne nr. S 257. Mikrofot. ca. 800 g. forstørret.

blandede tilfælde i første passage af den foreliggende stamme efter ca. 10 maaneder, de to tilfælde af erytroleukose med myeloisk islæt efter godt 1 maaned, medens størstedelen af de rene erytroleukoser er indtraadt med langt kortere inkubationstid (af 104 tilfælde er de 65 som nævnt døde inden 20. døgn efter podningen, kun 17 dyr har levet mere end en maaned, 5 mere end 2 maaneder), er det ikke usandsynligt, at aarsagen til de »manglende« myeloiske tilfælde fra tredje passage er disse dyrs korte levetid.

De myeloiske forandringer synes at kræve længere tid for at udvikles, det myeloiske system synes at reagere langsommere paa det endnu ukendte agens end det erytropoiëtiske, der i løbet af 9 dage kan reagere med saa voldsomme forandringer, at de dræber dyret.

En iagttagelse, der støtter denne formodning er gjort af Andersen og Bang (1), der ved blandede myeloisk-erytroleukotiske tilfælde ser, at de myeloiske forandringer i leveren ved de hurtigt forløbende tilfælde — det hurtigste paa 14 dage — er smaa og sjældne, medens de i de langsommere forløbende tilfælde — 2—3 maaneder — er talrige og stærkt udviklede, medens de erytroleukotiske forandringer — erytrogonieophobningen i kapillærerne — er langt stærkest udtalt i de akute tilfælde.

Erytroleukosen.

De fleste af de i stammens første 10 passager forekommende 106 erytroleukotiske tilfælde er som før nævnt forløbet meget akut. Kun i enkelte tilfælde har sygdommen varet mere end faa dage, efter at den har manifesteret sig. Blandt disse relativt faa subakute og mere kroniske tilfælde er der iagttaget remissioner, et par gange endog spontanhelbre-

delse, ligesom det er set, at sygdommen, hvis den trækker i langdrag, kan gaa over til en rent anæmisk tilstand uden leukotisk blodbillede, noget som ogsaa Ellermann har iagttaget.

Med hensyn til symptomer viser de akute tilfælde sig oftest ved en nedsat ædelyst hos hønen, den er mindre livlig, men synes ellers naturlig. I de hurtigst forløbende tilfælde er det dog flere gange sket, at døden er kommet ganske brat, uden at man har været klar over, at hønen var syg. I disse tilfælde har hønen ædt naturligt til dødens indtræden, hvad den ved sektionen fyldte kro og kraase viser.

I de akute tilfælde, hvor sygdommen er manifest i nogle dage før dyrets død, finder man følgende forandringer: Hønen magrer af, den taber ca. 2—300 gr i vægt (i de kroniske tilfælde kan vægttabet blive langt større, op til 5—600 gr eller ca. 30—50 % af legemsvægten), dens kam og hud viser stærkt nedsat turgor. Temperaturen, der ved maaling paa 10 normale høns (alle temperaturmaalinger er foretaget i tiden kl. 12—15) gennemsnitligt har vist sig at være ca. 41,5°, er konstant nedsat med ca. 2° til ca. 39,5° (gennemsnit af 27 maalte temperaturer). Dyrets exkrementer skifter udseende, idet de bliver ganske tynde og jævne, hvidgule, de indeholder nu meget store mængder urinsyre. Disse symptomer tager hurtigt til og i løbet af faa dage dør hønen, der i de sidste 5—6 timer ligger stille hen med stærkt besværet aandedræt og cyanose af kam og hagelapper.

Nogen synlig anæmi af kammen har ikke hørt til det sædvanlige sygdomsbillede i den foreliggende stamme.

Ved undersøgelse af blodet finder man i sygdommens tidligste stadier som eneste forandring optræden af ganske

enkelte erytrogonier, store kuglerunde celler med meget stærkt basophilt protoplasma uden granula, men nu og da med vakuoler. Protoplasmaet omgiver som en smal bræmme — til tider med smaa pseudopodieagtige udløbere — den store runde kærne, der ved metylenblaat-, hæmatoksylin- og safraninfarvning er næsten ufarvet, bortset fra et stort tætfarvet kærnelegeme. Ved Romanovsky-farvning er kærnen kraftig rødvioletfarvet, den viser ofte en eller to store nucleoli, men ingen tydelig kromatinstruktur. Cellerne er saavel oxydase- som peroxydase-negative. De lader sig ikke vitalfarve med brillantkresylviolet eller trypanblaat.

I disse celler ses hyppigt mitoser, ligesom man kan finde celler med to, ja tre kærner.

I løbet af de faa dage, sygdommen varer, vokser antallet af disse celler meget betydeligt, op til ca. en femtedel af samtlige celler i blodet (Fig. 1, 2, 3).

Som eksempel paa, hvor voldsom forøgelsen af cellerne kan være, anføres følgende celletællinger fra 4 syge dyr (se tavle 3), der døde henholdsvis 26., 22., 20. og 17. døgn efter at de var podede.

Af tavlen fremgaar endvidere, at de syge dyr har anæmi, dog af meget forskellig grad. Medens normale høns har en hæmoglobinprocent paa ca. 50 (Sahli), finder man ved erytroleukosen nedsatte værdier, dog sjældent under 25, ɔ: ca. halvdelen af det normale. Som før nævnt er anæmien kun sjældent synlig som bleghed af kam og hagelapper, der oftest beholder den røde farve, eller snarere bliver let cyanotiske, ligesom de i reglen bliver tørre og slappe. Farveindex er i reglen ca. 1, snart lidt over, snart lidt under.

Af andre forandringer i det cirkulerende blod maa nævnes optræden af normoblaster med plasmabasophili og rund, løs struktureret kærne i modsætning til den normale,

Tavle 3.

	Hmgl % (Sahli)	Total celletal pr. cmm	Erytrogonier pr. cmm	Leukocyter pr. cmm
Normale Værdier	ca. 50	3.000.000	0	30.000
Høne S. 109, levetid: 26 døgn.				
$^{30}/_{6}$ 1931	28	1.600.000	107.000	27.000
$^{1}/_{7}$ Kl. 11 . . .	25	1.600.000	166.000	27.000
$^{1}/_{7}$ - 14 . . .	—	1.940.000	182.000	29.000
død $^{1}/_{7}$ - 14^{20} . .	—	1.840.000	312.000	29.000
Høne S. 114, levetid: 22 døgn.				
$^{25}/_{6}$ 1931	34	1.550.000	49.000	25.000
$^{27}/_{6}$ Kl. 14 . . .	32	1.540.000	146.000	15.000
$^{27}/_{6}$ - 16 . . .	—	1.880.000	150.000	26.000
$^{27}/_{6}$ - 20 . . .	—	1.600.000	190.000	21.000
død $^{28}/_{6}$ - 8 . . .	—	1.600.000	384.000	21.000
Høne S. 126, levetid: 20 døgn.				
$^{28}/_{6}$ 1931	31	1.610.000	37.000	29.000
$^{29}/_{6}$ 1931	30	1.570.000	109.000	13.000
$^{30}/_{6}$ 1931	27	1.510.000	166.000	18.000
$^{1}/_{7}$ 1931	26	1.580.000	192.000	13.000
$^{2}/_{7}$ 1931	24	1.530.000	290.000	15.000
død $^{3}/_{7}$ 1931	—	1.530.000	385.000	24.000
Høne S. 135, levetid: 17 døgn.				
$^{27}/_{6}$ 1931	55	2.500.000	5.000	15.000
$^{28}/_{6}$ 1931	52	2.470.000	5.000	10.000
$^{29}/_{6}$ 1931	46	2.760.000	49.700	14.000
$^{30}/_{6}$ Kl. 12 . . .	40	2.480.000	245.000	10.000
død $^{30}/_{6}$ - 13 . . .	—	2.970.000	650.000	15.000

ovale, tætte kærne. Antallet af normoblaster er dog ofte, navnlig i de helt akute tilfælde forbavsende ringe, naar man tænker paa, at erytrogonierne betragtes som disse cellers forstadium. I nogle tilfælde — de subakute og mere kroniske — kan man dog se et billede, der synes at tale for denne opfattelse af erytrogoniernes natur, idet man i præparatet finder talrige normoblaster paa forskellige modningstrin, saaledes at man side om side finder alle overgange fra erytrogonie til erytrocyt. (Se fig. 4.)

Leukocyterne er, som det fremgaar af tavle 3, under sygdomsforløbet tilstede i normalt antal. Nogen forøgelse finder man ikke i de rene erytroleukotiske tilfælde (normalt findes tal paa ca. 30.000 leukocyter pr. cmm blod). Ved differentialtælling findes ofte ganske normale forhold, dog kan en ringe relativ pseudoeosinophili findes, ligesom ganske enkelte myelocyter kan ses.

Der er saaledes intet egentligt leukæmisk i dette ords oprindelige betydning ved blodbilledet, naar erytrogonierne betragtes som hørende til det erytropoiëtiske system[1].

Blodlegemernes sænkningshastighed er ikke forøget. I langt de fleste tilfælde (21 af 27 maalte) er den som normalt, 1—2 mm paa en time (maalt a. m. WESTERGREN). Kun i enkelte tilfælde findes forhøjede værdier, dog næppe mere end svarende til den tilstedeværende anæmi (højest maalte værdi var 5 mm, hæmoglobinprocenten 30).

Blodforandringerne ved de akute erytroleukoser er altsaa kort resumeret kun en — i reglen moderat — anæmi og en meget kraftig udtalt ophobning af erytrogonier, hvoraf flere er i mitose.

Disse forandringer er set hos alle de dyr, der er døde

[1] Navnet *erytroleukose* er rent sprogligt set heller ikke heldigt, bedre var maaske f. eks. *erytroblastose*.

af erytroleukose. Der er altsaa ikke iagttaget noget tilfælde uden blodforandringer blandt 106 leukosetilfælde i stammens første ti passager.

Ved de subakute og mere kronisk forløbende tilfælde, hvor sygdommen varer mere end en uge — helt op til maaneder — efter at dens første symptomer har vist sig, er blodbilledet i det væsentlige det samme som i de akute tilfælde, dog naar antallet af erytrogonier kun sjældent saa høje værdier, ligesom man, som før nævnt, ofte finder flere overgangsformer mellem erytrogonier og erytrocyter. I disse tilfælde kan anæmien naa stærkere grader (hmglb. 10—20 % Sahli d. v. s. 20—40 % af de normale værdier).

Blandt de subakute tilfælde er et par gange iagttaget tydelige remissioner, ja i et par tilfælde er der set spontanhelbredelse.

Fører sygdommen, trods et protraheret forløb, til døden, vil erytrogoniernes antal oftest stige voldsomt i de sidste døgn ligesom i de akute tilfælde.

Ved sektion af de dyr, der er døde af erytroleukose, findes et ganske typisk billede, der i det store og hele er det samme baade hos de dyr, der er døde af den meget akute form og hos de, der har levet i længere tid med sygdommen.

Huden er tør og gullig, mere pergament- eller læderagtig end den normale lysere, tykkere, vædskeholdige hud.

Fedtindholdet i subcutis er — særligt i de kroniske tilfælde — reduceret, ofte findes slet intet makroskopisk fedtvæv.

Knudedannelser og infiltrater er iagttaget enkelte gange efter subcutan indpodning, disse tilfælde vil senere blive gennemgaaet.

Muskulaturen er ofte atrofisk og indtørret, ogsaa her er et par gange set knudedannelse.

Ved aabning af bughulen ses hyppigt ascites, der kan naa meget stærke grader. Ascites er iagttaget 52 gange blandt 105 leukosetilfælde, eller i 50 %; ret ofte er vædsken geleagtig, af fibrinøs karakter, navnlig omkring leveren. De fleste af de dyr, der har ascites, har ogsaa smaa petecchier og ecchymoser i peritonæum og pericardiet. Enkelte tilfælde af hydropericardium er ogsaa iagttaget.

Disse forandringer i de serøse hinder, ascites og blødninger synes i nogen grad at være knyttet til de mest akute tilfælde; thi af de 63 dyr, der har ascites, serosablødninger eller begge dele, har halvdelen (30) levet mindre end 14 dage efter indpodningen, medens kun 2 har levet mere end en maaned (henholdsvis 43 og 68 døgn). Derimod har blandt 40 dyr, hvor de paagældende forandringer ikke findes, kun 8 d. v. s. en femtedel af dyrene levet mindre end 14 dage, medens 10 dyr har levet mere end en maaned.

Hvad organforandringerne angaar, er de meget ensartede i alle tilfældene. Der findes en stærkt udtalt forstørrelse af lever og milt, i mindre grad af nyren. Ovariet er i alle, ogsaa i de mest akute tilfælde mere eller mindre, i reglen ganske atrofisk, og knoglemarven er ligeledes hos alle dyrene forandret paa typisk maade.

Leveren, der normalt vejer 30—50 gr og er af brunlig farve, findes ved erytroleukosen stærkt forstørret — op til 190 gr, altsaa ca. 5 gange normal størrelse. Den er, saavel paa over- som paa snitfladen af ganske ensartet dyb rødviolet farve, i reglen uden abnorm tegning. Kun i enkelte tilfælde er der iagttaget fin, gullig tegning paa overfladen. Konsistensen er forøget, noget spændt. 2 Gange er spontan lever-

ruptur med stor intraperitoneal blødning iagttaget. Som nævnt er leveren ikke sjældent omgivet af en indtil centimetertyk geleagtig fibrinmasse. Galdeblæren findes i reglen meget spændt, stærkt galdefyldt.

Milten er forstørret i endnu højere grad. Medens den normalt vejer 1,5—2 gr, ses ved erytroleukosen milte paa i reglen 10—15 gr, op til 30 gr, altsaa ofte ca. 10 gange den normale vægt. Farven er blaaviolet, ensartet, nu og da med follikulær tegning. Konsistensen er forøget, spændt. Een gang er spontan miltruptur iagttaget.

Nyren er moderat forstørret. Fra normalt at veje 6 gr er den i reglen forstørret til 7—10 gr. Dens udseende er normalt, dog findes paa snitfladen ofte fine fjerformede skinnende gule tegninger, ligesom ureter kan være udstøbt af en hvidgul masse, den samme der, som nævnt, dominerer i dyrets exkrementer, og som giver kraftige urinsyrereaktioner.

I eet tilfælde var begge nyrerne omdannet til store, hvide, tumorlignende masser, ligesom der fandtes hvide knudedannelser i leveren, milten og et enkelt sted paa tyndtarmen. Dette tilfælde vil blive nærmere omtalt senere.

Thymus er i nogle tilfælde forstørret.

Knoglemarven i tibia er dybt rød, af ganske ensartet halv- eller helflydende konsistens. Kun undtagelsesvis ses tegning paa den. Knoglens spongiosa synes i nogle tilfælde forøget i masse, saaledes at marvhulen omtrent er obliteret.

Lunger og Hjerte frembyder i reglen intet makroskopisk abnormt udover de omtalte petecchier i pericardiet.

Tarmkanalen er naturlig, dog er kirtelmaven i nogle tilfælde dilateret og fortykket. Der kan ses stærk kartegning paa tyndtarmens serosa.

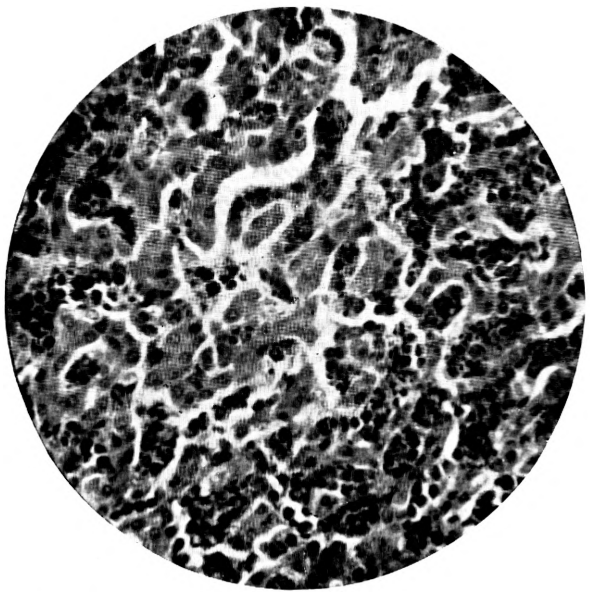


Fig. 5. Erytroleukotisk lever med erytrogonieophobning i kapillærerne. Høne nr. S 135. Mikrofot. ca. 300 g. forstørret.

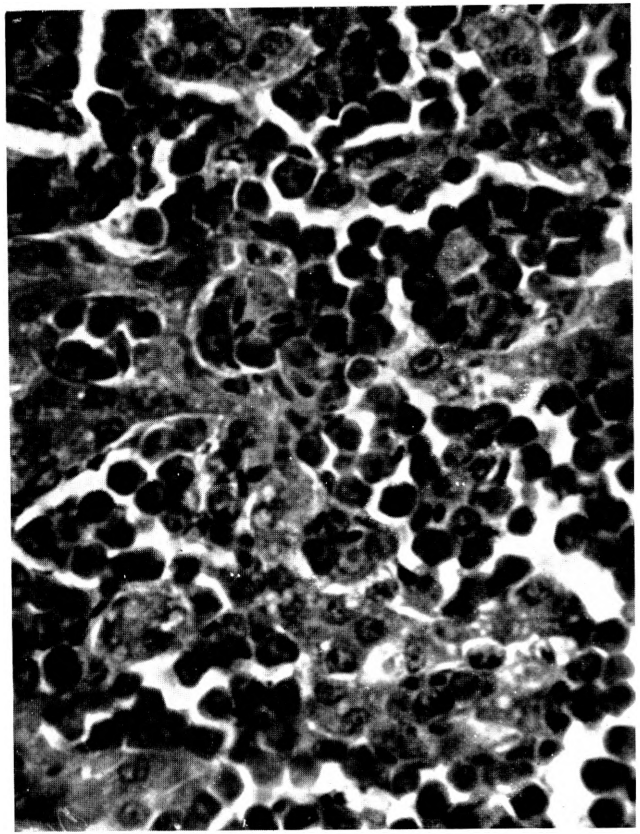


Fig. 6. Erytroleukotisk lever med voldsom leukostase. Mellem de erytrogoniefyldte kapillærer ses de atrofiske levercellebjælker. Høne nr. S 135. Mikrofot. ca. 800 g. forstørret.

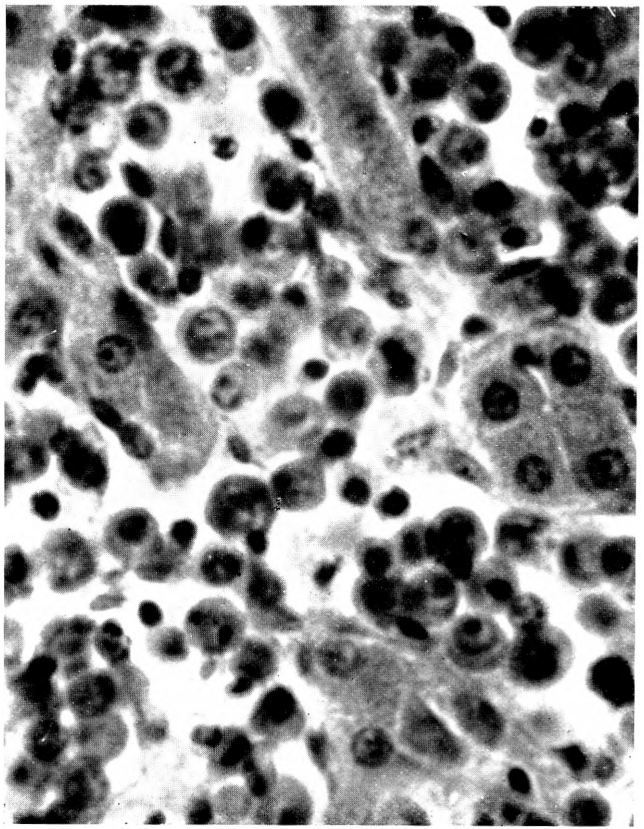


Fig. 7. Samme lever som fig. 6. ca. 1200 g. forstørret.

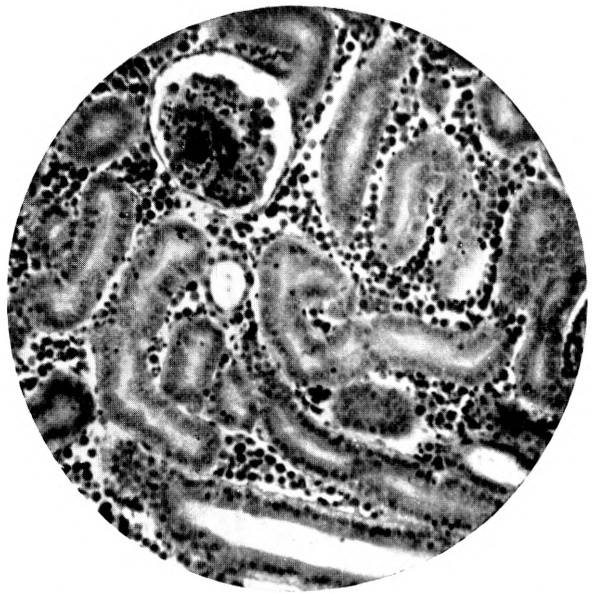


Fig. 8. Erytroleukotisk nyre. Alle kapillærer ses opfyldte af erytrogonier. Høne nr. S 136. Mikrofot. ca. 200 g. forstørret.

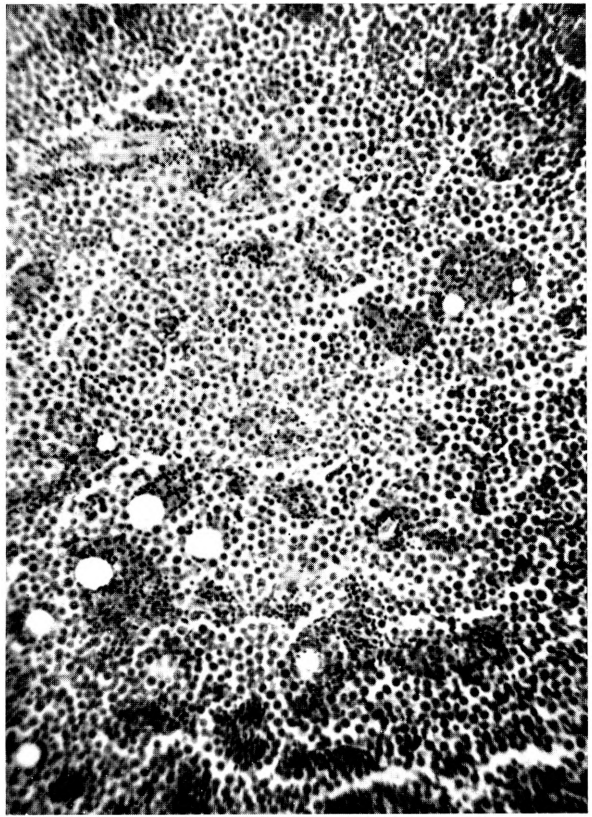


Fig. 9. Erytroleukotisk knoglemarv. Blandt de stærkt dilaterede, erytrogoniefyldte sinus ses rester af marvtrabekler, bestaaende af myelocyter og fedtceller. Høne nr. S 136. Mikrofot. ca. 200 g. forstørret.

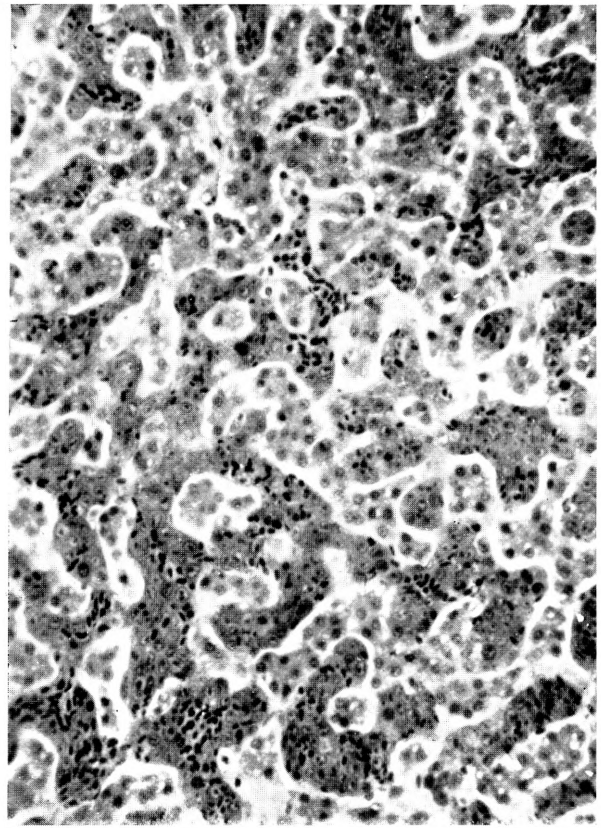


Fig. 10. Erytroleukotisk lever, hvori der i karsystemet er injiceret Berlinerblaat-gelatine. Kapillærerne tegner sig som et netværk af gelatine-strenge, hvori man ser erytrocyter og erytrogonier. Høne nr. S 104. Mikrofot. ca. 300 g. forstørret.

Ovariet, æggelederen og skalkirtelen er, som nævnt, i alle tilfælde atrofieret i forskellig grad; ofte er ovariet reduceret til ca. 3 × 2 cm, modne follikler ses saa godt som aldrig.

I de tilfælde, hvor centralnervesystemet er undersøgt, har det ikke frembudt patologiske forandringer, ligesom hypofysen har vist sig naturlig.

De væsentligste forandringer, forstørrelsen af lever og milt synes at udvikles samtidigt med erytrogonieophobningen i det cirkulerende blod, hvad følgende forsøg viser.

Tre unge høns af samme kuld (106, 107 og 110) podedes med samme mængde blod fra samme syge høne paa samme dag. Efter fem døgns forløb saas begyndende blodforandringer hos alle 3 dyr. 6. dag dræbtes den ene høne (110), 8. dag den anden (107) og 10. dag døde den tredje spontant (106).

Leverens og miltens vægt, ovariets tilstand samt blodbilledet hos disse tre dyr fremgaar af tavle 4.

Tavle 4.

Nr.....	110	107	106
	Dræbtes $^{11}/_{6}$ 1931	Dræbtes $^{13}/_{6}$ 1931	Død $^{15}/_{6}$ 1931
Lever ...	69 gr.	74 gr.	81 gr.
Milt	4 -	7 -	8 -
Ovarium.	Normalt	Normalt	Beg. atrofi.
Blod	En del erytrog.	Talrige erytrog.	Erytroleukose

Ved mikroskopisk undersøgelse af organerne findes i alle tilfældene en ganske ensartet forandring, en ophobning af erytrogonier i leverens, nyrens, lungens og i

knoglemarvens kapillærer samt i miltens pulpa. Ophobningen, der af Ellermann kaldes leukostase, er saa voldsom, at den meget vel kan forklare organernes betydelige forstørrelse. Den findes diffust i leveren, milten, lungen og knoglemarven, medens den i nyren i reglen kun er pletvis.

Reglen er, at erytrogonierne kun findes intravaskulært. Dette angiver Ellermann, og det har været tilfældet i den foreliggende stamme undtagen hvor der er iagttaget tumordannelse, hvor cellerne ogsaa findes extravaskulært. (McGowan (36) angiver dog, at han jævnligt ved erytroleukose finder »hæmocytoblasterne«, som saa vidt man kan skønne, er identiske med erytrogonier, extravaskulært.)

I leveren (se fig. 5, 6, 7) findes samtlige kapillærer stærkt dilaterede, deres bredde overgaar ofte levercellebjælkernes. Samtlige kapillærer er stoppende fulde af erytrogonier, der pletvis synes at danne sammenhængende syncytier. Der ses her, som i de øvrige organer, hvor man finder leukostase, talrige mitoser. Kun i ringe tal ses andre blodceller, saaledes at man har det indtryk, at kapillærblodet i de angrebne organer er mere erytrogonieholdigt end i de større kar.

Leverparenchymet er i saa godt som alle tilfælde uden stærkere degeneration (let fedtdegeneration kan ses) eller nekrose, selv om levercellebjælkerne ofte er smalle, som det synes noget atrofiske. (Muligt kan denne atrofi forklares som trykatrofi paa grund af celleophobningen i kapillærerne.)

Ganske lignende forandringer ses i nyren (fig. 8), her dog i mindre udtalt grad, og i milten, hvor folliklerne er smaa, faa og spredte — den erytrogoniefyldte pulpa domi-

nerer ganske billedet. I knoglemarven (fig. 9) ses næsten kun maksimalt dilaterede, erytrogoniefyldte sinus; marvtrabeklerne er reducerede til et rent minimum, i flere af tilfældene findes de kun som ganske smalle rester hist og her i marven, der hovedsageligt bestaar af erytrogonier.

I ingen af de nævnte organer ses stærkere degenerationer, emigration af leukocyter, granulationsvæv eller andre tegn paa betændelse.

I centralnervesystemet, hjertet og muskulaturen, ovariet og tarmkanalen ses i almindelighed ingen leukostase.

Leukostasen i leveren og milten er saa voldsom, og erytrogonierne ligger saa tæt, at man let faar det indtryk, at kredsløbet i disse organer maa være helt eller delvis ophævet. Det er det dog ikke; mangelen paa degeneration og nekroser tyder paa, at cirkulationen, selv om den er besværet, dog kan foregaa i tilstrækkelig grad til at opretholde cellernes liv. At erytrogonierne visse steder synes at ligge som sammenhængende masser betyder næppe, at de ligger fast i kapillærerne, thi saavel ved gennemskylningsforsøg som ved injektionsforsøg kan samtlige kapillærer passeres.

Ved gennemskylningsforsøg paa en typisk erytroleukotisk lever (nr. 108, levervægt 90 gr) er der, efter at vena cava inferior og arteria hepatica var underbundet, gennem vena cava superior injiceret 40° varm Lockes vædske indtil den ikke mere blodfarvede vædske strømmede ud af vena portae (ialt ca. 2 liter). Herved blev, som det fremgik ved mikroskopien, størstedelen af leverens karsystem skyllet rent, selv om der dog persisterede enkeltliggende erytrogonier hist og her. Nogen effektiv passagehindring har leukostasen i al fald ikke betinget.

Samme resultat giver et andet forsøg, hvor der i en erytroleukotisk lever (nr. 104, vægt 70 gr), efter at alle kar, undtagen v. cava sup. var ligeret, blev injiceret 20 ccm berlinerblaat-gelatine. Præparater fra denne lever viser en typisk leukostase, men mellem erytrogonierne i kapillærerne finder man overalt den injicerede gelatinemasse (fig. 10).

Erytrogonierne, der saa fuldstændigt dominerer det histologiske billede ved erytroleukosen, er kort beskrevet under gennemgangen af blodforandringerne. De i de ved erytroleukosen angrebne organer forekommende erytrogonier svarer ganske til dem, man finder i det cirkulerende blod hos de angrebne dyr.

Hos normale høns findes erytrogonierne kun i knoglemarvens sinus i ikke særligt stort antal; de ses hverken i det cirkulerende blod eller i leveren, nyren eller milten hos sunde dyr.

De ved erytroleukosen forekommende erytrogonier synes dog at adskille sig fra de i den normale knoglemarv forekommende ved at have en noget forstørret kærne. Ved maaling af kærnerne i 600 normale erytrogonier fra knoglemarven hos tre normale høns fandtes en gennemsnitlig kærnediameter paa 4,49 μ, medens gennemsnittet af 1200 erytrogoniekærner fra erytroleukotiske høns' knoglemarv var 4,87 μ. Forskellen er, som det fremgaar af tabel 5, ca. 10 gange større end middelfejlen paa differensen og den maalte forskel maa saaledes anses for at være reel.

Maalingerne er foretaget paa hæmatoksylinfarvede knoglemarvssnit, der i enhver retning (fixering, indsmeltning, snittykkelse o. s. v.) er behandlet ganske ens. For at undgaa udvælgelse er kun de — og alle de kærner maalt, der under krydsbordets bevægelse har truffet mikrometerets maalestok.

Maaling af erytrogoniekærner hos normale høns.

Antal Delestreger.. / Antal μ ...	$^3/_2$ 2.57	$^4/_2$ 3.42	$^5/_2$ 4.28	$^6/_2$ 5.13	$^7/_2$ 5.99	$^8/_2$ 6.84	$^9/_2$ 7.7	Middelværdi $^1/_2$ Delestreger
Høne 40	7	23	69	89	10	2		5.39
— 48	6	28	94	61	10	1		5.22
— T139	7	34	95	56	6	2		5.13
Ialt	20	85	258	206	26	5		5.25

Middelværdi af 600 kærner: 5.25 ± 0.036 ($5.25 = 4.49\ \mu$).

Maaling af erytrogoniekærner hos syge høns.

Høne 104	6	59	99	28	8		5.9
— 106	21	69	89	18	2	1	5.6
— 107	6	44	116	30	4		5.9
— 108	15	64	103	14	3	1	5.6
— 114	18	67	98	15	2		5.55
— 124	5	72	105	16	2		5.64
Ialt	71	375	610	121	21	2	5.7

Middelværdi af 1200 kærner: 5.7 ± 0.023 ($5.7 = 4.87\ \mu$).

Differensen mellem pathologiske kærners diameter og normale kærners er da $0{,}45 \pm 0{,}043$ d. v. s. forskellen er ca. 10 gange saa stor som middelfejlen paa differensen.

Disse resultater stemmer overens med hvad K. A. Heiberg (19—22) har set ved de forskellige leukæmiformer hos mennesket. Dette forhold, at visse af cellerne ved erytroleukosen har forstørret kærne, er af betydning for opfattelsen af erytroleukosen som en tumoragtig proces, idet lignende forhold er konstateret ved forskellige maligne svulster.

Mitoseatypier er ikke paavist i de ved erytroleukosen forekommende celler.

Som nævnt i indledningen har flere forfattere fremhævet det tumorlignende i hønseleukosens billede. Det er nævnt, at Ellermann, Andersen og Bang og Furth har iagttaget tilfælde af myeloiske leukoser hos høns med tydelige tumordannelser, dannelser der bestod af myelocyter og myeloblaster. McGowan (36) anfører et tilfælde med tumordannelse udgaaende fra *Bursa Fabricii*, en tumor, der bestod af »hæmocytoblaster«, celler, der saa vidt det lader sig bedømme er identiske med de celler, der i nærværende arbejde kaldes erytrogonier. Andersen og Bang (1) har ligeledes beskrevet et intravaskulært leukosetilfælde med tumordannelse. Tumor, der naaede et hønseægs størrelse, udgik fra ovariet og bestod af »cellules endotheliales à grands noyaux«.

Blandt den foreliggende stammes erytroleukotiske tilfælde er der et par, i hvilke man har iagttaget tumores, opbygget af celler, der i enhver retning ligner de celler, der forekommer i blodet hos disse dyr, altsaa erytrogonier.

Navnlig høne nr. 91 frembyder interesse. Denne høne døde ganske pludseligt 9. døgn efter at have faaet intravenøs indpodning af leveremulsion fra et rent erytroleukotisk tilfælde.

Udstrygningspræparater af dens blod viste stærk erytroleukose uden tilblanding af myelocyter. Dens organer afveg imidlertid fra det billede, der er det sædvanlige ved erytroleukosen, idet der i leveren, der vejede 126 gr og i milten, der vejede 12 gr fandtes runde, hvidlige knuder op til 5 × 5 mm store. Disse knuder var af fastere konsistens end levervævet, de var uskarpt begrænsede. Endnu mere paafaldende var imidlertid forandringerne i nyrerne, der begge var omdannet til store (resp. 30 gr og 43 gr — normalt 6 gr), hvide, puklede masser, hvori man kun antydningsvis kunde

genfinde normalt nyrevæv. Ligeledes fandtes i duodenums væg en betydelig fortykkelse, der paa et ca. 2 cm langt stykke havde omdannet tarmen til et stift rør, hvis diameter og vægtykkelse var 4—5 gange saa stor som den normale tarms.

Marven, thymus og ovariet afveg ikke fra det sædvanlige fund ved erytroleukotiske tilfælde.

Ved mikroskopi af organerne viste disse sig — udenfor de nævnte knudedannelser — at være sæde for betydelig leukostase, altsaa den typiske erytroleukotiske forandring med stærk intravaskulær erytrogonieophobning; men foruden at ligge intravaskulært saas erytrogonierne, svarende til de beskrevne knudedannelser, at flyde sammen til større masser, der infiltrativt gennemtrængte vævet. Saavel i leveren, milten som navnligt i nyren, viste knuderne sig at bestaa af tætpakkede celler, der i enhver retning lignede de i karrene liggende erytrogonier. Disse celler alene har opbygget de nævnte knuder — der fandtes intet stroma imellem dem. I knudernes kanter og yderpartier traadte det tumoragtige særligt smukt frem, idet man her saa cellemasserne infiltrere og sprænge det normale vævs elementer fra hinanden.

I tarmen, hvor alle lag var stærkt infiltrerede, saas saaledes muscularis fuldstændigt opsplittet og sprængt af infiltrerende erytrogoniemasser (fig. 11, 12), et billede, der ganske ligner, hvad man finder ved maligne tumores.

Indpodning af blod fra denne høne paa 8 sunde høns gav 6 anslag af rene erytroleukoser, medens intramuskulær transplantation af stykker af nyretumorerne paa 3 høns intet anslag gav.

De andre tilfælde, hvor knudedannelser er iagttaget — ialt 3 — er noget forskellige fra det lige omtalte.

I alle tre tilfælde drejer det sig om knudedannelser i hud og muskulatur, alle tre er set ved anslag efter subcutan podning (høns nr. 181, 182, 183) og i alle tre tilfælde er knuderne iagttaget paa det sted i huden, hvor indpodningen er foretaget. Da de tre tilfælde er ganske ensartede, skal kun det ene kort refereres (nr. 181).

Hønen havde, som led i en række immuniseringsforsøg, faaet fire subcutane indsprøjtninger af erytroleukotisk blod i stigende doser, men 5 dage efter sidste indsprøjtning døde hønen pludseligt. Dens blod viste da en voldsom erytroleukose, ligesom sektionen i enhver retning var typisk for erytroleukose: stærk ascites, petecchier i de serøse hinder, stor lever og milt, der ved mikroskopi viste sig at være sæde for en kraftig leukostase. Men desuden fandtes i huden over højre brystmuskel umiddelbart i nærheden af indsprøjtningsstedet, i kanten af en endnu ikke resorberet blodmængde, der øjensynligt stammede fra sidste indsprøjtning, 2 linsestore faste knuder af lysviolet farve.

Mikroskopi af disse knuder viste, at de altovervejende var opbygget af celler af samme natur som de, der dannede tumorerne i det lige gennemgaaede tilfælde (nr. 94), altsaa celler, der næppe kan betragtes som andet end erytrogonier. Dette histologiske billede (fig. 13—15) sammenholdt med knudernes lokalisation kan ikke andet end fremkalde den tanke, at det drejer sig om ligefremme transplantater af de i det injicerede blod forekommende erytrogonier, navnlig i betragtning af, at der som nævnt, i to andre tilfælde paa lignende maade er iagttaget knudedannelser i hud og muskulatur paa det sted, hvor indpodningen er foretaget.

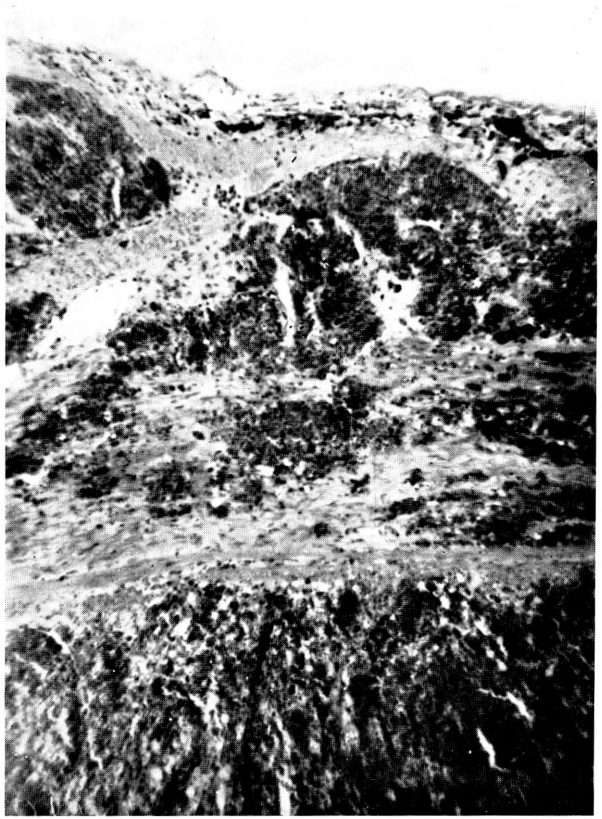


Fig. 11. Parti af tarmvæg med tumordannelse. Muscularis ses opsplittet af store cellemasser. Forneden den celleindfiltrerede tunica propria. Høne nr. 91. Mikrofot. ca. 100 g. forstørret.

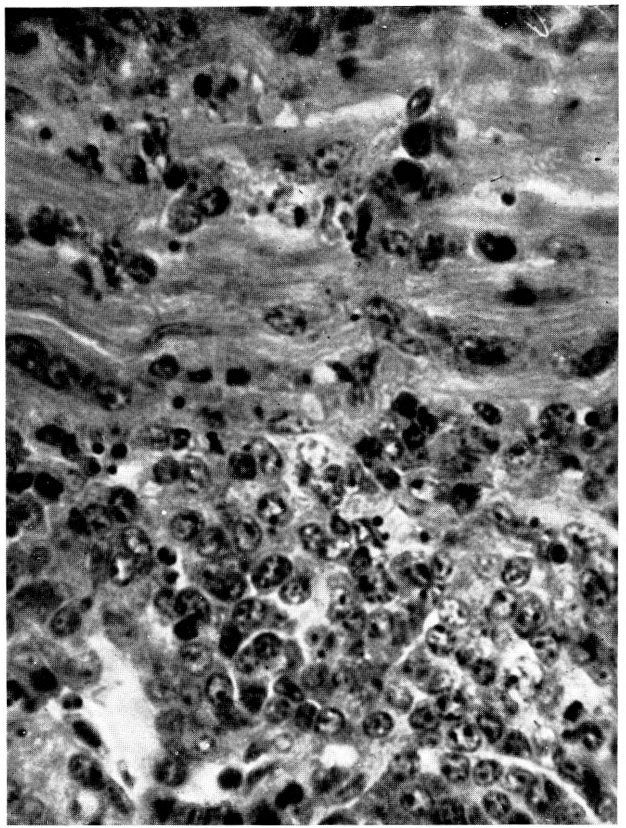


Fig. 12. Parti af Fig. 11, forstørret ca. 800 g. For oven ses muscularis-bundter med indvækst af erytrogonier.

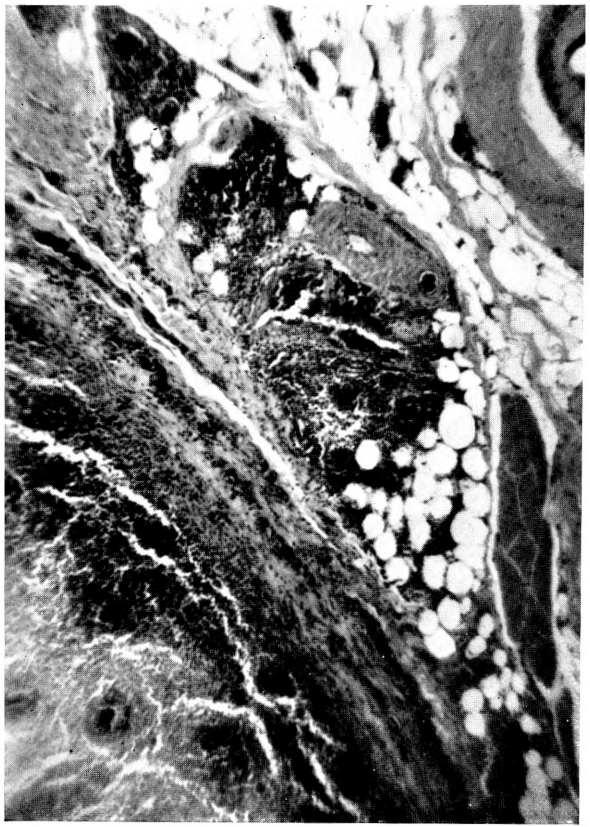


Fig. 13. Hudtumor fra høne nr. 181. Forneden til v. ses en del af selve tumor, i midten ses det subcutane fedtvæv infiltreret af tumorceller. Mikrofot. ca. 100 g. forstørret.

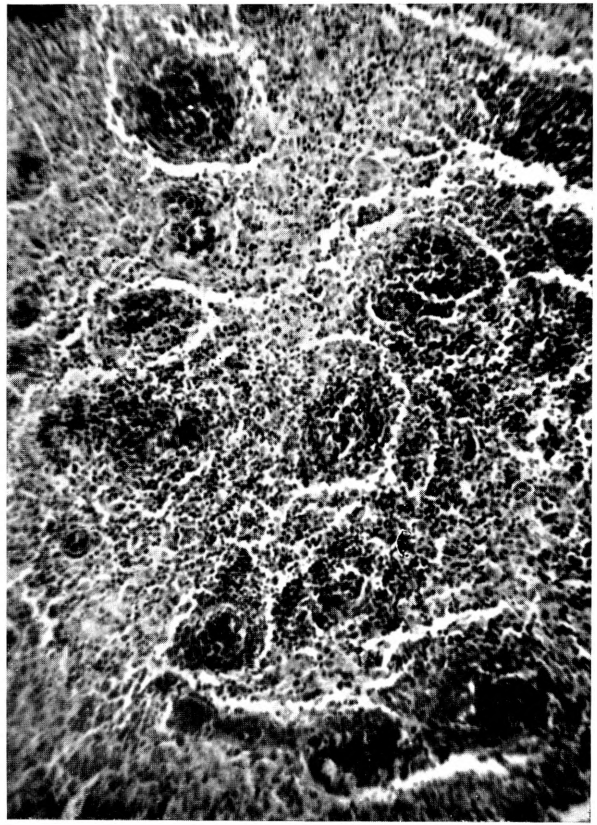


Fig. 14. Hudtumor fra Høne nr. 181. Mikrofot. ca. 200 g. forstørret.

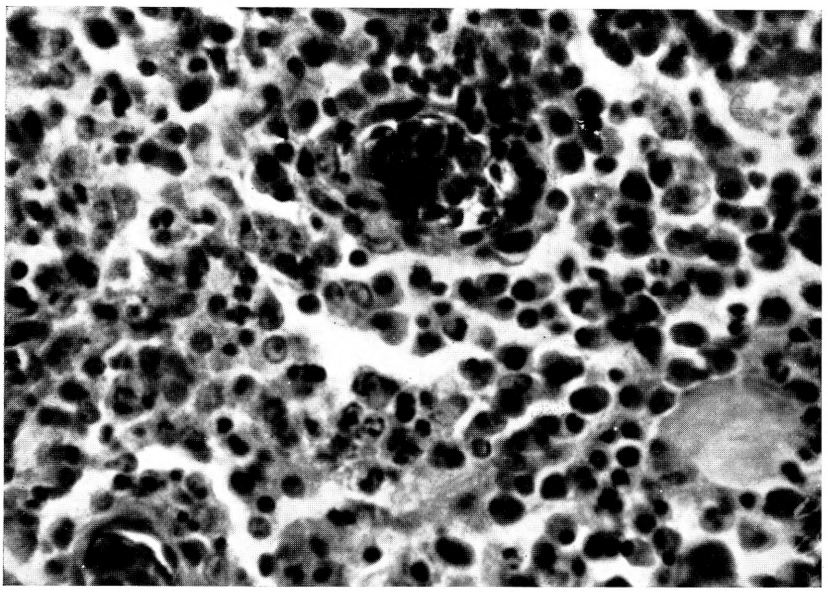


Fig. 15. Udsnit af fig. 14, forstørret ca. 800 g. Tumor ses opbygget af runde, erytrogonieligende celler uden stroma imellem.

De i det foreliggende arbejde fremlagte undersøgelser og resultater synes i nogen grad at tyde paa, at man, ved at opfatte hønseleukosen som en patologisk Forandring, der staar tumorerne nær, kommer sandheden nærmere end ved at betragte den som en infektionssygdom.

Ganske vist maa det stadigt betragtes som godtgjort, at sygdommen kan overføres ved hjælp af cellefrie filtrater, men dette behøver, som før nævnt, ikke at være bevisende for infektiøs karakter, ligesom det meget vel kan forenes med opfattelsen af Processen som tumoragtig.

I sygdommens kliniske billede og pathologiske anatomi finder man intet, der nødvendiggør eller sandsynliggør, at den er infektiøs. Tværtimod mangler man baade temperaturforhøjelse og leukocytose, ligesom man ikke finder betændelsesprocesser i de angrebne organer.

Forandringerne viser sig ved en voldsom nydannelse af meget umodne celler, der viser forøget kærnestørrelse, noget der ganske svarer til, hvad man kender fra de utvivlsomme svulster. I et par tilfælde finder man stærke knudedannelser med infiltrativ og invasiv vækst. At knudedannelserne hører til undtagelserne, medens reglen er diffuse celleophobninger i karsystemet er ikke uforeneligt med opfattelsen af leukosen som tumor, thi som tidligere anført, er det angrebne vævs natur at producere ikke sammenhængende celler, hvorfor en tumordannelse i vævet paa forhaand maatte forventes at give netop det billede, som man finder i flertallet af tilfældene.

De paaviste kærneforstørrelser, de iagttagne tilfælde med tumordannelse, sygdommens meget strenge artsspecifitet og endeligt de refererede forsøg af O. Thomsen og Engelbreth-Holm, hvor leukoselignende organforandringer er fremkaldt ved tjærepaavirkning af det myeloide

væv, synes i forbindelse med de manglende betændelsesfænomener, at gøre det berettiget, at man optager hypotesen om leukosernes tumoragtige ætiologi til fornyet overvejelse og undersøgelse.

Resumé.

Ellermann's og senere forskeres opfattelse og inddeling af hønseleukoserne er kort gennemgaaet. Det vises, at Furth antagelig har ret i sin opfattelse, at de lymfatiske forandringer (Ellermann's lymfatiske leukose) hos høns ikke hører til leukoserne, idet denne form ikke er overførbar. Hønseleukoserne bliver da de myeloiske og de erytroleukotiske. Det nærmere forhold mellem disse to former diskuteres.

Sygdommens natur er diskuteret; det synes, trods sygdommens overførbarhed med cellefrie filtrater, at dens natur snarest maa opfattes som tumoragtig.

Der er givet en meddelelse om de første 10 passager af en stamme hønseleukose, der adskiller sig fra tidligere stammer 1) ved at have en anslagsprocent, der i løbet af faa passager er steget op til 100 %, 2) ved at have en meget kort inkubationstid (ned til ca. 1 uge) samt 3) ved saa godt som udelukkende at bestaa af erytroleukotiske tilfælde.

Det er lykkedes at faa anslag ved intravenøs, intramuskulær og subcutan indpodning, men ikke ved alimentær.

Erytroleukosens symptomatologi og pathologiske anatomi er gennemgaaet, og det vises, at der ikke findes nogen af de forandringer, der betragtes som typiske for infektiøse betændelser, men at de patologiske processer mere minder om tumoragtig cellenydannelse.

Det paavises, at den for erytroleukosen typiske celleform,

erytrogonierne, har større kærne end de tilsvarende normalt forekommende celler, og der meddeles et par tilfælde af erytroleukose med udtalt tumordannelse samt infiltativ og invasiv vækst. Tumorvævet er overvejende opbygget af celler, der ganske ligner erytrogonier. Disse nævnte forskellige momenter synes saaledes alle at støtte opfattelsen af hønseleukosen som værende en proces af tumoragtig natur.

Undersøgelserne er udført med støtte af Anders Hasselbalch's leukæmifond, som jeg bringer min ærbødige tak.

LITTERATURFORTEGNELSE

1. C. W. Andersen og O. Bang: Festskrift til Prof. B. Bang. København 1928.
2. A. M. Begg og W. Cramer: The Lancet 1929. 697.
3. Burchardt: Zeitschr. f. Immun.forsch. 1910, II.
4. — Zeitschr. f. Immun.forsch. 1912, XIV.
5. J. Engelbreth-Holm: Hosp. Tidende, 1931, 74.
6. V. Ellermann: Ugeskr. f. Læger 1913.
7. — Die übertragb. Hühnerleukose. Berlin. Springer. 1918.
8. — Ugeskr. f. Læger, 1920.
9. — Hønseleuk. i komparativ pathol. Belysn. Univ. Festskr. Kbh. 1920.
10. — Kgl. danske Vidensk. Selskab. Biolog. Meddel. III, 5, 1921.
11. — Compt. rend. d. l. Soc. d. Biol. 1921, 85.
12. V. Ellermann og O. Bang: Centralblatt f. Bakteriologi, 1908, 46.
13. — Zeitschr. f. Hygiene, 1909, 63.
14. — Kgl. danske Vidensk. Selskab, Oversigt 1908.
15. — — — — — — 1909.
16. J. Furth: Journ. o. exp. Med. 1931, 53.
17. T. T. Gie: Over Leukaemie bij Dieren. Proefschrift, Amsterdam 1927.
18. Hare: Cit. efter Furth.
19. K. A. Heiberg: Virch. Arch. 1930, 279.
20. — Centralblatt f. allg. path. Anat. 1930, 49.
21. — Virchows Arch. 1931, 280.
22. — Nord. med. Tidsskrift 1931, 3.
23. Hennepe: Cit. efter Furth.
24. Hirschsfeld og Jacoby: Berl. klin. Wochenschr. 1909.
25. — Zeitschr. f. klin. Med., 69.
26. — Zeitschr. f. klin. Med. 1912, 75.
27. Jacoby: Berl. klin. Wochenschr. 1909.
28. K. Jàrmai: Arch. f. Tierheilkunde, 1930—31, 62.
29. Th. Kitt: Ergebn. der Hyg., Bakt., Immun.forsch. 1931, XII.

30. Kerr: Cit. efter Furth.
31. R. Korteweg: Zeitschr. f. Krebsforsch. 1929, 29.
32. Krebs, Rask-Nielsen og Wagner: Hosp. Tidende 1930 og Acta Radiol. 1930. Supplem. X.
33. — Nord. med. Tidsskr. Bd. 3.
34. Lüttschwager: Arch. f. Tierheilk. 1930—31, 32.
35. McGowan: On Rous, leucotic and allied tumours in the fowl. London 1928.
36. — Pernicious anaemia, leucemia and aplastic anaemia. London 1926.
37. Magnusson: Zeitschr. f. Krebsforsch. 1915, 15.
38. Matthews og Walkey: Cit. efter Furth.
39. Richter and McDowell: Journ. of exp. Med. 1930, 51 og 52.
40. — Journ. of Cancer Research, 1930, XIV.
41. Schmeisser: Journ. of exp. Med. 1915.
42. Schneider: Cit. efter Furth.
43. E. P. Snijders: Nederl. Tijdschr. v. Geneeskunde 1926, 70, 2.
44. E. L. Stubbs and J. Furth: Journ. of exp. Med. 1931, 53.
45. O. Thomsen og J. Engelbreth-Holm. Acta path. et microbiol. Scand. 1931, VIII.

Færdig fra Trykkeriet den 25. Maj 1932.

BIOLOGISKE MEDDELELSER

UDGIVNE AF

DET KGL. DANSKE VIDENSKABERNES SELSKAB

6. BIND (Kr. 18,10):

Kr. Ø.

1. Lundblad, O.: Zur Kenntnis der Quellenhydracarinen auf Møens Klint nebst einigen Bemerkungen über die Hydracarinen der dortigen stehenden Gewässer. Mit 7 Tafeln und 5 Textfiguren. 1926 ..... 5.00
2. Børgesen, F.: Marine Algæ from the Canary Islands, especially from Teneriffe and Gran Canaria. II. Phæophyceæ. 1926 .. 6.00
3. Ostenfeld, C. H.: The Flora of Greenland and its Origin. 1926 ..... 3.35
4. Fibiger, Johannes and Møller, Poul: Investigations upon Immunisation against Metastasis Formation in Experimental Cancer. With 5 plates. 1927 ..... 2.75
5. Lind, J.: The Geographical Distribution of some Arctic Micromycetes. 1927 ..... 1.50
6. Børgesen, F.: Marine Algæ from the Canary Islands, especially from Teneriffe and Gran Canaria. III. Rhodophyceæ. Part 1. Bangiales and Nemalionales. 1927 ..... 4.50
7. Lindhard, J.: Nogle Undersøgelser over den respiratoriske Kvotient under kortvarigt Muskelarbejde. 1927 ..... 1.00

7. BIND (Kr. 14,85):

1. Raunkiær, C.: Dominansareal, Artstæthed og Formationsdominanter. 1928 ..... 1.75
2. Petersen, C. G. Joh.: On some Biological Principles. 1928 .... 2.00
3. Vimtrup, Bj.: Undersøgelser over Antal, Form, Bygning og Overflade af Glomeruli i Nyren hos Mennesker og nogle Pattedyr. 1928 ..... 1.30
4. Bensley R. R. og Vimtrup, Bj.: Undersøgelser over de Rouget'ske Cellers Funktion og Struktur. En Metode til elektiv Farvning af Myofibriller. 1928 ..... 1.00
5. Thomsen, Oluf: Die Erblichkeit der vier Blutgruppen des Menschen, beleuchtet durch 275 Nachkommenschaftsindividuen in 100 AB (IV)-Ehen (nebst 78 Kindern, von denen nur der eine (AB)-Elter bekannt ist). 1928 ..... 1.00
6. Krogh, A. and Hemmingsen, A. M.: The Assay of Insulin on Rabbits and Mice. 1928 ..... 0.70
7. Johnsson, J. W. S.: L'Anatomie mandchoue et les Figures de Th. Bartholin, étude d'iconographie comparée. 1928 ..... 2.00
8. Kemp, Tage: Om Kromosomernes Forhold i Menneskets somatiske Celler. 1929 ..... 1.75
9. Weis, Fr.: Fysiske og kemiske Undersøgelser over danske Hedejorder. Med særligt Henblik paa deres Indhold af Kolloider og Kvælstof. With a Resumé in English. 1929 .... 8.25

8. BIND (Kr. 14,95):

Kr. Ø.

1. Børgesen, F.: Marine Algæ from the Canary Islands, especially from Teneriffe and Gran Canaria. III. Rhodophyceæ. Part II. Cryptonemiales, Gigartinales and Rhodymeniales. Les Mélobésiées par Mme Paul Lemoine. Avec 4 planches. 1929.. 4.50
2. Thomsen, Oluf og Kettel, Karsten: De menneskelige Isoagglutininers og tilsvarende Blodlegemereceptorers Styrke i forskellige Levealdre. Med 1 Tavle. 1929 ..... 1.60
3. Krabbe, Knud H.: Recherches sur l'existence d'un œil pariétal rudimentaire (le corpuscule pariétal) chez les mammifères. Avec 11 planches (22 figures). 1929 ..... 2.80
4. Rosenvinge, L. Kolderup: Phyllophora Brodiæi and Actinococcus subcutaneus. With one plate. 1929 ..... 2.40
5. Thomsen, Oluf og Kettel, Karsten: Kvantitative Undersøgelser over de menneskelige Isoagglutininer Anti-*A* og Anti-*B*. 1929 ..... 0.65
6. Madsen, Th. et Schmidt, S.: Toxine et antitoxine diphtériques. 1930 ..... 2.00
7. Lundblad, O.: Die Hydracarinen der Insel Bornholm. Mit 9 Tafeln und 1 Textfigur. 1930 ..... 5.00
8. Lindhard, J. and Möller, Jens P.: On the Origin of the Initial Heat in Muscular Contraction. 1930 ..... 1.00

9. BIND (Kr. 17,45):

1. Børgesen, F.: Marine Algæ from the Canary Islands, especially from Teneriffe and Gran Canaria. III. Rhodophyceæ. Part III. Ceramiales. 1930 ..... 7.50
2. Ostenfeld, C. H. and Syrach Larsen, C: The species of the Genus Larix and their geographical distribution. With 35 illustrations and 8 maps. 1930 ..... 5.00
3. Schmidt, S.: Eksperimentelle Undersøgelser over forskellige Elektrolyters Indflydelse paa Difteritoksinets og det antidifteriske Serums Stabilitets- og Neutralisationsforhold med særligt Henblik paa Reaktionshastigheden imellem Toksin og Antitoksin. 1930 ..... 5.50
4. Hagerup, O.: Études des Types biologiques de Raunkiær dans la flore autour de Tombouctou. Avec 5 Planches. 1930 ..... 5.25

10. BIND (under Pressen):

1. Jensen, Ad. S.: Der grosse europäisch-sibirische Kreuzschnabelzug 1927. 1930 ..... 1.00
2. Kolderup Rosenvinge, L.: The Reproduction of Ahnfeltia Plicata. 1931 ..... 1.75
3. Weis, Fr.: Fortsatte fysiske og kemiske Undersøgelser over danske Hedejorder og andre Podsoldannelser. With an english Summary: Further investigations on danish Heath Soils and other Podsols. Med 2 Tavler. 1932 ..... 9.25
4. Engelbreth-Holm, J.: Undersøgelser over den saakaldte Erytroleukose hos Høns. 1932 ..... 2.75

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab.
Biologiske Meddelelser **X**, 5.

STUDIER OVER *INCURVARIA KOERNERIELLA* ZELL.

(LEPIDOPTERA, INCURVARIIDAE)

AF

AD. S. JENSEN

MED 32 FIGURER I TEXTEN
DEUTSCHE ZUSAMMENFASSUNG

KØBENHAVN
HOVEDKOMMISSIONÆR: LEVIN & MUNKSGAARD
BIANCO LUNOS BOGTRYKKERI A/S
1932

Pris: Kr. 2,90.

BIOLOGISKE MEDDELELSER

UDGIVNE AF

DET KGL. DANSKE VIDENSKABERNES SELSKAB

6. BIND (Kr. 18,10):

Kr. Ø.

1. Lundblad, O.: Zur Kenntnis der Quellenhydracarinen auf Møens Klint nebst einigen Bemerkungen über die Hydracarinen der dortigen stehenden Gewässer. Mit 7 Tafeln und 5 Textfiguren. 1926 ..... 5.00
2. Børgesen, F.: Marine Algæ from the Canary Islands, especially from Teneriffe and Gran Canaria. II. Phæophyceæ. 1926 .. 6.00
3. Ostenfeld, C. H.: The Flora of Greenland and its Origin. 1926 ..... 3.35
4. Fibiger, Johannes and Møller, Poul: Investigations upon Immunisation against Metastasis Formation in Experimental Cancer. With 5 plates. 1927 ..... 2.75
5. Lind, J.: The Geographical Distribution of some Arctic Micromycetes. 1927 ..... 1.50
6. Børgesen, F.: Marine Algæ from the Canary Islands, especially from Teneriffe and Gran Canaria. III. Rhodophyceæ. Part 1. Bangiales and Nemalionales. 1927 ..... 4.50
7. Lindhard, J.: Nogle Undersøgelser over den respiratoriske Kvotient under kortvarigt Muskelarbejde. 1927 ..... 1.00

7. BIND (Kr. 14,85):

1. Raunkiær, C.: Dominansareal, Artstæthed og Formationsdominanter. 1928 ..... 1.75
2. Petersen, C. G. Joh.: On some Biological Principles. 1928 ... 2.00
3. Vimtrup, Bj.: Undersøgelser over Antal, Form, Bygning og Overflade af Glomeruli i Nyren hos Mennesker og nogle Pattedyr. 1928 ..... 1.30
4. Bensley R. R. og Vimtrup, Bj.: Undersøgelser over de Rouget'ske Cellers Funktion og Struktur. En Metode til elektiv Farvning af Myofibriller. 1928 ..... 1.00
5. Thomsen, Oluf: Die Erblichkeit der vier Blutgruppen des Menschen, beleuchtet durch 275 Nachkommenschaftsindividuen in 100 AB (IV)-Ehen (nebst 78 Kindern, von denen nur der eine (AB)-Elter bekannt ist). 1928 ..... 1.00
6. Krogh, A. and Hemmingsen, A. M.: The Assay of Insulin on Rabbits and Mice. 1928 ..... 0.70
7. Johnsson, J. W. S.: L'Anatomie mandchoue et les Figures de Th. Bartholin, étude d'iconographie comparée. 1928 ..... 2.00
8. Kemp, Tage: Om Kromosomernes Forhold i Menneskets somatiske Celler. 1929 ..... 1.75
9. Weis, Fr.: Fysiske og kemiske Undersøgelser over danske Hedejorder. Med særligt Henblik paa deres Indhold af Kolloider og Kvælstof. With a Resumé in English. 1929.... 8.25

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab.
Biologiske Meddelelser **X**, 5.

STUDIER OVER *INCURVARIA KOERNERIELLA* ZELL.

(LEPIDOPTERA, INCURVARIIDAE)

AF

AD. S. JENSEN

MED 32 FIGURER I TEXTEN
DEUTSCHE ZUSAMMENFASSUNG

KØBENHAVN
HOVEDKOMMISSIONÆR: LEVIN & MUNKSGAARD
BIANCO LUNOS BOGTRYKKERI A/S
1932

I.

Om O. F. Müllers „Nøisomme Møll".

I Efteraaret 1930 blev der bragt mig nogle godt 10 mm lange, elliptiske, flade Kapsler, hver dannet af to sammenhængende Stykker af Bøgeblade og indesluttende en Larve; de var fundet i Hareskoven, og man bad mig om at bestemme dem.

Jeg erindrede da, at vor berømte Naturforsker Otto Friderich Müller havde beskrevet og afbildet slige ejendommelige Kapsler og Insektet, hvis Værk de er. Det herom handlende Skrift bærer Titlen: »Det nøisomme Møll«.[1]

I denne Afhandling beretter Müller, at han d. 12. August 1764 ved Randen af Fridrichsdal Skov fandt et lille, aflangt Stykke af et vissent Bøgeblad, der saa ud, som om det rundt om var afklippet med en Saks. Ved at søge mellem den Mængde af forrige Aars nedfaldne Blade, som dækkede Skovbunden, fandt han flere lignende Bladstykker. Ved nærmere Undersøgelse viste hvert Stykke sig i Virkeligheden at bestaa af to paa en og samme Maade afskaarne og paa alle Kanter til hinanden sluttende Bladstykker. Da han ved Hjælp af en Naal havde skilt de to Bladstykker fra hinanden, viste hvert sig atter at bestaa af 4 paa hverandre

[1] Skrifter, som udi det Kongelige Videnskabers Selskab ere fremlagde, og nu til Trykken befordrede, 12. Deel, p. 85—92, med Tavle (Kjøbenhavn, 1779). — Den samme Afhandling er udkommen paa Tysk, under Titlen: Die genügsame Motte, i: Otto Friderich Müllers kleine Schriften aus der Naturhistorie von dem Verfasser aus andern Sprachen übersetzt und herausgegeben von I. A. E. Goeze, p. 22—30 (Dessau, 1782).

lagte Plader; den inderste var den mindste, de øvrige tiltog i Størrelse efter deres Rækkefølge; de større Plader var ved Hjælp af fine Traade heftede bag paa de mindre, og alle var ens formede og anbragte efter samme Regel. Inden for disse to Pladesamlinger laa en Larve; »den fandt sig foruroeliget i sin Hytte, hvor dens Forfædre efter all Formodning, hidtil have været lige sikkre for Fuglenes Eftersøgen og for Naturforskerens Grandskning«, udbryder Müller i Begejstring over sit Fund.

Müller er klar over, at hvert Sæt Plader stammer fra sin Periode i Larvens Liv: Den unge Larve skærer ud af Bøgebladet to elliptiske Plader af ens Størrelse, $1^1/_2$ Linie i Længden og $1^1/_4$ Linie i Bredden; Sidekanterne fæstes sammen ved fine Traade, men Enderne forbliver aabne, for at Larven derigennem efter Behag kan udstrække og igen inddrage den forreste Del af sit Legeme. Naar Larven er vokset saa meget, at dette Dække er for lille, udskærer den sig to nye Plader, der hele Vejen rundt er lidt mere end en Linie bredere end de første, og med et næsten usynligt Spind fæster den det første Hus midt paa de ny og større Plader, hvis Sidekanter derefter sammenheftes, medens Enderne fremdeles lades aabne. Imidlertid vedbliver Larven at vokse og behøver igen et større Hus; derfor skærer den sig et tredie og endelig et fjerde Sæt Plader, med hvis Afpasning, Anbringelse og Fastheftelse det gaar til ganske som med de foregaaende.

Størrelsen af de enkelte Plader opgiver Müller som følger (omsat fra Linier til mm):

	Længde	Bredde
Første Plade	2,5 mm	2 mm
Anden —	5 —	3,5 —
Tredie —	7 —	5 —
Fjerde —	10—14 —	8—10 —

Naar man først kender disse Boliger, siger MÜLLER, vil man paa Skovbunden let faa at se de smaa Stykker visne Bøgeblade, som flytter sig fra et Sted til et andet, uden at man bemærker Bevægeren, idet kun Hovedet og de forreste Led, der er brunt farvede, rager frem, naar Larven bevæger sig.

Efter at have gennemgaaet de sædvanlige Hudskifter forvandler Larven sig om Høsten til Puppe. I denne Tilstand tilbringes Vinteren, og ved Foraarets Begyndelse kommer der en lille Sommerfugl ud; den parrer sig og lægger Æg paa de visne Bøgeblade.

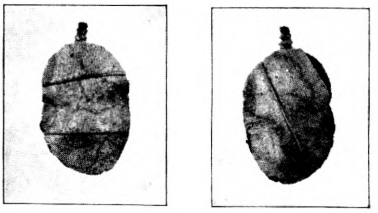
MÜLLER beskrev foruden Larven ogsaa det voksne Insekt; det hørte til Møllene, men han maatte lade Spørgsmaalet om dets Art henstaa uafgjort; enten var det en ukendt Art, eller det hørte til den af LINNÉ ganske kort beskrevne *Tinea calthella;* men denne Art opholder sig paa Koblomme[1] (*Caltha*).

Afhandlingen ledsages af en Tavle, hvorpaa er afbildet Larvens Kapsel set uden- og indenfra, et Bøgeblad med Huller efter den udskaarne Kapsel samt Larven, Puppen og Møllet.

Det danske Navn, som MÜLLER gav Insektet: »Det nøisomme Møll«, begrunder han ved, at visne Bøgeblade ene fyldestgør alle Larvens Nødvendigheder, tjener den baade til Klædebon og til Føde, og iøvrigt slutter han sin Afhandling med følgende Opfordring: »De Elskere af Guds smaa Skabninger, som have Leilighed om Sommeren at opholde sig i Skovegnen, hvor baade væsne Bøgeblade og Koeblommer ere almindelige, vil snart kunne hæve Uvisheden.«

Denne Opfordring er ikke efterkommet. Afhandlingen

[1] Benævnelse for Kabbeleje.



a b

Fig. 1. Kapsel beboet af en Larve, saaledes som man kan se den krybe om paa Skovbunden; a set fra Oversiden, b fra Undersiden. 1/1.

om det nøjsomme Møl er for saa vidt ikke glemt, som Müller's Biografer (Gosch, Collin o. a.) nævner den blandt hans Publikationer, men kun som Titel; derimod nævnes Afhandlingen overhovedet ikke i Faglitteraturen, hverken i den inden- eller udenlandske. For at kunne besvare Spørgsmaalet om Insektets Art maatte jeg derfor selv tage Sagen op til Undersøgelse.

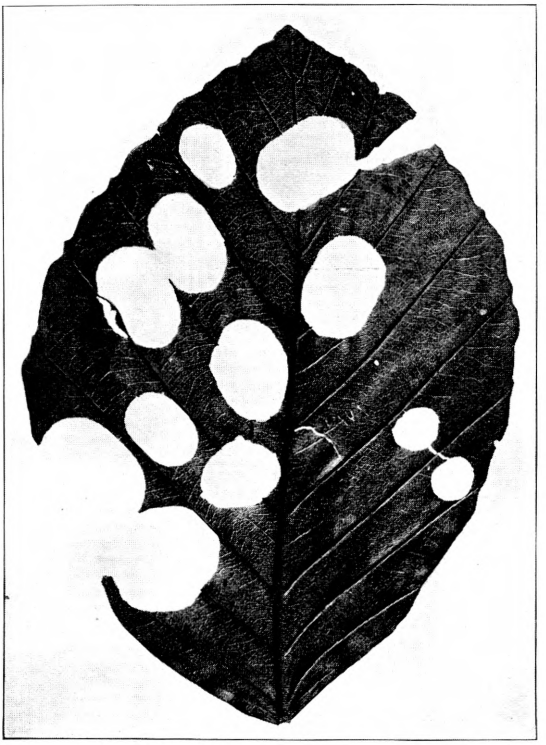


Fig. 2. Vissent Bøgeblad, hvoraf er udskaaret Stykker til Larvehuse af forskellig Størrelse efter Larvernes forskellige Størrelse. 1/1.

Paa den opgivne Lokalitet i Hareskoven fandt jeg paa Skovbunden de flade, af Larven beboede Kapsler (Fig. 1 a og b) i rigeligt Antal samt visne, gennemhullede Bøgeblade, hvoraf Kapselvæggene var skaaret ud (Fig. 2), og ogsaa nogle Blade med paabegyndt Udskæring af Kapselvægge (Fig. 3).

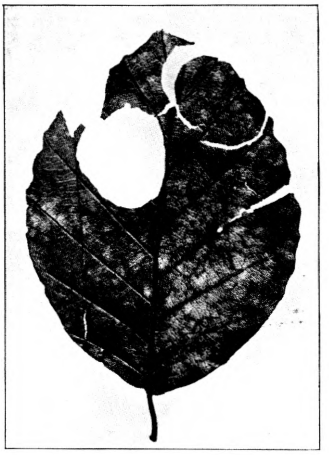


Fig. 3. Et vissent Bøgeblad med et næsten helt afskaaret Stykke samt et Hul efter en færdig Udskæring. $^1/_1$.

De om Efteraaret fundne Kapsler var ikke saa lidt forskellige i Størrelse, i Længde vekslende fra 12 til 19 mm og i Bredde fra 9 til 14,5 mm og saaledes for en Del betydelig større end de af MÜLLER i August Maaned maalte. Hvad Kapselens Opbygning angaar, forholder den sig som af MÜLLER angivet: betragter man Kapselen udvendig fra, synes saavel Over- (Fig. 1 a) som Undersiden (Fig. 1 b) lavet af et eneste Stykke; men set indvendig fra viser det sig, at hver Side bestaar af flere fast forbundne Bladstykker, der tiltager i Størrelse indefra udefter og er omtrent concentrisk ordnede (Fig. 4).

Fig. 4. Kapsler set indvendig fra; Væggen bestaar af flere Bladstykker, der tiltager i Størrelse indefra udefter. $^1/_1$.

Larverne holdt jeg i Glasskaale og kunde saaledes iagttage deres Færd. Jeg fodrede dem med nedfaldent Bøgeløv, som de gnavede af, idet de dog lod staa Fjerribberne eller tillige de grovere Netribber (Fig. 5). Naar MÜLLER skriver,

at Larverne kun afgnaver »Hinden paa Bladets Over- og Underflade uden at beskadige dets fine Fibrer og smaa fortørrede Masker«, mener han vistnok dermed, at Larverne afgnaver Bladkødet imellem Ribberne, men lader disse staa. Müller angiver tillige, at Larven ikke søger friske,

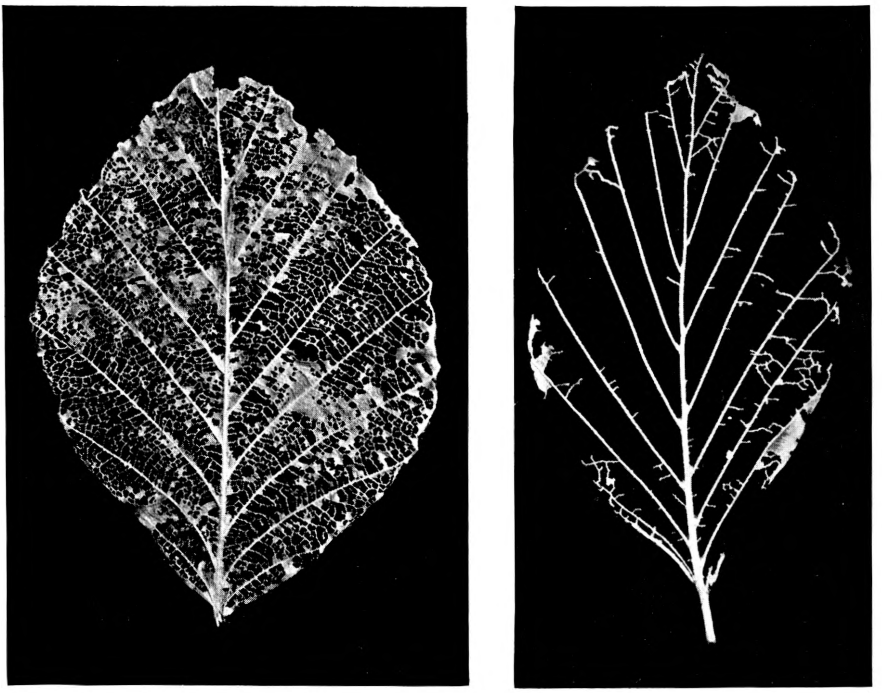


Fig. 5. Bøgeblade begnavede af Larver. $^1/_1$.

endnu fastsiddende Blade til Næring, men de paa Skovbunden liggende affaldne og mer eller mindre visne Bøgeblade, og Rigtigheden heraf kan jeg fuldtud bekræfte. Ekskrementerne er fint kornede; de aflægges ikke i Kapselen, men Larven skubber sig noget baglæns og lader dem falde udenfor.

Søger man efter Kapslerne i Foraaret, finder man dem

for det meste liggende mellem Skovbundens visne Bøgeblade, undertiden dog paa Løvets Overflade, derimod aldrig paa selve Jorden; mange af Kapslerne er ved et

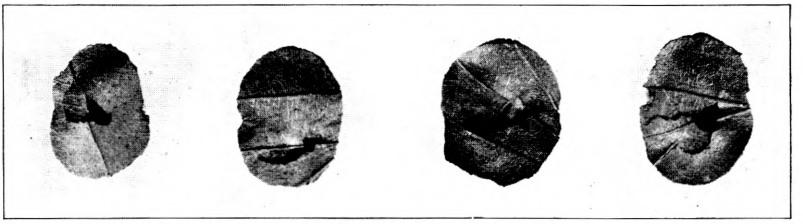
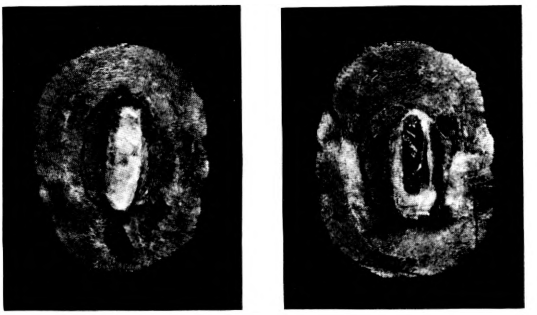


Fig. 6. Larvehuse, hvis ene Væg fremviser en Aabning, hvorigennem en Fugl har udtaget Larven. $^4/_3$.

Bundt fine Traade fæstet til Bladene, et Tegn paa, at Larven skal til at forpuppe sig. — Naar MÜLLER mener, at Larverne i deres Huse af Bladstykker er sikret mod Fuglenes Eftersøgen, har han i Hovedsagen Ret; jeg har dog fundet Kapsler, i hvis ene Side der var hugget Hul af et Fuglenæb, og hvoraf Larven var udtaget (Fig. 6); men det var kun meget faa Kapsler, som Fuglene havde opdaget. Endnu færre Larver var opsporet og ødelagt af Snyltehvepse (Fig. 7 a og b). Blandt de mange Hundrede Larvehuse, som jeg har samlet, har kun fire givet Snyltehvepse (1 ♀, 3 ♂). Dr. A. ROMAN ved Naturhistoriska Riksmuseum i Stockholm har vist mig den Venlighed at bestemme denne



a b

Fig. 7. Cocon af en Snyltehveps (*Ecphoropsis vexans*) liggende inde i Larvehuset; i a ses under Coconen Resterne af den ødelagte *Incurvaria*-Larve, i b er Coconen aabnet, saa at man ser Snyltehvepsen. $^2/_1$.

Snyltehveps for mig; det er en til den store Ichneumonidegruppe *Campoplegini* hørende Slægt *Ecphoropsis* og inden for denne den sjeldne Art *E. vexans* Holmgren. Som de flade Kapsler ligger paa eller mellem Skovbundens visne Løv, af hvilket Stof de ogsaa selv er bygget, er de virkelig godt skjult og ret vanskelige at faa Øje paa.

Nogle af Larverne holdt jeg ved almindelig Stuetemperatur, men de døde efterhaanden alle, hvilket ikke er saa mærkeligt, da Larven er bestemt til at overvintre paa den kolde Skovbund. Andre Larver havde jeg staaende i et uopvarmet Værelse, og en Del af dem forpuppede sig. I Slutningen af Februar til henimod Midten af Marts skete Forvandlingen. Pupperne skubbede sig halvt uden for Kapselen (Fig. 8), og Sommerfuglen sprængte Kitinhinden fortil paa Rygsiden, paa bestemte Steder. Der findes nemlig langs Midten af Mellembrystet, tildels ogsaa af Bagbrystet, ligesom en Ridse, efter hvilken Sprængningen finder Sted, ligesom den ogsaa foregaar paa tværs i Sømmen mellem For- og Mellembryst, i nogen Grad ogsaa mellem Mellem- og Bagbryst. Efter at Vingerne havde foldet sig helt ud, afgav Insektet en Draabe rødlig Væske fra Gattet — formodentlig Affaldsstoffer opsamlet i Tarmen under Metamorfosen. En Glaskrukke, hvor en Del af disse Sommerfugle var kommet ud af deres Puppehylstre, blev helt plettet af de størknede Væskedraaber.

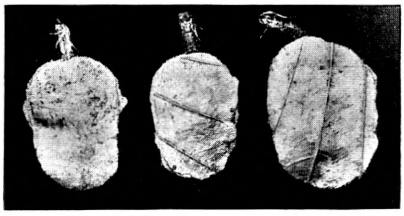


Fig. 8. Pupper, som har skudt sig halvt ud af Kapslen og nu sidder som tomme Hude, efter at Sommerfuglen er kommet ud. $^1/_1$.

Sommerfuglen (Fig. 9) viste sig at være *Incurvaria koerneriella* Zeller. Dens Forvinger er grønlige, metalglinsende,

Bagvingerne gennemskinnende, lysegraa, Haarene paa Hovedet lyst rustgule; Hannens Følehorn traadformede (ikke kamdannede); Vingefanget 15—19 mm.

Naar MÜLLER beretter, at Vinteren tilbringes i Puppetilstanden, maa det bero paa en Hukommelsesfejl, hvilket er forklarligt i Betragtning af, at Iagttagelsen er gjort i 1764, men først offentliggjort 13 Aar senere. Ved Iagttagelser i Naturen fandt jeg følgende: Den 19. April undersøgte jeg et Antal Kapsler, og de indeholdt alle Larver paa een nær, hvori der laa en Puppe. Den 26. April derimod var Pupperne i Flertal, idet der i de aabnede Kapsler fandtes 13 Pupper og kun 7 Larver. Ved Midten af Maj fandtes ingen Larver mere.

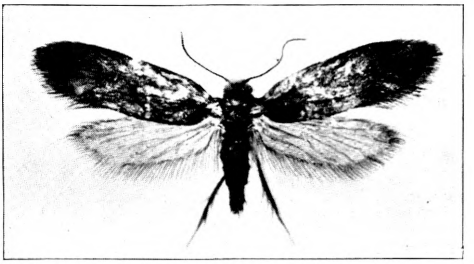


Fig. 9. *Incurvaria koerneriella.* $^{10}/_{3}$.

Arten overvintrer altsaa i Larvestadiet og forpupper sig først i det tidlige Foraar, ikke ved Vinterens Komme. Ved Midten af Maj kom Imagines frem, og allerede den sidste Dag i Maj var de atter forsvundne[1]. Det Tidsrum, i hvilket Arten optræder som Puppe og som Imago, er altsaa meget kortvarigt, nemlig henholdsvis ca. 1 Maaned og 14 Dage.

Slægten *Incurvaria* omfatter 27 europæiske Arter (SPULER)[2], hvoraf de 12, og deriblandt *I. koerneriella*, er fundet her i Landet (LARSEN)[3].

[1] Paa S. 10 i nærværende Afhandling er angivet, at det fuldkomne Insekt kommer frem langt tidligere, nemlig fra Slutningen af Februar til henimod Midten af Marts; men her drejede det sig, som nævnt, om Eksemplarer, der havde overvintret indendørs, og den højere Temperatur fremskynder som bekendt Udviklingen.

[2] A. SPULER: Die Schmetterlinge Europas, II. Bd., 1910, p. 465—66.

[3] C. S. LARSEN: Fortegnelse over Danmarks Microlepidoptera. Entomologiske Meddelelser, 11. Bd., 1910, p. 261—63.

Det angives, at denne Slægts unge Larver danner Miner i Blade, men at de senere næsten alle lever frit i flade Sække.

De eneste Forfattere, som — mig bekendt — foruden Müller har beskæftiget sig mere indgaaende med *Incurvaria koerneriella*-Larvens Biologi, er den i sin Tid berømte Miniaturmaler og Entomolog i Nürnberg Kleemann[1] og Englænderen Stainton[2], der begge i Hovedsagen beretter det samme som Müller, hvis Afhandling om samme Emne ikke er kendt af nogen af dem, saa lidt som af andre. Særlig udførlig og fængslende er den Skildring, som Kleemann har givet, og paa visse Punkter er den nøjagtigere end Müllers. Kleemann havde iøvrigt ikke selv fundet Dyret, men en Ven af ham, Körner i Frankfurt, havde sendt ham et temmelig stort Antal levende Larver, hvis Færd og Udvikling Kleemann fulgte og oplyste ved fortrinlige Tegninger. Ret træffende kalder han Larverne »de skildpaddeagtige«, fordi de paa Skildpaddevis er dækket af et Ryg- og et Bugskjold, som de bærer om med sig og kan trække sig ind under. Først langt senere, i 1839, blev Arten paa Grundlag af Figurerne hos Kleemann indført i Systemet af Zeller og kaldt *Incurvaria koerneriella*[3] til Ære for Körner.

Det har været mig en Glæde ved denne Undersøgelse at have opfyldt O. F. Müller's halvandet Aarhundrede gamle Ønske om at faa hans »nøjsomme Møl« bestemt.

[1] C. F. C. Kleemann: Beyträge zur Natur- und Insecten-Geschichte, I. Theil, p. 305–12, Tab. XXXVI. (Nürnberg, 1792).

[2] H. T. Stainton: The Natural History of the Tineina, Vol. XIII, p. 85–93, Pl. II, Fig. 3. (London, 1873).

[3] P. C. Zeller: Versuch einer naturgemässen Eintheilung der Schaben; Isis, Jahrg. 1839, p. 185. (Leipzig, 1839).

II.

Iagttagelser over *Incurvaria koerneriella* Aaret rundt.

Hverken Müller, Kleemann eller Stainton kendte yngre Stadier af Larven end dem, som træffes paa Skovbunden i deres Kapsler. Men Stainton meddeler (l. c. p. 84), at Friedrich Hofmann, Regensburg, har iagttaget de unge Larver minerende i Bøgeblade. Lignende Angivelse finder man hos senere Forfattere; hyppigere nævnes den dog som minerende i Birkeblade, jfr. bl. a. Boas[1].

Bortset fra de udvoksne Larvers Biologi maa Kendskabet til *Incurvaria koerneriella* siges at være meget mangelfuldt; og da jeg nu var kommen ind paa denne Undersøgelse, besluttede jeg mig til at fortsætte.

I en stor Glaskrukke anbragte jeg nylig udsprungne Bøgegrene i et Glas med Vand for at holde dem friske og paa Bunden af Krukken, mellem visne Bøgeblade fra Skovbunden, en Del Kapsler indeholdende Pupper, hvoraf de smaa Sommerfugle efterhaanden kom frem. De lagde Æg, ikke paa de visne Blade fra i Fjor, men paa de nys udsprungne Bøgeblade; og af disse Æg klækkedes smaa Larver, som begyndte at minere i Bladene. Efter saaledes at have lært Æggenes og de paabegyndte Miners Udseende at kende lykkedes det mig at genfinde dem i Naturen paa den Lokalitet i Hareskoven, hvorfra jeg havde mit Materiale.

Forinden havde jeg d. 17. Maj i Hareskoven iagttaget 25 Imagines af *Incurvaria koerneriella;* de var ret lette at se, som de sad paa de lysegrønne Bøgeblade, de fleste paa Undersiden; adskillige af dem var ifærd med at parre sig; dog fandt jeg endnu ingen Æg. Men d. 7. Juni fandtes sammesteds paa Bøgebladene Æg og smaa Miner ganske

[1] J. E. V. Boas: Dansk Forstzoologi, 2. Udg., 1923, p. 548.

svarende til dem, jeg havde faaet frem ved Klækning i Glaskrukken, og paa Materiale, som fra Tid til anden hentedes fra Skoven, kunde jeg følge Udviklingen nogenlunde planmæssigt.

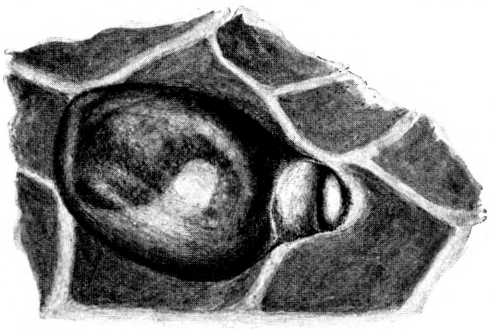


Fig. 10. Et Ægkammer med en nylig udklækket Larve; til højre ses det Hul, der fremkommer, naar Hunnen borer Ægget ind i Bladet fra dets Underside. $^{45}/_{1}$.

Hunnen stikker Æggene, der har en tynd, blød Skal, enkeltvis ind paa Bladets Underside, ind i Bladkødet, hvor der omkring Ægget danner sig en Blære, synlig baade paa Bladets Over- og Underside som en svagt fremtrædende Bule, hvis Diameter er ca. 0,5 mm. Paa

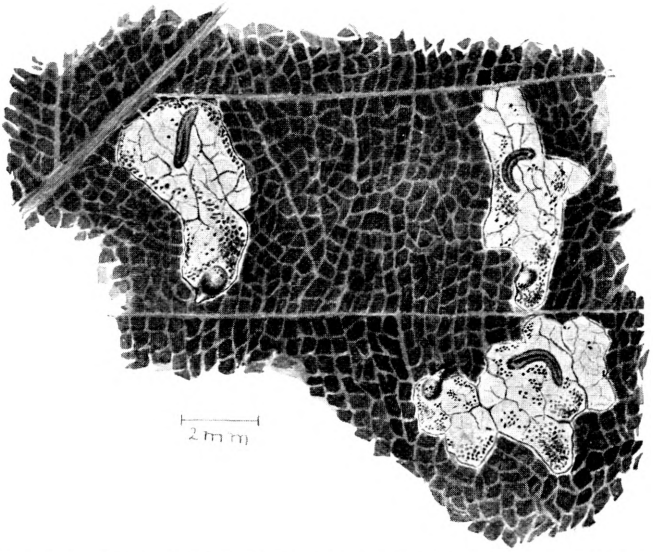


Fig. 11. Et Stykke af et ungt Bøgeblad, tegnet ved gennemfaldende Lys og visende tre Miner; i hver af dem ses en Larve, dens fintkornede Ekskrementer og et Ægkammer. $^{5}/_{1}$.

Bladundersiden ses tydeligt et Hul, frembragt af Hunnens Læggeapparat, og derfra en kort Gang, der fører ind til den af Bladet dannede Blære, i hvilken Ægget ligger, og som det helt udfylder[1]. I dette Ægkammer klækkes Larven (Fig. 10) og baner sig derfra Vej ud i Bladet, imellem Over- og Underhuden, for at gnave det grønne Væv i sig, men ladende den tynde Hud urørt. Larven er, med andre Ord, minerende. Til at begynde med har Larven kun Forenden ude i Bladkødet, men Bagenden i Ægkammeret, hvorfor dette efterhaanden fyldes med Ekskrementer. Larven gnaver sig i Bladet ikke frem kun i een Retning, men til flere Sider, hvorved der fremkommer en mer eller mindre uregelmæssig saakaldt Pletmine eller, efter

Fig. 12. Miner i Bøgeblad, fotograferet ved paafaldende Lys. $^5/_4$.

[1] Om Æglægningen hos en anden minerende *Incurvaria* jfr. den smukke Undersøgelse af O. Lundblad: Lilla Vinbärsmalen, *Incurvaria trimaculella quadrimaculella* Höfn. (Meddelande N:o 374 från Centralanstalten för försöksväsendet på jordbruksområdet, Lantbruksentomologiska avdelningen N:o 59. Stockholm, 1930).

den Hedicke-Hering'ske Terminologi, en Stigmatonom (Fig. 11). Minerne er iøjnefaldende ved deres i paafaldende Lys (Fig. 12) lyst gulbrune Farve, der afviger stærkt fra den urørte Bladplades grønne Farve; i gennemfaldende Lys er de klare og gennemsigtige (Fig. 13). I Minerne ser man talrige fine, sorte Korn, det er Larvens Ekskrementer; disse samles iøvrigt efterhaanden ude i Minens Periferi, især ved den Rand af Minen, som ligger ved Ægkammeret (jfr. Fig. 13); det er Larven selv, der saaledes renser Minens Midtparti for Ekskrementer, muligvis i Forudanelse om, at denne Del af Minen senere skal skæres løs fra Bladet og være dens frie Bolig; man ser Larven med Kindbakkerne gribe de smaa Ekskrementkorn et for et og efterhaanden lægge dem ud i Minens Omkreds. Møder Larven under Gnavningen Bladets Hovedribbe eller en af

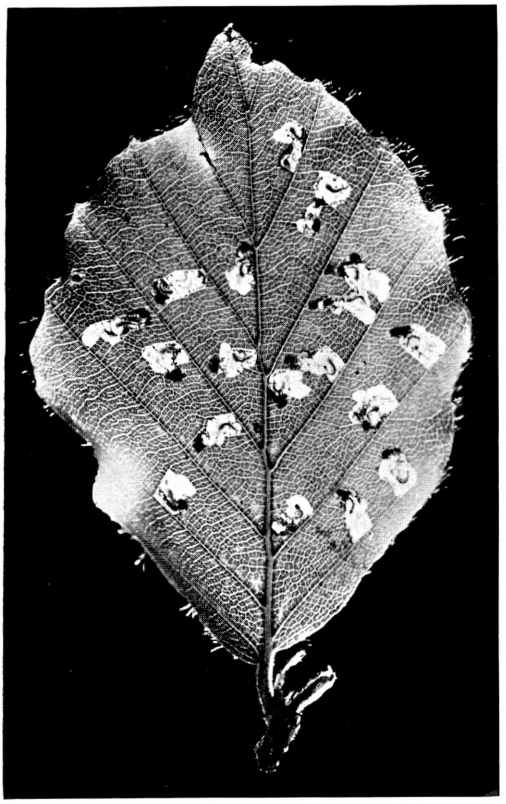


Fig. 13. Miner i Bøgeblad, fotograferet i gennemfaldende Lys. Man ser i Minen den spæde Larve samt Larvens Ekskrementer, der ligger ude i Periferien, især ved Ægkammeret, der er fyldt med Ekskrementer (den sorte Plet). $^5/_4$.

de kraftige Biribber, viger den enten tilside eller søger et andet Sted hen i Minen, hvor den fortsætter Gnavningen. De svagere Ribber, som danner et Maskenet, lader Larven ogsaa delvis staa, men gennemgnaver dem, hvor det er nødvendigt for den videre Fremtrængen i Bladkødet, og da især de svageste.

Paa den undersøgte Lokalitet fandtes Minerne paa Blade saa langt nede, at disse næsten rørte ved Jorden, og opefter til en Højde af henimod 3 m; de var anbragt dels paa ganske lave Bøge, dels paa det nedre Bladhang af større Bøge[1]. Paa nogle af de angrebne Bøgeblade var der kun en eller nogle faa Miner, men ikke sjeldent flere, paa et Blad endog 29.

Den 16. Juni iagttoges under Forstørrelsesglas en Larve, der var ifærd med at lave sig en Kapsel af Minen; den havde allerede skaaret en Plade ud af Minens Underside, dog saaledes, at Pladen endnu fastholdtes ved to smalle Broer, en for hver Ende af Pladen; den var nu ifærd med at skære — eller rettere bide — en tilsvarende Plade, i Omfang meget nær svarende til den først udskaarne, ud af Minens Overside; Snittet førtes ikke helt rundt, men deltes i flere, saaledes at ogsaa denne Plade ved smalle Broer holdtes fast til Bladet. Enkelte Ekskrementkorn, der endnu laa i Minen indenfor den fremtidige Kapsel, fjernedes ved, at Larven greb dem mellem sine Kindbakker og lempede dem ud gennem en af Snitspalterne. Tilsidst overbedes Broerne, og Larven var fri, kunde vandre afsted omgivet af det af Minevæggene (Bladets Epidermis) dannede Hylster. Men det kan ogsaa hænde, at et Larvehus, efter at

[1] Jfr. dog hertil Bemærkningen S. 21, Anm. 1, om Miner i Blade, der sidder langt højere oppe paa Bøgene.

den sidste »Bro« er overgnavet, endnu fastholdes nogen Tid i Hullet paa Bladet, hvorfra det stammer, ved Hjælp af fine Traade, som Larven har spundet hen over Snitspalten.

Under Minens Udskæring, ligesom ogsaa ved Gnavningen, maa Larven ofte stille Hovedet under en Vinkel med Kroppen, hvilket kan lade sig gøre, da der er stor Bevægelighed imellem Hovedet og 1ste Brystring.

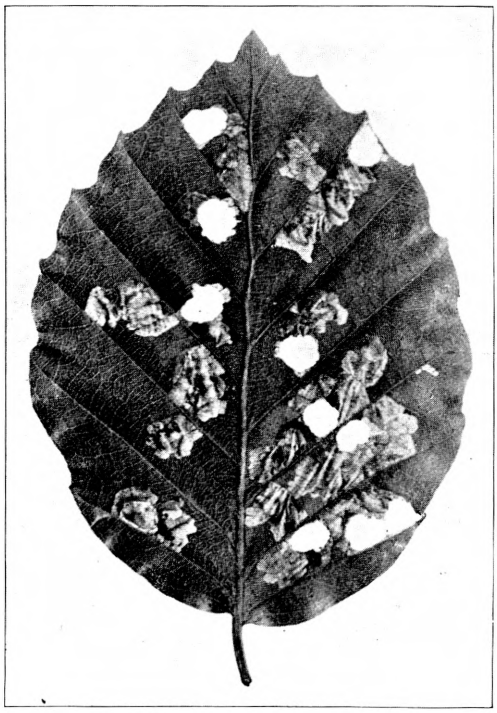


Fig. 14. Samme Blad som i Fig. 12, men fotograferet Dagen efter; man ser nu foruden Miner Huller efter udskaarne Larvehuse.

Hylsterets Form er elliptisk, nærmende sig til det kredsrunde, ofte dog mer eller mindre uregelmæssig; det er aabent fortil og bagtil, men paa Siderne er Pladerne forbundne ved fint Spind. Maal af nogle Hylstre vil vise Størrelsen:

Længde	Bredde	Længde	Bredde
5 mm	4 mm	4 mm	3 mm
5 —	4 —	4 —	3 —
5 —	3,75 —	4 —	3 —
5 —	3 —	3,5 —	3 —
4,75 —	3 —	3,25 —	2,75 —
4,25 —	4 —	3,25 —	2,25 —

Larvehylsterets tidligere Plads paa Bladet markeres ved et Hul, omgivet af Resten af Minen som en uregelmæssig, brungul (paa Fig. 15 lys) Bræmme. Da Hylsteret er

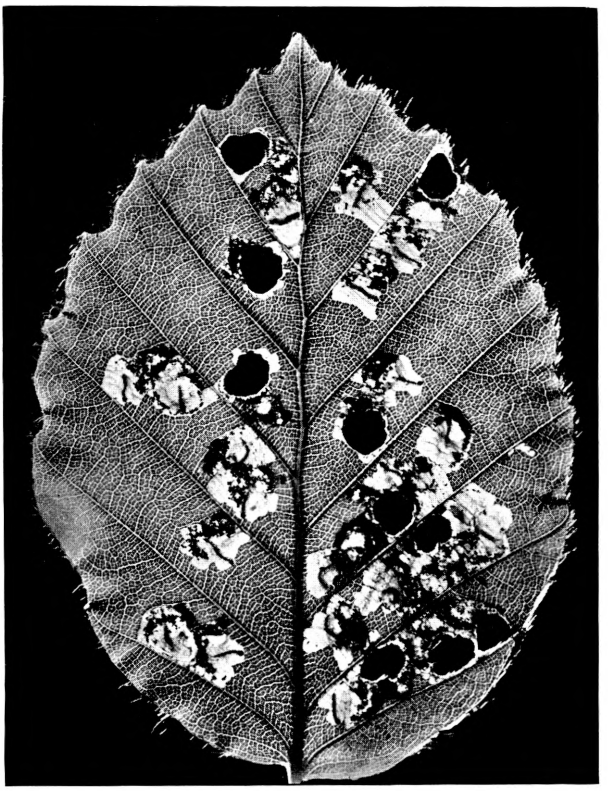


Fig. 15. Samme Blad som i Fig. 14, men fotograferet i gennemfaldende Lys; de store sorte Pletter er Huller efter de udskaarne Larvehuse, den lyse, uregelmæssige Bræmme udenom dem er Resten af Minen; i Minerne ser man Larven og dens kornede Ekskrementer. $^3/_2$.

noget konveks, er det tilsvarende Hul i Bladet gennemgaaende lidt større.

Som Regel kryber Larven med Hylsteret vandret, men ogsaa ofte med det paa Højkant. Er Larven ikke i Bevæ-

gelse, fæster den Hylsteret til Underlaget ved Hjælp af fine Traade, hvad enten Hylsteret staar paa Højkant eller hviler paa Fladen; i sidste Tilfælde kan Larvehuset være tøjret saa fast, at det ikke lader sig stryge af med en blød Pensel.

Efter at Larven har dannet dette første Hylster, opholder den sig endnu i nogen Tid paa Bøgen, paa de grønne Blade, og æder af dem; den gnaver sig gennem Hudlaget ind til det grønne Væv, som den fortærer; men den lader det grovere Maskenet, som Ribberne danner, blive staaende, tildels ogsaa det svagere; derved fremkommer et karakteristisk, yderst fintmasket Gnavspor paa Bladet. Huden paa Bladets ene Side maa Larven altid igennem, men Hudlaget paa den anden Side ses ved gennemfaldende Lys at være snart urørt, snart gnavet væk.

Larven har, som tidligere nævnt, renset Kapselen for Ekskrementer, allerede inden denne er helt løsnet fra Minen; heller ikke senere ses Ekskrementer i Larvehusene, idet Larven nu udtømmer dem gennem de frie Spalter for Enderne af Boligen.

Den 21. Juni blev Findestedet i Hareskoven undersøgt paany, og paa mange af de angrebne Bøgeblade var der i hver Mine et anseligt Hul fremkommet ved, at Larven havde skaaret sig Hus ud af Minevæggen. Larvehusene fandtes undertiden paa Bøgebladene, hvor de næsten altid stod lodret, i et Par Tilfælde paa Stammerne. Men flest Larvehylstre fandtes under Bøgene, paa forskellige derunder voksende Planter, som Bingelurt, Steffensurt, Hindbær o. s. v., og en Del laa paa de visne Blade under Bøgene. Det var øjensynligt, at Larverne var i Færd med at forlade Bøgene. Alle Larvehusene var bygget af Bladenes Epidermis, og der var ingen Tegn paa, at Larverne var ifærd med at udskære nye Huse.

Den 28. Juni og 5. Juli besøgtes Lokaliteten igen. Paa langt de fleste af de angrebne Bøgeblade var der nu Huller efter udskaarne Larvehylstre[1], selv om der paa nogle Blade endnu saas Larver i Minerne. Frie Larvehuse fandtes ikke længer paa Bøgene eller paa de under dem voksende Planter, derimod i betydeligt Antal paa og mellem Løvet under Bøgene; de Larver, der forrige Gang ($^{21}/_{6}$) fandtes paa forskellige Planter under Bøgene, var øjensynlig søgt ned paa Skovbunden.

Foruden disse Larvehuse dannet af Epidermis fandtes imidlertid paa Skovbunden en anden Slags Huse; de var større og navnlig lette at kende ved deres brunlige Farve. Aabnedes et saadant Hylster, viste det sig at have dobbelte Vægge: udvendig en brunlig Væg skaaret ud af et vissent Bøgeblad fra ifjor, indvendig en i Diameter ca. 1—2 mm mindre, kun af Bladepidermis bestaaende Væg. Larverne havde skaaret sig et nyt Hylster af de visne Blade og ved Hjælp af Spind fastgjort dets Plader til Ydersiden af det oprindelige Hus. En Vejledning til at finde disse nye Larvehuse frembød de mange visne Bøgeblade, hvoraf de var skaaret ud, og som havde Huller af tilsvarende Størrelse — ved saadanne Blade kunde man som Regel være sikker paa at finde Larver med nye Huse. Der fandtes ogsaa nogle Larvehuse, som kun havde faaet den ene Plade af vissent Løv fæstet uden paa det oprindelige Hylster, og Larven sad nu saaledes paa Bladet, at den alt udskaarne Plade dækkede dens Ryg, medens den af det visne Blad under sig var ifærd med at udskære den anden, i Omfang nøjagtig

[1] Hullernes karakteristiske, elliptiske Form bevirkede, at man nu kunde se, at der paa Bøgene var Blade angrebne betydelig højere oppe end angivet S. 17, Anm. 1, i hvert Fald til en Højde af 6 m; og da der i Højskoven fandtes Larvehuse under de kuplede Bøge, har de Blade, hvorfra disse Larvehuse stammede, siddet langt højere oppe.

tilsvarende Plade[1]. — Der maatte være store Mængder af de ny Larvehuse paa Lokaliteten, thi Blade med Huller af tilsvarende Størrelse fandtes almindelig paa Skovbunden over en ret betydelig Strækning.

De nye Huse var gennemgaaende mere regelmæssig elliptiske end de første, af Epidermis udklippede Hylstre, og noget større, som det vil fremgaa af nedenstaaende Maal:

Længde	Bredde	Længde	Bredde
7 mm	5,5 mm	5,5 mm	4,25 mm
6,5 —	5,5 —	5,25 —	4 —
6,5 —	5,25 —	5 —	4,25 —
6,5 —	5,00 —	5 —	4 —
6,25 —	4,75 —	4,5 —	4 —
5,75 —	4,25 —		

Til Kontrol var nogle i Epidermhuse boende Larver anbragt i en Glaskrukke, hvori der fandtes visne Bøgeblade; nogen Tid efter havde Larverne faaet et nyt Hus, der var større og afveg ved en gulbrun Farve og ved nærmere Undersøgelse viste sig at være skaaret ud af et vissent Blad. Der var da ogsaa i de visne Blade skaaret Huller af tilsvarende Størrelse.

Forholdet er altsaa det, at Larverne danner det første Hus af Minens Vægge (Bladets Epidermis); derefter kommer Larverne ned paa Jorden og skærer sig af visne Bøgeblade fra i Fjor et nyt og lidt større Hus, som de ved Spind fæster udenpaa det første, hindeagtige Hylster[2].

[1] Müller giver (l. c. p. 88—89) en noget anden Fremstilling, idet han først lader Larven udskære b e g g e de ny Plader, derefter krybe op paa den ene af dem og ved fint Spind fæste det gamle Hus dertil og tilsidst med sine Brystfødder dreje den anden Plade saa længe, til dens Rand falder sammen med Randen af den Plade, der allerede er fastheftet.

[2] Ved fornyet Eftersyn af Larvehusene fra Efteraaret og Vinteren kunde det første, af Epidermis bestaaende Hylster endnu ofte paavises aller inderst som en ubetydelig, hindeagtig Plade, der er saa tynd, at den let kan overses.

Ved den meget grundige Søgen paa Skovbunden fandtes ogsaa nogle Larvehuse af lignende Størrelse som de af visne Blade udskaarne og ligeledes med de hindeagtige Plader indenfor; men de var grønne, og tilsvarende Huller fandtes i nedfaldne, endnu grønne Bøgeblade. Men Larvehuse af den Slags, der iøvrigt ogsaa var fremkommet ved Stueforsøgene, var forholdsvis sjeldne og maa antages at være Undtagelser i Naturen.

Larverne i disse nye Huse (Nr. 2) begnavede nedfaldne Bøgeblade paa lignende Maade, som det tidligere er beskrevet for de yngre Larvers Vedkommende, men kraftigere, idet alle de fine Netribber blev gnavet væk, og der af de grovere Netribber kun stod Stumper tilbage; og Gnavet var ført helt igennem Bladpladen, ingen Steder stod Epidermis tilbage. Spørgsmaalet om, hvilken Slags Blade Larverne lever af, løstes paa følgende Maade: I en Glasæske anbragtes nogle af de paagældende Larver sammen med lutter visne Bøgeblade fra i Fjor, men endnu halvanden Uge efter var det ikke til at se, at Bladene var rørt. Derefter blev der yderligere lagt nogle nedfaldne Blade fra i Aar ned til Larverne, og allerede næste Dag var de begnavet; Dag for Dag voksede de begnavede Flader i de halvvisne Blade i Omfang, og tilsidst var der kun et kniplingsagtigt Ribbenet tilbage. Andre Eksperimenter førte til lignende Resultat. Og ganske det samme iagttoges i Naturen: ingen af de fjorgamle Blade var begnavet, derimod fandtes der tydelige Gnavspor paa mange af de nedfaldne Blade fra i Aar.

Man tør altsaa sige, at Larverne paa dette Stadium lever af Aarets nedfaldne, mer eller mindre visne, men endnu bladgrøntholdige Blade.

Den 7.—10. Juli fandtes i Glasæskerne 8 Larvehuse af

en Størrelse, som overgik de andres, og paa de visne Blade Huller af tilsvarende Størrelse. Da disse Huse aabnedes, viste deres Vægge sig at bestaa af 3 Sæt Plader: inderst en tynd Plade af Epidermis, derefter en lidt større Plade skaaret ud af et vissent (i to Tilfælde grønt) Blad i hele dets Tykkelse og yderst en igen lidt større Plade, som i alle Tilfældene var skaaret ud af visne Blade. Kalder vi det oprindelige, kun af Minevæggen dannede Hus for Nr. 1 og det næste, med sit uden paa Nr. 1 fæstede ny Sæt Plader, for Nr. 2, er vi altsaa nu med det af 3 Sæt Plader dannede Hylster naaet til Larvehus Nr. 3, hvis Dimensioner var følgende:

Længde	Bredde
10,5 mm	8 mm
10 —	7,5 —
10 —	7,25 —
9,5 —	6,75 —
9,25 —	7 —
9 —	7,25 —
8 —	6,5 —
8 —	6 —

Under Larvens Udskæring af et nyt Hylster iagttoges følgende: Paa et vissent Bøgeblad var fæstet et Hylster Nr. 2, hvis Larve havde skaaret ud af Bladet en ny og større Plade, idet dog et Stykke (ca. $^1/_{20}$ af Periferien) endnu stod tilbage som en smal Bro, og den ny Plade desuden holdtes i Leje ved enkelte fine Traade, som var ført fra dens Rand over til den faste Bladplade. Fra Siderandene af den Plade af Larvehuset Nr. 2, der vendte ned mod Bladet, var der spundet smaa Bundter af fine Traade over til den ny Plade, hvorved Larvehus Nr. 2 altsaa var fastgjort til den ny Plade af Larvehus Nr. 3; Fig. 16 viser dette Forhold, efter at Larven har faaet skaaret den ny Plade ud

af Bladet. I dette Tilfælde var Udskæringen sket ved et enkelt, fortsat Snit, men den kan ogsaa ske ved flere, af smalle Broer midlertidig adskilte Snit.

Et andet Sted paa samme Bøgeblad var en Larve ligeledes ved at danne sig et nyt Hylster, men den havde allerede faaet den ene af de ny Plader skaaret ud af Bladet og fæstet den uden paa sit Hylster, og Larven var nu ifærd med at udskære den anden, tilsvarende Plade, som dog endnu holdtes fast til Bladet ved en smal Bro og ved enkelte fine Traade hen over Snittet.

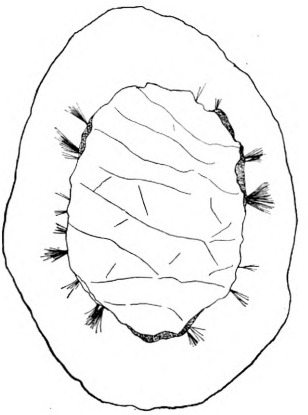


Fig. 16. Skematisk Tegning: I Midten ses et Larvehus, hvis nedre Plade ved Bundter af fine Traade er fæstet til en ny og større Plade, som Larven har skaaret ud af et Blad.

Faa Dage senere (d. 12. Juli) besøgtes Lokaliteten i Hareskoven og ogsaa dèr var nu Larvehuse Nr. 3 at finde, ikke vanskelige at skelne fra Larvehuse Nr. 2 ved Størrelsen. Følgende Maal toges af nogle Eksemplarer:

Længde	Bredde	Længde	Bredde
10,5 mm	8 mm	9,5 mm	7 mm
10,25 —	8 —	8,5 —	6,5 —
10 —	8 —	8,5 —	6,25 —
10 —	7,75 —	8 —	6,5 —
9,5 —	7,25 —	7,75 —	6,5 —

Larvehusene Nr. 2 var endnu de fremherskende, men der var dog ikke saa faa af de større Larvehuse Nr. 3.

Den 2. August gav en Undersøgelse af Lokaliteten i Hareskoven til Resultat, at der nu kun fandtes ret faa Larvehuse Nr. 2; Larvehusene Nr. 3 var nu de dominerende, og sam-

tidig var der kommet nogle ny, større Larvehuse til, som ved Aabningen viste sig at være sammensat af 4 Sæt Plader, idet der udenpaa de 3 forrige Sæt var føjet et fjerde, større Par. Disse Larvehuse Nr. 4 havde følgende Dimensioner:

Længde	Bredde	Længde	Bredde
16 mm	11 mm	12 mm	9,5 mm
15 —	11 —	12 —	9 —
14,5 —	11,5 —	11,5 —	9,5 —
14 —	11 —	11 —	9 —
13 —	10 —		

Blandt Larvehuse Nr. 4 fra andre Lokaliteter fandt jeg tre, som var større og havde følgende Dimensioner:

Længde	Bredde
17 mm	14 mm
16,5 —	13 —
16,5 —	12 —

Larverne i disse Huse (Nr. 4) lever ogsaa af nedfaldent Løv fra i Aar, begnaver senere paa Aaret endog saadant, som er helt vissent (brunt); og de er nu saa kraftige, at de kan skelettere Bladet, saa at undertiden kun det grove, fjerformede Ribbenet staar tilbage. Desuden begnaver de i nogen Grad de visne Blade fra i Fjor, ligesom de i Glasskaalene var tilbøjelige til at gnave ind i hinandens Kapsler, saa at disse fik en uregelmæssig, takket Rand; ja de gnavede endog Stykker af deres eget Hylsters ydre og indre Plader; man kan ogsaa i Naturen finde Larvehuse, hvor nogle af de indre Plader mangler — formodentlig er de spist af Larven selv.

D. 16. August var Antallet af Larvehuse Nr. 4 taget til. D. 23. August var Forholdet følgende: 2 Larvehuse Nr. 2,

28 Larvehuse Nr. 3 og 86 Larvehuse Nr. 4[1]; 6. September: 3 Larvehuse Nr. 2, 49 Larvehuse Nr. 3 og 130 Larvehuse Nr. 4. Man ser altsaa, at fra Slutningen af August er det Larvehusene Nr. 4, der dominerer[2].

Imidlertid fandtes d. 23. August to Larvehuse, som ved den nærmere Undersøgelse viste sig at bestaa af fem Lag og saaledes repræsenterede et Larvehus Nr. 5. De optraadte dog kun sparsomt, idet der imellem flere Hundrede Larvehuse samlede fra d. $^{23}/_{8}$ til d. $^{13}/_{9}$ kun fandtes fem saadanne Eksemplarer[3]. De havde følgende Dimensioner:

Længde	Bredde
18,5 mm	14 mm
18,5 —	13 —
17,5 —	12 —
16 —	12 —
15,5 —	11,5 —

Ogsaa i en Glasæske, hvori der fandtes flere Eksemplarer af Larvehuse Nr. 4, skar en Larve sig et nyt Dække af et vissent Blad; denne 5-pladede Kapsel var 16 mm lang.

D. 4. Oktober samledes et Antal Larvehuse, hvoraf 5 hørte til Nr. 3, 40 til Nr. 4 og 1 til Nr. 5.

[1] Disse Larvehuse samledes i Store Dyrehave, hvor der stedvis forekom betydelige Mængder af dem. Et Sted fandtes de under besynderlige Forhold: En Tue af den røde Skovmyre (*Formica rufa*) var delvis revet ned af Mennesker, og Myrerne var travlt beskæftiget med at bygge den op paany; blandt det Materiale, Myrerne var ved at slæbe sammen, var der Larvehuse af vor *Incurvaria*, og der laa mange af dem paa Tuens Overflade; der var Larver i de Huse, Myrerne slæbte af med, men de formaaede ikke at gøre Modstand mod de kraftigere Myrer.

[2] Blandt Larvehusene Nr. 4 var der et, som var grønt, idet de yderste Plader var skaaret ud af et grønt Blad, som fandtes tæt ved; det er tidligere omtalt (S. 23), at Plade Nr. 2 undertiden kan være skaaret ud af et grønt Blad, men blandt de større Hylstre (Nr. 3 og Nr. 4) var dette det eneste blandt flere Hundrede.

[3] Ved at underkaste en Del fjorgamle Hylstre et fornyet Eftersyn fandtes der blandt dem 6, hvis Vægge ogsaa bestod af 5 Plader.

Vi er nu naaet til det Tidspunkt, da Undersøgelserne paabegyndtes Aaret forud, og vi har saaledes fulgt Artens Livsløb Aaret rundt. Et og andet kan der dog endnu være at tilføje.

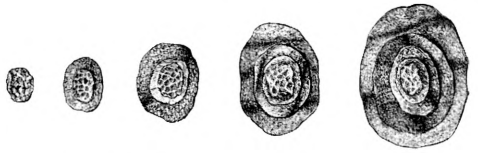


Fig. 17. Den ene Væg af Larvehuse Nr. 1—5, set fra Indersiden, for at vise, hvorledes Pladerne vokser i Antal og Størrelse. 1/1.

Med Hensyn til Anbringelsen af de af visne Bøgeblade udskaarne Stykker bemærker man, at Larven næsten altid lader Bladets Underside være Yderside i Kapslen (jfr. Fig. 18). Da Undersiden paa et vissent Bøgeblad er svagt konveks, opnaar Larven ved at vælge Bladets Underside til Yderside i Kapslen, at denne bliver lidt buget, saa at Larven har forholdsvis god Plads inde i den. Endvidere opnaas ved denne Ordning, at Bladstykkernes Rande slutter tæt sammen[1].

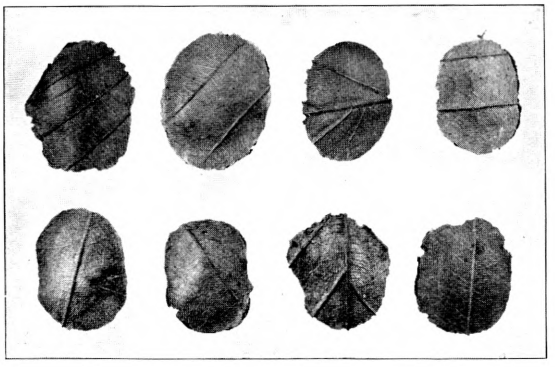


Fig. 18. Larvehuse skaarne ud af visne Bøgeblade; man ser, at Bladenes Underside med de stærkt fremtrædende Ribber vender udad. 1/1.

I Glassene, hvori jeg holdt Larverne, krøb de ret livligt omkring paa følgende Maade: Naar Larven føler sig sikker, strækker den Hovedet, Brystet og de forreste Bagkropsringe ud af Hylsteret; den fremskudte Del af Legemet er overmaade bevægelig, svinges søgende i alle Retninger, op-

[1] Jfr. hermed tilsvarende Bemærkninger af Kleemann (l. c. p. 311).

efter og nedefter og til Siderne; efter at have orienteret sig bøjer Larven Hovedet ned mod Underlaget, fæster sig til dette ved Hjælp af en Smule Klæbestof, udskilt fra Underlæben, bøjer Hovedet i en Vinkel nedefter — hvilket kan lade sig gøre, da der som tidligere sagt er stor Bevægelighed imellem Hovedet og 1ste Brystring —, trækker med en hastig Bevægelse den fremskudte Del af Legemet tilbage indenfor Hylsteret og fører derved dette et Stykke frem; derpaa løsner Larven sig fra Klæbepunktet, strækker paany den forreste Del af Legemet frem og gentager den samme Proces. Paa denne Maade og tillige ved Kindbakkernes og Brystfødder-nes Hjælp haler Larven Huset stødvis afsted. Iøvrigt nøjedes Larverne ikke med at krybe om paa de i Glassene anbragte Blade; de kunde ogsaa klatre op ad de lodrette Glasvægge ved Hjælp af de klæbrige Traade, som de spandt fra Kirtler paa Underlæben og fæstede paa Glasset. Ved Hjælp af det klæbrige Spind krøb Larverne endog hen under Glaslaaget, saa at Kapselen hang frit ned. Naar Larven havde naaet en Plads, der passede den, hæftede den Kapselen fast til Glasset ved Hjælp af et Bundt Traade. Vil Larven op ad en skraa eller lodret Flade, hvor Huset kunde glide tilbage, sikrer den sig mod denne Eventualitet paa følgende Maade: Naar den har trukket Huset efter sig op til Befæstelses-punktet, fører den, inden den paany strækker sig frem, en Traad fra dette Punkt hen til Husets Forkant, saaledes at Huset ikke kan glide ned ad Skraaningen; og først da strækker Larven sig opefter og fastgør sig til et nyt Punkt o. s. v. — Føler Larven sig foruroliget, trækker den sig lynsnart tilbage i Hylsteret.

Der er ingen Forskel paa Forende eller Bagende paa Larvehuset i den Forstand, at Larven til Stadighed skulde strække Hovedet ud af en og samme Aabning; Larven kan

vende sig inde i Hylsteret og efter Behag stikke Hovedet frem af hvilken af de to Aabninger, den ønsker, og Huset kan saaledes bevæges snart med den ene Ende, snart med den anden Ende forrest. Larven kan ogsaa foretage en Drejning om sin Længdeakse, hvilket man kan overbevise sig om ved et simpelt Forsøg: Vender man et Larvehus om saaledes, at den Plade, der før vendte nedad, kommer opad, og Larven følgelig kommer til at vende Bugsiden opefter, vil Larven, naar den en lille Stund efter atter stikker Hovedet frem, ses at have orienteret sig saaledes, at den paany vender Bugen nedad. — Under Bevægelsen paa Skovbunden maa denne Larvens Evne til at skifte Stillinger inde i Huset være af væsentlig Betydning for dens Bevægelighed i Terrænet og ligesaa ved Udskæring af Plader til Hylsteret.

Müller anstillede, som beskrevet i hans Afhandling (S. 90—91), en Del Eksperimenter for at finde ud af, hvad der vilde ske, naar han aabnede Larvens Hus. Hertil kan jeg føje følgende paa Grundlag af egne Forsøg: Tager man Larver ud af deres Hylstre og anbringer dem i en Glasskaal sammen med de oplukkede Hylstre, lykkes det for nogle Larver at faa lagt de to Vægge paa Plads igen og sig selv anbragt paa sædvanlig Vis imellem dem. Andre Larver nøjes med at dække Ryggen med den ene Væg af et Hylster, og endelig var der nogle Larver, som skjulte sig paa den Maade, at de krøb ind imellem de to yderste Plader i en Hylstervæg.

Hvis man tager Larver ud af deres Hus (Nr. 4) og anbringer dem nøgne i en Glasskaal, hvori der findes Bøgeblade, indtraf et af følgende Tilfælde:

1) Larven krøb ind under et Blad og skjulte sig derunder;

2) Larven skar sig en Plade ud af et Blad og dækkede sin Ryg dermed; Pladens aabne Underside, som vendte mod Glassets Bund, lukkede Larven med en tynd Hinde, som den spandt af de fine Traade;

3) Larven skar to Plader ud og dannede sig et Hylster deraf.

I sidste Tilfælde har jeg endog set, at en saadan Larve yderligere dannede sig et nyt og større Hylster. Men for de fleste Larvers Vedkommende kom det ikke videre, end at hver Væg bestod af en enkelt Plade. De nye Hylstre var gennemgaaende paafaldende smaa i Sammenligning med de Hylstre, hvoraf Larverne var taget ud. Men den sidst omtalte Larve, der var begyndt forfra med et Hylster 11 mm langt og 8 mm bredt, havde dog faaet de nye Plader op paa en Længde af 14 mm og en Bredde af 10 mm.

III.

Beskrivelse af Larven og Puppen.

Den fuldvoksne Larve (Fig. 19—26)

er 8—10 mm lang (i udstrakt Tilstand 11—15 mm). En Larve fra Slutningen af Larveperioden ($^{27}/_{4}$) havde følgende Dimensioner (i udstrakt Tilstand):

Længde	14 mm
Hovedets største Bredde	1,3 —
— — Højde	0,75 —
Bagkroppens største Bredde	2,5 —
— — Højde	2 —

Legemsformen (Fig. 19—20) er langstrakt, smallest fortil, paa Hovedet, bliver langsomt bredere, indtil den naar sin største Bredde paa 6. og 7. Bagkropsring, for derefter atter at blive smallere helt bagtil. Set fra Siden (Fig. 21) frem-

byder Bagkroppen den Ejendommelighed, at den bagved Gangvorterne liggende Del er bøjet opefter og har et knudeformet Fremspring oventil, inden den indsnevres aller bagest; denne »Pukkel« tjener vistnok til at holde Hylsteret fast.

Oversiden (Fig. 19) af Legemets forreste Del er tydelig kitiniseret, kraftigst paa Hovedet, dernæst i aftagende Grad paa Brystringene, meget svagt paa den forreste Bagkropsring og kun antydet paa anden Bagkropsring; Resten af Bagkroppen er ret blodhudet med Undtagelse af den bageste Spids, der er svagt kitiniseret. Man vil altsaa se, at Kitiniseringens Styrke retter sig efter, i hvilken Grad den paagældende Legemsdel kommer udenfor Hylsteret, og at den større Del af Abdomen, som slet ikke kommer udenfor Huset, er blodhudet. Kitinpladen paa Forbrystet er udelt paa tværs, paa Mellembrystet delt i en forreste mindre og en bageste større Plade, paa Bagbrystet i en forreste, en mellemste og en bageste Plade; desuden iagttages paa langs af Pladerne en mer eller mindre tydelig Midtstribe, hvor Kitinen er tyndere. Den svage Kitinplade paa 1. og 2. Bagkropsled er ligeledes delt, i en

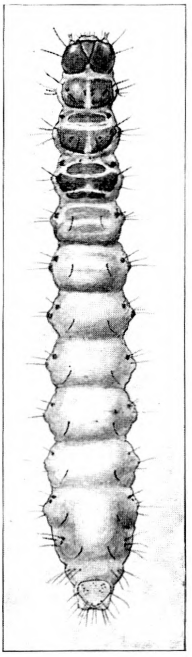


Fig. 19. Fuldvoksen Larve, fra Ryggen. Ca. $^6/_1$.

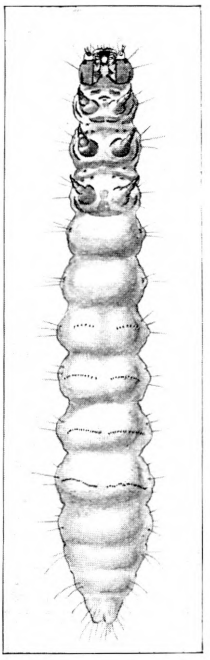


Fig. 20. Fuldvoksen Larve, fra Bugen. Ca. $^6/_1$.

forreste og en bageste Del. Bindehuden imellem de kitiniserede Partier er meget udvidelig og sammentrækkelig, tillader derved en betydelig Forlængelse og Forkortelse af Legemets forreste Del (saaledes kan f. Eks. Hovedet trækkes næsten helt tilbage i 1ste Brystring), hvilket har stor Betydning for Larvens særegne Maade at bevæge sig paa.

Brystet med tre Par vel udviklede, omend korte Ben; Foden ender med en krum, tilspidset Klo.

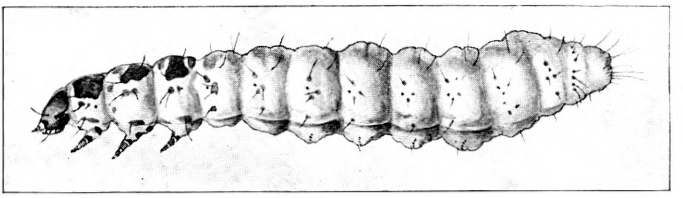


Fig. 21. Fuldvoksen Larve, fra Siden. Ca. $^6/_1$.

Bagkroppen (Fig. 20) med fire Par lave Vorter, anbragt under 3.—6. Ring; i Stedet for en Krans af tydelige Kroge findes paa hver Vorte en Tværrække af bitte smaa brune Kitintorne. Hos 4 Eksemplarer er Tornenes Antal følgende:

3. Bagkropsring	6 + 10	9 + 8	4 + 7	7 + 10
4. —	13 + 12	14 + 13	13 + 13	13 + 14
5. —	16 + 16	17 + 17	16 + 19	18 + 17
6. —	22 + 23	22 + 24	23 + 22	23 + 23

Man ser heraf, at Tornenes Antal tager til i Retningen forfra-bagtil. Det bageste Par Gangvorter (10. Leds) mangler helt. Den stærke Reduktion af Gangvorternes Kroge kommer vel af, at de ikke som hos andre Sommerfuglelarver benyttes under Gangen — de kommer jo aldrig udenfor Huset; nogen Betydning har de maaske for Larven derved, at den ved Hjælp af dem kan holde sig fast i og skubbe sig frem og tilbage i Hylsteret.

Hovedet er fladt. Der er 6 Punktøjne (Oceller) paa hver Side (Fig. 22), anbragt i en stærkt pigmenteret, omtrent

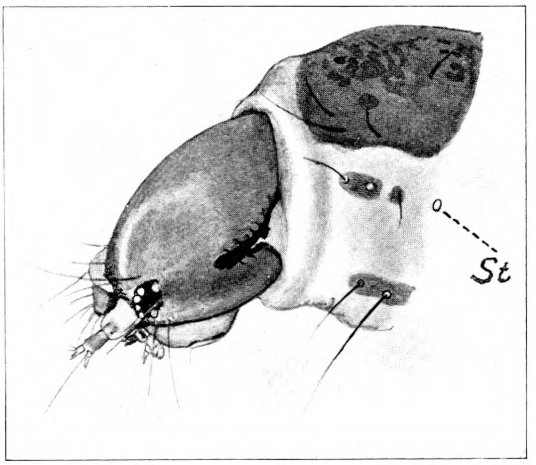


Fig. 22. Hovedet, fra Siden. *St* Aandehul. Ca. $^{30}/_{1}$.

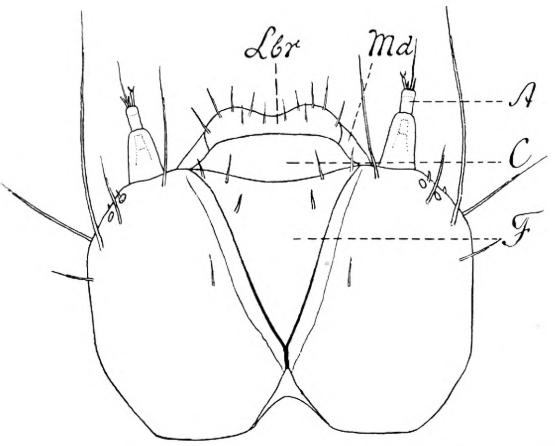


Fig. 23. Larvens Hoved set ovenfra. *Lbr* Overlæbe (Labrum); *Md* Kindbakke (Mandibel); *A* Følehorn (Antenne); *C* Clypeus; *F* Frons. Ca. $^{42}/_{1}$.

nyreformet Plet; de 3 danner en Gruppe i den Del af den mørke Plet, som vender ind mod Hovedets Underside, de

2 sidder oventil i Pletten og det 6te i Plettens Bagrand Følehornene (Antennerne) er forholdsvis vel udviklede.

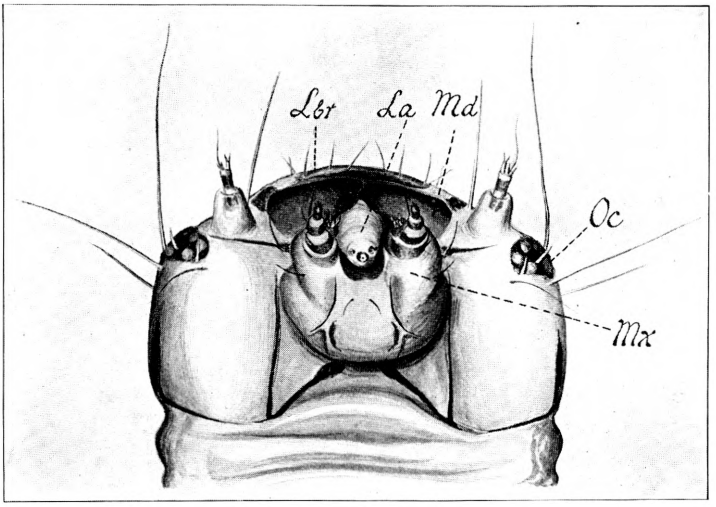


Fig. 24. Larvens Hoved, set nedenfra. *Lbr* Overlæbe (Labrum); *Md* Kindbakke (Mandibel); *Mx* Kæbe (Maxil); *La* Underlæbe (Labium), bøjet tilbage; *Oc* Punktøje (Ocel). Ca. $^{43}/_{1}$.

Mundlemmernes Bygning fremgaar af Figurerne 23—26. Man lægger særlig Mærke til, at Kindbakkerne (Mandiblerne, Fig. 25) er overordentlig kraftige, bestaaende af sortebrun Kitin, og at den Rand, de vender mod hinanden, er takket, med 5 tandlignende Spidser paa hver Rand. Underlæben (Labium, Fig. 26) har fortil en rørformet Tap (*S*), fra hvis Spids Spindekirtlernes Sekret trækkes ud som en fin Traad; dette Spinderør er bevægeligt, saa at dets Spids kan vendes saavel fremefter (Fig. 26) som nedefter (Fig. 24).

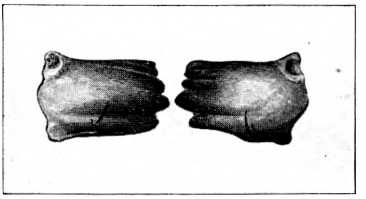


Fig. 25. Larvens Kindbakker (Mandibler).

Aandehullerne er overordentlig smaa, 9 paa hver Side,

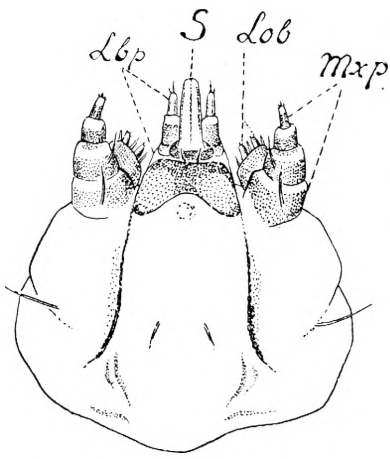


Fig. 26. Larvens Kæber og Underlæbe set nedenfra. *Mxp* Kæbepalpe (Maxillarpalpe); *Lob* Kæbeflig (Lobus internus + externus); *Lbp* Læbepalpe (Labialpalpe); *S* Underlæbens Spinderør (Fusulus). Ca. $^{85}/_{1}$.

anbragt paa 1ste Brystring (Fig. 22 *St*) og paa 1.—8. Bagkropsring.

Farven er gullig, lysere bagtil, mørkere fortil, hvor Kitiniseringen begynder, for endelig paa Brystet og især paa Hovedet at gaa over i brunt.

De levende Larver er mer eller mindre gennemsigtige; man kan saaledes se Rygkarret trække sig sammen (i Retningen bagfra-fortil); endvidere den brune Tarm, de hvide (luftfyldte) Trachéer o. s. v.

Den spæde, minerende Larve (Fig. 27—28) er 2—3 mm lang og overfor den fuldvoksne Larve især karakteriseret ved en Række brune Kitinplader paa Bagkroppen, baade paa Over- og Undersiden. Paa Oversiden (Fig. 27) er der to Plader, den ene bag den anden, paa 1.—8. Bagkropsring, en Plade paa 9. og en paa 10. Ring. Paa Undersiden (Fig. 28) er der en Række Plader langs Midten, men kun paa enkelte Ringe to, tildels mer eller mindre sammenflydende Plader. Paa Undersiden skimter man desuden ved dyb Indstilling af Mikroskopet en Række mørke Pigmentpletter, der ligger under Huden, som Regel en Plet for hvert Led.

Gangvorterne er yderst svage og deres Torne meget smaa, desuden faa i Antal, som følgende Tal hos den afbildede Larve (Fig. 28) viser:

3. Bagkropsring	.....	1 + 1	Torne
4. —	.....	3 + 3	—
5. —	.....	3 + 5	—
6. —	.....	4 + 4	—

Denne den første Larveform opholder sig i Minen og i det af Minen udskaarne, fri Hylster; den skifter Hud i dette 1ste Hylster, mod Slutningen af sit Ophold der, og det bliver saaledes en ny Larveform, der kommer til at udskære Hylster Nr. 2. At det forholder sig saaledes, fremgik af følgende Data: D. 11. Juni aabnedes 12 Larvehuse Nr. 1, og alle Larverne deri var i det beskrevne (1ste) Stadium; d. 16. Juni aabnedes 9 Larvehuse Nr. 1, og de var ligeledes alle beboede af Larver i 1ste Stadium; men d. 19. Juni fandtes i 8 Larvehuse Nr. 1 en Larve endnu i Stadium 1, en Larve, som var i Færd med at gaa over i Stadium 2[1], og seks Larver, som var i Stadium 2. Endelig fandtes i 12 Larvehuse Nr. 2, aabnede d. 28. Juni, ingen Larver i Stadium 1, kun Larver i Stadium 2.

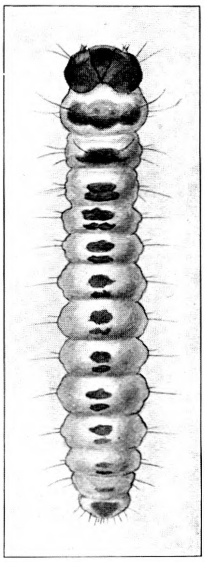


Fig. 27. Den spæde, minerende Larve, ovenfra. Ca. $^{25}/_{1}$.

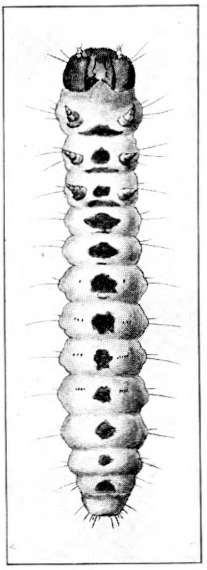


Fig. 28. Den spæde, minerende Larve, nedenfra. Ca. $^{25}/_{1}$.

[1] Den forreste Del af denne Larve havde Udseende som 2den Larveform, men omkring dens bageste Halvdel sad en Hud, som den var i Færd med at krybe ud af, og hvis karakteristiske Kitinplader svarede til 1ste Larveforms.

Det andet Larvestadium (Fig. 29—30)

mangler det første Larvestadiums Kitinplader paa Bagkroppen. Derimod ser man nu som Følge af, at Huden ikke længer er kitiniseret, tydeligt paa Bugsiden (Fig. 30) den under forrige Larvestadium omtalte Række mørke Pigmentpletter, der ligger dybt inde, under Huden; de er ordnede segmentvis og ligger saaledes, at de omgiver Bugnervestrengens Ganglier, hvilket klarest ses, naar Nervestrengen udpræpareres. En lignende mørk Pigmentering af Neurilemma i Bugganglierne forekommer hos nogle minerende Larver af den nærstaaende Slægt *Nepticula* iflg. Ivar Trägårdh, i hans paa nye Synspunkter rige Afhandling om Insektlarver, som minerer i Blade[1].

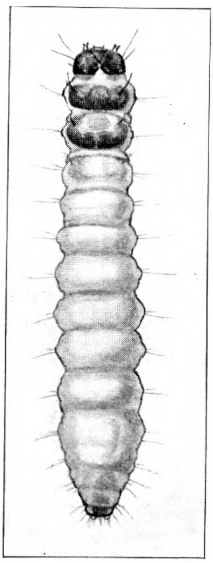


Fig. 29. Larven i andet Stadium, ovenfra. Ca. $^{13}/_{1}$.

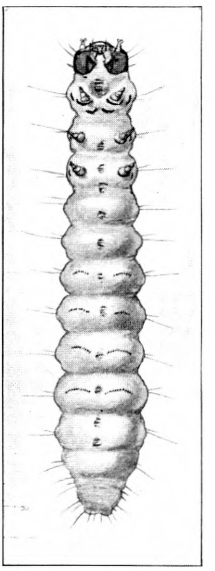


Fig. 30. Larven i andet Stadium, nedenfra. Ca. $^{13}/_{1}$.

Ved Kitiniseringens forskellige Forhold kan man altsaa skelne imellem to Larvestadier. Formodentlig skifter Larven Hud endnu en Gang eller maaske flere Gange, men jeg har ikke kunnet skelne imellem Stadier med konstante Kendemærker. Med Alderen kan Pigmenteringen paa Bugganglierne blive utydelig eller — som paa den afbildede

[1] Meddel. N:r 91 från Centralanstalten för Försöksväsendet paa Jordbruksområdet. Entomologiska Avdelningen N:r 16. Upsala, 1914.

fuldvoksne Larve (Fig. 20) — slet ikke være til at se; men det er kun en Følge af, at Pigmentet skjules af Huden, som med Alderen kan miste sin Gennemsigtighed; thi skærer man igennem Huden paa en Larve, hvor der ingen Pletter er at se, finder man, at der er aflejret Pigment omkring Bugganglierne.

Det gælder øjensynlig for Larven om at have Centralnervesystemets Ganglier beskyttet mod Lys, siden de er dækkede af mørkt Pigment gennem hele Larveperioden. Derimod er det kun i den Periode, hvor Larven lever særlig udsat for ydre Paavirkning — nemlig medens den minerer eller findes i det af Minen udskaarne Hylster, i begge Tilfælde kun skilt fra Yderverdenen ved Bladets tynde, gennemsigtige Epidermis — at Larven er beskyttet ved den omtalte Række Kitinplader paa Ryg og Bug. Disse Plader forsvinder ved det Hudskifte, hvor Larven gaar over til at udskære sig solide Hylstre af Bøgeblade i disses hele Tykkelse; kun den forreste Del af Legemet, som under Bevægelse eller Næringsoptagelse skydes udenfor Hylsteret, bevarer den faste Kitinklædning.

Puppen (Fig. 31—32).

Puppen er 7—9 mm lang. Farven er noget glinsende, i Begyndelsen gul, men efterhaanden gaaende over i mørkebrunt. Paa hver af Bagkroppens 3.—8. Ring findes paa Ryggen og lidt ned paa Siderne (Fig. 31) et Bælte af talrige bagudrettede Kitintorne. Hensigten med disse Torne er den, at Puppen ved Hjælp af dem kan skubbe den forreste Del af Legemet ud af Hylsteret, inden det udviklede Insekt bryder ud af Puppehuden. Denne Egenskab ved Puppen viser, at den hører til Gruppen *Acanthopleona*.

Spidsen af Bagkroppen bærer to Par Torne, det ene Par rygstillet, det andet Par sidestillet.

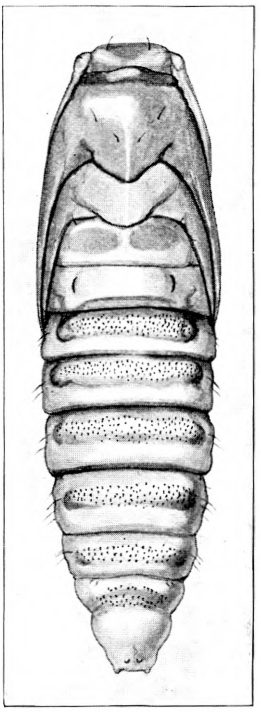


Fig. 31. Puppen, ovenfra. Ca. $^{10}/_{1}$.

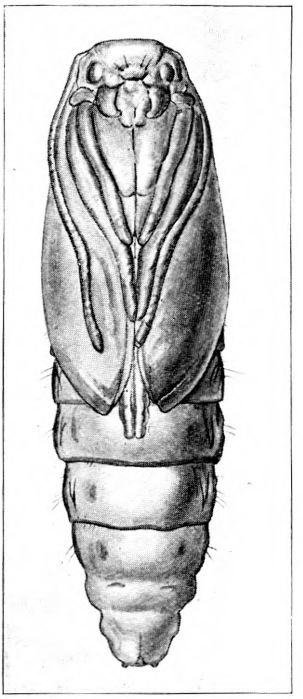


Fig. 32. Puppen, nedenfra. Ca. $^{10}/_{1}$.

Den voksne Sommerfugl er vel kendt gennem Afbildninger og talrige Beskrivelser og behøver derfor ikke at omtales nærmere her.

Fotografierne til denne Afhandling er tagne af Mag. sc. Ingvald Lieberkind, hvem jeg herved takker for det store og omhyggelige Arbejde, han har udført. Tegningerne skyldes for største Delen Fru Bodil Strubberg og Hr. P. H. Winther.

Studien über *Incurvaria koerneriella* Zell.

Zusammenfassung.

Die *Incurvaria koerneriella* legt in der zweiten Hälfte des Mai ihre Eier, die eine dünne, weiche Schale haben, auf die frisch entfalteten Blätter der Buche, indem sie dieselben einzeln auf der Unterseite des Blattes einbohrt; hier sieht man das vom Legeapparat des Weibchens hervorgebrachte Loch und einen kurzen Gang, der in eine aus dem Blatt um das Ei herum gebildete Blase führt, die ca. 0,5 mm im Durchmesser ist (Fig. 10). Wenn die Larve aus dem Ei gekommen ist, frisst sie von dem grünen Gewebe des Blattes, lässt jedoch die Haut an der Ober- und Unterseite des Blattes unberührt; sie bildet sich also eine Mine, welche die Form eines unregelmässigen, plattenförmigen Fleckes (Stigmatonom) hat (Fig. 11). Die Minen zeigen bei auffallendem Licht eine hellgelbbraune Farbe (Fig. 12); bei durchfallendem Licht sind sie klar und durchsichtig (Fig. 13). Mitte Juni formt sich die Larve aus einem Teil der Wand der Mine einen Sack, indem sie drinnen in der Mine liegend, zuerst eine Platte aus der Epidermis des Blattes auf der einen Seite der Mine herausschneidet und dann eine ähnlich geformte Platte an der korrespondierenden Stelle auf der anderen Seite der Mine. Der Sack ist elliptisch, an beiden Enden offen, während die Seiten durch ein feines Gespinst zusammengeheftet werden. Die Larve ist nun frei und kann jetzt mit ihrem aus der Epidermis des Blattes gebildeten Wohnsack auf die Wanderschaft gehen; sie hält sich einige Zeit auf der Buche auf und benagt die jungen Blätter. Gegen Ende Juni suchen die Larven den Waldboden auf; hier bilden sie sich einen neuen, etwas grösseren Blattsack, den sie aus den am Waldboden lie-

genden, welken (braunen) Buchenblättern vom Vorjahr schneiden; die Larve legt sich mit ihrem Sack flach auf das welke Blatt und schneidet daraus eine Platte, deren Umriss etwas grösser ist, als der hautartige Sack; diese Platte befestigt sie an der Aussenseite des Sackes vermittels eines feinen Gespinstes. Die Larve ist jetzt an der einen Seite mit einer Platte bedeckt, die über den Sack hinausragt (vergl. Fig. 16); dann begibt sich die Larve an eine andere Stelle des Blattes oder auf ein anderes Blatt, wo sie sich mit der kleineren Platte gegen das Blatt gewendet, anbringt, und eine Platte ausschneidet, deren Form und Grösse der neuen auf der anderen Seite entspricht; diese beiden Platten werden an den Seiten durch ein feines Gespinst verbunden. Das Herausschneiden kann durch einen einzigen, fortlaufenden Schnitt vor sich gehen, oder auch durch mehrere, interimistisch durch kleine »Brücken« getrennte Schnitte, die dann durchgebissen werden. Die neue Platte kann auch vorläufig durch einzelne kleine Fäden an der Blattfläche festgehalten werden, die von der Larve über den Schnitt gesponnen werden. Im Juli schneidet sich die Larve aus den welken Buchenblättern auf ähnliche Weise einen dritten, wieder etwas grösseren Sack, der durch ein Gespinst am Wohnsack Nr. 2 befestigt wird. Anfangs August schneidet sich die Larve einen vierten, noch etwas grösseren Sack, der auf Sack Nr. 3 festgemacht wird, und Ende August schneiden einige der Larven noch einen fünften Sack, dessen Wände auf diese Weise also aus fünf Platten gebildet sind.

Die Grösse dieser verschiedenen Wohnsäcke (Fig. 17), die alle elliptisch sind, ist folgende:

	Länge	Breite
Larvenhaus Nr. 1....	3,25— 5 mm	2,25— 4 mm
— - 2....	4,5 — 7 —	4 — 5,5 —
— - 3....	7,75—10,6 —	6 — 8 —
— - 4....	11 —17 —	9 —14 —
— - 5....	15,5 —19 —	11,5 —14,5 —

Auf den Blättern der Buche findet man Löcher, die in der Grösse den Larvenhäusern Nr. 1 entsprechen und die von einer unregelmässigen, gelbbraunen (auf Fig. 15 hellen) Verbrämung, den Resten der Mine, umgeben sind. Und auf den welken Buchenblättern des Waldbodens findet man Löcher von verschiedener Grösse (s. Fig. 2 u. 3), die den Larvenhäusern Nr. 2—5 entsprechen.

Die Larve wählt fast immer die Unterseite des welken Blattes zur Aussenseite des Sackes (vergl. Fig. 18); da die Unterseite eines welken Buchenblattes schwach konvex ist, erreicht die Larve dadurch eine leichte Wölbung des Sackes nach aussen, so dass die Larve verhältnismässig reichlich Platz bekommt und die Ränder der Blattteile dicht zusammenschliessen.

Nachdem die Larven auf den Boden gekommen sind, leben sie von den herabgefallenen Blättern, anfangs solchen, die mehr oder weniger welk, noch etwas Blattgrün enthalten, später von ganz welken (braunen) Blättern. Diese werden umso kräftiger benagt, je älter die Larven sind, so dass von einem Blatt, das von den ausgewachsenen Larven benagt wurde, manchesmal nur das grobe, gefiederte Rippennetz übrig bleibt (Fig. 5).

Die Exkremente der Larven sind feinkörnig; so lange die Larve miniert, sammelt sie mit Hilfe der Vorderkiefer die Exkremente an der Peripherie der Mine, später wenn die Larve frei ist, entleert sie die Exkremente durch den Spalt an den Enden des Sackes.

Die Fortbewegung geht so vor sich, dass die Larve den vordersten Teil des Körpers aus der Öffnung des Sackes herausstreckt (Fig. 1), und den Sack nach sich zieht, indem sie sich teils mit den Brustfüssen festhält, teils und namentlich indem sie sich an der Unterlage mit einem Klebestoff, der von der Unterlippe ausgeschieden wird, anheftet und dann den vorgestreckten Teil des Körpers wieder zusammenzieht. Die Larve kann sich drinnen im Sack umkehren und nach Belieben den Vorderteil aus der einen oder anderen der beiden Öffnungen herausstrecken und das Haus kann auf diese Weise bald mit dem einen bald mit dem anderen Ende nach vorne bewegt werden. Die Larve kann auch drinnen im Sack eine Drehung um ihre Längsachse vornehmen.

Wie die Säcke zwischen oder auf dem welken Laub des Waldbodens liegen, aus dessen Stoff sie ja gebildet sind, sind sie gut verborgen und recht schwer zu entdecken; sehr wenige Larven werden denn auch von den Vögeln entdeckt und ausgenommen (Fig. 6), oder von den Schlupfwespen (*Ecphoropsis vexans* Holmgr.) aufgespürt und zerstört (Fig. 7 a und b).

Die Larve überwintert in ihrem Sack auf und unter dem welken Laub des Waldbodens, und in der zweiten Hälfte des April verpuppt sie sich drinnen im Larvenhaus. Mitte Mai kommt die Imago aus der Puppe, die sich vorher halb aus dem Larvenhaus herausgeschoben hat (Fig. 8), paart sich auf den frisch entfalteten Blättern der Buche und stirbt kurz darauf, das Weibchen, nachdem es seine Eier gelegt hat.

Die Art hat also nur eine Generation im Jahr.

Die ausgewachsene Larve (Fig. 19—26) ist 8—10 mm, in ausgestrecktem Zustand 11—15 mm lang. Ihre Form (Fig. 19—20) ist länglich, vorne am schmälsten, nach

hinten allmählich breiter werdend, bis sie ihre grösste Breite am 6. und 7. Hinterleibsring erreicht, um dann ganz hinten wieder schmäler zu werden. Von der Seite gesehen (Fig. 21) ist der hinter den Afterfüssen gelegene Teil nach aufwärts gebogen und hat einen knotenförmigen Fortsatz nach oben; dieser »Buckel« dient wahrscheinlich zum Festhalten des Sackes.

Die Oberseite (Fig. 19) des vordersten Körperteiles ist deutlich chitinisiert, am kräftigsten am Kopf, dann in abnehmendem Mass an den Brustringen, sehr schwach am ersten Hinterleibsring und nur angedeutet am zweiten Hinterleibsring; der übrige Hinterleib ist ziemlich weichhäutig, mit Ausnahme der hintersten Spitze, die schwach chitinig ist. Die Stärke des Chitins richtet sich also danach, bis zu welchem Grad der betreffende Körperteil aus dem Sack herauskommt, der grössere Teil des Abdomen, der gar nicht aus den Sack kommt, ist weichhäutig. Die Bindehaut zwischen den chitinisierten Teilen ist sehr ausdehnbar und verkürzbar und ermöglicht damit eine bedeutende Verlängerung und Verkürzung des vordersten Körperteiles, was von grosser Bedeutung für die besondere Art der Fortbewegung der Larve ist.

An der Brust sind drei Paar wohlentwickelte, wenn auch kurze Beine; der Fuss endet in eine krumme, zugespitzte Kralle.

Der Hinterleib (Fig. 20) hat vier Paar Afterfüsse, die unter dem 3.—6. Ring angebracht sind; an jedem der Afterfüsse ist eine Querreihe von winzig kleinen Chitinhaken. Das hinterste Paar Afterfüsse (das des 10. Gliedes) fehlt ganz. Die starke Reduktion der Afterfusshaken kommt wohl daher, dass sie nicht wie bei anderen Schmetterlingslarven beim Gehen benützt werden, die Afterfüsse unserer *Incur-*

varia kommen ja nie aus dem Haus hinaus; sie sind insofern vielleicht von einem gewissen Nutzen für die Larve, als sie sich mit Hilfe derselben im Sack festhalten und vor- und zurückschieben kann.

Der Kopf (Fig. 22) ist flach. An seinen zwei Seiten sind 6 Ocellen in einem stark pigmentierten Fleck angebracht. Die Antennen sind verhältnismässig gut entwickelt.

Der Bau der Mundteile geht aus den Figuren 23—26 hervor. Die Mandibeln (Fig. 25) sind ausserordentlich kräftig und bestehen aus schwarzbraunem Chitin und der Rand, den sie gegeneinander wenden, ist gezackt, mit zahnähnlichen Spitzen an jedem der Ränder. Das Labium (Fig. 26) hat nach vorne einen röhrenförmigen Zapfen (*S*), aus dessen Spitze das Sekret der Spinndrüsen als feiner Faden ausgeschieden wird.

Die Atemlöcher sind ausserordentlich klein, 9 an jeder Seite und am ersten Brustring (Fig. 22 *St*) und 1.—8. Hinterleibsring angebracht.

Die Larve hat eine gelbliche Farbe, die nach hinten zu heller, und vorne, wo das Chitin beginnt, dunkler wird, um schliesslich an Brust und besonders am Kopf in braun überzugehen. Die lebende Larve ist mehr oder weniger durchsichtig.

Die ganz junge, minierende Larve (Fig. 27—28) ist 2—3 mm lang, und besonders charakteristisch für sie ist eine Reihe von Chitinplatten am Hinterleib, sowohl an dessen Ober- wie Unterseite. An der Unterseite nimmt man ausserdem bei tiefer Einstellung des Mikroskopes eine Reihe dunkler Pigmentflecken wahr, die unter der Haut liegen, in der Regel entspricht je ein Fleck je einem Glied. Die Afterfüsse sind äusserst schwach und ihre Haken sehr klein, zudem nur wenige an der Zahl.

Diese erste Larvenform hält sich in der Mine und in dem aus der Mine ausgeschnittenen freien Sack auf; sie häutet sich in diesem ersten Sack gegen Ende ihres Aufenthaltes daselbst und eine neue Larvenform wird also den Sack Nr. 2 ausschneiden.

Dem zweiten Larvenstadium (Fig. 29—30) fehlen am Hinterleib die Chitinplatten des ersten Stadiums. Hingegen sieht man — eine Folge davon, dass die Haut nicht mehr chitinig ist — deutlich auf der Bauchseite (Fig. 30) die beim vorigen Larvenstadium erwähnte Reihe von dunklen Pigmentflecken, die tief unter der Haut liegen; sie sind segmentweise angeordnet und umgeben die Ganglien des Bauchmarks, was am klarsten zu tage tritt, wenn das Bauchmark herauspräpariert wird.

Mit Bezug auf die Chitinisierung lassen sich also zwei Larvenstadien unterscheiden. Vermutlich häutet sich die Larve noch ein — oder vielleicht mehrere Male, doch Stadien mit konstanten Kennzeichen konnte ich nicht unterscheiden. Mit dem Alter kann die Pigmentierung an den Bauchganglien undeutlich oder — wie bei der abgebildeten, ausgewachsenen Larve (Fig. 20) — gar nicht erkennbar werden; dies ist jedoch nur eine Folge davon, dass das Pigment von der Haut, die mit der Zeit ihre Durchsichtigkeit einbüsst, verdeckt wird; denn durchschneidet man die Haut einer Larve, wo keine Flecken zu sehen sind, so zeigt sich, dass um die Bauchganglien Pigment abgelagert ist.

Es scheint der Larve darauf anzukommen, die Ganglien des Zentralnervensystems vor Licht beschützt zu haben, da sie durch die ganze Larvenperiode hindurch von dunklem Pigment bedeckt sind. Hingegen ist die Larve durch die erwähnte Reihe von Chitinplatten an Rücken und Bauch

nur in der Periode beschützt, wo die Larve äusserer Einwirkung besonders ausgesetzt ist, nämlich während sie miniert oder sich in dem aus der Mine ausgeschnittenen Sack aufhält, in beiden Fällen von der Aussenwelt nur durch die dünne durchsichtige Epidermis des Blattes getrennt.

Diese Platten verschwinden bei der Häutung, in deren Verlauf die Larve dazu übergeht, sich feste Säcke aus welken Buchenblättern in deren ganzer Dicke zu schneiden; nur der vorderste Teil des Körpers, der bei der Fortbewegung oder Nahrungsaufnahme aus dem Sack heraus geschoben wird, behält seine feste Chitinbekleidung.

Die Puppe (Fig. 31—32) ist 7—9 mm lang, etwas glänzend, anfangs gelb, das nach und nach dunkelbraun wird. An jedem des 3.—8. Hinterleibsringes ist am Rücken und etwas hinab an den Seiten ein Gürtel von zahlreichen, nach hinten gerichteten Chitinhaken (Fig. 31) angebracht. Diese Haken haben den Zweck, es der Puppe mit Hilfe derselben zu ermöglichen, den vordersten Teil des Körpers aus dem Sack zu schieben (vergl. Fig. 8), ehe das voll entwickelte Insekt aus der Puppenhülle durch einen Spalt ausbricht. Diese Eigenschaft der Puppe zeigt, dass sie zur Gruppe der *Acanthopleona* gehört. Die Spitze des Hinterleibes trägt zwei Paar Haken, wovon das eine Paar rückengestellt, das andere Paar seitengestellt ist.

Der ausgewachsene Schmetterling (Fig. 9) ist aus Abbildungen und zahlreichen Beschreibungen bekannt und braucht daher hier nicht näher besprochen zu werden.

In der Einleitung zum dänischen Text dieser Abhandlung wird erläutert, dass O. F. Müller schon im Jahre 1779 die auf dem Waldboden lebenden Larven und ihre

eigentümliche Art des Hausbaues, sowie die Puppe und den Schmetterling beschrieben und abgebildet hat. MÜLLER's Abhandlung geriet jedoch in Vergessenheit und ist späteren Verfassern unbekannt geblieben, unter welchen KLEEMANN (1792) und STAINTON (1875) sich eingehend mit demselben Stoff beschäftigt haben und in der Hauptsache dasselbe berichten wie MÜLLER.

Delvis meddelt i Mødet d. 24. April 1931.
Færdig fra Trykkeriet den 30. Juli 1932.

8. BIND (Kr. 14,95):

Kr. Ø.

1. Børgesen, F.: Marine Algæ from the Canary Islands, especially from Teneriffe and Gran Canaria. III. Rhodophyceæ. Part II. Cryptonemiales, Gigartinales and Rhodymeniales. Les Mélobésiées par Mme Paul Lemoine. Avec 4 planches. 1929.. 4.50
2. Thomsen, Oluf og Kettel, Karsten: De menneskelige Isoagglutininers og tilsvarende Blodlegemereceptorers Styrke i forskellige Levealdre. Med 1 Tavle. 1929 ..... 1.60
3. Krabbe, Knud H.: Recherches sur l'existence d'un œil pariétal rudimentaire (le corpuscule pariétal) chez les mammifères. Avec 11 planches (22 figures). 1929..... 2.80
4. Rosenvinge, L. Kolderup: Phyllophora Brodiæi and Actinococcus subcutaneus. With one plate. 1929 ..... 2.40
5. Thomsen, Oluf og Kettel, Karsten: Kvantitative Undersøgelser over de menneskelige Isoagglutininer Anti-*A* og Anti-*B*. 1929 ..... 0.65
6. Madsen, Th. et Schmidt, S.: Toxine et antitoxine diphtériques. 1930 ..... 2.00
7. Lundblad, O.: Die Hydracarinen der Insel Bornholm. Mit 9 Tafeln und 1 Textfigur. 1930..... 5.00
8. Lindhard, J. and Möller, Jens P.: On the Origin of the Initial Heat in Muscular Contraction. 1930..... 1.00

9. BIND (Kr. 17,45):

1. Børgesen, F.: Marine Algæ from the Canary Islands, especially from Teneriffe and Gran Canaria. III. Rhodophyceæ. Part III. Ceramiales. 1930 ..... 7.50
2. Ostenfeld, C. H. and Syrach Larsen, C: The species of the Genus Larix and their geographical distribution. With 35 illustrations and 8 maps. 1930 ..... 5.00
3. Schmidt, S.: Eksperimentelle Undersøgelser over forskellige Elektrolyters Indflydelse paa Difteritoksinets og det antidifteriske Serums Stabilitets- og Neutralisationsforhold med særligt Henblik paa Reaktionshastigheden imellem Toksin og Antitoksin. 1930..... 5.50
4. Hagerup, O.: Études des Types biologiques de Raunkiær dans la flore autour de Tombouctou. Avec 5 Planches. 1930 ..... 5.25

10. BIND (under Pressen):

1. Jensen, Ad. S.: Der grosse europäisch-sibirische Kreuzschnabelzug 1927. 1930 ..... 1.00
2. Kolderup Rosenvinge, L.: The Reproduction of Ahnfeltia Plicata. 1931..... 1.75
3. Weis, Fr.: Fortsatte fysiske og kemiske Undersøgelser over danske Hedejorder og andre Podsoldannelser. With an english Summary: Further investigations on danish Heath Soils and other Podsols. Med 2 Tavler. 1932 ..... 9.25
4. Engelbreth-Holm, J.: Undersøgelser over den saakaldte Erytroleukose hos Høns. 1932..... 2.75

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab.
Biologiske Meddelelser. X, 6.

DER HINTERFUSS VON *CAENOLESTES*

EIN SUPPLEMENT ZU DER ABHANDLUNG ÜBER DEN HINTERFUSS DER MARSUPIALIER

VON

J. E. V. BOAS

MIT EINER TAFEL

KØBENHAVN
LEVIN & MUNKSGAARD
1933

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab udgiver følgende Publikationer:

Oversigt over Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskabs Virksomhed,
Historisk-filologiske Meddelelser,
Filosofiske Meddelelser,
Archæologisk-kunsthistoriske Meddelelser,
Mathematisk-fysiske Meddelelser,
Biologiske Meddelelser,
Skrifter, historisk og filosofisk Afdeling,
Skrifter, naturvidenskabelig og mathematisk Afdeling.

Selskabets Kommissionær er: *Levin & Munksgaard*, Nørregade 6, København.

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab.
Biologiske Meddelelser. **X**, 6.

DER HINTERFUSS VON *CAENOLESTES*

EIN SUPPLEMENT ZU DER ABHANDLUNG ÜBER DEN HINTERFUSS DER MARSUPIALIER

VON

J. E. V. BOAS

MIT EINER TAFEL

KØBENHAVN
LEVIN & MUNKSGAARD
1933

Printed in Denmark.
Bianco Lunos Bogtrykkeri A/S. København.

In meiner in 1918 publizierten Abhandlung »Zur Kenntnis des Hinterfusses der Marsupialier[1]« habe ich es wahrscheinlich gemacht, dass die Ausbildung der zweiten und dritten Zehe des Hinterfusses als Putzwerkzeug, die bei einigen Marsupialiern wie längst bekannt sehr weit geht und eine ganz einseitige Ausformung der betreffenden Zehen mit sich führt, in der Tat eine Eigenschaft ist, welche die ursprünglichen Marsupialier, von denen sämtliche jetztlebende Beuteltiere (mit Ausnahme von Notoryctes) abstammen, besessen haben, und ich habe nachgewiesen, dass diese Eigenschaft auch den ursprünglichsten unter den jetztlebenden Marsupialiern, den Didelphyiden, zukommt, wenn auch nicht in einseitiger Ausbildung. Und weiter, dass wenn bei einigen jetztlebenden Marsupialiern die betreffenden Zehen nicht als Putzwerkzeug ausgebildet sind, dies als eine sekundäre Um- und Rückbildung aufzufassen ist in Anpassung an geänderte Lebensverhältnisse. Unter den von mir untersuchten war solches bei den Dasyuriden der Fall, die von den baumbewohnenden Didelphyiden abzuleiten sind und sich einem Leben auf der Erde angepasst haben. Weiter bei dem grabenden Phascolomys, die den sonst mit Putzzehen versehenen Phascolarctiden angehört.

Von den Formen, von denen es angegeben wurde, dass die krallentragenden Hinterfuss-Zehen 2—5 alle gleichartig

[1] K. D. Videnskab. Selsk. Biologiske Meddelelser I. 8.

seien, hatte ich während der Ausarbeitung jener Abhandlung keine Gelegenheit die interessante Gattung *Caenolestes* zu untersuchen, die in mehreren Punkten einen Übergang zwischen der ursprünglicheren Gruppe der Polyprotodonten und der abgeleiteten der Diprotodonten bildet. Ich musste mich damit begnügen auf Grund der vorliegenden Mitteilungen über diese Form zu sagen (l. c. p. 20) »Der Hinterfuss scheint nach diesen Angaben und nach der Figur von Thomas dem Dasyuriden-Hinterfuss analog ausgebildet zu sein, d. h. er hat sich wie letzterer in einen Lauffuss umgebildet und demgemäss ist der cathaerodactyle Charakter verwischt worden.« Es ist aber immer ein Verdacht in mir wach geblieben, dass dies vielleicht nicht das Richtige träfe.

Neuerdings ist es mir gelungen Exemplare von *Caenolestes* zur Untersuchung zu erhalten, zwar nur zwei Bälge, die sich aber durch Aufweichen der Füsse in Wasser sehr wohl für meine Zwecke verwenden liessen. Es hat sich dabei ergeben, dass Caenolestes trotz ihrer terrestren Lebensweise nicht die Cathaerodactylie verloren hat.

Die vier Zehen Nr. 2—5 sind allerdings fast völlig gleicher Stärke (Fig. 1) und auch wenig an Länge verschieden (Nr. 4 ist die längste, dann folgt Nr. 3, dann Nr. 2 und 5, die ungefähr gleicher Länge sind), auch ist die Spalte zwischen Nr. 2 und 3 keineswegs seichter, im Gegenteil tiefer als die zwischen 3 und 4. Charaktere, die übrigens auch bei Didelphyiden ähnlich vorkommen können. Die Zehenballen sind an allen vier Zehen gleicher Stärke. Auch die Krallen scheinen zunächst gleich zu sein. Eine nähere Untersuchung ergibt jedoch Anderes. Während die Krallen der Zehen 4 und 5 schmal und ganz symmetrisch sind, sind die Krallen 2 und 3 von der Unterseite betrachtet ein wenig breiter (Fig. 1) und was wichtiger ist, sie sind entschieden asym-

metrisch. Bei den meisten Marsupialiern ist die Asymmetrie der Krallen der 2. und 3. Zehe derart, dass die beiden Krallen Spiegelbilder sind, so dass an Nr. 2 der mediale, an Nr. 3 der laterale Rand der mehr hervorstehende ist, die beiden Krallen bilden zusammen sozusagen eine kleine Schale. Bei den meisten Didelphyiden ist es aber anders, hier ist es (vergl. die ältere Abhandlung p. 14—15) vielmehr so, dass sowohl an der Kralle Nr. 2 (Fig. 2) wie an Nr. 3 (Fig. 5) der mediale Rand der hervorstehendere ist. Dasselbe ist auch bei Caenolestes der Fall; der mediale Rand der Krallenplatte ist an beiden Krallen, sowohl an Nr. 2 (Fig. 3) wie an Nr. 3 (Fig. 6), der stärkere, hervortretendere. Am stärksten tritt übrigens merkwürdigerweise der Charakter an der Kralle Nr. 3 hervor, ist aber an beiden zweifellos. An Nr. 2 ist das Besondere, dass die laterale Kante gegen die Spitze der Kralle hin stärker ausgebildet ist, und wenn man die Kralle von der medialen Seite betrachtet (Fig. 4) ragt deshalb dieser Teil des lateralen Randes über die mediale Kante hinaus, während der laterale Rand dann im übrigen von der medialen Kante gedeckt ist. — Ich bemerke ausdrücklich, dass man sich die Füsse sehr genau ansehen und die Zehen in verschiedener Stellung betrachten muss um sich von der Asymmetrie zu überzeugen. Es überrascht mich desshalb nicht dass die früheren Beschreiber des Tieres die Cathaerodactylie nicht bemerkt haben; man findet sie eben nur, wenn man den Verdacht hat, dass solches vorhanden sein könnte.

Caenolestes ist also cathaerodactyl, wenn auch die Annäherung an einen analogen Zustand wie den der Dasyuriden unverkennbar ist.

Es sei hier, obgleich unserer speziellen Aufgabe ferner stehend, bemerkt, dass es unrichtig ist, wenn Osgood in

seiner wertvollen Monographie[1] (p. 21) angibt, dass die Daumenzehe von Caenolestes mit einer »weak nail« versehen sein sollte. Es ist keine Spur einer solchen — wie auch nicht zu erwarten — vorhanden. Ich habe dies sehr sorgfältig untersucht. Das Endglied der betreffenden Zehe ist mit einer glatten Haut bekleidet, an welcher durch Eintrocknen Furchen auftreten können, die bei einer oberflächlichen Untersuchung wohl den Eindruck geben können, dass einige von ihnen einen Nagel abgrenzen. Es ist aber kein Nagel und die durch die Furchen abgegrenzten Hautpartien haben mit dem deutlich definierten Nagel an den Zehen 1 und 5 des Vorderfusses (Fig. 9) durchaus keine Ähnlichkeit[2].

Die von mir (in meiner älteren Abhandlung p. 21) angegebene verwandtschaftliche Stellung der Caenolestes wird durch meinen Fund bezüglich der Hinterfuss-Zehen 2 und 3 nur erhärtet. Caenolestes ist ein Diprotodont, nimmt von den jetztlebenden Marsupialiern die ursprünglichste Stellung unter den Diprotodonten ein, hat nach unserem Befund auch die Cathaerodactylie bewahrt, wenn auch nur in schwachen Spuren.

Ich benutze die Gelegenheit zur Richtigstellung einer Bemerkung in dem Weber'schen Handbuch 2. Aufl. 2. Bd. p. 54. Es wird hier folgende Anschauung geäussert: »Syndaktylie ist nicht identisch mit der Erscheinung, von Boas Cathaerodactylie genannt, dass die Kralle der 2. Zehe asym-

[1] W. H. Osgood, A Monographie Study of the American Marsupial Caenolestes. Field Museum of Natural History. Publication 207. Zoolog. Ser. Vol. 14 No. 1. Chicago 1921.

[2] In dem Weber'schen Handbuch 2. Aufl. 2. Bd. p. 74 steht übrigens das Richtige: Hallux.... ohne Nagel.

metrisch, an der Unterseite schief abgeschnitten und mit hervortretendem medialem Rande versehen ist, was aber an der 3. Zehe weniger ausgeprägt ist«. Es ist ganz entschieden falsch die Syndactylie als etwas Besonderes aufzustellen. Eine Zusammenstellung sämtlicher Daten zeigt Jedem der etwas Sinn hat für organischen Zusammenhang, dass die einfache schwache Cathaerodactylie der Didelphyiden der erste Schritt ist auf dem Wege zu den extremsten Zuständen der Syndactylie: es handelt sich in allen Fällen um Putzzehen, nur ist bei den Formen, die als syndactyl bezeichnet wurden, die einseitige Ausbildung der betreffenden Zehen weiter gegangen und es hat sich eine Verwachsung der Zehen daran geschlossen. Es ist mir geradezu unverständlich, dass es notwendig sein soll dieses besonders hervorzuheben.

Ich habe meiner kleinen Mitteilung noch zwei Figuren angefügt, die mit dem Hinterfuss nichts zu tun haben. Die eine (Fig. 9) stellt den Vorderfuss des Caenolestes dar, der sich bekanntlich dadurch auszeichnet, dass ebenso wie bei den Perameliden die Finger 1 und 5 in Vergleich mit den drei anderen etwas rückgebildet sind (und nur mit Nägeln statt Krallen ausgestattet sind). Ob das nur eine analoge Ausbildung zu dem der Perameliden ist oder ob es ein Verwandtschaftszeichen ist, bleibt nun die Frage. Unter Hinweis auf das Schema p. 21 in meiner älteren Abhandlung bemerke ich dazu Folgendes: Wäre es das letztere sollte auch die unbekannte Form *Z* dasselbe besitzen (besessen haben), was nicht wohl angeht, da von der *Z* auch die Phalangeriden abzuleiten sind, die keine solche Rückbildung der Finger 1 und 5 aufweisen. Wir müssen dann annehmen, dass es sich nur um eine analoge Ausbildung handelt.

Weiter habe ich den Ohrknorpel präparirt um denselben mit dem anderer Marsupialier zu vergleichen. Wenn man denselben mit den von mir auf Taf. 2 meiner Ohrknorpel-Arbeit[1] abgebildeten vergleicht, findet man keinen engen Anschluss an irgend einen derselben. Hervorzuheben ist, dass das merkwürdige Vorhandensein mehrerer Extra-Ringknorpel, die ich bei den Perameliden fand, hier nicht gefunden wird. Dagegen besitzt Caenolestes ebenso wie die Perameliden eine stark entwickelte Extrafalte *f*, die aber ebenfalls wenn auch in schwächerer Ausbildung bei mehreren andern Marsupialiern gefunden wurde. Sonst ist der Ohrknorpel von Caenolestes wohl am meisten dem von Didelphys oder von Phascologale (Dasyuriden) ähnlich. Für die Fixierung der verwandtschaftlichen Stellung hat somit der Ohrknorpel uns nichts Neues geleistet. Gegen die Stellung die wir ihr angewiesen haben, aber auch Nichts.

[1] Ohrknorpel u. äusseres Ohr d. Säugetiere. Kopenhagen 1912.

TAFEL

und Erklärung der Figuren.

Erklärung der Figuren.

Fig. 1. Rechter Vorderfuss von *Caenolestes* von der Unterseite.

Die folgenden abgebildeten isolierten Zehen sind sämtlich von rechten Hinterfüssen.

Fig. 2. Zweite Zehe von *Didelphys virginiana* von der lateralen Seite gesehen. *b* Zehenballen, *m* medianer Rand der Kralle.

Fig. 3. Zweite Zehe von *Caenolestes* von der lateralen Seite.

Fig. 4. Dieselbe Zehe von der medianen Seite. *l* lateraler, *m* medianer Rand der Kralle.

Fig. 5. Dritte Zehe von *Didelphys virginiana* von der lateralen Seite.

Fig. 6. Dritte Zehe von *Caenolestes* von der lateralen Seite.

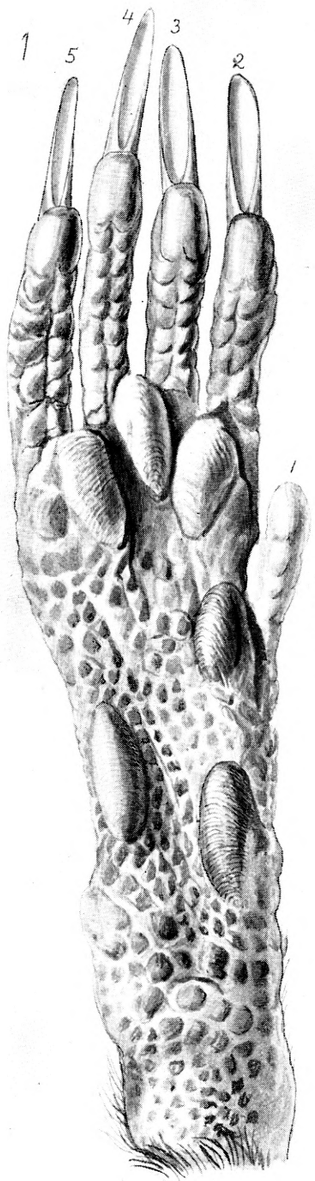
Fig. 7. Vierte Zehe von *Didelphys virginiana* von der lateralen Seite.

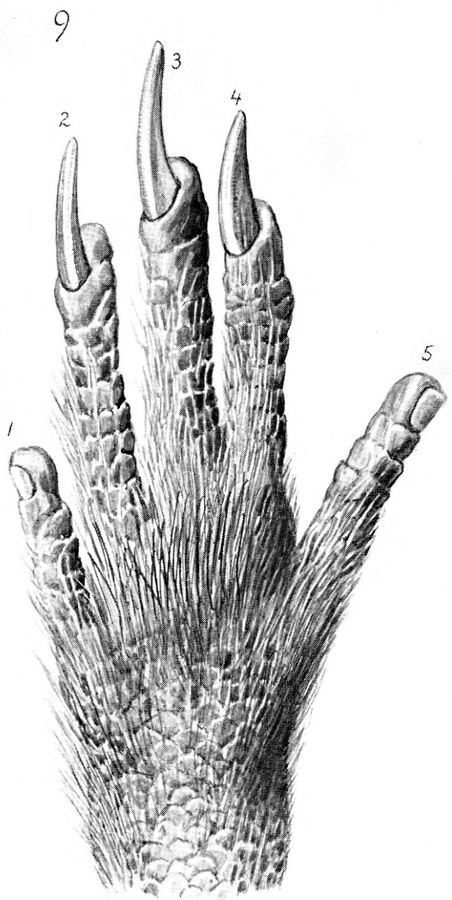
Fig. 8. Vierte Zehe von *Caenolestes* von der lateralen Seite.

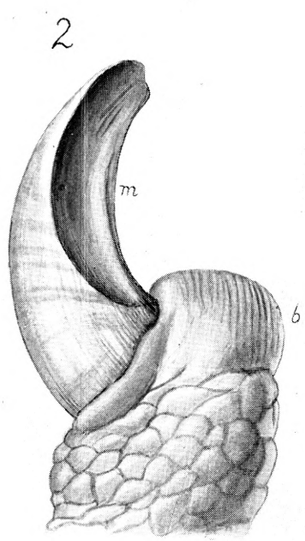
Fig. 9. Rechter Vorderfuss von *Caenolestes* von der Oberseite. Man bemerke die Nägel an den Fingern 1 und 5.

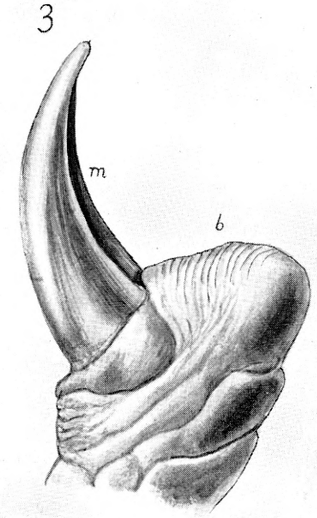
Fig. 10. Ohrknorpel von *Caenolestes*, ausgebreitet. Die Buchstaben haben dieselbe Bedeutung wie an der Taf. 2 meiner Arbeit über den Ohrknorpel der Säugetiere. a_1—a_7 Anterons 1 bis 7. p_1—p_7 Posterons 1—7. p_6' Fortsatz des Posteron 6. ia_2 Incia 2. ip_{2+3} Incip 2—3. ca Cartilago annularis. *f* Extrafalte. pl Plica principalis. *pr* Processus proximalis.

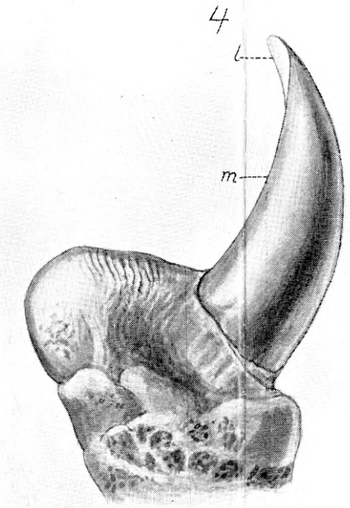
Forelagt paa Mødet den 3. Marts 1933.
Færdig fra Trykkeriet den 29. Maj 1933.

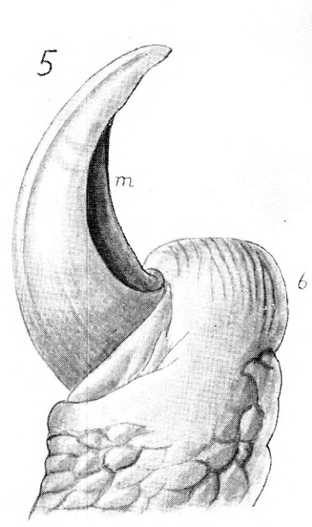


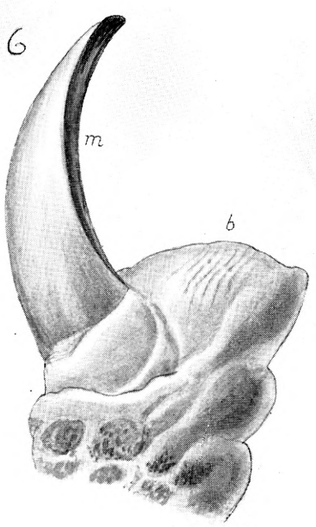


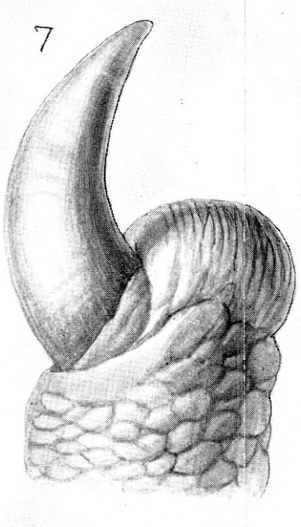


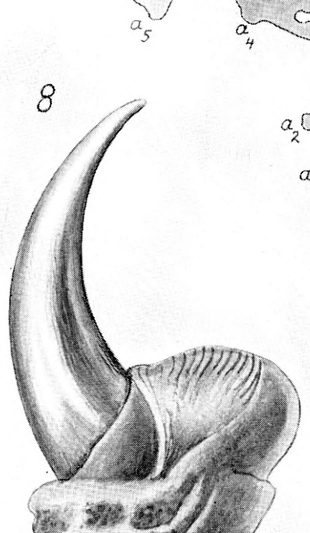












Aut. dir., B. Strubberg del.

BIOLOGISKE MEDDELELSER

UDGIVNE AF

DET KGL. DANSKE VIDENSKABERNES SELSKAB

BIND VII (Kr. 14,85):

Kr. Ø.

1. Raunkiær, C.: Dominansareal, Artstæthed og Formationsdominanter. 1928 ..... 1.75
2. Petersen, C. G. Joh.: On some Biological Principles. 1928 ... 2.00
3. Vimtrup, Bj.: Undersøgelser over Antal, Form, Bygning og Overflade af Glomeruli i Nyren hos Mennesker og nogle Pattedyr. 1928 ..... 1.30
4. Bensley R. R. og Vimtrup, Bj.: Undersøgelser over de Rouget'ske Cellers Funktion og Struktur. En Metode til elektiv Farvning af Myofibriller. 1928 ..... 1.00
5. Thomsen, Oluf: Die Erblichkeit der vier Blutgruppen des Menschen, beleuchtet durch 275 Nachkommenschaftsindividuen in 100 AB (IV)-Ehen (nebst 78 Kindern, von denen nur der eine (AB)-Elter bekannt ist). 1928 ..... 1.00
6. Krogh, A. and Hemmingsen, A. M.: The Assay of Insulin on Rabbits and Mice. 1928 ..... 0.70
7. Johnsson, J. W. S.: L'Anatomie mandchoue et les Figures de Th. Bartholin, étude d'iconographie comparée. 1928 ..... 2.00
8. Kemp, Tage: Om Kromosomernes Forhold i Menneskets somatiske Celler. 1929 ..... 1.75
9. Weis, Fr.: Fysiske og kemiske Undersøgelser over danske Hedejorder. Med særligt Henblik paa deres Indhold af Kolloider og Kvælstof. With a Resumé in English. 1929 .... 8.25

BIND VIII (Kr. 14,95):

1. Børgesen, F.: Marine Algæ from the Canary Islands, especially from Teneriffe and Gran Canaria. III. Rhodophyceæ. Part II. Cryptonemiales, Gigartinales and Rhodymeniales. Les Mélobésiées par Mme Paul Lemoine. Avec 4 planches. 1929 .. 4.50
2. Thomsen, Oluf og Kettel, Karsten: De menneskelige Isoagglutininers og tilsvarende Blodlegemereceptorers Styrke i forskellige Levealdre. Med 1 Tavle. 1929 ..... 1.60
3. Krabbe, Knud H.: Recherches sur l'existence d'un œil pariétal rudimentaire (le corpuscule pariétal) chez les mammifères. Avec 11 planches (22 figures). 1929 ..... 2.80
4. Rosenvinge, L. Kolderup: Phyllophora Brodiæi and Actinococcus subcutaneus. With one plate. 1929 ..... 2.40
5. Thomsen, Oluf og Kettel, Karsten: Kvantitative Undersøgelser over de menneskelige Isoagglutininer Anti-*A* og Anti-*B*. 1929 ..... 0.65
6. Madsen, Th. et Schmidt, S.: Toxine et antitoxine diphtériques. 1930 ..... 2.00

Kr. Ø.

7. Lundblad, O.: Die Hydracarinen der Insel Bornholm. Mit 9 Tafeln und 1 Textfigur. 1930 ..... 5.00
8. Lindhard, J. and Möller, Jens P.: On the Origin of the Initial Heat in Muscular Contraction. 1930 ..... 1.00

BIND IX (Kr. 17,45):

1. Børgesen, F.: Marine Algæ from the Canary Islands, especially from Teneriffe and Gran Canaria. III. Rhodophyceæ. Part III. Ceramiales. 1930 ..... 7.50
2. Ostenfeld, C. H. and Syrach Larsen, C: The species of the Genus Larix and their geographical distribution. With 35 illustrations and 8 maps. 1930 ..... 5.00
3. Schmidt, S.: Eksperimentelle Undersøgelser over forskellige Elektrolyters Indflydelse paa Difteritoksinets og det antidifteriske Serums Stabilitets- og Neutralisationsforhold med særligt Henblik paa Reaktionshastigheden imellem Toksin og Antitoksin. 1930 ..... 5.50
4. Hagerup, O.: Études des Types biologiques de Raunkiær dans la flore autour de Tombouctou. Avec 5 Planches. 1930 ..... 5.25

BIND X (under Pressen):

1. Jensen, Ad. S.: Der grosse europäisch-sibirische Kreuzschnabelzug 1927. 1930 ..... 1.00
2. Kolderup Rosenvinge, L.: The Reproduction of Ahnfeltia Plicata. 1931 ..... 1.75
3. Weis, Fr.: Fortsatte fysiske og kemiske Undersøgelser over danske Hedejorder og andre Podsoldannelser. With an english Summary: Further investigations on danish Heath Soils and other Podsols. Med 2 Tavler. 1932 ..... 9.25
4. Engelbreth-Holm, J.: Undersøgelser over den saakaldte Erytroleukose hos Høns. 1932 ..... 2.75
5. Jensen, Ad. S.: Studier over *Incurvaria Koerneriella* Zell (Lepidoptera, Incurvariidae). Med 32 Figurer i Texten. Deutsche Zusammenfassung. 1932 ..... 2.90
6. Boas, J. E. V.: Der Hinterfuss von *Caenolestes*. Ein Supplement zu der Abhandlung über den Hinterfuss der Marsupialier. Mit einer Tafel. 1933 ..... 1.00
7. Hagerup, O.: Zur Organogenie und Phylogenie der Koniferen-Zapfen. 1933 ..... 3.20
8. Børgesen, F.: On a new Genus of the Lophotalieæ (Fam. Rhodomelaceæ). 1933 ..... 0.90
9. Mortensen, Th. and Kolderup Rosenvinge, L.: Sur une nouvelle Algue, *coccomyxa astericola*, parasite dans une Astérie. 1933 ..... 0.50

Printed in Denmark.
Bianco Lunos Bogtrykkeri A/S.

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab.
Biologiske Meddelelser. X, 7.

ZUR ORGANOGENIE UND PHYLOGENIE DER KONIFEREN-ZAPFEN

VON

O. HAGERUP

KØBENHAVN
LEVIN & MUNKSGAARD
1933

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab udgiver følgende Publikationer:

Oversigt over Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskabs Virksomhed,
Historisk-filologiske Meddelelser,
Filosofiske Meddelelser,
Archæologisk-kunsthistoriske Meddelelser,
Mathematisk-fysiske Meddelelser,
Biologiske Meddelelser,
Skrifter, historisk og filosofisk Afdeling,
Skrifter, naturvidenskabelig og mathematisk Afdeling.

Selskabets Kommissionær er: *Levin & Munksgaard*, Nørregade 6, København.

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab.
Biologiske Meddelelser. **X**, 7.

ZUR ORGANOGENIE UND PHYLOGENIE DER KONIFEREN-ZAPFEN

VON

O. HAGERUP

KØBENHAVN
LEVIN & MUNKSGAARD
1933

Printed in Denmark.
Bianco Lunos Bogtrykkeri A/S. København.

VORWORT

Im Jahre 1917 fand ich während eines Aufenthaltes am Toba-Meere in den Bergen Zentral-Sumatras eine interessante Konifere, *Dacrydium elatum*, deren männliche Blüten auffallendermassen dem fertilen Spross von *Lycopodium* glichen. Denn die Mikrosporophylle (Fig. 1—2) hatten die gleiche Farbe, Gestalt und Grösse wie die typischen Laubblätter und trugen an ihrer Basis Mikrosporangien. Auch die Makrosporangien (Fig. 4) standen an der Oberseite eines grünen Laubblattes, von gewöhnlichen Laubblättern umgeben (Fig. 3). Dies alles schien einer unmittelbaren Beobachtung so einfach und einleuchtend, dass mir sofort der Gedanke kam, die gefundene Pflanze müsse eine Verwandte der baumähnlichen *Lycopodiales* sein, die z. B. in der Kohlenperiode, lange bevor die Angiospermen unserer Erdperiode entstanden waren, gewaltige Wälder ausmachten. Ausserdem liesse sich erwarten, dass die einfach gebauten Blüten den Schlüssel zu der immer noch ungelösten und umstrittenen Frage über die Morphologie der weiblichen Blüten der Koniferen bilden könnten. Ein Batak musste mir deshalb einige Bäume beiderlei Geschlechtes fällen, und ich konservierte eine Menge Blüten aller Entwicklungsstufen zwecks späterer mikroskopischer Untersuchung.

In Dänemark sammelte ich darauf ein so reichhaltiges Material der verschiedenen Koniferengattungen wie mög-

lich, um mit meinem merkwürdigen, indischen »*Lycopodium*-Baume« Vergleiche anzustellen. Diese Einsammlungen wurden in den Schonungen der verschiedenen Landesteile unternommen; vor allem war mir jedoch der botanische Garten der Kopenhagener Universität und der forstbotanische Garten in Charlottenlund von grossem Nutzen. Während der Durcharbeitung des eingesammelten Materials gewährte mir der »Carlsbergfond« eine sehr wertvolle Unterstützung.

Die Übersetzung besorgte Herr Adjunkt A. Rossen mit üblicher Tüchtigkeit.

Ich erlaube mir, sämtlichen Institutionen und Personen auf diesem Wege meinen verbindlichsten Dank abzustatten. In ganz besonderem Masse bin ich jedoch meinem Bruder, dem Ingenieur Eiler Hagerup, verpflichtet, dem ich ein anregendes und unvergessliches Jahr in dem indischen Tropenwald und den Fund von *Dacrydium elatum* verdanke.

1. Einleitung.

Die Frage über die Ableitung der Angiospermen von den Kryptogamen gehört zu den zentralen Problemen der botanischen Phylogenie. Mit Recht hat man zu der Annahme geneigt, die Gymnospermen müssten ein Zwischenglied zwischen den beiden Pflanzengruppen sein, eine Annahme, deren Beweiskraft jedoch immer noch so viel zu wünschen übrig lässt, dass ZIMMERMANN noch im Jahre 1930 (S. 317) schreiben konnte: »Unmittelbare Ahnen der heutigen Angiospermen kennen wir nicht.« Wie es im folgenden des näheren erörtert wird, wurzelt diese Unzulänglichkeit darin, dass es trotz mehr als jahrhundertelanger Arbeit noch nicht gelungen ist, die Morphologie der weiblichen Blüte der Koniferen klarzulegen.

»Über kaum ein anderes phytomorphologisches Problem sind schon so viele und so hitzige Kämpfe ausgefochten worden wie über Verwandtschafts-Fragen bei den Koniferen« (ZIMMERMANN, 1930, p. 288). Diese Kämpfe haben sich besonders auf die Frage konzentriert, ob die Zapfen der Pinaceen Blüten oder Blütenstände seien, eine Frage, die also nicht nur eine morphologische Kuriosität, sondern ein zentrales, phylogenetisches Problem ist, dessen Lösung überaus weitreichende Konsequenzen nach sich ziehen wird.

Über diese Frage — »Blüte oder Blütenstand« — gibt es eine überaus reichhaltige Literatur sowohl aus der älteren

als aus der neueren Zeit; jedoch ist diese so oft referiert worden, dass ich mich mit einem Hinweis auf die vorzüglichen und umfassenden Referate und Literaturverzeichnisse bei Pilger (1926 pag. 122—155), Coulter and Chamberlain (1928) und Zimmermann (1930) begnügen werde.

Den Mittelpunkt der Erörterung bildete in erster Linie die Fruchtschuppe der Pinaceen, die im Laufe der Zeiten

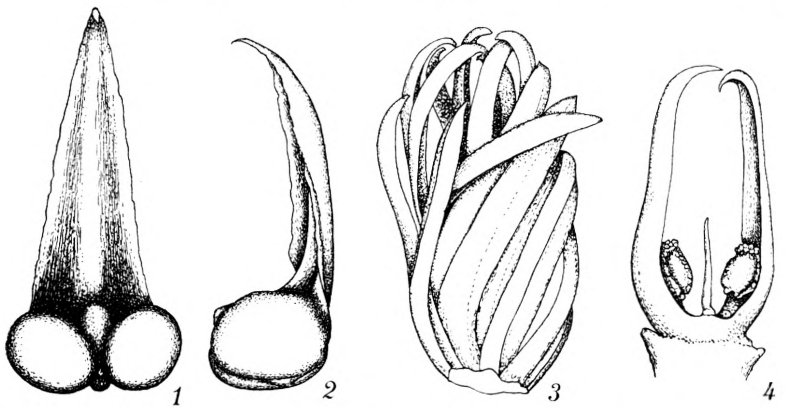


Fig. 1—4. *Dacrydium elatum*. Fig. 1, Staubblatt, von der Oberseite gesehen (× 15). Fig. 2, Staubblatt, von der Seite gesehen (× 15). Fig. 3, Stengelspitze mit verdeckten weiblichen Blüten (× 6). Fig. 4, Stengelspitze mit 2 herauspräparierten weiblichen Blüten (× 6).

als ein offenes Fruchtblatt, eine Plazenta, ein flacher axillärer Spross, die beiden ersten Blätter an einem axillären Sprosse, das erste und einzige Blatt an einem axillären Sprosse, eine Ligula, verwachsene äussere Integumente, oder ein Auswuchs an der Chalaza (Coulter and Chamberlain 1928 pag. 250) aufgefasst worden ist.

Einige dieser Erklärungen haben heute jedoch nur noch geschichtliches Interesse. Heutzutage werden hauptsächlich zwei Auffassungen verfochten; Pilger und Hirmer (1932) meinen, der Zapfen der Pinaceen sei eine Blüte, während

Goebel, v. Wettstein, Coulter and Chamberlain und Zimmermann ihn als einen Blütenstand auffassen. Von diesen Forschern betonen jedoch mehrere selber das Unzulängliche ihrer Standpunkte. Ausschlaggebende Beweise für die gewöhnlichen Auffassungen sind noch nicht geführt, und von den neuzeitlichen Erklärungen der Zapfenschuppen wird wohl keine die richtige sein.

Die Ursache der herrschenden Unsicherheit ist zum Teil in dem Umstande zu suchen, dass man sich in allzu hohem Masse mit dem Studium der ausgewachsenen Zapfen begnügt hat. Nur wenige Forscher haben auch die Entwicklungsgeschichte untersucht; und wenn sie es taten, geschah es in überwiegendem Masse mit Hilfe der primitiven und unsicheren Technik älterer Zeiten, indem man sich des Rasiermessers, der Nadel und starker chemischer Klärmittel bediente. Im folgenden wird man konstatieren können, dass man mit Hilfe der Schnittserien der modernen Mikrotomtechnik durchaus kontinuierlich und zuverlässig die Entwicklungsgeschichte aller vorliegenden Organe verfolgen und auf diesem Wege Licht in die sehr verwickelten Verhältnisse bringen kann.

Es ist dabei von grösster Bedeutung, dass man das ganze Jahr hindurch und am liebsten alle 2—3 Wochen Einsammlungen der verschiedenen Arten besorgt, da die einzelnen Pflanzen rücksichtlich der Jahreszeiten stark von einander abweichen. Wünscht man eine bestimmte Entwicklungsstufe, z. B. die allererste der Samenanlage, zu beschaffen, so ist diese bei der jeweiligen Gattung nur während eines Zeitraumes von 1—2 Wochen des Jahres vorzufinden, und zwar für Pinaceen im Frühling, für *Taxus*, Cupressaceen und *Cryptomeria* im Herbst. Die Einsammlungen beanspruchen also grosse Sorgfalt und viel Zeit, weil man

sich nicht — wie die wenigen früheren Organogenetiker es getan haben — mit einigen wenigen Typen und Einsammlungen begnügen kann.

Die Entwicklungsgeschichte der Fruchtschuppe der Pinaceen wurde im Jahre 1872 von Strasburger behandelt, dessen Resultate jedoch später von Goebel (1923), der *Pinus* und *Abies* untersuchte, stark kritisiert wurden. Pilger (1926) hat wiederum die in manchen und wichtigen Beziehungen unzulänglichen Beobachtungen Goebels bemängelt. So sind z. B. die allerfrühesten Entwicklungsstadien von sowohl Fruchtschuppe als Samenanlage in Wirklichkeit unbekannt; und es ist selbstredend von grösster Bedeutung, ob die Fruchtschuppe an der Deckschuppe oder an der diese tragenden Achse angelegt wird. Da die besprochenen Verhältnisse bei den Koniferen ausserordentlich verwickelt sind und zu den schwierigsten Fragen der Morphologie gehören, ist es geboten, kontinuierliche Serien der allerersten Entwicklungsstadien möglichst vieler Typen zu finden, um ein so reichhaltiges Beweismaterial zu beschaffen, dass man statt auf Hypothesen auf Tatsachen fussen kann. Dies bezweckt die vorliegende Arbeit.

2. *Taxodiaceae.*

Cryptomeria japonica (L.-f.) Don.

Herzfeld fand schon im Jahre 1910 einige der Entwicklungsstadien der weiblichen Blüten dieser merkwürdigen Pflanze. Da Herzfeld indessen nur Längsschnitte benutzte, die bei weitem nicht so viele Aufschlüsse wie Querschnitte geben, und da er in ausschlaggebenden Punkten sich irrt, seien an dieser Stelle in genügender Menge Figuren dargeboten, die nach Mikrotomschnittserien gezeichnet sind.

Diese wurden wiederum von ganz jungen, in kurzen Zeitabständen gesammelten Zapfen präpariert.

Bekanntlich ist es die Fruchtschuppe, die immer die grössten Schwierigkeiten bereitet hat. Zahlreiche Forscher vertraten die Anschauung, dass die Fruchtschuppe mit der Ligula bei *Selaginella* und *Isoëtes* homolog wäre. Gesetzt, dies wäre richtig, so müsste man erwarten, dass das erwähnte Organ an der Oberseite der Deckschuppe (D) als ein Auswuchs derselben angelegt würde. Eben in diesem entscheidenden Punkte ermöglichen die Schnittserien eine unzweideutige, sichere Entscheidung: sowohl Querschnitte (Fig. 5—10) als Längsschnitte (Fig. 18—19) zeigen, dass die allerfrüheste, zarte Anlage zu den über einer Deckschuppe (D) stehenden Schuppen eine — nicht an D — sondern an der Hauptachse (A_1) des Zapfens stehende Warze (A_2) ist.

Die Erklärung dieser Warze (A_2) ist wiederum von Bedeutung: 1) Sie steht also an einem Stengel (A_1) und 2) in der Achsel eines Blattes (D); 3) sie empfängt ihre Leitbündel (Fig. 23) aus der Stele von A_1 (nicht von D); und 4) ausserdem ergibt eine anatomische Untersuchung, dass A_2 eine radiär-gebaute Stele enthält. Es besteht demnach kein Grund zu bezweifeln, dass A_2 das Achselprodukt von D, also ein Stengel ist. (Vergl. »Kritische Betrachtungen« S. 24—36.)

Fig. 19 zeigt, dass A_2 im Periblem von A_1 entsteht und die Epidermis emporhebt, also genau in derselben Weise wie bei den Angiospermen Zweige angelegt werden. Ich habe die vegetativen Zweige zahlreicher Koniferen untersucht und eine ganz ähnliche Entwicklungsgeschichte wie bei den Achselprodukten der Deckschuppen (D) festgestellt. Die vegetativen Sprosse beginnen bei allen

untersuchten Koniferen mit zwei transversal gestellten Vorblättern (α und β), das darauf folgende Laubblatt (1) fällt median nach vorne oder nach hinten, also genau wie bei den Dikotyledonen.

Wir müssen deshalb ganz ähnliche Verhältnisse in der floralen Region der Koniferen gewärtigen.

Kehren wir uns wieder den Schnittserien zu, so zeigt uns Fig. 20 die nächste wichtige Stufe der Entwicklung: Sowohl D als A_2 wachsen durch die Tätigkeit einer gemeinsamen interkalaren Vegetationszone, welches zur Folge hat, dass A_2 an D hinausverschoben wird, bis sie eben die Stellung einnimmt, die derjenigen der Ligula bei *Selaginella* entspricht. Diese Stellung ist es, die zu der Vermutung, dass die Fruchtschuppe eine Ligula sei, geführt hat. Dass diese Theorie jedoch falsch ist, beweisen die allerjüngsten Anlagen von A_2 (Fig. 5 und 18), die sich aber nur schwer finden lassen. Der Verlauf der Leitbündel (Fig. 23) spricht auch für das durch die Entwicklungsgeschichte Festgestellte. Die Figuren 21—23 ergeben, dass die Verschiebung fortdauert, bis das Achselprodukt (A_2) von D gänzlich auf D steht, ein Vorgang, der — wie wir im folgenden sehen werden — sich bei fast allen übrigen untersuchten Koniferen feststellen lässt.

Die Weiterentwicklung von A_2 lässt sich am besten an Querschnitten verfolgen (Fig. 6—9). A_2 wächst etwas in die Breite und verhält sich im übrigen genau wie die entsprechenden Stadien der Seitensprosse der Dikotyledonen. Die Figuren 10 und 11 zeigen, dass die Ähnlichkeit mit den Dikotyledonen darin zum Ausdruck kommt, dass die beiden ersten zarten Blattanlagen transversal in der Achsel an den Seiten von A_2 erscheinen, ein Umstand, der uns zwingt,

sie mit den Vorblättern der vegetativen Seitensprosse zu homologisieren.

Nun aber trifft das überraschendste in der ganzen Entwicklungsgeschichte des Zapfens ein (Fig. 12—15): Aus

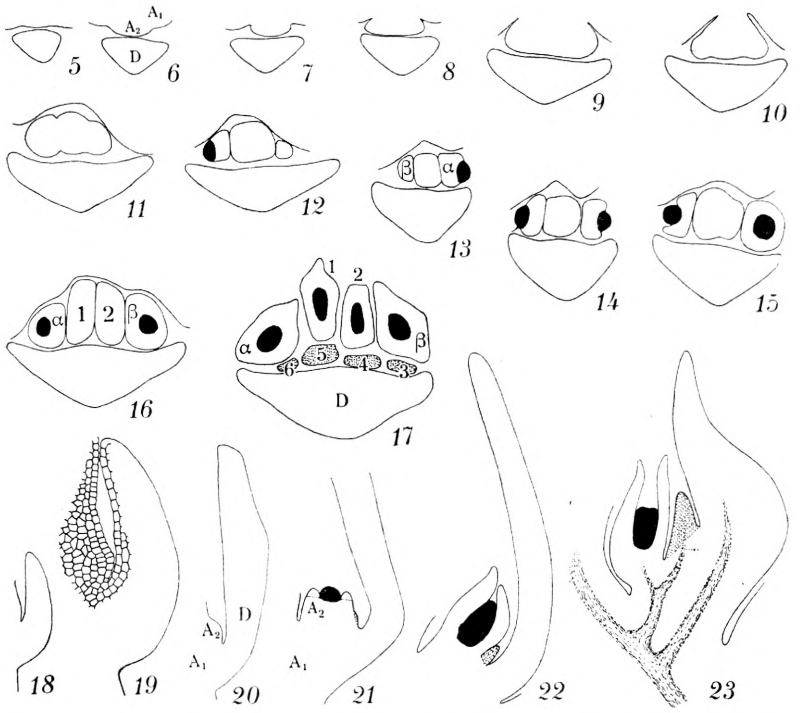


Fig. 5—23. *Cryptomeria japonica*. Entwicklungsgeschichte der Blüte. Fig. 5—17, Querschnitte (× 40); Fig. 18—23, Längsschnitte. Fig. 18, 20, 21, 22: × 40; Fig. 19, × 85 und Fig. 23, × 22. Fruchtschuppen (Zapfenschuppen) getüpfelt, Nuzelli schwarz. Die Integumente sind auf den Querschnitten schief getroffen. A_1, die Zapfenspindel. *D*, Deckschuppe. A_2, die Achse der Blüte. α u. β, die Vorblätter der Blüte, von der die vordersten und obersten (3—6) Blätter sterile Zapfenschuppen (= »Fruchtschuppen«) sind. α, β, *1* u. *2* sind Integumente.

den Vorblättern (α und β) entstehen nämlich die beiden ersten Integumente der Blattachsel[1]. Lei-

[1] Vergl. »Kritische Betrachtungen« (S. 24—36): Samenanlage = Integument + Nuzellus.

der gehen α und β schräg von A_2 ab, weshalb *Cryptomeria* sich nicht zu Studien über die Entwicklungsgeschichte von α und β eignet, weil diese bei sowohl Längs- als Querschnitten meistens schräg getroffen sind (vgl. Fig. 12—16).

Als ein echter Stengel fährt A_2 damit fort, Blätter zu entwickeln; meistens werden aber auch die folgenden zwei Blätter (1 und 2) zu Integumenten (Fig. 15—17).

Noch sonderbarer werden alle diese Dinge dadurch, dass die Pflanze noch keine »Fruchtschuppe« entwickelt hat. Die vier jungen Integumente stehen alle auf A_2 und können nicht auf der Fruchtschuppe stehen, da diese ja noch nicht da ist.

Erst wenn alle Integumente zum Vorschein gekommen sind, finden wir die allererste Anlage zur »Fruchtschuppe« (Fig. 21), die als eine Querreihe von 3—6 ursprünglich völlig gesonderten Blattanlagen (Fig. 17) vorne auf A_2 entsteht. Die sterilen Blätter 3—6 entwickeln sich nun in ähnlicher Weise weiter wie die Zungen-Krone bei z. B. *Compositae:* die Blätter verwachsen durch die Tätigkeit einer gemeinsamen interkalaren Vegetationszone zu einer flachen, blattähnlichen Schuppe, der sogenannten »Fruchtschuppe« (= Zapfenschuppe).

Die Hauptergebnisse der Entwicklungsgeschichte wären also die folgenden: In der Achsel der Deckschuppe (D) wird eine Achse (A_2) angelegt, welche ganz rudimentär verbleibt. A_2 entwickelt einen Kreis von etwa 8 Blättern, von denen die hintersten zu Integumenten werden; die vorderen verwachsen und bilden die »Fruchtschuppe« (= Zapfenschuppe).

Die »Fruchtschuppe« wird nicht an der Deckschuppe (D) sondern an A_2 angelegt, ist also keine Ligula.

Die Integumente werden an einer Achse (A_2) und nicht an der »Fruchtschuppe« angelegt.

Die einzelnen Blüten des Zapfens sind etwas verschieden gebaut, wie es die Figuren 24—31 — alle von ein und demselben Zapfen — des näheren veranschaulichen.

Die Zahl der Blütenblätter kann von 0 bis ca. 10 wechseln, und sie sind bald vegetativ, bald fertil. Die Vorblätter

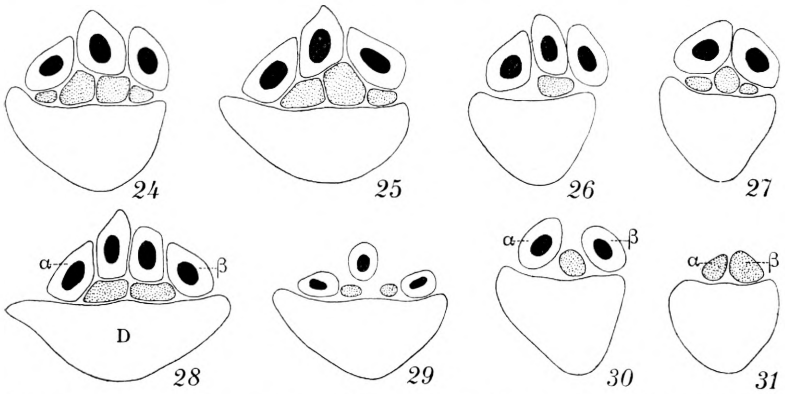


Fig. 24—31. *Cryptomeria japonica.* Querschnitt durch weibliche Blüten (× 22) von demselben Zapfen. *D*, Deckschuppe. *α* u. *β*, Vorblätter. Nuzelli schwarz gezeichnet. Sterile Blätter (Fruchtschuppe) getüpfelt.

(*α* und *β*) sind am leichtesten durch ihre Stellungen zu identifizieren; in Fig. 31 sind beide steril, in Fig. 28—30 dagegen fertil. Die in Fig. 24—31 gezeigten Entwicklungsstufen wurden normal an der Spitze aller untersuchten Zapfen festgestellt.

Der erste Ansatz zu den Samenanlagen ist ein ringförmiger Wall (Integument), dessen Mitte bald von einer halbkugelförmigen Warze ausgefüllt wird, die sich zum Nuzellus entwickelt. Da das Integument also nicht einem Blatte (einer Fruchtschuppe), sondern einem Stengel (A_2) aufsitzt, scheint es ein Makrosporophyll zu sein (Vergl. unten: Kritische Betrachtungen, S. 24—36), das — je nach

»Belieben« der Pflanze — auch wie ein Laubblatt entwickelt sein kann (Fig. 31).

Der Nuzellus scheint seiner Stellung in der Achsel des zylindrischen Integuments zufolge dem Makrosporangium bei gewissen *Selaginella*-Arten homolog zu sein.

Die nächste Aufgabe zielt nun darauf ab, zu untersuchen, in wie hohem Masse es zulässig ist, die bei *Cryptomeria* angetroffenen interessanten Verhältnisse zu verallgemeinern.

Von den übrigen Taxodiaceen habe ich leider keine kontinuierlichen Serien der Entwicklungsstadien beschaffen können. Von *Sequoia*, *Taxodium*, *Sciadopitys* und *Cunninghamia* standen nur blühende und reife Zapfen zu meiner Verfügung, und ich fand bei diesen Familien ähnliche Verhältnisse (z. B. eine an der Spitze »gespaltene« Zapfenschuppe) wie bei *Cryptomeria* vor. *Cryptomeria* lässt sich deshalb wahrscheinlich als ein allgemeingültiger Vertreter der Taxodiaceen auffassen.

Im folgenden werde ich die Organogenie der anderen Koniferenfamilien kritisch untersuchen. Zunächst aber gilt es, die Morphologie der Samenanlagen klarzulegen; die Pinaceen sind zu diesem Zwecke besonders gut geeignet, weil ihre Samenanlagen auf einem Zapfen-Querschnitt recht häufig axil getroffen werden.

3. *Pinaceae.*

Von dieser Familie hat ein reichhaltiges Material vieler verschiedener Gattungen zu meiner Verfügung gestanden. Da sie sich aber rücksichtlich der Organogenie in der Hauptsache alle gleich verhielten, habe ich auf Grundlage der folgenden Typenauswahl eine Verallgemeinerung gewagt.

Bei den meisten Arten wird der Zapfen im Sommer des Jahres vor der Blüte angelegt, und in diesem Zeitpunkt sind also die jüngsten, wichtigen Entwicklungsstadien zu suchen, die vorsichtig aus der Winterknospe (Fig. 34) herauspräpariert werden müssen. Es ist schwierig, die »weiblichen Knospen« von den männlichen und den vegetativen zu unterscheiden, denn die Unterschiede der Grösse und Form sind nur gering; der Zapfen ist nur ca. 1—4 mm lang, wenn die ersten Anlagen zu den Achselprodukten der Deckschuppen (D) zum Vorschein kommen. Fig. 34 (auch 32, 33) zeigt zwei wichtige Umstände, die für alle untersuchten Koniferen Geltung haben: 1. Seitenknospen haben zwei transversalgestellte Vorblätter (α u. β), und 2. Koniferen vermögen auch kurze und breite (nicht nadelförmige) Blätter zu bilden; solcher Schuppen gibt es an den Zapfen viele.

Für das Verständnis der kurzen, floralen Sprosse (A_2) ist es von Bedeutung die Blattstellung der vegetativen Kurztriebe zu untersuchen. Als sehr geeignet für solche Zwecke lassen sich die blatttragenden Kurztriebe von *Pinus* anführen; die Figuren 32 und 33 stellen Querschnitte von bzw. einer Art mit 5 (*Pinus parviflora*) und einer mit 2 (*Pinus montana*) Nadeln dar:

In der Achsel einer Deckschuppe (D) steht ein Kurztrieb mit zwei transversal gestellten Vorblättern (α und β). Darauf folgen dann noch etwa 10 Schuppen, die die grünen Nadeln umschliessen. Die Anlagen dieser Nadeln verdecken gänzlich die Spitze des Kurztriebs und schliessen dessen Wachstum ab. Das erste auf die Vorblätter folgende Blatt (1) steht bei den Pinaceen immer median nach hinten (in den Fig. 32, 33 getüpfelt gezeichnet), während es bei anderen Koniferen (z. B. *Podocarpaceae*) im Diagramm

vorne stehen kann. Diese Blattstellungen entsprechen also genau denjenigen bei den Dikotyledonen, und in den Zapfen treten sie wieder in einer den Verhältnissen bei *Cryptomeria* entsprechenden Weise auf.

Pinus.

P. montana Mill. (Fig. 35—40 a), *P. parviflora* Sieb. et Zucc. (Fig. 42—47) und *P. silvestris* L. (Fig. 41).

Von diesen Arten konnte ich vollständige Serien von Entwicklungsstadien benutzen, von denen die wichtigsten durch die nebenstehenden Figuren 35—47 veranschaulicht werden.

Es stellt sich heraus, dass die Entwicklungsgeschichte in den Hauptzügen der von *Cryptomeria* gleich ist: In der Achsel der Deckschuppe (D) wird an der Zapfenspindel (A_1) eine sekundäre Achse (A_2) angelegt, das Achselprodukt von D (Fig. 35, 41, 42). Sehr bald findet jedoch eine solche Verschiebung statt (Fig. 43), dass A_2 auf D hinausrückt und dadurch eine Stellung wie die einer Ligula einnimmt. Aber der Verlauf der Leitbündel (Fig. 43) zeigt immer noch, dass A_2 zu A_1 und nicht zu D gehört.

Den Verhältnissen bei den vegetativen Sprossen (Fig. 32—34) entsprechend müsste man auch bei den floralen Sprossen annehmen, dass die ersten Organe an A_2 zwei transversal gestellte Vorblätter sein müssten. So ist es auch; doch werden sie im Frühling des Jahres der Blüte angelegt. Die beiden Vorblätter α und β werden ungefähr gleichzeitig angelegt (getüpfelt in Fig. 36, 37, 44, 45) und stehen ganz unten an der Basis von A_2, die mittlerweile in die Breite gewachsen ist und ungefähr die Gestalt einer Linse angenommen hat.

In der ersten Anlage (Fig. 77 A, B) erscheinen die Vor-

blätter schuppenförmig und weisen im Querschnitt die Form eines Halbmondes auf. Sehr schnell jedoch stossen

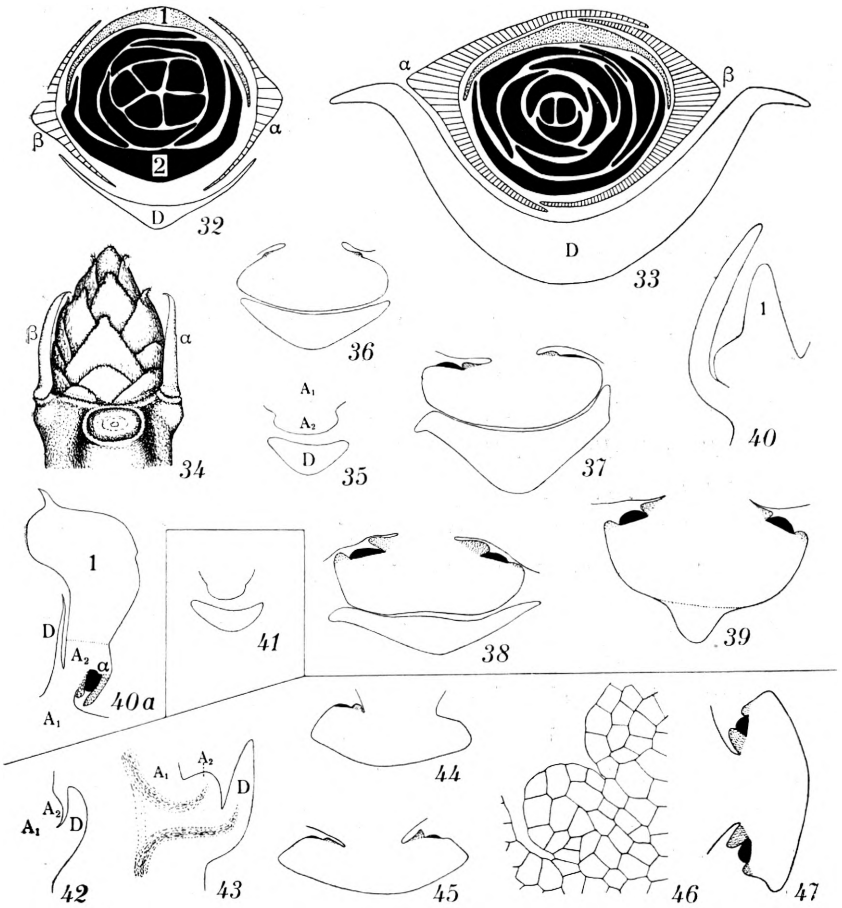


Fig. 32—47. *Pinus*. Fig. 32 Querschnitt eines vegetativen Kurztriebs von *P. parviflora* (× 15); Fig. 33 dasselbe von *P. montana* (× 35). Fig. 34 Winterknospe mit zwei nadelförmigen Vorblättern von *Abies Nordmanniana* (× 3). Fig. 35—40 a *P. montana*. Entwicklungsgeschichte der Blüte (× 35). Fig. 41 *P. silvestris*, jüngste Anlage der Blüte (× 35). Fig. 42—47 *P. parviflora*, Entwicklungsgeschichte der Blüte (Längsschnitte, × 35); Fig. 46 (× 215). Fertile Vorblätter (Integumente) getüpfelt; Nuzellus schwarz. A_1, Zapfenspindel, *D*, Deckschuppe. A_2, Blütenachse. α u. β, Vorblätter (Integumente) von A_2. 1, das dritte (oberste, sterile) Blatt von A_2 (die »Fruchtschuppe« oder Zapfenschuppe der Blüte).

die Spitzen dieser Mondsichel aufeinander, verwachsen, und im Verlauf ihres ferneren Wachstums gewinnen die Vorblätter die Gestalt eines hohlen Zylinders (Fig. 77 D) mit etwas schief geschnittener Öffnung (Mikropyle); letztere ist bei den verschiedenen Koniferen-Gattungen verschiedenartig geformt; sie besitzt z. B. oft 1—2 Zacken oder einen Einschnitt.

Sobald die Ränder des Vorblattes auf einander gestossen sind (Fig. 77 C), hebt sich der Boden des Zylinders, als die erste Anlage eines Makrosporangiums (Fig. 37, 38, 44, 45, 77), empor. Dieses entwickelt sich — wie es sich späterhin zeigt — zum Nuzellus, der von einem zylindrischen Vorblatt, dem Integumente, das als ein Makrosporophyll (Vergl. *Selaginella* Fig. 130—138) zu bezeichnen ist, umgeben ist (Fig. 77 C).

Diese höchst interessante Entwicklungsgeschichte der Samenanlagen entspricht, wie wir im folgenden (Fig. 127—138) genauer erkennen werden, der Entwicklung der Sporophylle von *Selaginella*.

A_2 erzeugt noch ein Blatt (1), das wie bei den vegetativen Sprossen sich median nach hinten stellt (Fig. 39, 40, 40 a). Dieses Blatt (1) ist bei *Pinus* ursprünglich pfriemförmig und wird »Crista« genannt. Seine Basis wird aber schnell breiter, bis die Spitze von A_2 von der jungen Blattanlage vollständig bedeckt ist. Von diesem Zeitpunkte an wächst A_2 nicht mehr in die Länge; Blatt 1 aber, das also terminal auf A_2 steht (Fig. 40 a), dehnt sich sowohl in Länge als Breite weiter aus, bis es eine der wohlbekannten Zapfenschuppen wird, die weit grösser als die Deckschuppe sind und mit ihrer Basis A_2 und die als Sporophylle ausgebildeten Vorblätter decken (Vergl. »Kritische Betrachtungen« S. 24—36).

Larix.

Von dieser Gattung habe ich von mehreren Arten reichliches Material gehabt. Da sie sich aber in organogenetischer Beziehung im wesentlichen gleich verhalten, habe ich mich damit begnügt, folgende 3 Arten zu behandeln: *Larix europaea* D. C. (Fig. 48—51 u. 55), *L. leptolepis* MURRAY (Fig. 52) und *L. occidentalis* NUTT. (Fig. 53, 54).

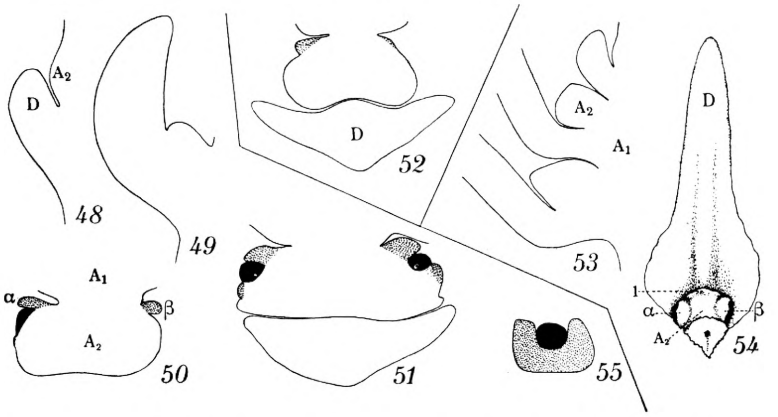


Fig. 48—55. *Larix*. Entwicklungsgeschichte der Blüte (Längsschnitte, × 35). Fig. 48—51 und Fig. 55 *L. europaea*. Fig. 52 *L. leptolepis*. Fig. 53—54 *L. occidentalis*. A_1, Zapfenspindel. A_2, Blütenachse. Die Vorblätter (α und β) der Blüte (Makrosporophylle) getüpfelt. Nuzelli (Makrosporangien) schwarz. *D*, Deckschuppe. 1, Zapfenschuppe.

Die Zapfen werden im Sommer vor der Blüte angelegt, A_2 trägt aber noch keine Blätter (Fig. 48, 49). A_2 wird an A_1 angelegt (Fig. 48, 53), wird aber bald am Deckblatte (D) hinausverschoben. Auf dieser Stufe überwintert der Zapfen, in eine dicke, beschuppte Winterknospe eingeschlossen.

Früh im folgenden Frühling (März, April), wenn die Winterknospen zu schwellen anfangen, erscheinen die ersten zarten Blattanlagen an A_2. Wie bei *Pinus* gibt es ganz unten an der Basis von A_2 zwei transversal gestellte (auf

den Fig. 50, 51, 52 u. 55 getüpfelt gezeichnete) Vorblätter (α und β), die eine Makrospore (Nuzellus) umschliessen.

Zur Zeit der Blüte sieht die Deckschuppe mit ihrem Achselprodukt wie auf Fig. 54 veranschaulicht aus: der sehr kurze Stengel A_2 trägt 3 Blätter, von denen α und β lateral an der Basis von A_2 stehen, während Blatt 1 als eine breite, niedrige Schuppe an der Spitze von A_2 erkennbar ist.

Nach erfolgter Bestäubung wächst dieses terminalgestellte Blatt (1) stark, bis es schliesslich länger und namentlich erheblich breiter als die Deckschuppe (D) ist.

Dagegen findet bei Blatt 1 fast keine Verdickung statt, wie dies bei *Pinus* der Fall war, wo es eine beinahe zylindrische oder prismatische Form besass. Aus Blatt 1 entwickelt sich die wohlbekannte breite und dünne Zapfenschuppe, die nicht nur für *Larix*, sondern auch für die meisten anderen Pinaceen-Gattungen charakteristisch ist, den Zapfen ihr äusseres Gepräge gibt und das wichtigste systematische Merkmal bildet.

Picea, Tsuga, Pseudotsuga.

Auch von mehreren anderen Gattungen der Pinaceen besass ich lebendes Material. Da sie sich aber in organogenetischer Beziehung im wesentlichen wie die obenbeschriebenen *Pinus* und *Larix* verhalten, wäre ihre Beschreibung nur eine Wiederholung des Schongesagten. Ich glaube deshalb, mich mit nebenstehenden Figuren begnügen zu dürfen, um das Allgemeingültige des bei *Pinus* Festgestellten zu beweisen. Vergleicht man die Figuren 56—67 mit den vorhergehenden, zeigt es sich also, dass die Pinaceen in morphologischer Hinsicht eine sehr gleichartige Gruppe bilden: die axilläre Blüte der Deckschuppe (D) besteht aus

einer kurzen Achse (A_2), welche nur 3 Blätter trägt, von denen die Vorblätter sich als Makrosporophylle (Integumente) entwickeln, während das dritte Blatt (1) ein grosses, breites, pseudoterminal auf der Rückseite von A_2 stehendes Blatt, die Zapfenschuppe wird.

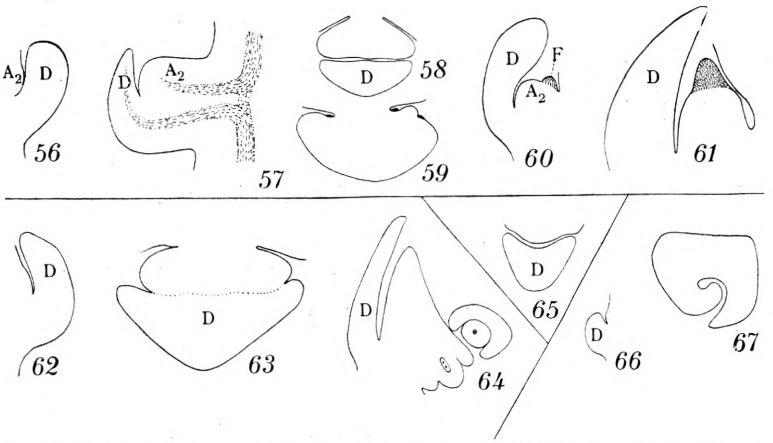


Fig. 56—61. *Picea canadensis*. Entwicklungsgeschichte der Blüte (Längsschnitte, × 35). Integument schwarz, die »Fruchtschuppe«, *F* (das oberste sterile Blatt der Blüte) getüpfelt. Fig. 62—64, *Tsuga Mertensiana*, Längsschnitte von Blüten. Fig. 65 *Tsuga diversifolia* (Längsschnitt). Fig. 66—67 *Pseudotsuga Douglasii* (× 35). *D*, Deckschuppe. A_2, Blütenachse. Fig. 67 Querschnitt durch die Spitze des Integumentes.

Die Zapfenschuppe (1) macht während des Wachstums merkwürdige Bewegungen: wenn der Zapfen die Winterknospe verlässt, ist die morphologische Oberseite der Zapfenschuppe konkav, — wie es bei den Blättern der meisten anderen Pflanzen der Fall ist; und so bleibt es bis zur Zeit der Blüte, wo die Zapfenschuppen wegen ihrer Form von einander abstehen, so dass die Mikrosporen ungehindert durchkommen können. Nach der Bestäubung werden alle Zapfenschuppen nach oben und dicht gegen

einander gepresst. Dieser kräftige Druck lässt sie die Form ändern, so dass die morphologische, der Zapfenspitze zugekehrte Unterseite nunmehr die konkave ist. Dass die Zapfenschuppe (1) wirklich rückständig an der Spitze von A_2 ist, erhellen ein auf Fig. 60 dargestellter Schnitt und die Verteilung von Hadrom und Leptom in den Leitbündeln.

Es wird oft angegeben (z. B. von Goebel p. 1759), die Stellung der Samenanlagen sei die Folge einer im Laufe ihrer Entwicklung stattgefundenen Drehung von 180°. Dies ist nicht richtig. Wenn die Mikropyle zuletzt nach unten gekehrt ist, so ist dies eine einfache Folge dessen, dass die Integumente an der Basis des fast kreisförmigen Stengels (A_2) angelegt werden.

Die Figuren 64 u. 67 veranschaulichen, wie die Sporophylle (Integumente) sich um die Makrosporangien biegen.

Sterile Blüten (Vergrünungen).

Bei allen untersuchten Pinaceen sind nur die mittleren Blüten des Zapfens samenentwickelnd; die an der Basis und an der Spitze des Zapfens stehenden sind dagegen steril.

Schnittserien zeigen indessen, dass auch in den sterilen Teilen des Zapfens in den Achseln der Deckschuppe Sprosse stehen; diese sterilen »Blüten« sind für das Verständnis der Morphologie der fertilen Blüten von grosser Bedeutung; sie lassen sich leicht beobachten, namentlich an der Spitze des Zapfens, — auch wenn dieser nicht »durchgewachsen« ist.

Nebenstehende Figuren 68—74 zeigen eine Auswahl solcher sterilen Blüten von *Picea alba* (Fig. 68, 70, 71, 73), *Picea abies* (Fig. 69) und *Larix occidentalis* (Fig. 72, 74).

Fig. 69 zeigt einen Schnitt von einer Blüte kurz vor dem Bestäubungsstadium: die rechts stehende Samenanlage ist normal entwickelt und mit einem Makrosporangium versehen; aber das links stehende Vorblatt ist schuppenförmig und steril. Etwas Ähnliches gilt für Fig. 72; nur ist das Makrosporangium in diesem Falle sehr schwach entwickelt. Auf Fig. 74 sieht man links ein schuppenförmiges Vorblatt und rechts ein nadelförmiges, steriles Vorblatt im Querschnitt.

Auf Fig. 71 sind wieder keine der Vorblätter als Sporophylle ausgebildet, sondern sie haben sich zu nadelförmigen Blättern entwickelt, deren Querschnitt in der Form ungefähr dem der Laubblätter entspricht.

Schliesslich lassen sich bei gewissen Bäumen gar nicht selten alle möglichen Übergänge zwischen fertilen Zapfen und vegetativen, sterilen Sprossen ermitteln. Solche »Vergrünungen« wurden oft beschrieben (Vergleich Oersted und Penzig); ich begnüge mich darum an dieser Stelle mit einigen Figuren (Fig. 68, 70, 71, 73). Fig. 73 zeigt eine derartige sterile »Blüte«; sie besteht aus einer kurzen Achse (A_2), die die gewöhnlichen 3 Schuppen α, β u. 1 trägt. α u. β sind nicht in Sporophylle (Integumente) umgewandelt, sondern als Schuppen desselben Aussehens und derselben Konsistenz wie die »Zapfenschuppe« (1) entwickelt. Ein Querschnitt (Fig. 68) zeigt deutlich, dass α u. β — wie es zu erwarten war — ausserhalb (und zwar hinter) 1 stehen.

Wenn nur zwei Blätter zur Entwicklung gelangen, sind es, wie Fig. 70 es zeigt, die Vorblätter; die »Fruchtschuppe« (1) fehlt. Nicht selten findet man auch Seitensprosse (sterile Blüten) mit mehr als drei Blättern an einer kurzen Achse (A_2).

Solche Vergrünungen zeigen also, dass bei den Pinaceen

die Blüten »nach dem Belieben der Pflanze« ihre Homologien dadurch beweisen können, dass sie sich als kurze, dreiblättrige, radiäre Sprosse entwickeln. Von besonderer Bedeutung war die Bestätigung der durch die Entwicklungsgeschichte schon erwiesenen Tatsache: die Integumente der Pinaceen sind die Vorblätter der Blüte. (Vergl. unten »Kritische Betrachtungen« S. 24—36.)

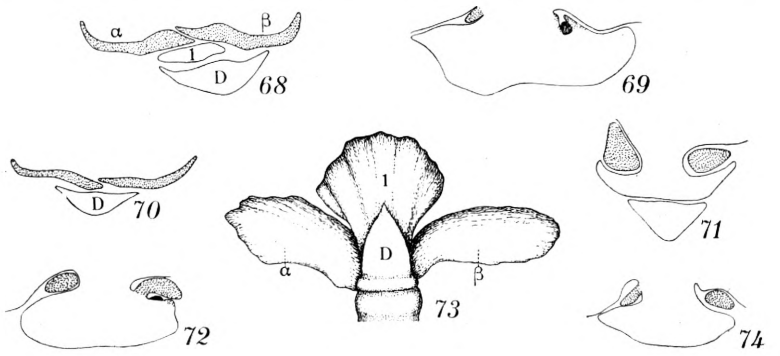


Fig. 68—74. Schnitte von vergrünten Pinaceenblüten. Eins oder zwei der Integumente (Makrosporophylle), α u. β (Vorblätter), sind als sterile Schuppenblätter (getüpfelt) mit oder ohne Makrosporangium (schwarz) entwickelt. Fig. 68, 70, 71, *Picea canadensis* (× 9). Fig. 69, *Picea abies* (× 20). Fig. 72, 74, *Larix occidentalis* (× 20). Fig. 73, *Picea canadensis*, Habitusbild. *D*, Deckschuppe; *1*, das oberste Blatt (die »Fruchtschuppe«) der Blüte (× 6). Weitere Erläuterungen s. Text.

Kritische Betrachtungen.

Die folgenden Darlegungen berücksichtigend wird es von Bedeutung sein, schon jetzt in Erwägung zu ziehen, welche allgemeinen Schlussfolgerungen sich aus der im vorhergehenden dargestellten Entwicklungsgeschichte von *Cryptomeria* und *Pinaceae* ziehen lassen.

Schon die jüngsten Entwicklungsstadien des in der Achsel der Deckschuppe D stehenden »Schuppenkom-

plexes« (ZIMMERMANN, 1930) sind für das morphologische Verständnis des Zapfens von grossem Wert, indem sie uns ermöglichen, zu der Frage, ob der Zapfen eine Blüte oder ein Blütenstand ist, eine wohlbegründete Stellung einzunehmen. Denn das Entscheidende in dieser Frage ist dies, ob das Schuppenkomplex am Deckblatt (D) oder an der Zapfenspindel (A_1) angelegt wird.

Wird nämlich das Schuppenkomplex an der Deckschuppe (D) als ein Auswuchs derselben (z. B. als Ligula oder Indusium) angelegt, so ist der Zapfen eine Blüte. Nicht nur im vorigen Jahrhundert (worüber des Näheren bei PILGER), sondern auch in neuester Zeit wird diese Anschauung von so hervorragenden Forschern wie PILGER (1926) und HIRMER (1932) verfochten. Letzterer schreibt S. 52 ». . . dass den Sphenophyllen und deren nächsten Verwandten einerseits und den Koniferen andererseits Formelemente gemeinsam sind, die sich homologisieren lassen. Es handelt sich in beiden Fällen um seriale Spaltung der die Blüte aufbauenden Elemente usw.«. Es dürfte doch vielleicht gefährlich sein, zwischen zwei so weitläufig verwandten Pflanzengruppen Analogieschlüsse zu ziehen, besonders da die Sphenophyllen (TROLL) ausgestorben sind; die Entwicklungsgeschichte ihrer Blüten lässt sich deshalb nicht genau klarlegen. Es ist aber namentlich von ausschlaggebender Bedeutung, dass die Entwicklungsgeschichte der Koniferen-Zapfen dieser Theorie durchaus widerspricht, denn die erste Anlage (A_2) des Schuppenkomplexes sitzt nicht der Deckschuppe (D), sondern der Zapfenspindel (A_1) auf; und erst infolge einer später eintretenden Verschiebung wird A_2 auf die Deckschuppe D hinausverschoben. Diese sekundäre Stellung ist es, die zu der naheliegenden — aber dennoch falschen — Auffassung, dass A_2 ein Teil

(vielleicht eine Ligula) der Deckschuppe wäre, Anlass gegeben hat (Vergl. Troll, 1933).

Goebel ist denn auch mit Pilger und Hirmer gänzlich uneinig. Er schreibt (1932) S. 1758: »Die Samenschuppe erscheint zunächst als ein quergestellter Wulst in der Achsel der Deckschuppe.« Bei dieser wichtigen Beobachtung fusst Goebel — wie auch Hirmer es tut — auf (noch nicht veröffentlichte) organogenetische Studien. Er zieht aus seiner Wahrnehmung jedoch nicht die endgültigen Folgerungen, sondern begnügt sich damit, den erwähnten Wulst als »einen Wulst auf dem die Samenanlagen stehen« (S. 1757) zu erklären. Aus dem im obigen geschilderten Verlauf der Entwicklungsgeschichte erhellt indessen, dass der Wulst (A_2) sämtliche Organe des Schuppenkomplexes — also sowohl Samenanlagen als sterile Blätter (Zapfenschuppen) — trägt.

Es ist also sehr wohl zulässig, A_2 als einen kurzen Stengel und zugleich als das normale Achselprodukt der Deckschuppe (D) aufzufassen. Diese Anschauung wird durch folgende Umstände unterstützt:

1. A_2 wird ursprünglich an der Zapfenspindel (A_1) und in der Achsel der Deckschuppe (D) angelegt.
2. A_2 empfängt die Leitbündel aus A_1 — und nicht aus der Deckschuppe (D).
3. Durch Vergrünungen bezeugt A_2 die Fähigkeit, Blätter entwickeln zu können; diese können grün und nadelförmig sein.
4. Bei den meisten Koniferen trägt A_2 ganz normal sterile, schuppenförmige Blätter (Zapfenschuppen) von ähnlicher Konsistenz wie die Knospenschuppen, die die Winterknospen decken.

5. Schliesslich ergibt eine anatomische Untersuchung, dass A_2 eine radiärgebaute Stele besitzt, eine Beobachtung, die schon von älteren Anatomen (Van Tieghem) oft gemacht worden ist.

Es will mir deshalb scheinen, dass kein wirklicher Grund bestände, die Annahme, dass A_2 ein Stengel und das normale Achselprodukt der Deckschuppe (D) sei, zu bezweifeln.

Weit schwieriger ist es jedoch, rücksichtlich der Erklärung des Integuments ein positives Ergebnis zu erzielen. Laut der üblichen Auffassung sollten ja die beiden Samenanlagen[1] der Pinaceen der »Fruchtschuppe« (= Zapfenschuppe) aufsitzen, die als mit dem zweisamigen Fruchtblatt vieler Cycadeen homolog aufzufassen sei; wegen der habituellen Ähnlichkeit der erwähnten Organe unter sich ist diese Auffassung ja sehr naheliegend. Sie wird aber in mehreren Punkten von der Organogenie entscheidend widerlegt. Denn das grosse, flache Endstück der »Fruchtschuppe« (= Zapfenschuppe) ist zur Zeit der Anlage der Integumente noch gar nicht angelegt. In dieser Beziehung sind die Cupressaceen (s. weiter unten) von besonderem Interesse, da diese überhaupt keine »Fruchtschuppe« besitzen; und folglich kann das Integument also auch keiner Fruchtschuppe aufsitzen. Bei den Cupressaceen (gewisse *Juniperus*-Arten ausgenommen) sitzen sämtliche Samenanlagen an A_2, welche das einzige direkt in der Achsel der Deckschuppe (D) an A_1 entstehende Organ ist. Bei *Cryptomeria* und den Pina-

[1] In der vorliegenden Arbeit werden Samenanlage, Integument und Nuzellus in derselben Weise wie in den modernen Handbüchern über Koniferen z. B. in demjenigen Pilgers definiert: Samenanlage = Integument + Nuzellus. Ob diese Organe mit Organen desselben Namens bei den Angiospermen homolog sind, wird später besprochen.

ceen sind die Integumente ähnlichgestellt wie bei den Cupressaceen, nämlich auf der radiärgebauten Basis — dem Obigen zufolge der Stengel A_2 — der Zapfenschuppe.

Bei *Finaceae* und *Cryptomeria* wird die Spitze von A_2 gänzlich von den sterilen Blättern zugedeckt, die man Zapfenschuppen nennt.

Wie man sieht, sitzen die Integumente nicht Blättern (»Fruchtschuppen«), sondern Stengeln (A_2) auf.

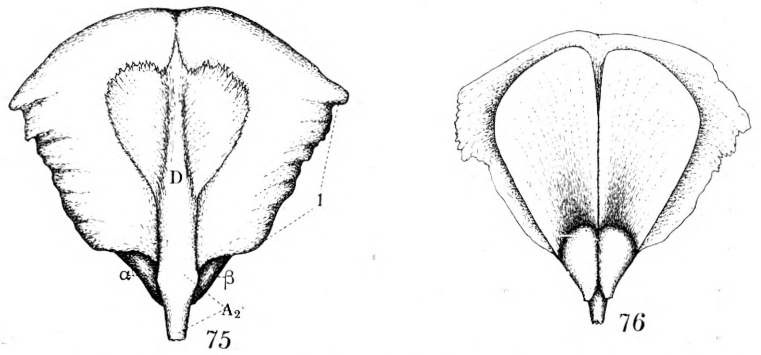


Fig. 75—76. *Abies balsamea*, reife Frucht, von der Unter- (Fig. 75) und Oberseite (Fig. 76) gesehen, × $2^1/_2$. *D*, Deckschuppe. *1*, Zapfenschuppe. *α* und *β*, Samenschalen (Vorblätter).

Es scheint deshalb eine prinzipielle Abweichung von den Cycadeen vorzuliegen, deren Samenanlagen deutlich an Blättern stehen.

Wir müssen nun die Folgen der Tatsache, dass die Integumente der Koniferen an Stengeln stehen, besprechen und untersuchen, ob sie möglicherweise Teile von Blättern (vielleicht Indusien?) oder ganze Blätter sein sollten.

Als erstes Hilfsmittel zur Erklärung des Integuments kann die Entwicklungsgeschichte herangezogen werden. Die oben abgebildeten Schnitte von *Cryptomeria* eignen sich jedoch schlecht zu Untersuchungen über das Integument,

weil es Schrägschnitte sind; die Samenanlagen des Zapfens sind nämlich so gestellt, dass genau axile Längsschnitte der Integumente sich sehr schwer in hinreichender Menge beschaffen lassen.

Solche brauchbaren Schnitte lassen sich jedoch leicht massenweise und in kontinuierlichen Entwicklungsstadien von Pinaceen herstellen, deren Integumente axil getroffen werden, wenn man den jungen Zapfen genau quer durchschneidet. Aus diesen rein praktischen Gründen begnügen wir uns deshalb damit, uns die Integumente der Pinaceen anzusehen und verweisen z. B. auf die Figuren 50—52.

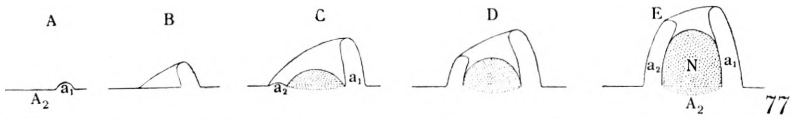
Der Übersicht halber wird die Entwicklungsgeschichte der Samenanlage durch die schematischen, medianen Längsschnitte der Fig. 77 veranschaulicht.

Derjenige Teil der Samenanlage, welcher zuerst angelegt wird, ist der A_2 ganz unten ansitzende Rand des Integuments, das ursprünglich die Gestalt einer niedrigen Warze hat (a_1 auf Fig. 77 A), die dadurch entstanden ist, dass die Epidermis der Rinde von A_2 durch die darunterliegenden Zellenschichten emporgehoben wird (Fig. 50). Nun wächst das Integument schnell sowohl in Länge als Breite (Fig. 77 B), so dass es das Aussehen einer kurzen und breiten Schuppe gewinnt, deren Ränder in einer Weise gegen einander gebogen sind, dass das Integument fast hufeisenförmig ist. Wenn die Ränder auf einander gestossen sind, werden sie vereinigt (durch a_2 auf Fig. 77 C) und das Integument hat dann die Gestalt eines Zylinders mit schiefgeschnittener Öffnung. Erst jetzt erscheint der Nuzellus als eine niedrige, gewölbte Warze am Boden des Zylinders, indem die vom Integument umschlossene Scheibe der Rinde von A_2 sich emporhebt. Darauf wachsen sowohl Nuzellus als Integument in die Höhe (Fig. 77 D u. E.) und

nehmen bald die typische Form der ausgewachsenen Samenanlage an.

Es geht also aus dem Ebengesagten hervor, dass sowohl Integument als Nuzellus sich aus der Rinde eines Stengels (A_2) auf ganz ähnliche Weise wie ein Blatt entwickeln. Im folgenden wird eingehender dargelegt werden, dass diese Entwicklungsgeschichte durchaus mit den entsprechenden Verhältnissen bei den Sporophyllen gewisser *Selaginella*-Arten übereinstimmt (Fig. 130—138).

Für die morphologische Erklärung des Integuments ist auch dessen Stellung von Bedeutung: Sowohl bei *Crypto-*



77

Fig. 77. Schema. Mediane Längsschnitte der jüngsten Entwicklungsstadien der Samenanlage. a_1, die zuerstangelegte Seite des Integuments (Sporophylls). A_2, Blütenachse. *N*, Nuzellus (getüpfelt). Weitere Erläuterungen s. Text.

meria, *Pinaceae* als *Cupressaceae* (s. weiter unten) stehen die beiden erstangelegten Integumente transversal an der Basis von A_2. Diese charakteristische Stellung entspricht durchaus der Stellung der Vorblätter (α u. β) an den vegetativen Seitensprossen, z. B. an den Kurztrieben von *Pinus*, die durch die Fig. 32—33 im Querschnitt gezeigt werden. Gelangen mehr als zwei Integumente zur Entwicklung, so bilden diese einen Quirl um die Spitze von A_2, wie z. B. bei *Cupressaceae*. Bei *Cryptomeria* trägt die Spitze von A_2 einen ähnlichen Quirl von Organen wie bei *Cupressus;* aber nur etwa die Hälfte von diesen entwickeln sich als Integumente, während der Rest zu sterilen Blättern (»Fruchtschuppen«) wird (Fig. 122—123).

Bei gewissen Pinaceen gibt es — wie schon oben (Fig.

68—74) erwähnt — Vergrünungen, wo an der Stelle des Integuments eine Schuppe oder ein nadelförmiges Blatt steht.

Es bestätigt sich also wiederum, dass das Integument entweder mit einem ganzen Blatte (Sporophyll) oder einem Auswuchs eines solchen (vielleicht einem Indusium?) homolog sein muss. Welche von diesen Eventualitäten die richtige ist, werden wir jetzt näher erörtern:

Goebel (1932 S. 1759) schliesst auf Grundlage von Analogien mit *Ginkgo's* zweisamigen Sprossen auf zweisamige Zapfenschuppen bei den Pinaceen und stellt die Hypothese auf, die Samenanlagen könnten terminal jede auf ihrem kurzen, »Sporophyllrest« genannten Blättchen stehen.

Bei Untersuchungen über den Wert dieser Hypothese stösst man auf die Schwierigkeit, dass es bei mehreren Koniferen schwierig ist, die Grenze zwischen dem Integument und der Achse, der es aufsitzt, festzulegen. Die Pinaceen sind jedoch in dieser Hinsicht sehr gut geeignet, und als Beispiel können wir Fig. 50 betrachten, wo es deutlich zu erkennen ist, dass β eine Einheit bildet und von der Achse (A_2) auf der β steht, scharf geschieden ist. Falls β sich aus einem »Sporophyllrest« entwickelt hätte, so müsste man gewärtigen, diesen zwischen β und der Rinde von A_2 vorzufinden. Dass A_2 nicht irgendeine Blattbildung, sondern ein Stengel ist, wird sich aus den oben angeführten Gründen ergeben. Es findet sich auch unter dem älteren Integument α kein derartiger »Sporophyllrest«.

Wir werden darauf die Möglichkeit erwägen müssen, dass es einmal einen Sporophyllrest bei nun ausgestorbenen Formen gegeben haben kann, der nun aber gänzlich unterdrückt oder dessen Anlage zur Bildung des jungen Integuments verbraucht wäre. Für oder gegen diese Hypothese

lassen sich schwerlich ausschlaggebende Beweise führen. Wenn aber tatsächlich solch ein — jetzt unterdrückter — Sporophyllrest einmal existiert hätte, so müsste man mit Recht erwarten können, dass er unter gewissen Bedingungen sich verraten und zur Entwicklung gelangen könnte, z. B. bei den sogenannten »Missbildungen« (= Vergrünungen).

Es ist tatsächlich auch recht häufig der Fall, dass das Integument durch Vergrünungen, wo alle möglichen Übergänge zwischen Blättern und Integumenten (vgl. z. B. die Figuren 68—74) anzutreffen sind, seine wahre Natur an den Tag legt. Falls die Möglichkeit bestände, die Existenz eines ganz oder teilweise unterdrückten Sporophyllrestes, der an seiner Spitze die Samenanlage trüge, anzunehmen, dann müsste es eben dieser Sporophyllrest sein, der sich durch Vergrünung zum Blatte entwickele. Und dieses Blatt müsste dann zwischen A_2 und dem reduzierten Nuzellus stehen. So verhält es sich aber eben nicht. Wenn ein reduzierter Nuzellus nachgewiesen werden kann (vgl. z. B. Fig. 72), so steht er an der Basis des Integuments, das in dem auf Fig. 72 dargestellten Fall als nadelförmiges Blatt mit scheidenförmiger Basis entwickelt war.

Wie Goebel z. B. betont hat, darf man nur unter gewissem Vorbehalt von Missbildungen auf den normalen Zustand der Pflanze schliessen. Diese Kritik ist sicher durchaus berechtigt, wenn es sich um derartige Missbildungen handelt, die infolge von Angriffen seitens parasitischer Tiere und Pflanzen oder durch andere pathologische Verhältnisse bei der betreffenden Pflanze entstanden sind.

Solche pathologischen Missbildungen sind aber in diesem Zusammenhange gar nicht der Gegenstand unserer Betrachtungen. Bei vielen Koniferen gibt es nämlich in den Achseln

der Deckblätter (D) normalerweise und in fast allen gesunden Zapfen an gesunden Individuen solche »missgebildeten« Schuppenkomplexe — sowohl im oberen als im unteren Teil der Zapfen. Man braucht nicht einmal »durchgewachsene« Zapfen (von *Larix* z. B.) zu benutzen; denn z. B. am Stiel gesunder *Pinus silvestris*-Zapfen sieht man schon unter der Lupe oder mit dem blossen Auge, dass in der Achsel gewisser Deckschuppen 2—3 sterile Blättchen stehen können, von denen zwei eben die nämliche transversale Stellung einnehmen wie die Integumente der fertilen Teile in der Mitte des Zapfens. Ähnliche sterile Blüten fand ich ferner an der Spitze von fast allen untersuchten gesunden Zapfen von sowohl *Picea*, *Pinus*, *Larix* als anderen Koniferen (Fig. 68—74). Die Schnittserien zeigen uns in schöner Weise alle möglichen Übergänge zwischen ganz sterilen und fertilen Schuppenkomplexen: bald ist nur eins der Vorblätter fertil, während das zweite entweder ganz steril ist oder an seiner Basis mit einem rudimentären Nuzellus versehen ist (Fig. 69); bald besitzt nur das eine Vorblatt einen rudimentären Nuzellus (Fig. 72).

Die Form des sterilen Vorblattes kann wiederum wechseln: es kann nadelförmig (Fig. 71) oder schuppenförmig (Fig. 68) sein, es kann eine nadelförmige Spitze und eine kürzere oder längere scheidenförmige Basis haben (Fig. 72). Ist die nadelförmige Spitze kurz oder fast fehlend, so nähern wir uns der Zylinderform des normalen Integuments. Kurz: in normalen Zapfen kann man alle möglichen Übergangsformen zwischen röhrenförmigem Integument und nadelförmigem Vorblatt antreffen.

Wir ziehen also keine von krankhaften Zuständen der Pflanze ausgehenden, gewagten Schlüsse, wenn wir auf die erwähnten, zu den normalen Gestaltungen normaler In-

dividuen gehörenden Vergrünungen hinweisen und dieselben als wichtige Beweise dafür, dass die Integumente der Pinaceen ganze, röhrenförmige Vorblätter sind, heranziehen.

Ferner ist hervorzuheben, dass man bei diesen Vergrünungen nicht die Spur von einem Sporophyllrest vorfindet, wie man es der Theorie Goebel's zufolge, und zwar unter dem Integument als ein kürzeres oder längeres Organ, welches an seiner Spitze das Integument trüge, anzutreffen gewärtigen müsste.

Es ist stets das Integument selbst, welches durch Vergrünung ein ganzes Blatt wird, das wiederum der mehr oder weniger rudimentären Achse (A_2) aufsitzt.

Für die Annahme eines völlig oder zum Teil unterdrückten Sporophyllrestes wird kaum ein Beweis vorliegen. Gegen diese Hypothese spricht ausserdem der Umstand, dass der Embryosack an einer Stelle im Nuzellus angelegt wird, die tiefer liegt als diejenige, wo ein eventueller Sporophyllrest anzutreffen wäre. Vergleicht man z. B. die Figuren 50 und 51, so ersieht man, dass die Mutterzelle des Embryosackes (Fig. 51) innerhalb der äusseren Begrenzung von A_2 (Fig. 50) in der Rinde von A_2 angelegt wird.

Es scheint also kein genügender Grund zu bestehen für die Annahme, dass das Integument terminal auf einem ganz oder teilweise unterdrückten Sporophyllrest stände (wie z. B. bei *Bennettitales*).

Übrig bleibt also nur die letzte Möglichkeit, nämlich die, dass das Integument ein ganzes Blatt darstelle. Diese Auffassung wird unzweideutig von dem oben herbeigezogenen morphologischen und organogenetischen Material und namentlich von den Vergrünungen befürwortet. Es sei nur

noch auf den *Cryptomeria*-Zapfen hingewiesen (Fig. 24—31), wo α und β bald als Integumente, bald als sterile Blätter von der üblichen Nadelform entwickelt sind.

Ganz entsprechende Verhältnisse finden sich bei *Juniperus* vor (Fig. 103—119).

Falls nun aber das Integument der Koniferen ein ganzes Blatt ist, stellt sich sofort eine Schwierigkeit ein; dann ist nämlich die Samenanlage einer Konifere nicht mit den Samenanlagen der Angiospermen homolog, — vorausgesetzt, dass die Erklärung des Integuments der Angiospermen als ein Farn-Indusium die richtige ist. Diese Erklärung hoffe ich indessen in einer späteren Arbeit einer näheren Erörterung unterziehen zu können.

Vielleicht wäre es deshalb am richtigsten, für die Koniferen die Bezeichnung Integument überhaupt nicht zu verwenden. Man möchte stattdessen die Benutzung des Wortes Sporophyll vorschlagen, denn im folgenden werden wir zu beweisen suchen, dass das Integument der Koniferen mit dem Sporophyll von *Selaginella* homolog ist, und dass der Nuzellus einem *Selaginella*-Makrosporangium entspricht. Im folgenden werden wir deshalb diese Termini unterschiedslos verwenden. In Übereinstimmung mit dem gewöhnlichen Sprachgebrauch sind ferner die Wörter: Zapfenschuppe, Samenschuppe und Fruchtschuppe gleichdeutig.

Wir sahen also, dass die Zapfenschuppe der Pinaceen kein Auswuchs (Ligula) an der Oberseite der Deckschuppe ist, wie es oft behauptet wurde. Ferner scheinen die Samenanlagen nicht auf einem Sporophyllrest (Goebel) zu stehen; diese Theorie fusst eigentlich nur auf sehr schwache Analogieschlüsse von *Gingko*, dessen Morphologie noch nicht hinreichend untersucht worden ist und deshalb keinen sicheren Ausgangspunkt bildet.

Wie es aus obigem erhellt, scheinen die in dieser Untersuchung dargebotenen Anschauungen auf dem Fundament einer Reihe von Anhaltspunkten zu ruhen, die — obwohl sehr verschiedener Art: morphologische, anatomische, organogenetische, teratologische usw. — alle auf dasselbe abzielen. Ich glaube daher mit Recht folgende Behauptungen aufstellen zu können:

Goebel definiert eine Blüte als eine mit Sporophyllen besetzte kurze Achse. Diese Definition ist aber für das in der Achsel der Deckschuppe des Zapfens stehende Schuppenkomplex zutreffend, welches wir deshalb eine Blüte nennen dürfen. Die Hauptergebnisse des im vorhergehenden Festgestellten lassen sich nun am praktischsten in Diagrammen vereinigen (Fig. 122, 125—126).

Der merkwürdige Pinaceen-Zapfen ist also ein Blütenstand (Amentum), dessen Spindel (A_1) Blätter (D) trägt, die Deckschuppen von Blüten sind. Jede Blüte besteht aus einer rudimentären Achse (A_2), welche 3 Blätter: α, β u. 1 trägt. Von diesen ist 1 steril, während α und β als röhrenförmige Sporophylle (= Integumente) entwickelt sind, deren morphologische Oberseite dem Nuzellus zugekehrt ist. In A_2 entwickelt sich ein Makrosporangium (Nuzellus), welches so gestellt ist, dass es vom Sporophyll eingeschlossen wird.

Eine ausgewachsene Pinaceen-Zapfenschuppe (Fig. 75—76) ist also ein grosses steriles Schuppen-Blatt (1), welches auf der kurzen Blütenachse (A_2), die einem Stiel der Zapfenschuppe ähnelt, terminal steht und mit ihr gänzlich verwachsen ist.

5. *Podocarpaceae.*

Von dieser exotischen Familie war lebendes Material schwer zu beschaffen, indem die meisten der gezogenen

Arten steril sind. Und die Literatur (NORÉN) gibt nur über ältere, für diese Untersuchung belanglose Entwicklungsstufen Aufschlüsse.

Über vollständige Serien von Entwicklungsstadien verfügte ich nur bei der obenerwähnten:

Dacrydium elatum (ROXB.) WALL.

Die Figuren 1—4 zeigen sowohl Mikro- als Makrosporophylle. Auf Fig. 3 sieht man eine Sprossspitze, deren Blätter die auf Fig. 4 dargestellten zwei weiblichen Blüten verhüllen. Dieser zwei-blütige Zapfen schliesst nicht das Längenwachstum des Zweiges ab; der Zapfen ist oft durchgewachsen.

Wie man sieht, sind die Zapfen recht unansehnlich und deshalb ohne sorgfältige Präparierung schwer zu finden. Am leichtesten lassen sich die kaum erbsengrossen, reifen Samen auffinden (Fig. 84). Zur Zeit der Blüte sind die fertilen Sprossspitzen von den sterilen kaum zu unterscheiden (Fig. 3); bei der Suche nach noch jüngeren Entwicklungsstufen greift man ins Ungewisse. Durch Einsammlung eines umfassenden Materials gelang es jedoch, einige ganz junge Blütenanlagen zu finden; diese wurden in Mikrotomschnittserien zerlegt, von denen die hauptsächlichsten auf den Figuren 79—83 dargestellt sind.

Das Merkwürdigste bei *Dacrydium* sind jedoch die weiblichen Blüten (Fig. 4 u. 84): Denn es hat ja den Anschein, als sässe ein vereinzelter Same etwas nach oben auf einem offenen Fruchtblatt von derselben Form und Farbe wie ein gewöhnliches, nadelförmiges Laubblatt (Fig. 4). Und stellt man mit den Mikrosporophyllen Vergleiche an (Fig. 1 u. 2), müsste man annehmen, diese seien mit den Makrosporophyllen und wiederum mit einem Sporophyll bei *Selaginella*

homolog, repräsentierten folglich einen sehr primitiven Typus.

So fasste ich selber die Verhältnisse auf, als ich im Urwald die Pflanze studierte, und so erklärt man auch in der Literatur (Pilger z. B.) die Morphologie.

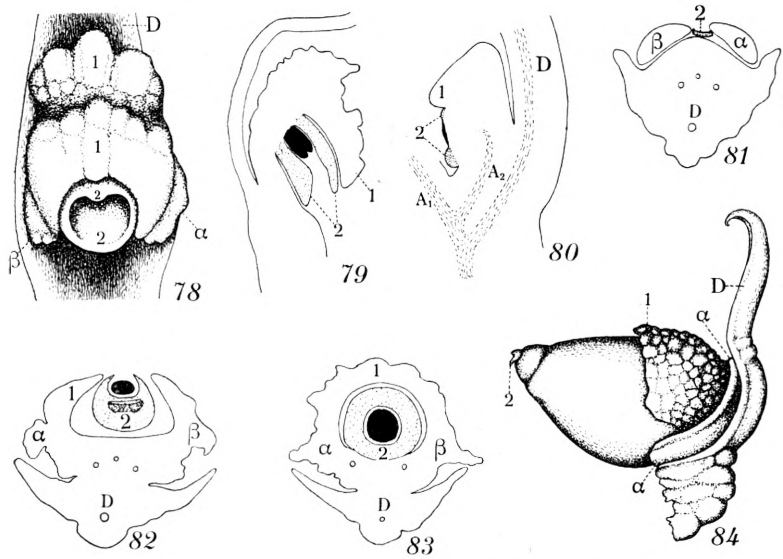


Fig. 78—84. Weibliche Blüten von *Dacrydium elatum*. Fig. 78 Blühestadium, von vorne gesehen (× 25). Fig. 84 reife Frucht, von der Seite gesehen (× 8). Fig. 79 Blühestadium in medianem Längsschnitt (× 20). Fig. 80 Medianer Längsschnitt, junge Anlagen zu Makrosporangium (schwarz) und Makrosporophyll (getüpfelt) darstellend, × 45. Fig. 81—83 Querschnitte durch Spitze (Fig. 81), Mitte (Fig. 82) und Basis (Fig. 83) einer Blüte (× 20). Deckblatt, *D*, trägt die Blüte, deren Achse (A_2) 4 Blätter: *α*, *β*, *1* u. *2* trägt. *α*, *β* u. *1* verwachsen zu einem »Epimatium«; *2* ist ein Makrosporophyll (= Integument). Weitere Erläuterungen s. Text.

Es rief bei mir jedoch Zweifel an der Berechtigung dieser Auffassung hervor, dass die Basis des Samens (Fig. 84) von einem »Epimatium«, d. h. einer schalenförmigen Bildung umgeben ist, die dem »Arillus« bei *Taxus* ähnlich ist und allgemein als mit demselben homolog aufgefasst wird. So ist

z. B. der hervorragendste Koniferen-Forscher der Jetztzeit, PILGER, der Ansicht, dass das »Epimatium« ein Teil des »Fruchtblattes« (D) sei (PILGER, 1926, S. 224).

Jedoch weicht dieser Arillus (Epimatium) dadurch von anderen Bildungen desselben Namens stark ab, dass er, wie Fig. 78 u. 84 es deutlich erkennen lassen, aus mehreren verwachsenen, sich in charakteristischer Weise deckenden Schuppen besteht. Diese Zweifel wurden bestärkt, als es mir gelang, einige der jungen Entwicklungsstadien aufzufinden und diese teils in Längsschnitte (Fig. 79, 80) und teils in Querschnitte (Fig. 81, 82, 83) zu zerlegen:

Erstens bewies der Verlauf der Leitbündel (Fig. 80) genau dasselbe, wie bei allen früher untersuchten Koniferen festgestellt, nämlich, dass in der Achsel von D, der Deckschuppe, ein Spross (A_2) steht, der seine Leitbündel nicht von D, sondern von der Stele der Hauptachse A_1 empfängt. A_2 ist aber von seinem ursprünglichen Standort in der Blattachsel in üblicher Weise an dem Deckblatt (D) hinausverschoben worden; letzteres ist kein offenes Fruchtblatt, sondern mit einer der gewöhnlichen Deckschuppen (D) eines Tannenzapfens homolog.

A_2 ist also eine selbstständige, blatttragende Achse; die Blätter wachsen — wie bei anderen Koniferen — an ihrer Basis; deshalb sind ihre ältesten Teile an der Spitze der betreffenden Blätter zu finden. Diesem Umstand ist bei der Untersuchung der Mikrotomserien grosse praktische Bedeutung beizumessen.

Von den dargestellten Schnitten zeigen die Figuren 80—81 die jüngsten Stufen. Wie bei anderen Koniferen stehen ganz unten an einem Seitensprosse (A_2) zwei lateralgestellte Vorblätter (α und β); diese stehen auf Fig. 81 zu äusserst; und das Epimatium des reifen Samens (Fig. 84)

zeigt ebenfalls deutlich, dass die Vorblätter (α und β) ganz zu äusserst stehen, die Basis der Blüte in ähnlicher Weise umschliessend, wie ein vorn offener Stehkragen den Hals. Fig. 78 stellt eine Blüte im Bestäubungsstadium dar, von vorn gesehen; auch hier sieht man deutlich die beiden Vorblätter (α und β).

Nun krümmt sich die Spitze von A_2 von dem Deckblatte fort und nach unten, so dass der Rest der Blüte überhangend wird (Fig. 79). Solche nickenden Blüten gibt es übrigens auch bei vielen anderen Koniferen, z. B. bei *Cryptomeria*, *Juniperus* sp., *Cupressus* u. a.

Nachdem die Vorblätter zur Entwicklung gelangt sind, werden ferner nur zwei Blätter (1 u. 2) angelegt, die beide eine mediane Stellung einnehmen; sie sind deshalb am besten auf einem medianen Längsschnitt durch die Blüte (Fig. 79, 80), aber auch auf den Querschnitten (Fig. 81—83) zu beobachten.

Das erste auf die Vorblätter folgende Blatt (1) fällt nach vorn in die Mediane, im Gegensatz zu den Pinaceen, wo Blatt 1 (die Zapfenschuppe) auf der Rückseite von A_2 stand. Dieses Blatt 1 macht die Beugungen von A_2 mit und entwickelt sich zu einer grossen, helmförmigen nickenden Schuppe, die den grössten Teil der Samenanlage bedeckt und fast ganz bis zur Mikropyle hinabreicht (Fig. 78). Infolge von Zusammenschrumpfungen wird diese Schuppe sehr warzig und runzelig, und da sie sowohl mit den Vorblättern als mit dem Samen fest verwachsen ist, kann sie letzteren in der Mediane der Blüte auf- und abbewegen.

Blatt 1 macht den grössten Teil des Epimatiums aus; dieses wird zuletzt fleischig und gefärbt, so dass es imstande ist, Vögel herbeizulocken, die die Samen umherstreuen.

Auf Blatt 1 folgt an der nachuntengebogenen Spitze von

A_2 noch eine vierte und letzte Blattanlage (2). Dieses auf nebenstehenden Figuren getüpfelt gezeichnete Blatt (2) fällt nach hinten in die Mediane. Fig. 80 stellt eine sehr frühe Entwicklungsstufe von Blatt 2 dar: Der untere Rand ist der grössere und ältere; es ist ungefähr halbmondförmig, wird aber bald zu einem hohlen Zylinder mit schiefer Öffnung. Sehr früh wird ein Makrosporangium (Nuzellus, auf den Figuren schwarz gezeichnet) angelegt; und Blatt 2 entwickelt sich zu einem Integument nach einem ähnlichen Entwicklungsprozess wie bei den Pinaceen.

Wie die Entwicklungsgeschichte es zeigt, besitzt *Dacrydium* also eine weibliche Blüte, die in ähnlicher Weise gebaut ist wie bei den übrigen Koniferen. Wie bei *Cryptomeria* ist die Blüte zygomorph und sympetal. Die ganz kurze Achse (A_2) der Blüte trägt konstant vier Blätter, von denen die unteren drei steril sind und eine fleischige Blütenhülle (= Epimatium) bilden, die — wie der Fruchtbecher der Eichel — die Basis des terminalen Makrosporophylls (Integuments) umschliessen.

Der Grundplan der Blüte ist am übersichtlichsten durch ein Diagramm zu veranschaulichen (Fig. 124), wobei man sich jedoch vergegenwärtigen muss, dass die Blüte nickend ist, eine Eigenschaft, die das Diagramm nicht angibt, weil sie sekundärer Natur ist.

Die Frage, ob die bei *Dacrydium* vorgefundenen Verhältnisse als für alle Podocarpaceen gültig aufgefasst werden dürfen, lässt sich nur durch ontogenetische Untersuchungen der übrigen, merkwürdigen, zu dieser Familie gehörenden Arten entscheiden.

Jedoch lassen Herbariummaterial und die zahlreichen guten Darstellungen bei Pilger, Gibbs, Sinnott, Stiles und Norén die Vermutung zu, dass z. B. die Hauptgattung der

Familie, *Podocarpus*, von der ich auf Sumatra ebenfalls eine Art (*P. imbricatus* Blume) fand, dasselbe Diagramm wie *Dacrydium* besitzt. Aus diesen Gründen darf das in Fig. 124 dargestellte Diagramm wohl allgemeine Geltung für die Hauptmenge der Podocarpaceen beanspruchen.

6. *Araucariaceae.*

Von dieser tropischen Familie konnte ich leider bei keiner Art die Entwicklungsgeschichte untersuchen, indem ausser getrocknetem Material nur ein in Spiritus konservierter blühender Zapfen von *Araucaria angustifolia* (Bertolini) zu meiner Verfügung stand.

Die frühesten Entwicklungsstadien der Zapfen dieser Familie sind leider unbekannt; schon Pilger (1926, S. 257) fordert dazu auf, dieselben zu untersuchen. Es wäre sehr wünschenswert, dass Botaniker, die die Tropen besuchen, wo die Araucariaceen oft als Zierpflanzen gezogen werden, ganz junge, für solche organogenetischen Untersuchungen geeignete Zapfen in Spiritus aufbewahren würden; denn nur organogenetische Untersuchungen können über die vorliegenden Fragen mit Sicherheit entscheiden.

Die Literatur nähert sich nur mit Vorsicht der Erklärung der Zapfenschuppen, und die Forscher betonen die Unzulänglichkeit ihrer Auffassungen. Pilger — und mit ihm die Mehrzahl der Forscher — nehmen an, dass die Zapfenschuppe ein offenes Fruchtblatt mit hängendem »Ovulum« sei (Fig. 89); über diesem sitzt meistens ein als Ligula aufgefasstes Schüppchen (auf Fig. 89 als 1 bezeichnet). Die Ähnlichkeit mit einem Sporophyll bei *Selaginella* läge in dem Falle auf der Hand. Wir werden im folgenden sehen, dass diese Theorie nicht stichhaltig ist:

Pilger und Hirmer (1932) nehmen an, das Fruchtblatt von *Araucaria* könne von der entsprechenden Bildung bei gewissen Podocarpaceen abgeleitet werden. Diese Annahme ist sicher richtig; die obendargestellte Erklärung der Blüte von *Dacrydium* scheint auch für *Araucaria* gelten zu können. Es ist jedoch zu betonen, dass meine Untersuchungsmethode in diesem Falle eine mangelhafte gewesen ist, indem die fruchttragenden Schuppen, von denen ich Schnittserien besass, nicht jung genug waren. Und doch gab auch dies Material wertvolle Aufschlüsse.

Wie es aus Obigem erhellt, waren die Blätter des Epimatiums von *Dacrydium* nicht nur unter sich, sondern auch mit Deckblatt und Samen stark verwachsen. Diese Verwachsungen sind bei *Podocarpus* noch vollständiger; und so werden wir auf der Bahn unserer Betrachtungen zu *Araucaria* geführt, wo es dem Auge scheinen will, dass nur ein einfaches Blatt mit dareinverschlossener Makrospore vorhanden wäre (Fig. 89). Tatsächlich trägt die fruchttragende Schuppe von *Araucaria* jedoch mehrere Blätter; diese sind jedoch dermassen verwachsen, dass nur ihre äussersten Spitzen frei stehen; und die letzteren sind obendrein so klein, dass sie sich nur mittels des Mikroskops feststellen lassen (Fig. 85).

Wie bei anderen Koniferen befinden sich die frühesten Anlagen an der Spitze des ausgewachsenen Organs. Untersucht man deshalb Schnittserien der Mikropyleregion, entdeckt man zu äusserst die freien Spitzen von zwei lateralen Blättern (α u. β, Fig. 85), die — fast der ganzen Länge nach — sowohl unter sich als mit dem Deckblatte (D) verwachsen sind (Fig. 86, 87). Ihrer Stellung zufolge können es nur die Vorblätter α und β sein, die wir bei *Dacrydium* in so deutlicher Weise feststellten (Fig. 84).

Diese Vorblätter sind augenscheinlich an einer sekundären, von dicken, verwachsenen Blättern gänzlich zugedeckten Achse (A_2) angelegt. A_2 lässt sich jedoch mittels eines Querschnittes durch die Chalazaregion nachweisen (Fig. 87). Dieselbe Figur zeigt leicht erkennbar eine radiärgebaute Stele, offensichtlich die eines Stengels (A_2); es gehen ferner von dieser Stele zwei besonders kräftige Leitbündel ab; unser Schnitt (Fig. 87) traf sie in der Längsrichtung und legte eine charakteristische Krümmung bloss. Diese Leitbündel gehören zu den Vorblättern α und β, deren Spitzen die Mikropyle umstehen (Fig. 85) und sich übrigens in der durch die Krümmung der Leitbündel angedeuteten Weise der Samenanlage anlegen.

Die verdeckte Achse A_2 trägt ferner noch zwei Blätter (1 und 2), die — wie bei *Dacrydium* — in die Mediane fallen. Nach vorne zu im Diagramm steht Blatt 1. Es ist fast ganz mit der Deckschuppe (D) verwachsen; nur die Spitze ist frei, und diese ist es, die — wohl mit Unrecht — den Namen »Ligula« führt.

Ganz drinnen in dieser merkwürdigen Blüte befindet sich schliesslich ein »Nuzellus« (= Makrosporangium, auf den Figuren schwarz gezeichnet). Das dazugehörige Sporophyll 2 ist schwer zu finden; denn die Vorblätter, die die Funktionen des Integuments übernommen haben, sind mit letzterem völlig verwachsen und ragen bei der Mikropyle über seine Spitze hinaus. Dass das Sporophyll (2) dennoch da ist, lässt sich sowohl an Längsschnitten (Fig. 89) als an Querschnitten (Fig. 86) feststellen. Die Hauptmasse des Gewebes in Sporophyll (2) und Vorblättern bilden Prosenchymzellen, deren Längsrichtung im Sporophyll (auf den Figuren getüpfelt) dem Nuzellus (N) parallel verläuft. Die Längsrichtung des Prosenchyms der Vorblätter und die

Spindel der Frucht bilden indessen einen rechten Winkel. Ein Querschnitt durch die ganze Fruchtschuppe trifft deshalb die Zellen des Integuments in der Quere und die des Vorblattes in der Längesrichtung. Unter dem Mikroskop lässt es sich leicht beobachten, dass die Wand des Makrosporangiums aus zwei verschiedenen Schichten besteht, die winkelrecht auf einander liegen wie die Schichten des Kreuz-

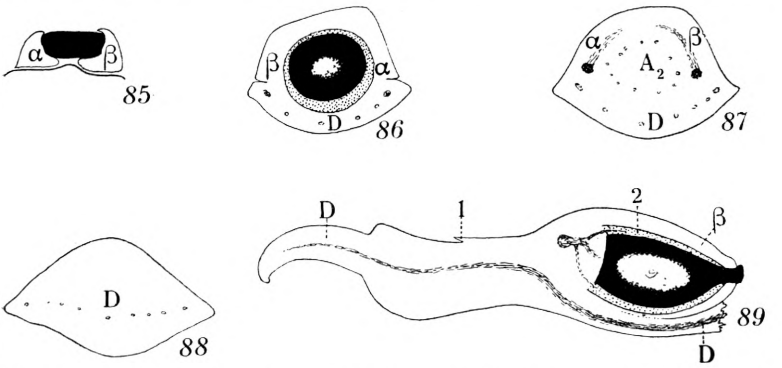


Fig. 85—89. *Araucaria angustifolia.* Blüte im Bestäubungsstadium. Querschnitte durch Spitze (Fig. 85), Mitte (Fig. 86) und Basis (Fig. 87) × 9. Fig. 88 Querschnitt vom Deckblatt, *D*, (× 9). Fig. 89 Längsschnitt (× 4½). Deckblatt, *D*, trägt die Blüte, deren Achse (A_2) 4 Blätter: *α*, *β*, *1* u. *2* trägt. *α*, *β* u. *1* verwachsen mit einander und mit *D*. *2* (getüpfelt), ein Makrosporophyll (= Integument). Makrosporangium (Nuzellus) schwarz.

Furniers. Etwas Ähnliches lässt sich an Längsschnitten (Fig. 89) feststellen.

Fig. 89 zeigt schliesslich, dass sich unter der Chalaza ein kräftiges Leitbündel befindet; der Querschnitt zeigt, dass dies Leitbündel sowohl nach dem Nuzellus als dem Sporophyll Zweige entsendet, die jedoch nur ganz kurz sind, indem der Stofftransport in den dicken Blättern offensichtlich durch die lebenden Prosenchymzellen besorgt wird.

Bei anderen *Araucaria*-Arten sind die Leitbündel kräftiger entwickelt; ausführlichere Aufschlüsse hierüber gibt Pilger (1926, S. 257).

Der Nuzellus (= Makrosporangium) ist auffallend lang; er überragt die umgebenden Blätter und seine Spitze spielt augenscheinlich die Rolle des Griffels bei den höheren Pflanzen. Ähnliche Verhältnisse fand Norén bei der interessanten Podocarpaceen-Gattung *Saxegothaea;* diese Gattung besitzt einen typischen Zapfen mit dicken, dichtanliegenden Schuppen, wo die Samen am Boden einer Höhlung sitzen. Diese Gattung steht also offenbar den Araucariaceen so nahe, dass man mit einiger Berechtigung auf Abstammung schliessen darf (Stiles, Gibbs, Burlingame).

Nach Pilger's Beschreibungen zu urteilen weichen die anderen *Araucaria*-Arten diagrammatisch kaum von der obenbeschriebenen ab. Dies scheint (Eames) indessen bei der anderen Araucariaceen-Gattung, *Agathis*, der Fall zu sein (?), und es wäre deshalb im höchsten Masse wünschenswert, dass Tropenbotaniker ganz junge Zapfen einsammeln würden, damit man die jüngsten Entwicklungsstadien der Blüte untersuchen könnte.

Trotz der Mangelhaftigkeit des benutzten Materials glaube ich dennoch an die Wahrscheinlichkeit der Annahme, dass die Blüte von *Araucaria* in den Hauptzügen wie die der Podocarpaceen gebaut ist und dasselbe Diagramm (Fig. 124) besitzt; nur sind die Blätter der Blütenhülle von *Araucaria* stärker verwachsen, und die Deckschuppe ist in ähnlicher Weise wie bei den Cupressaceen und wie die *Pinus*-Fruchtschuppe verdickt.

Ausserdem ist Blatt 1 (falsche »Ligula«) nicht — wie bei *Dacrydium* — mit α und β zu einem »Epimatium« verwachsen, sondern schliesst sich der Deckschuppe eng an.

Jedoch dürfen diese Einzelheiten nicht die Hauptzüge der Morphologie der Blüte verwischen: eine nahe Ver-

wandtschaft zwischen den hangenden Blüten der Araucariaceen und Podocarpaceen.

7. *Cupressaceae.*

Ihres einfachen Baus wegen ist diese Familie von besonderem Wert für das Studium und das Verständnis der Morphologie der Koniferen-Zapfen; sie lässt sich deshalb an dieser Stelle gewissermassen dazu verwenden, das bei den übrigen Koniferen-Familien Festgestellte zusammenzufassen.

Es bereitete mir keine Schwierigkeiten, lebendes Material von Cupressaceen in reichlichen Mengen zu beschaffen und kontinuierliche Serien von Entwicklungsstadien vieler Arten, auf mehrere Gattungen verteilt, herzustellen. Die Gattung *Juniperus* ausgenommen, ist die Familie sehr gleichartig gebaut; man darf also der folgenden Typenauswahl allgemeine Gültigkeit beimessen.

Die meistens terminalgestellten Zapfen sind von dem sterilen Teile des Zweiges, der den Zapfen trägt, nicht scharf abgegrenzt, indem es ganz allmähliche Übergänge von den sterilen Laubblättern zu den in der Jugend auch grünen Deckschuppen des Zapfens gibt.

Die jüngsten Entwicklungsstufen der weiblichen Blüten sind im Herbste des der Blütezeit vorausgehenden Jahres anzutreffen. Und da die Blätter in senkrechten Reihen an den Zweigen stehen, lassen sich schöne Längsschnitte der jungen Zapfen leicht präparieren (Fig. 94, 95).

Cupressus macrocarpa Gordon.

Die allererste Blütenanlage erscheint in der Achsel der Deckblätter als eine kleine Warze, wie sowohl Querschnitte

(Fig. 90) als Längsschnitte (Fig. 94) deutlich erkennen lassen. Diese Warze, die sekundäre Achse (A_2), behält ihren ursprünglichen Platz an A_1 und wird nicht oder nur wenig an der Deckschuppe (D) hinausverschoben, wie dies bei anderen Koniferen der Fall war. In dieser Beziehung sind die Cupressaceen also ein wertvoller, primitiver Typus; und sie bieten keinen Halt für die Annahme, dass eine Ligula oder Fruchtschuppe die Samen trüge, wie viele Forscher (z. B. Goebel, Hirmer) annehmen; denn diese sitzen meistens weder früher noch später der Deckschuppe (D) auf.

Fig. 95 stellt mit getüpfelter Schraffierung die jüngsten Blattanlagen auf der Rückseite von A_2 dar; späterhin entspringen auch auf der Vorderseite von A_2 Blätter, die sich in der gewöhnlichen Weise alle als Makrosporophylle (Integumente) entwickeln.

Die Stellungsverhältnisse der Samenanlagen lassen sich am besten an Querschnitten beobachten (Fig. 90—93): A_2 (Fig. 90—91) dehnt sich erheblich in die Breite, so dass sie die Gestalt eines kurzen Bandes annimmt und den bei dieser Gattung recht zahlreichen Samenanlagen Raum gewährt. Wie bei *Cryptomeria* und den Pinaceen nehmen die beiden ersten Integumente eine transversale Stellung ein (Fig. 91); das sind die umgestalteten Vorblätter α u. β. Die folgenden Makrosporophylle (Integumente) erscheinen hintereinander auf der Rückseite von A_2, und schliesslich bildet sich auch auf der Vorderseite eine entsprechende Reihe, bis die ganze Spitze von A_2 mit Samenanlagen bedeckt ist.

Diese Entwicklungsgeschichte weist ja grosse Ähnlichkeit mit derjenigen von *Cryptomeria* auf (Fig. 5—23); nur

wurde bei *Cryptomeria* die vordere Reihe der Schuppenblätter an A_2 steril, sie verwuchsen und bildeten die (falsche) »Fruchtschuppe«. Bei *Cupressus* besitzt die Blüte überhaupt keine sterilen Blätter. Folglich haben die Cupressaceen keine »Fruchtschuppen«; und die Samenanlagen können also selbstredend auch zu keiner Fruchtschuppe gehören, indem die als Makrosporophylle (Integumente) ausgebildeten Blätter als ein Wirtel dem Stengel A_2 unmittelbar aufzitzen (Fig. 93).

Thuja orientalis L.

Mit Hinblick auf die Verallgemeinerung wird schliesslich durch Figuren die Entwicklungsgeschichte der Blüten bei einigen anderen Gattungen veranschaulicht.

Wie es aus den Figuren 96—99 erhellt, wird auch bei *Thuja* in der Achsel der Deckschuppen (D) eine Achse (A_2) angelegt; A_2 sitzt während seiner ganzen Entwicklung A_1 an (Fig. 101—102). Es werden zwei transversal gestellte Vorblätter (α u. β) angelegt, die sich als Makrosporophylle (Integumente) entwickeln. Bei keiner der anderen Cupressaceen entstehen so viele Samenanlagen wie bei *Cupressus;* meistens sind nur 1—2 Vorblätter fertil (Fig. 100).

Fig. 102 veranschaulicht, dass *Chamaecyparis* in organogenetischer Hinsicht sich wie *Thuja* verhält; und nach dem Äusseren der Zapfen zu urteilen werden die übrigen Cupressaceen kaum prinzipiell Neues aufzuweisen haben. Ich sehe deshalb das bei den ausgewählten Typen Gefundene für allgemeingültig an.

Bekanntlich ist der Habitus der Zapfen in hohem Masse von dem Verdickungsgrad der Deckschuppen bedingt. Am kräftigsten findet diese Verdickung bei *Cupressus* statt, wo

die Deckblätter eine schildförmige Gestalt annehmen. Da die Entwicklungsgeschichte dieser merkwürdigen Blätter schon von Kramer, dessen Ergebnissen ich ganz und gar

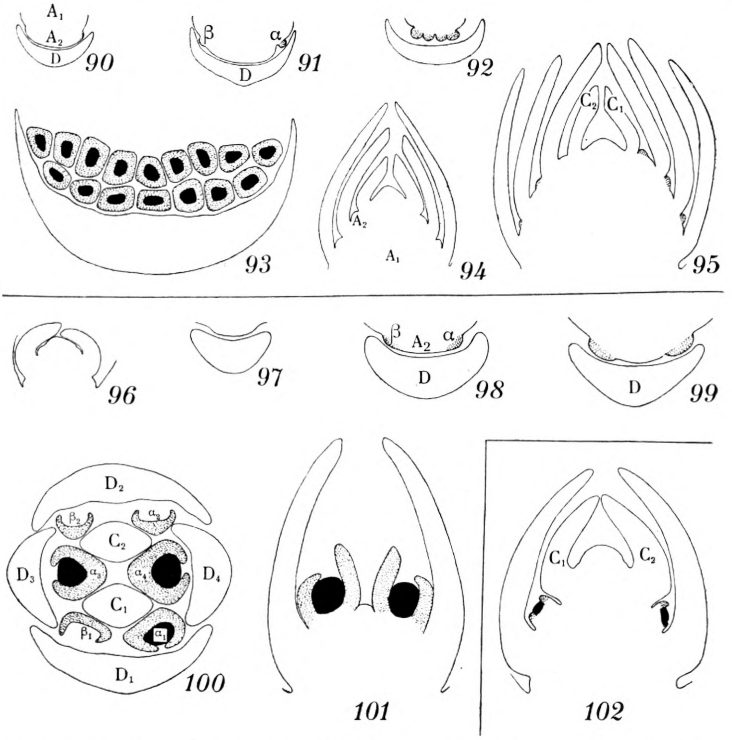


Fig. 90—102. Entwicklungsgeschichte bei *Cupressaceae* (× 35). Fig. 90—95 *Cupressus macrocarpa*. Fig. 96—101 *Thuja occidentalis* (die Integumente sind in Fig. 100 schief getroffen). Fig. 102 *Chamaecyparis Lawsoniana*. Sporophylle (Integumente) getüpfelt; Makrosporangien schwarz. A_1, Zapfenspindel; A_2, Blütenachse. α u. β, Vorblätter der Blüte. D, D_1, D_2, D_3, D_4, Deckschuppen. $C_1 + C_2$, Columella. Fig. 94, 95, 96, 101, 102 sind mediane Längsschnitte von jungen Zapfen. Fig. 90—93 und 97—100 Querschnitte. Weitere Erläuterungen s. Text.

beipflichten kann, untersucht wurden, werde ich mich an dieser Stelle mit einem Referat der hauptsächlichsten Resultate Kramer's begnügen:

Sowohl auf der Oberseite als auch auf der Unterseite

des Deckblattes entsteht ein Schuppenwulst, der sich — einem Wall vergleichbar — quer über die Mitte der Blattfläche (nicht an deren Basis oder an A_2) von dem einen Rand zum andern erstreckt. Dieser Wall wird während des ferneren Wachstums des Zapfens immer grösser, und bei *Cupressus*, wo die beiden Wälle genau über einander stehen, bilden sie zuletzt eine scheibenförmige Platte, in deren Mitte die stachelähnliche Blattspitze sitzt.

Schon die Forscher vor der Jahrhundertwende nahmen an, dass der erwähnte Schuppenwulst die Spitze einer mit der Deckschuppe verwachsenen Fruchtschuppe sein könnte. Aber die Entwicklungsgeschichte beweist das Unrichtige dieser Hypothese; denn die erste Anlage des Schuppenwulstes entsteht an der Deckschuppe, obendrein so ziemlich in der Mitte derselben und nicht an deren Basis. Wäre der Wulst eine angewachsene Fruchtschuppe, hätte man die erste Anlage an A_2 stehend vorfinden müssen, wie bei *Cryptomeria* und *Abietaceae*.

Es könnte nahe liegen, den Wulst auf der Oberseite des Blattes mit einer Ligula zu vergleichen; doch müsste man in dem Falle auch den Wulst der Unterseite in ähnlicher Weise erklären, und eine derartige Ausrüstung mit 2 Ligulae kommt kaum anderswo im Pflanzenreiche vor.

Ausserdem ist zu betonen, dass die vegetativen Blätter der Koniferen niemals eine Ligula besitzen; und eine Ligula ist auch in der floralen Region der rezenten Koniferen sicher nie anzutreffen. Wo etwas Derartiges angegeben wird (z. B. bei *Araucaria*), liegt gewiss ein Missverständnis vor.

Sehen wir vorläufig von *Juniperus* ab, besitzen die übrigen Cupressaceen also folgende charakteristische Merkmale:

1) Die Blütenachse A_2 wird gar nicht (oder nur wenig) an der Deckschuppe (D) hinausverschoben, sondern behält stets ihre ursprüngliche Stellung an der Zapfenspindel (A_1) bei.
2) Die Blätter der Blüte sind sämtlich als Sporophylle (Integumente) entwickelt. Es gibt also keine sterilen, als schützende »Fruchtschuppen« entwickelten Blätter, wie es bei anderen Koniferen der Fall war.
3) Die Samenanlagen sitzen also keinem Fruchtblatte sondern einem Stengel (A_2) auf (Vergleiche »Kritische Betrachtungen« S. 24—36); eine Homologisierung mit den offenen Fruchtblättern der Cycadeen ist deshalb unzulässig.

8. *Juniperus.*

Diese Gattung hat die in phylogenetischer Hinsicht interessantesten aller Koniferen aufzuweisen; ich werde sie deshalb auch verhältnismässig ausgiebig besprechen. Es stellt sich heraus, dass die einzelnen Arten unter sich stark abweichend gebaut sind, obwohl es auf der Hand liegt, dass sie verwandt und im Rahmen derselben Gattung natürlich zu vereinigen sind. Sogar die Blüten an ein und demselben Individuum sind sehr verschieden gebaut, wie die untenstehenden Figuren (115—119) von *J. virginiana* es deutlich veranschaulichen.

Wenn *Juniperus* innerhalb der Familie auch eine etwas isolierte Stellung einnimmt, ist die Verwandtschaft z. B. mit *Thuja* dennoch leicht erkennbar. Bei *Thuja orientalis* sind die Zapfen sehr fleischig, und die wenigen Blüten sind lateralgestellt und besitzen je nur 1—2 Samenanlagen. Bei *Juniperus* gibt es ähnliche Blüten innerhalb der Untergattung *Sabina*, wo der Zapfen der Art *J. flaccida* Schlecht.

nach PILGER 8—10 Samenanlagen besitzt. Auch bei mehreren anderen Arten der nämlichen Untergattung scheint der Zapfen — PILGER's Beschreibungen zufolge — nur laterale Blüten zu besitzen; von höchstem Interesse wären deshalb ausführlichere Untersuchungen der Entwicklungsgeschichte des *Sabina*-Zapfens, die jedoch leider noch fehlen.

J. sabina L.

(Fig. 103—104) besitzt wie schon erwähnt nur laterale Blüten. Die Entwicklungsgeschichte zeigt, dass in der Achsel des Tragblattes (D_1, D_2, D_3, D_4) eine Achse (A_2) angelegt wird, die oft nur ein einziges laterales Blatt (a_1, a_3, a_4) entwickelt; dies Vorblatt entwickelt sich in gewöhnlicher Weise als ein Sporophyll (Integument), das wegen seiner lateralen Stellung an A_2 in der Achsel der Deckschuppe schief steht. Fig. 103 stellt einen Zapfen mit 2, Fig. 104 einen solchen mit 3 Blüten dar, und PILGER gibt an, dass der Zapfen 4 Samenanlagen enthalten kann.

Der Zapfen trägt ganz oben zwei (auf den Fig. 103—104 getüpfelt gezeichnete) sterile Blätter ($a_1 + a_2$), die zusammen die sogenannte »Columella« bilden.

J. chinensis L.

Die Figuren 105—109 zeigen Querschnitte von 5 verschiedenen Zapfen desselben Baumes.

Fig. 105 veranschaulicht ein junges Stadium; wie man sieht, wird wie bei den schon früher besprochenen Cupressaceen in der Achsel der Deckschuppen (D_1, D_2, D_3, D_4, D_5, D_6) eine sekundäre Achse (A_2) angelegt. Einige der lateralen Blüten besitzen nur eine einzige Samenanlage (a_1, a_2, a_6), die dann — wie bei *J. Sabina* — eine schiefe Stellung innerhalb der Blattachsel einnimmt (Fig. 105—108);

bei anderen Blüten sind dagegen beide Vorblätter fertil (α_5 und β_5 in Fig. 108—109).

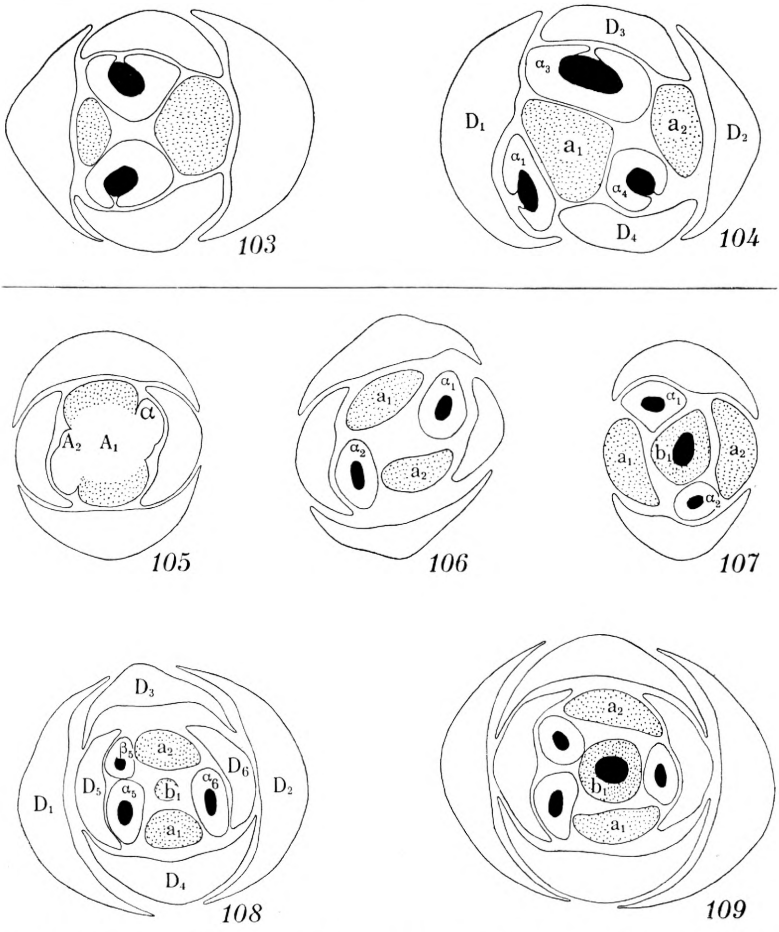


Fig. 103—109. *Juniperus*, Querschnitte von Blüten. Fig. 103—104 *J. sabina* (× 70). Fig. 105—109 *J. chinensis* (× 45). Die obersten Blätter ($a_1 + a_2 + b_1$ = Columella) der Blüte getüpfelt. Makrosporangien schwarz. A_1, Zapfenspindel, A_2, Blütenachse. α_1, α_2, α_3, α_4, α_5, α_6, untere Vorblätter der Blüten. D_1, D_2, D_3, D_4, D_5, D_6, Deckschuppe. Weitere Erläuterungen s. Text.

Jedoch sind es die Ausbildung und die Entwicklungsgeschichte der Columella (getüpfelt auf den Fig. 103—109),

die dieser Art ein besonderes Interesse verleihen. Vergleicht man Fig. 106 mit Fig. 107, sieht man, dass beide Zapfen zwei laterale Blüten besitzen, jede mit nur einer Samenanlage (α_1 und α_2). Auf Fig. 106 besteht die Columella aus 2 sterilen Blättern (a_1 und a_2), wogegen sie auf Fig. 107 aus 3 Blättern zusammengesetzt ist. Von diesen dreien entsprechen die beiden lateralen (a_1 und a_2) dem Zwei-Wirtel (getüpfelt) auf Fig. 106; aber oberhalb dieser beiden Blätter steht noch ein drittes (b_1), als Sporophyll (Integument) entwickeltes. Die Entwicklungsgeschichte zeigt, dass dies sehr interessante, terminale Sporophyll (b_1 auf Fig. 107) also von den Sporophyllen aller bisher besprochenen Koniferen insofern abweicht, als es zu A_1 gehört.

Bei *Juniperus* finden wir also zum ersten Male eine terminale Blüte; alle anderen untersuchten Koniferen haben laterale, in Blütenstände (Zapfen) gesammelte Blüten.

Auf den Fig. 108 und 109 sieht man eine laterale, zweisamige Blüte und eine laterale, einsamige. Die Columella (getüpfelt) besteht in beiden Zapfen aus 3 Blättern, von denen die beiden lateralen (a_1 und a_2) steril sind. Auf Fig. 108 ist das obere, in der Mitte stehende Blatt (b_1) steril, auf Fig. 109 dagegen fertil. Dieser phylogenetische Neuerwerb, den das terminale Sporophyll (b_1) ausmacht, macht sich besonders dadurch bemerkbar, dass es oft allein einen Samen entwickelt, wogegen die lateralen Blüten häufig steril sind. Und oft sind die Samenanlagen der lateralen Blüten schwächer entwickelt (kleiner) als die terminalen. Diese anfangende Unterdrückung der lateralgestellten Blüten wird nun bei anderen Arten der Gattung weitergeführt.

Lateralgestellte Blüten fehlen so z. B. gänzlich

in der Untergattung *Oxycedrus* und ebenfalls bei mehreren Arten innerhalb der Untergattung *Sabina* (z. B. *J. recurva*).

Juniperus communis L.

Diese einheimische Art lässt sich als typisches Beispiel einer *Juniperus* mit nur einer terminalen Blüte anführen.

Sie ist neben *Cryptomeria* eine der wenigen Koniferen, deren Entwicklungsgeschichte bekannt ist. Schon Kubart (1905) wies nach, dass die ersten Anlagen zu den drei Samen über den Zwischenräumen zwischen den 3 unterhalbstehenden falschen »Fruchtblättern« erschienen. Und die Entwicklungsgeschichte bezeugt in keiner Weise eine eventuelle »Verschiebung« der Samenanlagen von den »Fruchtblättern« in die eigentümliche Stellung, die sie einnehmen, wie sowohl ältere (Eichler) als neuere Forscher annahmen. Kubart folgert deshalb richtig aus seinen Beobachtungen, dass die Samenanlagen umgebildete Blätter seien; zu dieser Annahme hatten schon Sachs und Strasburger geneigt.

Kubart wurde jedoch bald von Modry (1909) bekämpft, der hervorhob, dass Kubart's Anschauungen im Falle ihrer Gültigkeit eine scharfe Abgrenzung der Untergattung *Oxycedrus* mit sich führen würden. Hierauf könnte man jedoch erwidern, dass es auch innerhalb der Untergattung *Sabina* mehrere Arten mit terminalen Blüten gibt, z. B. *J. chinensis* (Fig. 105—109), *J. virginiana* (Fig. 115—119), *J. recurva* u. a. Modry nimmt an, dass die Samenanlagen bei *J. communis* »seitwärts verschoben« sind und weist auf *Thuja* hin. Wir haben aber schon im Vorhergehenden (Fig. 105) gesehen, dass die schiefe Stellung einer Samenanlage (z. B. bei *J. sabina*) in der Achsel der Deckschuppe nicht die Folge einer Verschiebung, sondern die Folge der lateralen Stellung eines Vorblattes (Inte-

guments) an einer sekundären Achse (A_2) ist. Und Fig. 110 zeigt deutlich, dass bei *J. communis* die ersten Anlagen zu den Integumenten (in Fig. 110 getüpfelt gezeichnet) an A_1 stehen und einen Blattwirtel bilden, der mit dem

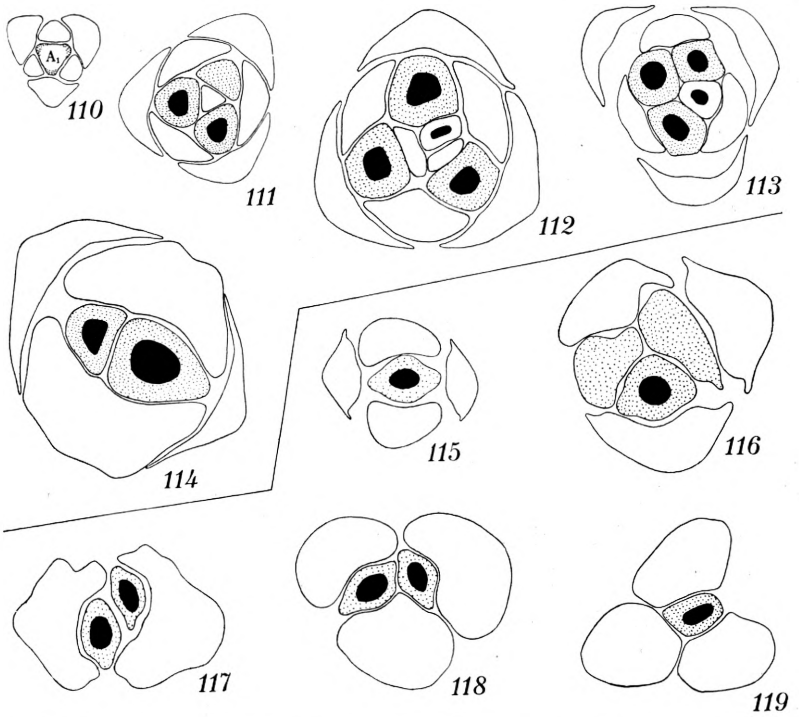


Fig. 110—119. *Juniperus*, Blütenquerschnitte (× 35), Fig. 110—114 *J. communis*. Fig. 115—119 *J. virginiana*. Zu demselben Blattwirtel gehörende Sporophylle sind getüpfelt. Fig. 110 zeigt, dass die Sporophylle an A_1 angelegt werden. Weitere Erläuterungen s. Text.

darunterstehenden »Fruchtblatt«-Wirtel alterniert. Sie haben während ihrer Entwicklung keinerlei Verschiebungen — weder in senkrechter noch in wagerechter Richtung — erfahren.

Beyer weist ferner darauf hin, dass in der Blüte im ganzen 4—5 Samenanlagen auftreten können (Fig. 112—

113), und meint, dass die akzessorischen von diesen Anlagen zu einem der »Fruchtblätter« gehören; dies wäre also als 2-samiges in ähnlicher Weise ausgerüstet wie die entsprechenden Organe bei anderen Koniferen und mit diesen homolog. Es liesse sich hiergegen jedoch einwenden, dass die akzessorischen Samenanlagen (auf Fig. 113 weiss) eher zu einer über den Samenanlagen stehenden Columella gehören. Obwohl auch Pilger diesen Einwänden beipflichtet, kann ich sie nicht gelten lassen. Denn dass die Samenanlagen weder am »Fruchtblatt« noch an dessen bei dieser Art normalerweise gar nicht zur Entwicklung gelangendem Achselprodukt (A_2) angelegt werden, muss doch das ausschlaggebende Moment sein. Fig. 110 beweist ja deutlich, dass die Integumente von *J. communis* in einem ganz jungen Stadium als Blattwirtel A_1 ansitzen. Ähnliches erhellt aus Fig. 111, wo eins der Integumente sich nicht zu einem Sporophyll, sondern zu einem normalen Laubblatt mit ähnlichem Querschnitt wie die darunterstehenden Blätter entwickelt hat.

In der Regel ist das Längenwachstum der Blütenachse (A_1) beendigt, wenn die Sporophylle angelegt werden. Nicht selten ragt aber doch eine Spitze von A_1 zwischen den Samenanlagen empor (Fig. 111), und diese Spitze kann sogar 1—3 — bald sterile, bald fertile — Blätter entwickeln. Zahlreiche Beispiele solcher von der Regel abweichenden Fälle führen Schröter und Kirchner (1906) an; ich begnüge mich deshalb mit obenstehenden Figuren 111—114.

Fig. 112 zeigt uns eine Blüte mit einer aus 3 Blättern bestehenden Columella, von denen zwei steril sind, das dritte dagegen fertil ist. Das Merkwürdige an dieser Blüte ist jedoch die Stellung des oberen Blattwirtels (auf der Figur

nicht schraffiert), indem er mit den Samenanlagen nicht alterniert. Diese eigentümliche Stellung könnte zu der Annahme verleiten, dass die Samenanlagen dennoch kein Wirtel seien. Jedoch ist darauf hinzuweisen, dass ähnliche abweichende Stellungsverhältnisse z. B. in den männlichen Blüten der Apetalen und bei den Sporophyllen der Blüten der obdiplostemonen Angiospermen, wo oft sowohl Mikrosporophylle als Makrosporophylle nicht in der üblichen Weise alternieren, sondern eben eine ähnliche abweichende Stellung einnehmen wie die Blätter der Columella auf Fig. 112, recht häufig vorzufinden sind.

Ich habe gar nicht wenige Blüten mit dreiblättriger Columella angetroffen, und bei allen war die Blattstellung wie auf Fig. 112. Aber das Ausschlaggebende für das Verständnis von sowohl Samenanlage als Columella ist, dass die Blätter dieser Organe an A_1 angelegt werden und stets ihren ursprünglichen Stand beibehalten, ohne irgendwie verschoben zu werden.

Schliesslich zeigt Fig. 114, dass die Blüte auch aus Zwei-Wirteln aufgebaut sein kann.

Juniperus virginiana L.

Bei dieser Art weichen die einzelnen Blüten in weit höherem Masse von einander ab als bei *J. communis*. Die auf den Figuren 115—119 dargestellten Blüten gehörten sämtlich demselben Baume an. Wie man sieht, sind die Blüten entweder zweizählig oder dreizählig; der oberste Wirtel (die »Columella«), der auf den Fig. 115—119 getüpfelt gezeichnet ist, kann 1, 2 oder 3 Blätter besitzen, die bald als sterile Laubblätter, bald als Sporophylle entwikkelt sein können. Fig. 116 stellt eine Blüte dar, deren Columella aus zwei sterilen und einem fertilen Blatt besteht.

Fig. 117 zeigt uns eine zweizählige, Fig. 118 eine dreizählige Blüte; beide weisen zwei terminale (an A_1 stehende) Samenanlagen auf. Schliesslich sieht man auf den Figuren 115 u. 119 zwei ähnliche Blüten mit nur einer terminalen Samenanlage; der Bau der letzterwähnten beiden Blüten ist für das Verständnis des Blütenbaus bei *Taxus* von besonderem Interesse. Ausserdem besitzen noch mehrere einsamige *Juniperus*-Arten Blüten, deren Bau dem durch Fig. 119 Veranschaulichten entspricht. Dies ist z. B. bei der von Pilger (1926, S. 371) beschriebenen *J. recurva* Hamilton der Fall. Pilger hält jedoch dafür, dass der Same zu einem der drei »Fruchtblätter« gehöre. Dies wird doch kaum richtig sein, da der Same als höchstes Blatt A_1 und nicht den »Fruchtblättern« oder deren Achselprodukten ansitzt. Man könnte deshalb mit Recht *J. recurva* und andere Arten mit terminaler Blüte zu *Oxycedrus* statt zu *Sabina* zählen. Man stelle sich nur eine *J. communis* oder eine *J. virginiana* vor, wo die schwankende Zahl der Samenanlagen auf nur eine reduziert wäre (vgl. Fig. 119), und man würde eine ähnliche Blüte vor sich haben wie bei *J. recurva*.

Innerhalb der Gattung *Juniperus* gibt es also verschiedene Zapfenarten:

1) Einige *Sabina*-Arten besitzen nur laterale Blüten; der Zapfen, der ein Blütenstand ist, ist wie bei der Mehrzahl der Cupressaceen (z. B. *Thuja* und *Chamaecyparis*) gebaut: alle Sporophylle stehen an A_2 (Fig. 103—104).
2) Bei *Oxycedrus* und einigen *Sabina*-Arten sind alle Blüten terminale Einzelblüten (nicht in Blütenstände gesammelt). Die Sporophylle (Integumente) stehen alle terminal an A_1 (Fig. 110—119).

3) *J. chinensis* (und andere?) bildet einen Übergang zwischen den obigen Gruppen, indem sie sowohl laterale (an A_2) als terminale Makrosporophylle (an A_1) aufweist (Fig. 107 u. 109).

Das Äussere der *Juniperus*-Zapfen ist in erster Linie von dem unmittelbar unter den Sporophyllen (Integumenten) stehenden Blattwirtel, den »Fruchtblättern«, bedingt. Denn sie werden viel länger und dicker als die anderen Blätter; ferner verwachsen sie mit einander und umschliessen zuletzt als eine luftdichte, krugförmige Hülle die Samen.

Da diese Blätter nicht die Samen tragen und nicht mit dem Fruchtblatt von *Pisum* z. B. homolog sind, ist es irreführend sie als Fruchtblätter zu bezeichnen; und es wird erforderlich sein, einen neuen Terminus für dieses Involucrum zu bilden; man könnte die falschen »Fruchtblätter« z. B. Zapfenschuppen oder Fleischblätter nennen.

9. *Taxaceae.*

Taxus baccata L.

Die ersten Anlagen zu den weiblichen Sprossen sind schon im Frühling anzutreffen; erst im August jedoch erscheint die erste Anlage zum Integument; sie sitzt der Spitze eines schuppigen, der Blüte von *Juniperus communis* ähnelnden Kurztriebs auf. Da die Morphologie des floralen Sprosses z. B. von Pilger schon eingehend beschrieben wurde, setze ich hier nur die Hauptzüge der Entwicklungsgeschichte auseinander.

Die Blattstellung der weiblichen Blüte ist wie bei *Juniperus* etwas verschieden; einige Blüten haben Zwei-Wirtel, andere Drei-Wirtel; dies bewirkt wiederum, dass der Same entweder 2 oder 3 Kanten besitzt. In anderen Blüten stehen

die Blätter mehr oder weniger deutlich in einer $^2/_5$-Stellung; und in dem Zwei-Wirtel sind die beiden Schuppen oft nicht ganz opponiert.

Im September stellt der florale Kurztrieb sein Wachstum ein, und die dünne Stengelspitze wird dann fast gänzlich von der Anlage zu einem relativ grossen Blatte (Sporophyll) verdeckt, dessen Ränder sich einander zuneigen und verwachsen, so dass es wie ein ringförmiger Wall (Fig. 120 a) den grössten Teil der Stengelspitze umschliesst. Darauf wird

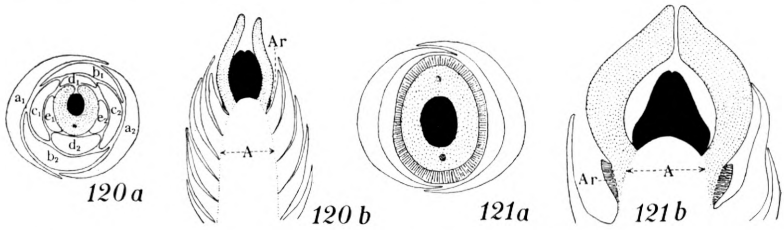


Fig. 120—121. *Taxus baccata*, Entwicklungsgeschichte der Blüte. Sporophyll (Integument) getüpfelt; Sporangium (Nuzellus) schwarz. Arillus (*Ar*) radiär gestreift. *A*, Blütenachse. Fig. 120 a, Querschnitt durch junge Blütenknospe (×30); a_1, a_2, . . . e_2, Blätter. Fig. 120 b, Längsschnitt durch Blüte im Pollinationsstadium (× 15). Fig. 121 a, Querschnitt durch ältere Blüte (× 15). Fig. 121 b, Längsschnitt durch ältere Blüte (× 15). Weitere Erläuterungen s. Text.

ein Makrosporangium (Nuzellus, schwarz in Fig. 120—121) angelegt, das wie bei allen anderen Koniferen von dem krugförmigen Sporophyll (= Integument) eingehüllt wird. In diesem Stadium (Fig. 120 a) überwintert die Blüte.

Während der Blütezeit wachsen die der Blüte zunächstsitzenden Blätter erheblich, aber erst ein paar Monate später lässt sich die erste zarte Anlage (Fig. 120 b) zum Arillus (Ar) antreffen, der wie ein ringförmiger Wulst das Integument umschliesst (Fig. 121 a, b).

Es liesse sich annehmen, dass der Arillus mit den Fleischblättern bei *Juniperus* homolog wäre. Doch ist die

erste Anlage nicht in mehrere Blätter geteilt (Fig. 121 a), und man müsste dann die Möglichkeit in Erwägung ziehen, dass der Arillus ein rohrförmiges Einzelblatt sein könnte. Da er aber unterhalb der Stengelspitze zwischen älteren Blättern angelegt wird, müssen wir doch eher mit einem echten Arillus rechnen, der im Laufe seiner fortgesetzten Entwicklung die Basis des Samens bedeckt. Der *Taxus*-Same ist also von zwei Häutchen eingehüllt; dass diese mit den 2 Integumenten höherer Pflanzen homolog wären, ist eine nicht auszuschliessende Möglichkeit.

Es ist einleuchtend, dass diese Auffassung der Samenanlagen von *Taxus*, falls sie die richtige ist, weitreichende morphologische und phylogenetische Konsequenzen nach sich ziehen wird; besonders wird sie für das Verständnis der Samenanlagen der Angiospermen von Bedeutung sein — vorausgesetzt, dass die Samenanlagen der Koniferen und gewisser Angiospermen-Samenanlagen homologe Gebilde sind.

Dass das innere »Integument« bei *Taxus* dem einen Integument bei den übrigen Koniferen entspricht, geht aus der Entwicklungsgeschichte und dem Vergleich mit den einsamigen *Juniperus*-Arten hervor. Wir müssen deshalb dieses innere Integument von *Taxus* als das eigentliche Sporophyll auffassen.

Den Arillus betreffend ergibt die Entwicklungsgeschichte, dass dies »äussere Integument« in morphologischer Beziehung etwas anderes ist als das innere (Sporophyll). Denn der Arillus (Ar i Fig. 120 b) wird viel später als das Sporophyll angelegt und steht als ein ringförmiger Wall an der Basis von — und folglich an — dem Sporophyll (Fig. 120 b). Man sieht also, dass der Arillus eine Neubildung ist und dass er als ein junges Organ zwischen

weit älteren Blättern dasteht; er erscheint etwas unterhalb einer Stengelspitze, die schon längst keine neuen Blätter mehr bildet.

Diese für den Arillus eigentümlichen Umstände erfordern, dass man denselben sicher als eine phylogenetische Neubildung und als ein bei anderen Konifer-Familien nicht auftretendes Organ auffassen muss.

Ist denn der Arillus bei *Taxus* mit dem äusseren Integument bei gewissen Angiospermen homolog? Es besteht eine Wahrscheinlichkeit dafür, dass es sich so verhält. Denn das äussere Integument der Angiospermen wird auf ungefähr dieselbe Weise angelegt wie der Arillus bei *Taxus*, nämlich später als das innere (oder etwa gleichzeitig damit) und zwar als ein ringförmiger Wall um dessen Basis. Man muss sich immer vergegenwärtigen, dass der Arillus bei *Taxus* als ein Auswuchs am Sporophyll (= dem inneren Integument) selbst angelegt wird und deshalb als zum inneren Integument gehörend aufgefasst werden muss.

Das innere Integument dagegen wird am Stengel angelegt, und also nicht an einem der unmittelbar unter dem Integument stehenden Blätter, die deshalb keine samentragenden Fruchtblätter sind und nicht als solche bezeichnet werden dürfen; sie sind mit den Fleischblättern von *Juniperus communis* homolog. Aber erst eingehendere Untersuchungen über die Integumente der Angiospermen werden ausschlaggebende Beweise für Übereinstimmungen mit den *Taxus*-Integumenten liefern.

Von einem morphologischen Standpunkte gesehen ist *Taxus* also nur eine einsamige *Juniperus* (Fig. 115 u. 119) mit einem Arillus, der biologisch die fehlenden »Fleischblätter« ersetzt. Man könnte darum die Taxaceen vielleicht zu den *Juniperoideae* zählen.

10. Verwandtschaft mit den Kryptogamen.

Eine Menge von phylogenetischen Fragen, deren Lösung — nach der neuen Auffassung der Koniferen — im Bereiche der Möglichkeit zu liegen scheint, drängt sich jetzt auf. Sind die Koniferen vielleicht »the missing link« zwischen Angiospermen und Kryptogamen? Diese Frage wollen wir in zwei gesonderte zerlegen und zunächst die Möglichkeit einer Verwandtschaft mit den am höchsten entwickelten Kryptogamen: *Pteridophyta*, in Erwägung ziehen.

Aus praktischen Gründen wird es geboten sein, die Hauptergebnisse der obigen Untersuchungen in möglichst knapper und übersichtlicher Weise zu sammeln; dies geschieht am besten mit Hilfe von Diagrammen, wie die untenstehenden Fig. 122—126 es veranschaulichen. Die Koniferen besitzen also Blüten, die meistens in Blütenstände (Zapfen) gesammelt sind. Jede Blüte besteht aus einer kurzen Achse (A_2), die 1—20 Blätter tragen kann. Diese Blätter sind bald als sterile Schuppen (Fruchtschuppen, Zapfenschuppen), bald als fertile Sporophylle (Integumente) entwickelt. Die Zahl dieser beiden Arten von Blättern ist für die einzelnen Familien von charakterisierender Bedeutung, wie es des näheren aus den Diagrammen erhellt (Fig. 122—126).

Einer phylogenetischen Betrachtung sind jedoch alle diese Einzelheiten nicht das Wesentlichste, sondern bei einer systematischen Beurteilung bildet der Bau der Sporophylle eins der wichtigsten Merkmale. Und das Hauptergebnis meiner Untersuchung ist denn dies, dass das Makrosporophyll (Integument) der Koniferen eine innerhalb aller Einzelfamilien und Einzelgattungen sehr gleich gebaute Bildung ist; es gibt nur ein Makrosporangium

(Nuzellus), das dem Stengel unmittelbar über der Basis der Oberseite des Integuments aufsitzt. Das Integument hat etwa die Gestalt einer Flasche mit schief oder fast gerade abgeschnittener Öffnung (Mikropyle).

Bei den Farnen gibt es dagegen meistens grosse, geteilte Blätter mit zahlreichen Sporangien auf der Unter-

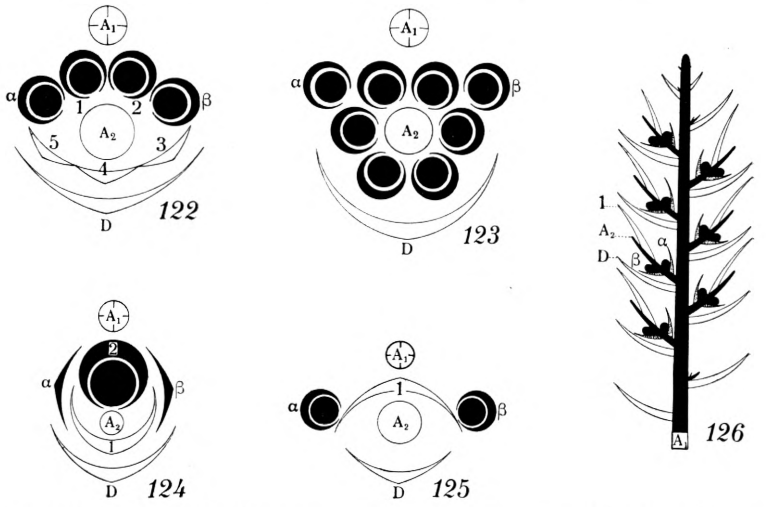


Fig. 122—125. Blütendiagramme von Koniferen. Fig. 122, *Cryptomeria*. Fig. 123 *Cupressus*. Fig. 124, *Podocarpaceae*, *Araucariaceae* (und *Taxus*). Fig. 125, *Pinaceae*, Fig. 126, Schematischer Längsschnitt durch Pinaceen-Zapfen. An der Zapfenspindel (A_1) steht die Deckschuppe *D*, die eine Blüte trägt, deren Achse (A_2) die Blätter *α*, *β*, *1*, *2* . . . trägt. Sterile Blätter weiss, Makrosporophylle (= Integumente) dunkel, Makrosporangien (Nuzelli) schwarz.

seite oder am Rande des Blattes; dieser Sporophyll-Typ findet sich bei *Pteridospermae* und Cycadeen wieder, er unterscheidet sich aber sehr von dem der Koniferen.

Bei den *Lycopodiales* dagegen gibt es nadelförmige Laubblätter, und die Sporangien sitzen einzeln und median an der Basis der Oberseite der Blätter. In zwei Punkten weichen aber die Sporophylle (Integumente) der Koniferen von denen der meisten rezenten *Lycopodiales* ab:

1) Das Sporangium (der Nuzellus) der Koniferen sitzt zwar in der Blattachsel, aber an dem Stengel (also nicht am Sporophyll selbst).
2) Das Sporophyll (Integument) besitzt bei den Koniferen verwachsene Ränder, eine zylindrische Form und ist in der Blütezeit nur an der Spitze offen.

Die Bedeutung dieser beiden Merkmale können wir ermessen, indem wir mit *Lycopodiales* Vergleiche anstellen, wie die untenstehenden, nach Mikrotomschnitten gezeichneten Figuren 127—138 es veranschaulichen. Die Ligula (L) ist in den Figuren schwarz gezeichnet, das Sporangium (S) getüpfelt.

Zunächst vermitteln uns die Figuren 127—128 und 77 die hauptsächlichsten Entwicklungsstadien des Sporophylls (Integuments) bei einer gewöhnlichen Konifere (*Larix*). Bei *Lycopodium* (Bower) wird das Sporangium ausschliesslich auf dem Blatt (B) angelegt (Fig. 129). Bei *Selaginella* aber »rückt« die jüngste Anlage zum Sporangium immer mehr auf den Stengel (A), der das Sporophyll trägt, hinüber. Bei *S. selaginoides* hat es den Anschein (Fig. 130), als sässe das Sporangium mit der einen Seite dem Blatte, mit der anderen dem Stengel auf. Bei *S. Willdenowii* (Fig. 132, 138) gelangen Blatt und Sporangium faktisch gleichzeitig zur Anlage, und das Sporangium ist nun völlig auf den Stengel »hinausgerückt«.

Auch andere Forscher (Strasburger, Hegelmaier, Bower) untersuchten schon die Stellung des Sporangiums bei *Selaginella;* und Goebel (II, 1930, S. 1232) gelangt zu folgendem, allgemeinen Schlussresultat: »Bei *Selaginella* entspringen die Sporangien unmittelbar oberhalb der Sporophyllanlage.«

Später wird das Sporangium oft auf die Basis des Blattes (B) hinausverschoben (Fig. 138). Rücksichtlich des Orts,

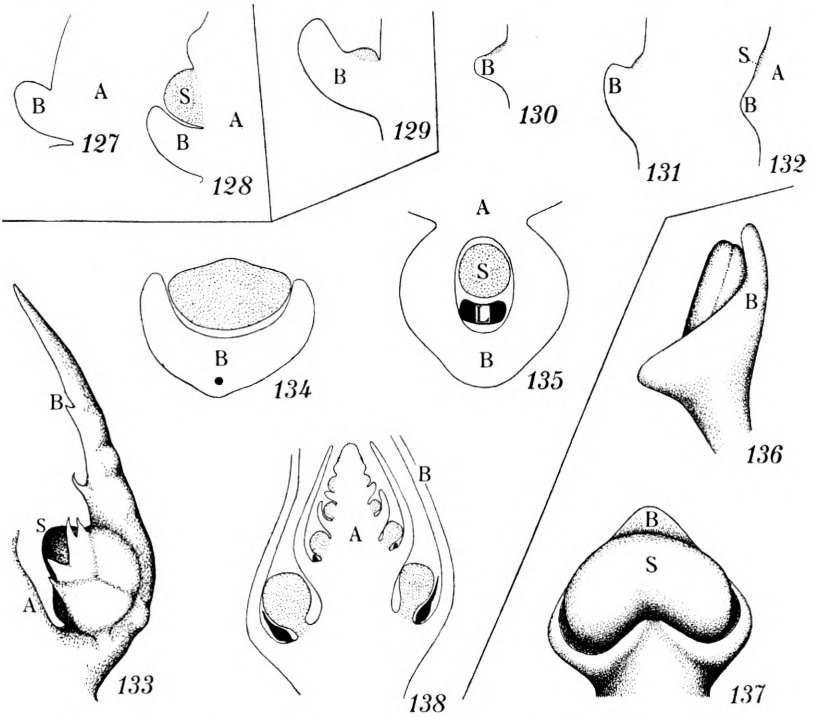


Fig. 127—137. Entwicklungsgeschichte und Bau der Sporophylle (B) bei *Larix*, *Lycopodium* und *Selaginella*. Sporangien (S) getüpfelt; Ligula (L) schwarz. Fig. 127, *Larix europaea* (×120). Fig. 128, *Larix europaea* (×80). Fig. 129, *Lycopodium cernuum* (× 80). Fig. 130, *Selaginella selaginoides* (× 160). Fig. 131, *Selaginella lepidophylla* (× 360). Fig. 132, *Selaginella Willdenowii* (×320). Fig. 134, *Selaginella selaginoides* (×45), Querschnitt durch die Mitte des Sporophylls (B). Fig. 135, do., Querschnitt durch die Basis des Sporophylls (B) (× 45). Fig. 136—137, Sporophyll (B) von *Lycopodium phlegmaria* (× 10). Fig. 133, Sporophyll von *Selaginella selaginoides* (× 25). Fig. 138, Längsschnitt durch die Blüte von *Selaginella Willdenowii* (× 65). *A*, Achse. Weitere Erläuterungen s. Text.

wo die Sporangien entspringen, besteht also zwischen den Koniferen und gewissen *Selaginella*-Arten kein wesentlicher Unterschied.

Es ist bekanntlich eins der wichtigsten Merkmale in der höheren Systematik, in welchem Masse das Sporophyll geschlossen ist.

Das Sporophyll der Koniferen ist während der Blüte an der Spitze offen, im übrigen sind aber die Ränder unten verwachsen.

Einen Ansatz hierzu gibt es schon bei *Selaginella:* Fig. 133 zeigt uns z. B. ein Sporophyll (B), das an seiner Basis das Sporangium umschliesst. Unten sind die Ränder sogar ganz leicht verwachsen, so dass das Sporophyll hier einen ringförmigen Querschnitt aufweist (B auf Fig. 135). Etwas Ähnliches gilt von den durch die Figuren 136, 137 veranschaulichten Sporophyllen (B) von *Lycopodium;* das Blatt (B) ist ganz kurz und breit, und das Sporangium (S) ragt ganz in die schräge Öffnung (Mikropyle) des rohrförmigen Sporophylls (B) hinauf. Dies alles erinnert in bedeutendem Masse an die Integumente der Koniferen (B auf Fig. 128).

Bei *Selaginella rupestris* beobachtete Miss Lyon, dass »the megasporangium becomes sunken in a shallow pit formed by the cushion-like upgrowth of the sporophyll around the pedicel« (S. 125). Bei dieser Art und bei *S. apus* fand Miss Lyon, dass Befruchtung und Keimentwicklung schon stattfinden, während die Makrospore der Mutterpflanze ansitzt; »we have here the first indication in still living Lycopods of the formation of a seed-like organ« (De Haan, 1920, S. 12). Bei gewissen Arten (z. B. *S. rupestris*) wird in jedem Sporangium oft nur eine Makrospore entwickelt. Schliesslich ist zu erwähnen, dass bei der ganzen Gruppe *Oligomacrosporangiata* die Blüte nur ein — oder jedenfalls nur wenige — Makrosporophylle besitzt, und unmittelbar darunter befindet sich eine Blüten-

hülle von besonders geformten, sterilen Blättern (Hieronymus, 1900, S. 704).

Ein ganz besonderes Interesse beanspruchen jedoch die ausgestorbenen, baumartigen *Lycopodiales* (Bower); denn von diesen besassen *Lepidospermae* wirkliche Samen, die von Sporophyllen umschlossen waren, die jedes nur ein Sporangium hatten, das wiederum nur eine Makrospore enthielt, und »The sporophyll as a whole formed part of the seed-like organ, and was shed together with it.« (Scott, 1909, p. 199.)

Die merkwürdigen Lepidophyten ähnelten nicht nur was Blattform und Äusseres betrifft, sondern auch in anatomischen Einzelheiten unseren Koniferen. So waren die Blattnerven mit einem entsprechenden Transfusionsgewebe versehen, wie es für die Koniferen charakteristisch ist; und die Spaltöffnungen waren auf der Unterseite des Blattes in zwei Furchen gesammelt.

Schoute's wertvollen Untersuchungen (1925) zufolge scheinen auch *Cordaites* zu *Lycopodiales* zu gehören und zwar als einige der unmittelbarsten Ahnen der Koniferen.

Schoute stellte mit Hilfe schöner Querschnitte von weiblichen Blüten fest, dass »chaque organe qui portait un ovule à son sommet, était placé dans la phyllotaxie à la place d'une feuille« (S. 126). Daraus folgert er, dass »les ovules avec leurs pédicelles avaient la valeur morphologique de sporophylles très simples et non pas de fleurs« (S. 126).

Mit anderen Worten: das primitive, einfache Sporophyll der *Lycopodiales* tritt auch bei *Cordaites* auf. Jede Blüte von *Cordaites* besass nur wenige (ca. 6) Sporophylle, und von diesen entwickelte sich meistens nur eins zu einem Samen. Sie waren von zahlreichen (ca. 50—100) schuppenförmigen, sterilen Blättern (Perianthium) umgeben, die

sämtlich einer kurzen sekundären Achse (A_2) ansassen, wodurch die Blüte kurz (ca. 1 cm lang) und knospenförmig wurde, wie bei den Koniferen und Angiospermen. Schon bei vielen der baumartigen *Lycopodiales* (z. B. *Sigillaria*) hatten die Blüten eine kurze und zapfenähnliche Gestalt angenommen. Aber bei *Cordaites* waren die Blüten dazu in einem ziemlich kurzen Blütenstand (amentum) vereinigt, der also in ähnlicher Weise gebaut ist wie der Pinaceen-Zapfen; er besitzt nur Schuppenblätter; jedoch sitzen die Blüten bei *Cordaites* weniger dicht und in 2 Reihen geordnet. Bereits bei *Sigillaria* (Hirmer, 1927, Fig. 284) waren die recht kurzen Blüten in bestimmten Stengelteilen vereinigt, was man als eine phylogenetisch ältere Entwicklungsstufe des Zapfens bei *Cordaites* und *Coniferae* auffassen darf.

Die Sporophylle waren bei *Cordaites* fast ganz geschlossen und hatten eine enge Mikropyle, der die Mikrosporen wahrscheinlich durch den Wind zugeführt wurden (Grand' Eury).

Bei der Gattung *Pitys* wurden nadelförmige Blätter angetroffen; von sonstigen vegetativen Merkmalen seien noch die Spaltöffnungen erwähnt, die Florin sehr schön und sorgfältig untersuchte. Nachdem er Vergleiche mit den Spaltöffnungen der Koniferen angestellt hat, schreibt Florin (1931, S. 529): »Sie ähneln entwicklungsgeschichtlich und histologisch sehr den Koniferen-Stomata.«

Das Hauptmerkmal sind jedoch die Sporophylle, und diese scheinen in den Hauptzügen bei *Cordaites* und *Coniferae* gleich gebaut zu sein. Diese beiden Pflanzengruppen waren anscheinend nahe verwandt.

Bei *Lycopodium* und *Selaginella* ist die Blütenachse lang und trägt zahlreiche, gewöhnlichen Laubblättern ähn-

liche Sporophylle. Bei *Sigillaria* war die Blüte relativ kürzer und dicker, ähnelte einem Zapfen, trug aber immer noch viele Blätter, die jedoch etwas kleiner als die gewöhnlichen Laubblätter und anders geformt waren. Bei *Cordaianthus* fand Schoute an einer kurzen, ungefähr 1 cm langen Blütenachse (A_2) etwa 60 Blätter, die alle schuppenförmig waren. Auch bei den Koniferen sind alle Blätter der Blüte schuppenförmig, finden sich jedoch in geringerer Anzahl vor: Bei *Cupressus* bis ca. 20, bei *Cryptomeria* ca. 10, bei *Dacrydium* 4, bei *Pinaceae* 3, bei einigen Cupressaceen 2, bei anderen 1 (*Juniperus* sp.), und bei den meisten Koniferen hat die Blüte nur eine äusserst kurze Achse (A_2). Die Blüten und Blütenstände (Zapfen) der Koniferen können durch Reduktion der entsprechenden Organe bei *Cordaites* entstanden sein.

Betreffs des anderen wichtigen Merkmals, in wie hohem Masse die Makrospore vom Sporophyll umschlossen ist, so ergibt sich wiederum eine sehr schön kontinuierliche Entwicklungsserie: Bei den meisten *Selaginella*- und *Lycopodium*-Arten ist das Sporophyll bootförmig und zeigt einen ungefähr halbmondförmigen Querschnitt (Fig. 134). Bei einigen Arten beginnen aber — wie oben bereits erwähnt — die Sporophyllränder unten zu verwachsen (Fig. 133, 135, 136, 137). Bei *Lepidospermae* sind sie dicht zusammengebogen, so dass nur eine ganz schmale Spalte zwischen ihnen übrigbleibt. Bei *Cordaites* und *Coniferae* sind die Sporophyllränder fast der ganzen Länge nach verwachsen, indem sich nur oben eine ganz kurze Spalte (Mikropyle) befindet.

Diese kurze Übersicht über die wichtigsten systematischen Merkmale zeigt uns eine schöne Entwicklungslinie von *Selaginella* (und *Lycopodium*) und den baumartigen

Lepidophyten über *Cordaites* zu den Koniferen. Noch interessanter wird dies dadurch, dass obige Entwicklungslinie sich bedeutend weiter zurückführen lässt zu den noch primitiveren Kryptogamen, wie z. B. KRÄUSEL (1932) betont; S. 8 schreibt er: »LIGNIER's hypothetische »Urgefässpflanze« ist im Typus der Psilophyten verwirklicht.« Und »Sie zeigen . . . auch noch manche Anklänge an Thallophyten, und die Endständigkeit der Sporangien findet sich so eindeutig nur bei den Moosen wieder.« ZIMMERMANN bezeichnet die Psilophyten als »eine ausgesprochene Ausgangs- und Mischgruppe für die übrigen Pteridophyten« (S. 104).

Die Koniferen sind also einer der Meilenzeiger in einer Entwicklungslinie von grosser Spannweite. Es wäre deshalb von höchstem Interesse die Frage zu erhellen, ob diese Entwicklung mit den Koniferen abschliesst, oder ob sie sich vielleicht bis zu den höheren Pflanzen weiterverfolgen lässt. Der letztere Fall würde ja bedeutende phylogenetische, systematische und morphologische Konsequenzen nach sich ziehen, und er würde für viele andere Zweige der Botanik von Wichtigkeit sein; neue Aufgaben wären gestellt und mancherlei Anregungen gegeben.

11. Verwandtschaft mit den Angiospermen?

Die Möglichkeit einer Fortsetzung der Entwicklungslinie über die Koniferen hinaus zu den Angiospermen werde ich im Folgenden nur in aller Kürze besprechen, da diese wichtige Frage eine spezielle, über den Rahmen dieser Untersuchung etwas hinausgehende Behandlung beanspruchen darf.

Jedoch schon meine wenigen, orientierenden Schnittserien scheinen auf eine Verwandtschaft zwischen ge-

wissen primitiven Angiospermen und den Koniferen hinzudeuten. Besonders die Gattung *Juniperus* scheint deutliche Fingerzeige zu geben.

Die wichtigsten der im Obigen festgestellten Bauverhältnisse bei *Juniperus* sind in kurzgefasster Weise am besten durch Diagramme zu veranschaulichen (Fig. 139—142).

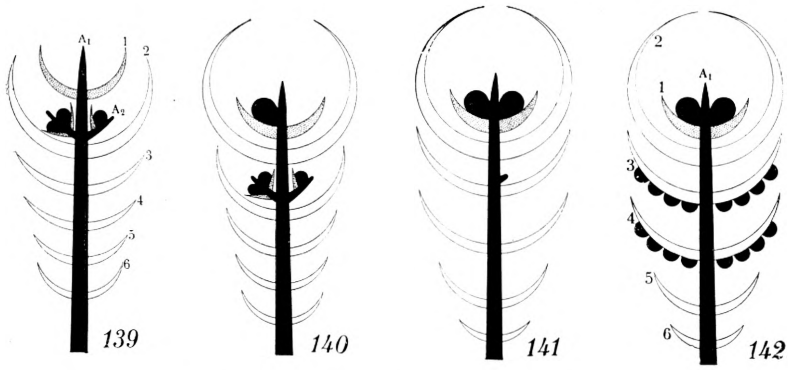


Fig. 139—142. *Juniperus*. Schemata, die das Entstehen einer zwitterigen, terminalen Blüte (Fig. 142) aus einem Blütenstand (Zapfen, Fig. 139) mit nur lateralen, eingeschlechtigen Blüten veranschaulichen. Fig. 139, *J. sabina*; Fig. 140, *J. chinensis*; Fig. 141, *J. communis*; Fig. 142, zwitterige Form von *J. communis* (nach Renner's Beschreibungen). A_1, Hauptachse. A_2, laterale Achse. *1*, *2*, *3*, *4*, *5*, *6* Blätter an A_1. Makrosporophylle (Integumente) getüpfelt. Makrosporangien schwarz. *2*, steriles Hochblatt, Fleischblatt (= unechte »Fruchtschuppe«), darunter in Fig. 142 Mikrosporophylle (*3* und *4*). *5*—*6*, Perianthium.

Bei z. B. *J. sabina* (Fig. 139) repräsentiert der Zapfen einen ähnlichen Typus wie bei *Cupressus* und *Pinus*, er besitzt aber nur wenige, stark reduzierte Blüten, die alle lateralgestellt (an A_1) sind.

Bei *J. chinensis* (Fig. 140) ist »plötzlich« ein neuer und phylogenetisch sehr wichtiger Umstand eingetreten, indem auch eins der Blätter an A_1 als Sporophyll (Integument) entwickelt sein kann. Es ist immer ein Blatt des höchststehenden Wirtels (»Columella«, in allen Figuren getüpfelt),

welches fertil wird. Ausser dieser primitiven, terminalen Blüte besitzt der Zapfen auch einige laterale, so dass die Verwandtschaft mit den übrigen Koniferen deutlich zu Tage tritt. Die lateralen Blüten (Fig. 140) sind nicht so oft fertil wie die terminale; häufig sind sie auch kleiner, und diese Reduktion wird fortgesetzt, so dass es bei mehreren anderen Arten der Gattung überhaupt keine lateralen Blüten gibt.

So weisen z. B. die Untergattung *Oxycedrus* (Fig. 141) und verschiedene *Sabina*-Arten nur terminale Blüten auf. Jedoch gibt die morphologische Verwandtschaft mit den mehrblütigen Cupressaceen-Zapfen sich dadurch zu erkennen, dass z. B. bei *J. communis* (Fig. 141) in den Achseln der unterhalb der terminalen Blüte stehenden Hochblätter ausnahmsweise vereinzelte laterale Blüten auftreten (Renner, 1904).

Renner beobachtete ferner in einem ganzen Bestand von *J. communis*, dass fast sämtliche Blüten zwitterig waren, indem 1—3 Wirtel der unter den weiblichen Blüten stehenden Blätter sich »plötzlich« als Mikrosporophylle entwickelten (Fig. 142). Die über den Staubblättern stehende weibliche Blüte war bei dieser Art im übrigen normal entwickelt, und die Mikro- und Makrosporophylle (Integumente) waren durch einen Wirtel von sterilen Blättern, den Fleischblättern (die falschen »Fruchtblätter«), getrennt. Diese sind grösser als die anderen Blätter, verwachsen und umschliessen zuletzt als eine dicke, krugförmige Hülle alle Makrosporophylle (Integumente).

Wir haben jetzt offenbar einen Höhepunkt der Entwicklung der Koniferen erreicht, indem wir eine zwitterige Blüte (Fig. 142, 143) gefunden haben, mit Blütenhülle und einem zuletzt geschlossenen, einfächerigen »Frucht-

knoten«, der grundständige geradläufige Samenanlagen besitzt. Diese interessante Juniperusblüte werden wir uns zwecks Vergleich mit den Blüten der Angiospermen mit Hilfe von Diagrammen vor Augen führen (Fig. 142—143).

Die nächste Frage ist also die: Gibt es Angiospermen, deren Blüten eine solche Ähnlichkeit[1] mit denjenigen von *Juniperus* aufweisen, dass eine engere Verwandtschaft zwi-

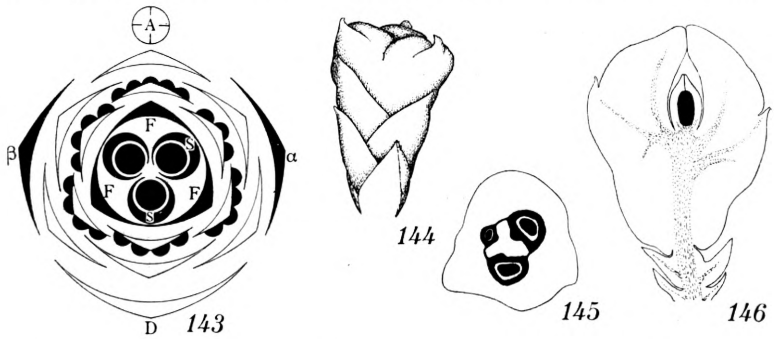


Fig 143—146. *Juniperus*. Fig. 143, Diagramm von Renner's zwitteriger Blüte von *J. communis*. Innerhalb der Fleischblätter (unechte »Fruchtblätter«, *F*.) stehen 3 Makrosporophylle, *S* (= Integumente). Ausserhalb von *F* stehen zwei Dreiwirtel von Mikrosporophyllen. Über den Vorblättern (α u. β) stehen in zwei Wirteln, Kelch und Krone. *D*, Deckschuppe. Fig. 144, *J. virginiana*, junge Frucht, deren Fleischblätter (falsche »Fruchtblätter«) sich um die Makrosporophylle schliessen (×12). Fig. 146, Längsschnitt durch eine ältere Frucht (× 12). Fig. 145, Querschnitt durch junge Frucht von *J. communis*, zeigt, dass die Samen parietalgestellt sind (mit den Fleischblättern verwachsen) × 12.

schen Angiospermen und Koniferen bestehen kann? Aus praktischen Gründen werde ich diese wichtige Frage erst in einer folgenden Arbeit untersuchen.

Das Hauptergebnis der hier mitgeteilten Untersuchungen ist, dass die Koniferen relativ hochentwickelte Nachkommen der *Lycopodiales*-Bäume sind, die in

[1] Z. B. sind die Samenanlagen der Primulaceen und Polygonaceen (Vergl. Fig. 143—146) ja als stengelständig angesehen worden. Sind auch hier die Integumente Sporophylle?

grauer Vorzeit (Carbon) mächtige Wälder ausmachten, deren Gewächse ebenso märchenhaft waren wie die darinlebende Tierwelt.

12. Zusammenfassung.

Kontinuierliche Serien der frühesten Entwicklungsstadien von Koniferen-Zapfen, die ich mit Hilfe von Mikrotomschnittserien studierte, bildeten das Material der hiermit vorliegenden Arbeit. Die Untersuchung von etwa 50 000 Schnitten ergab folgende Resultate:

1. Der Zapfen (Fig. 126) ist bei den untersuchten Typen (mit Ausnahme von *Taxaceae* und gewissen *Juniperoideae*) ein Blütenstand (Amentum).
2. Ein *Pinus*-Zapfen ist in ähnlicher Weise gebaut wie ein vegetativer *Pinus*-Langtrieb (Fig. 126). Die Blätter der Hauptachse (Zapfenspindel) A_1, die Deckschuppen (D), tragen eine kurze laterale Achse A_2, die der Achse der vegetativen Kurztriebe entspricht (Fig. 32, 33). An A_2 (Fig. 125) stehen 3 Blätter in ähnlicher Stellung wie bei den Dicotyledonen: die unteren Blätter sind zwei transversalgestellte Vorblätter (α u. β); das folgende, median nach hinten fallende Blatt (1) ist die Zapfenschuppe (falsche »Fruchtschuppe«). Die Zapfenschuppe (1) wird nicht an der Deckschuppe (D) angelegt oder von ihr »abgespalten«. Die Zapfenschuppe wird jedoch sehr früh an der Deckschuppe hinausverschoben (Vergl. S. 24—27).
3. In dem Zapfen der Pinaceen (Fig. 125, 126) bildet A_2 mit den ansitzenden 3 Blättern eine Blüte. Bei den anderen Familien sind die Blüten ähnlich gebaut, die Zahl der Blätter ist aber verschieden (vgl. die Diagramme Fig. 122—126).
4. Die Integumente der Koniferen sind als Makro-

sporophylle entwickelte Blätter. Diese Homologie erhellt aus 1) dem Bau, 2) der Entwicklungsgeschichte (Fig. 77), 3) der Stellung und 4) aus Vergrünungen (Fig. 68—74) der Samenanlagen, indem man normalerweise in fast allen grösseren Zapfen ein schuppen- oder nadelförmiges Blatt an der Stelle der Samenanlage antreffen kann; es treten hier auch Übergangsstufen zwischen Integument und Blatt auf. Vergl. ferner »Kritische Betrachtungen«, S. 24—36.

5. Das Makrosporophyll (Integument) wird als eine ungefähr halbmondförmige Schuppe angelegt (Fig. 77), die bald die Gestalt eines Kruges mit schiefer Öffnung annimmt. An der Basis des Makrosporophylls und zwar an der morphologischen Oberseite wird sehr früh eine Makrosporangium (Nuzellus) angelegt (Fig. 77).
6. Das Makrosporophyll der Koniferen beweist sowohl durch Bau als Entwicklungsgeschichte seine Homologie mit dem Sporophyll der *Lycopodiales,* weicht aber stark von den entsprechenden Organen bei den Cycadeen und den Farnen ab. Es ist deshalb unzulässig, Koniferen und Cycadeen in der Gruppe »*Gymnospermae*« zusammenzustellen.
7. Folgende Pflanzen scheinen derselben Entwicklungslinie anzugehören, und zwar in dieser Reihenfolge:

   Psilophyta → *Selaginellaceae* → *Lepidospermae* → *Cordaitales* → *Coniferae* → (*Angiospermae?*).
8. Den Angiospermen am nächsten steht *Juniperus;* innerhalb dieser Gattung gibt es eine terminale Blüte, die sogar zwitterig (Fig. 143) sein mag, und deren »Fruchtknoten« geschlossen werden kann. Die Phylogenie dieser interessanten Blüte veranschaulichen die Figuren 139—142.

13. Literatur.

Baillon, H. (1864): Nouvelles recherches sur la fleur femelle des Conifères. Adansonia V, p. 1—16.

Bayer, A. (1908): Zur Deutung der weiblichen Blüte der Cupressineen etc. Beih. Bot. Centralbl. XXIII, 1. Abt.

Beauverie, J. (1933): Les Gymnospermes. Lyon.

Benson, M. (1902): On a new Seed-like Lycopodiaceous Fructification. New Phytologist, Vol. I.

Bower, F. O. (1894): Studies in the morphology of sporeproducing membres *Equisetinae* and *Lycopodineae*. Phil. Transact. Roy. Soc. London, Bd. CLXXXV, S. 473—572.

Bower, F. O. (1908): The Origin of a Land Flora. London.

Burlingame, L. L. (1915): The origin and relationships of the Araucarians. Bot. Gaz. LX, 1—26, 89—114.

Brown, Robert (1827): Voyage and discovery by Capt. King etc., Appendix B. Botany, p. 534—564. London.

Caspary, R. (1860): De Abietinearum Carr. floris feminei structura morphologica. Ann. Sc. Nat. 4. ser. XIV.

Čelakovský, L. (1900): Neue Beiträge zum Verständnis der Fruchtschuppe der Coniferen. Pringsh. Jahrb. wiss. Bot. XXXV. S. 407—448.

Coulter, John M. and Chamberlain, Charles J. (1928): Morphology of Gymnosperms. Revised Edition. Chicago.

Eames, A. J. (1913): The Morphology of *Agathis australis*. Ann. of Bot. Vol. 27, p. 1—38.

Eichler, A. W. (1875): Blüthendiagramme, I.

Eichler, A. W. (1881): Über die weiblichen Blüthen der Coniferen. Monatsber. Kgl. Akad. Wiss. Berlin, Nov.

Eichler, A. W. (1887): *Coniferae*. Engler-Prantl, Natürl. Pflanzen-Fam.

Florin, R. (1931): Untersuchungen zur Stammesgeschichte der *Coniferales* und *Cordaïtales*. I Teil. Kungl. Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar. Ser. 3, Bd. 10, No. 1.

George, L. (1932): Sur l'origine des *Gnétales*. R. S. Acad. Sc. Paris. Bd. 194, No. 12.

Gibbs, Lilian S. (1912): On the development of the female strobilus of *Podocarpus*. Ann. of Bot. XXVI, S. 515—571.

Goebel, K. (1901): Sporangien, Sporenverbreitung und Blütenbildung bei *Selaginella*. Flora, Bd. 88, S. 208 ff.

Goebel, K. (1928—1932): Organographie der Pflanzen. Bd. I—III. Jena.

Grand'Eury, C. (1877): Flore carbonifère du département de la Loire et du centre de la France. Paris.

Grégoire, V. (1931): La valeur morphologique des Carpelles dans les Angiospermes. Académie Royale de Belgique. Bulletins de la Classe des Sciences, 5te série, t. XVII, No. 11.

De Haan, H. R. M. (1920): Contribution to the knowledge of the morphological value and the phylogeny of the ovule and its integuments. Groningen.

Hegelmaier, F. (1874): Zur Kenntnis der Lycopodineen. Botan. Zeitung, Nr. 31—33.

Herzfeld, St. (1909): Zur Morphol. d. Fruchtsch. v. *Larix*. Sitzb. d. Akad. Wien, math.-nat. Kl. CXVIII.

Herzfeld, St. (1910): Die Entw. d. weibl. Bl. v. *Cryptomeria*. Sitzb. d. Akad. Wien, math.-naturw. Kl.

Hieronymus, G. (1900): *Selaginellaceae*. Engler u. Prantl: Die natürl. Pflanzenfam. 1, IV.

Hirmer, M. (1927): Handbuch der Paläobotanik. München und Berlin.

Hirmer, M. (1932): Die Deutung des weiblichen Blütenzapfens der Coniferen. Ber. d. Deut. bot. Ges., Bd. L.

Kirchner, Schröter (1905—06): Lebensgeschichte der Blütenpfl. Mitteleuropas I, 1.

Kramer, A. (1885): Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte der Fruchtblätter der Cupressineen . . . u. s. w. Flora LXVIII, S. 519—528, 544—568; T. 9.

Kräusel, R. (1932): Wesen und phylogenetische Bedeutung der ältesten Gefässpflanzen. Ber. d. Deutschen bot. Ges. Bd. L, Hf. 1.

Kubart, B. (1905): Die weibliche Blüte von *Juniperus communis* L. Sitz.-Ber. K. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. CXIV.

Kötter, W. (1931): Normale und anormale Fruchtbildung bei *Juniperus communis*. Dissert. Hamburg.

Lyon, F. M. (1901): A Study of the Sporangia and Gametophytes of *Selaginella apus* and *S. rupestris*. Bot. Gazette, Vol. XXXII.

Modry, A. (1909): Beiträge zur Morphologie der Cupressineenblüte. 58. Jahresber. k. k. Staats-Realschule im III Bezirke in Wien.

Norén, C. O. (1907): Zur Entwickelungsgeschichte von *Juniperus communis*. Uppsala Univers. Årsskrift.

Oersted, A. S. (1864): Bidrag til Naaletræernes Morphologi. Vidensk. Medd. Naturh. Foren., S. 1—36.

Penzig, O. (1922): Pflanzen-Teratologie, Bd. III. Berlin.

Pilger, R. (1926): *Coniferae*. Engler u. Prantl: Die natürl. Pflanzenfam. 1. Bd. 3

Pilger, R. (1931): Die Gattung *Juniperus* L. Mitteil. Dtsch. Dendrol. Ges. Bd. 43.

Pritzel, E. (1900): *Lycopodiaceae*. Engler u. Prantl: Die natürl. Pflanzenfam. 1, IV.

Renner, O. (1903): Über Zwitterblüten bei *Juniperus communis*. Flora. LXXXXIII.

Sachs, J. (1874): Lehrbuch der Botanik. 4. Aufl.

Schoute, J. C. (1925): La nature morphologique du bourgeon féminin des *Cordaïtes*. Recueil des travaux botaniques néerlandais. Vol. XXII.

Scott, D. H. (1901): On the Seed-like Fructification of *Lepidocarpon*. Phil. Trans. Roy. Soc. Vol. 194, B.

Scott, D. H. (1909): Studies in Fossil Botany. London.

Seward, A. C. (1910): Fossil Plants, Vol. II.

Seward, A. C. (1931): Plant life through the ages. Cambridge (Univ. Press).

Sinnot, E. W. (1913): The Morphology of the Reproductive Structures of the *Podocarpinae*. Ann. of Bot. Vol. 27, p. 39—82.

Stiles, Walter (1912): The *Podocarpaceae*. Ann. of Bot. Vol. 26.

Strasburger, E. (1872): Die Coniferen und die Gnetaceen. Jena.

Strasburger, E. (1873): Einige Bemerkungen über Lycopodiaceen. Botan. Zeitung, S. 81.

Troll, Wilhelm (1933): Zur Deutung des Blütenbaues fossiler *Articulatales*. Ber. d. d. bot. Ges. Bd. LI, Hf. 1.

Van Tieghem, Ph. (1869): Anatomie comparée de la fleur femelle et du fruit des Cycadées, des Conifères et des Gnétacées. Ann. Sc. nat. 5. sér. X. S. 269—304.

Velenovský, J. (1910): Vergleichende Morphologie der Pflanzen III, S. 750—767.

Zimmermann, Walter (1930): Die Phylogenie der Pflanzen. Jena.

INHALT

		Seite
1.	Einleitung	5
2.	Taxodiaceae	8
3.	Pinaceae	14
4.	Kritische Betrachtungen	24
5.	Podocarpaceae	36
6.	Araucariaceae	42
7.	Cupressaceae	47
8.	Juniperus	52
9.	Taxaceae	61
10.	Verwandtschaft mit den Kryptogamen	65
11.	Verwandtschaft mit den Angiospermen?	73
12.	Zusammenfassung	77
13.	Literatur	79

Færdig fra Trykkeriet den 29. Maj 1933.

BIOLOGISKE MEDDELELSER

UDGIVNE AF

DET KGL. DANSKE VIDENSKABERNES SELSKAB

BIND VII (Kr. 14,85):

		Kr. Ø.
1.	Raunkiær, C.: Dominansareal, Artstæthed og Formationsdominanter. 1928	1.75
2.	Petersen, C. G. Joh.: On some Biological Principles. 1928	2.00
3.	Vimtrup, Bj.: Undersøgelser over Antal, Form, Bygning og Overflade af Glomeruli i Nyren hos Mennesker og nogle Pattedyr. 1928	1.30
4.	Bensley R. R. og Vimtrup, Bj.: Undersøgelser over de Rouget'ske Cellers Funktion og Struktur. En Metode til elektiv Farvning af Myofibriller. 1928	1.00
5.	Thomsen, Oluf: Die Erblichkeit der vier Blutgruppen des Menschen, beleuchtet durch 275 Nachkommenschaftsindividuen in 100 AB (IV)-Ehen (nebst 78 Kindern, von denen nur der eine (AB)-Elter bekannt ist). 1928	1.00
6.	Krogh, A. and Hemmingsen, A. M.: The Assay of Insulin on Rabbits and Mice. 1928	0.70
7.	Johnsson, J. W. S.: L'Anatomie mandchoue et les Figures de Th. Bartholin, étude d'iconographie comparée. 1928	2.00
8.	Kemp, Tage: Om Kromosomernes Forhold i Menneskets somatiske Celler. 1929	1.75
9.	Weis, Fr.: Fysiske og kemiske Undersøgelser over danske Hedejorder. Med særligt Henblik paa deres Indhold af Kolloider og Kvælstof. With a Resumé in English. 1929	8.25

BIND VIII (Kr. 14,95):

1.	Børgesen, F.: Marine Algæ from the Canary Islands, especially from Teneriffe and Gran Canaria. III. Rhodophyceæ. Part II. Cryptonemiales, Gigartinales and Rhodymeniales. Les Mélobésiées par Mme Paul Lemoine. Avec 4 planches. 1929	4.50
2.	Thomsen, Oluf og Kettel, Karsten: De menneskelige Isoagglutininers og tilsvarende Blodlegemereceptorers Styrke i forskellige Levealdre. Med 1 Tavle. 1929	1.60
3.	Krabbe, Knud H.: Recherches sur l'existence d'un œil pariétal rudimentaire (le corpuscule pariétal) chez les mammifères. Avec 11 planches (22 figures). 1929	2.80
4.	Rosenvinge, L. Kolderup: Phyllophora Brodiæi and Actinococcus subcutaneus. With one plate. 1929	2.40
5.	Thomsen, Oluf og Kettel, Karsten: Kvantitative Undersøgelser over de menneskelige Isoagglutininer Anti-*A* og Anti-*B*. 1929	0.65
6.	Madsen, Th. et Schmidt, S.: Toxine et antitoxine diphtériques. 1930	2.00

Kr. Ø.

7. Lundblad, O.: Die Hydracarinen der Insel Bornholm. Mit 9 Tafeln und 1 Textfigur. 1930 ..... 5.00
8. Lindhard, J. and Möller, Jens P.: On the Origin of the Initial Heat in Muscular Contraction. 1930 ..... 1.00

BIND IX (Kr. 17,45):

1. Børgesen, F.: Marine Algæ from the Canary Islands, especially from Teneriffe and Gran Canaria. III. Rhodophyceæ. Part III. Ceramiales. 1930 ..... 7.50
2. Ostenfeld, C. H. and Syrach Larsen, C: The species of the Genus Larix and their geographical distribution. With 35 illustrations and 8 maps. 1930 ..... 5.00
3. Schmidt, S.: Eksperimentelle Undersøgelser over forskellige Elektrolyters Indflydelse paa Difteritoksinets og det antidifteriske Serums Stabilitets- og Neutralisationsforhold med særligt Henblik paa Reaktionshastigheden imellem Toksin og Antitoksin. 1930 ..... 5.50
4. Hagerup, O.: Études des Types biologiques de Raunkiær dans la flore autour de Tombouctou. Avec 5 Planches. 1930 ..... 5.25

BIND X (under Pressen):

1. Jensen, Ad. S.: Der grosse europäisch-sibirische Kreuzschnabelzug 1927. 1930 ..... 1.00
2. Kolderup Rosenvinge, L.: The Reproduction of Ahnfeltia Plicata. 1931 ..... 1.75
3. Weis, Fr.: Fortsatte fysiske og kemiske Undersøgelser over danske Hedejorder og andre Podsoldannelser. With an english Summary: Further investigations on danish Heath Soils and other Podsols. Med 2 Tavler. 1932 ..... 9.25
4. Engelbreth-Holm, J.: Undersøgelser over den saakaldte Erytroleukose hos Høns. 1932 ..... 2.75
5. Jensen, Ad. S.: Studier over *Incurvaria Koerneriella* Zell (Lepidoptera, Incurvariidae). Med 32 Figurer i Texten. Deutsche Zusammenfassung. 1932 ..... 2.90
6. Boas, J. E. V.: Der Hinterfuss von *Caenolestes*. Ein Supplement zu der Abhandlung über den Hinterfuss der Marsupialier. Mit einer Tafel. 1933 ..... 1.00
7. Hagerup, O.: Zur Organogenie und Phylogenie der Koniferen-Zapfen. 1933 ..... 3.20
8. Børgesen, F.: On a new Genus of the Lophotalieæ (Fam. Rhodomelaceæ). 1933 ..... 0.90
9. Mortensen, Th. and Kolderup Rosenvinge, L.: Sur une nouvelle Algue, *coccomyxa astericola*, parasite dans une Astérie. 1933 ..... 0.50

Printed in Denmark.
Bianco Lunos Bogtrykkeri A/S.

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab.
Biologiske Meddelelser, **X**, 8.

ON A NEW GENUS OF THE LOPHOTALIEÆ
(FAM. RHODOMELACEÆ)

BY

F. BØRGESEN

KØBENHAVN
LEVIN & MUNKSGAARD
1933

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab udgiver følgende Publikationer:

Oversigt over Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskabs Virksomhed,
Historisk-filologiske Meddelelser,
Filosofiske Meddelelser,
Archæologisk-kunsthistoriske Meddelelser,
Mathematisk-fysiske Meddelelser,
Biologiske Meddelelser,
Skrifter, historisk og filosofisk Afdeling,
Skrifter, naturvidenskabelig og mathematisk Afdeling.

Selskabets Kommissionær er: *Levin & Munksgaard*, Nørregade 6, København.

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab.
Biologiske Meddelelser, **X**, 8.

ON A NEW GENUS OF THE LOPHOTALIEÆ
(FAM. RHODOMELACEÆ)

BY

F. BØRGESEN

KØBENHAVN
LEVIN & MUNKSGAARD
1933

Printed in Denmark.
Bianco Lunos Bogtrykkeri A/S. København.

During a short visit to Okha Port on the coast of Okhamandal in the State of Baroda, India, I gathered upon the flat evenly sloping sandy shore a great number of interesting Algæ cast ashore here and lying nearly dried up during ebb-tide. But in spite of this the specimens were quite fresh and in an astonishingly well kept condition. Among these Algæ I also found the plant which I propose to describe here.

The plant has a fine rosy-red colour and is much and irregularly ramified (Fig. 1). As I have found only fragments of plants, I am not able to give any information of its size nor any description of its base. In determining the size of the plant it must also be remembered that I have found only male plants which as a rule are more feebly developed than female and tetrasporic ones. The specimens found are about 5—6 cm high only, and the thickest stems about $^3/_4$ mm thick. The upper, younger parts of the thallus are all covered by soft, ramified trichoblasts up to about $1^1/_2$ mm long placed in a screw (Fig. 1); in the older parts the stems are bare, the trichoblasts having been dropped.

The plant increases monopodially by means of an apical cell (Fig. 2) from the base of which flat segments are cut off by somewhat declining walls, making the segments highest where the trichoblasts are going to develop. In

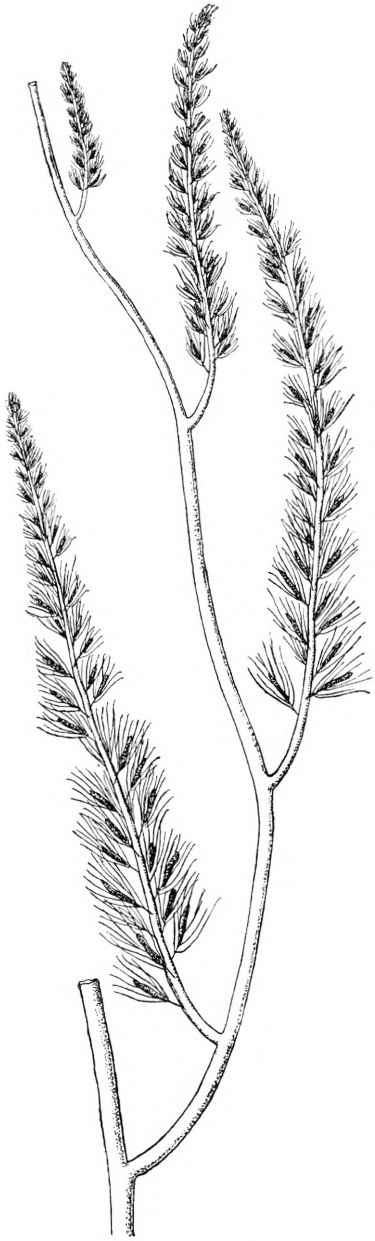


Fig. 1. *Spirocladia barodensis* Börgs. Part of an antheridial plant. (× 5).

a very early stage of development, even before the segments become divided, these begin to grow out. The trichoblasts are placed in a screw to the left with a $^1/_4$ divergence. Not until later on, when the trichoblasts have reached some size and begin to be ramified, do the segments become divided into a central and 4 pericentral cells (Figs. 2, 4). From the last mentioned cells hyphae-like filaments are early developed which run down along the furrow between the pericentral cells (Figs. 3, 9, 10); these filaments are divided by transverse walls (Fig. 5) and from these again cells are cut off which gradually grow out over the surface of the pericentral cells (Fig. 4) and in the older thallus form a dense cortical layer (Figs. 8, 9).

The trichoblasts early become divided into segments (Fig. 2) and when a few segments are formed the ramification begins. The first side-branch is developed from the second segment on its right

(anodic) side (Figs. 2, 3, 9) and soon after upon the next segment a branch is developed on the opposite side; the following branches are placed like a screw, one from each

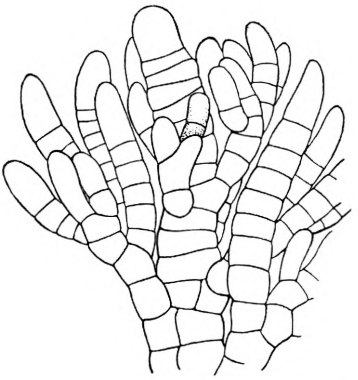


Fig. 2. *Spirocladia barodensis* Börgs. Apex of the thallus with young trichoblasts. (About 500 × 1).

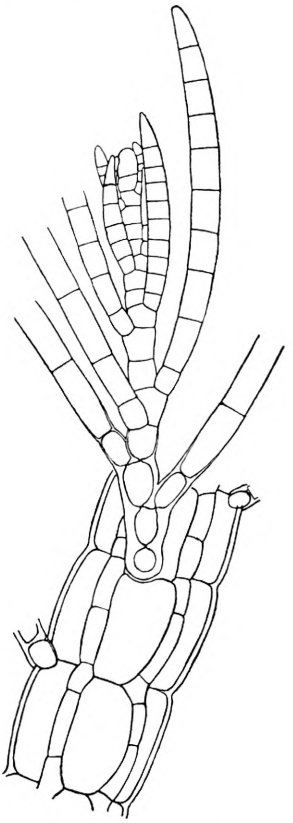


Fig. 3. *Spirocladia barodensis* Börgs. Part of a young branch with incipient development of the cortical layer and a young trichoblast. (About 250 : 1).

segment with a $^1/_4$ divergence (Figs. 1, 3, 6, 8). In the trichoblasts which do not become fertile the main stem as well as the branches remain monosiphonous. The main stem continues its growth for some time until a number of segments (about 20) are formed. During the growth the segments become lengthened to about 4 times their breadth in the branches, lesser in the main axis, while the basal segment remains short.

In the basal part of the fertile trichoblasts (Fig. 8) a number of segments remain sterile, in most cases 8—10—12 according to their vigour, each carrying a long side-branch

with the exception of the lowermost segment; then the fertile part of the trichoblast begins. In this the segments become divided first into a central and 4 pericentral cells (Fig. 6). The last mentioned again become divided by radial and tangential walls into a number of smaller cells forming a dense cover round the central axis in the middle

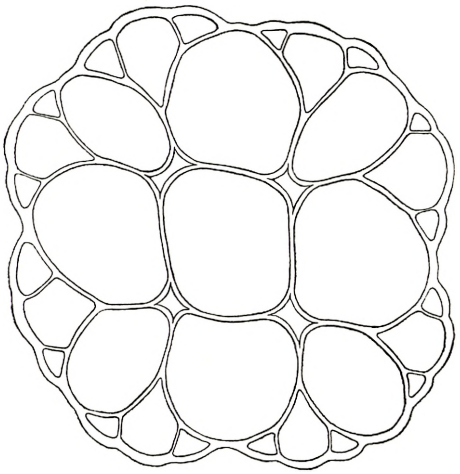


Fig. 4. *Spirocladia barodensis* Börgs. Transverse section of the thallus showing the central and four pericentral cells surrounded by a cortical layer taking its rise from hyphæ-like filaments developed in the furrows between the pericentral cells. (About 300 : 1).

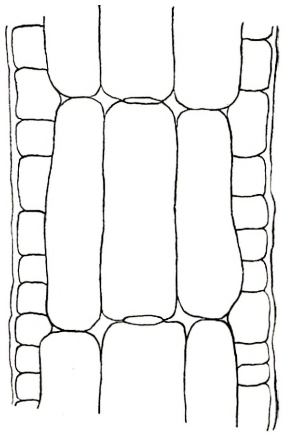


Fig. 5. *Spirocladia barodensis* Börgs. Longitudinal section of the thallus showing the central and pericentral cells and the cortical layer. (About 100 : 1).

(Fig. 7). A longitudinal section shows that the axis is composed of oblong-roundish cells. When fully developed the peripheral cells are the antheridia from which the spermatia are formed.

The fertile part (Fig. 8) has the shape of a long cylindrical body and consists of a great number of segments from each of which, as in the sterile part, lateral branches

issue, placed in a screw line. As said above, in most cases the segments in the main stem below the fertile ones remain undivided; but now and then it happens that a few of the segments below the fertile part become polysiphonous, and in rare cases in very vigorous trichoblasts the stem may become polysiphonous throughout, with the exception of the two lower-most segments which I have always found undivided (Fig. 9). Furthermore in such vigorous trichoblasts it happens that some of the lateral branches placed below the fertile part also become fertile; I have counted up to 7 fertile side-branches in one trichoblast; the axes of these branches become polysiphonous and ramified like a screw in the same way as in the principal axis.

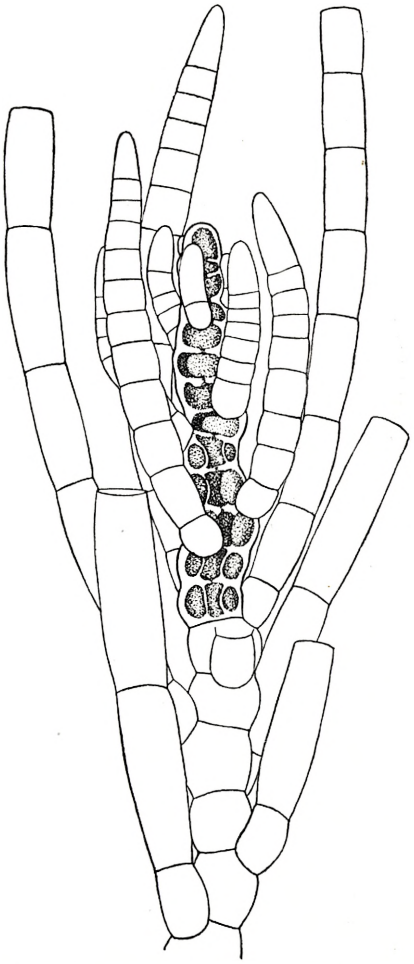


Fig. 6. *Spirocladia barodensis* Börgs. A young trichoblast becoming fertile; the lowermost segments in the fertile part beginning to be polysiphonous. (About 500 : 1).

The ramification of the plant takes place by adventitious, endogenous branches appearing here and there in the main stem at some distance from the apex of the plant (Fig. 10). I have not seen many young bran-

ches but judging from those I have seen, the branches always seem to arise from near the base of a trichoblast, being placed to the right, anodic side of it but not immediately in connection with it.

As will be clear from the above description of the Indian plant, it must naturally be referred to the characteristic and well defined group *Lophotalieæ* in the large family: *Rhodomelaceæ*.

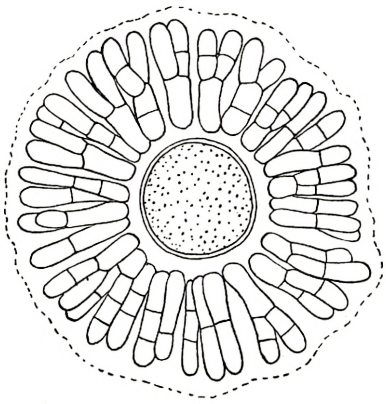


Fig. 7. *Spirocladia barodensis* Börgs. Transverse section of an antheridial body. (About 700 : 1).

Most of the forms referred to this group were formerly placed in the large genus *Dasya*. But by Schmitz's fundamental examination of some of these forms in his paper: "Die Gattung Lophotalia J. Ag." (Berichte d. deutsch. bot. Gesellsch., Bd. XI, 1893, p. 212) and later by Schmitz and Falkenberg's arrangement of the genera of the *Lophotalieæ* in Engler und Prantl, "Natürlichen Pflanzenfamilien", 1. Teil, 2. Abt. 1897, "Rhodomelaceæ", p. 445, and finally by the detailed working out of the whole family of the *Rhodomelaceæ* in Falkenberg's classic work: "Die Rhodomelaceen des Golfes von Neapel" (Fauna und Flora des Golfes von Neapel, 25 Monographie, Berlin 1901, p. 533), the rather varying, but nevertheless in several respects closely related, forms of this group have been placed in well defined genera.

When I first examined this plant I thought it must be referred to the genus *Doxodasya*. This genus has the

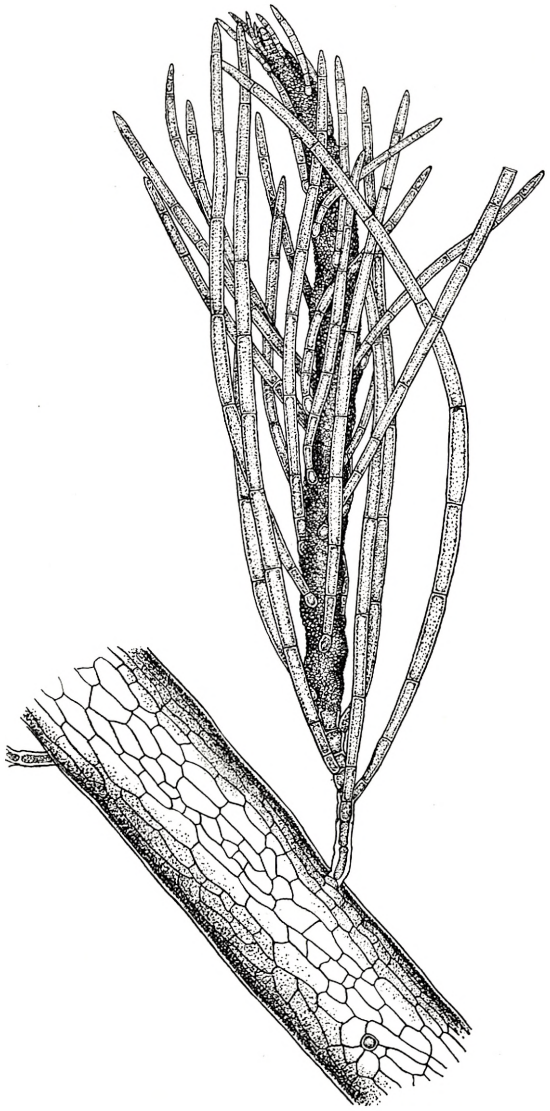


Fig. 8. *Spirocladia barodensis* Börgs. A trichoblast with a fully developed antheridial body showing the spirally placed ramuli also in the fertile part. (About 80 : 1).

same monopodial way of growing; the segments are divided into a central and 4 pericentral cells which early become

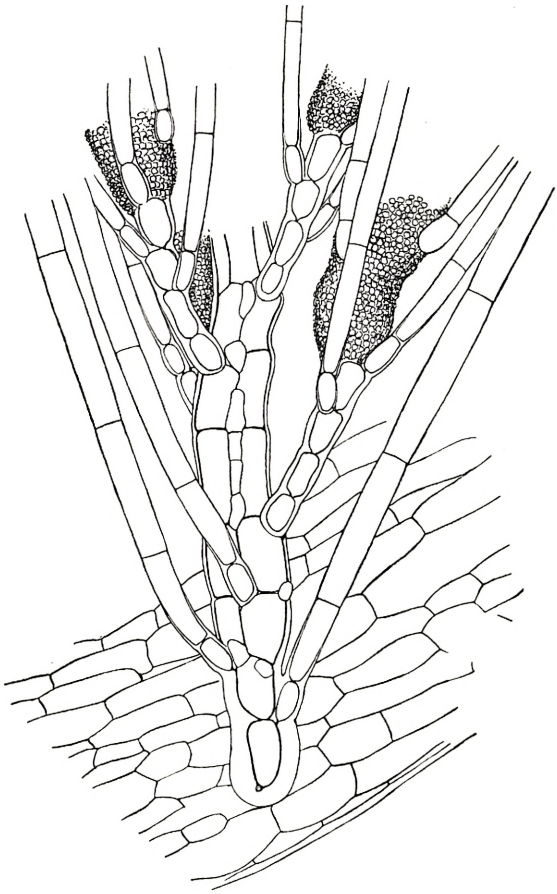


Fig. 9. *Spirocladia barodensis* Börgs. Basal part of a vigorous trichoblast in which besides the main axis four of the ramuli have become fertile. With the exception of the three lowermost segments (the basal one is not visible) the non fertile segments in the main axis have become polysiphonous and even an incipient development of the cortical layer has taken place. (About 170 : 1).

covered with a cortical layer developed by hyphae-like filaments; the lateral organs are placed in a screw-line and

the branchlets of the side-organs are likewise placed in a screw-line, and in the fertile part of these, branchlets are also developed. All this agrees very well with my plant and to this must be added that the appearance of the two plants also is very similar; compare HARVEY's figure of *Dasya bulbochaete* Harv. in "Nereis Australis" tab. XXV and KÜTZING's in "Tabulæ Phycologicæ", vol. XIV, pl. 65, with my Fig. 1 showing the habit of the Indian plant.

But when examined in more detail, very essential differences are nevertheless present. The following short description of the development of the thallus of *Doxodasya* is of course especially based upon the detailed description of FALKENBERG, but I have also been able to compare my plant with a very fine collection of *Doxodasya* belonging to the Kew Herbarium.[1]

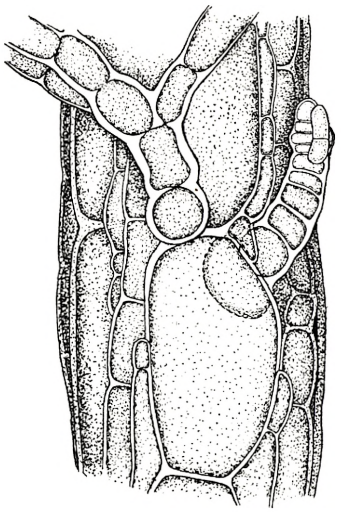


Fig. 10. *Spirocladia barodensis* Börgs. A branch (long-shoot) is about to be developed near the base of a trichoblast at the right side of it. The cortical layer is beginning to be developed on the main stem. (About 350 : 1).

It is especially the development of the lateral organs which differs very much from the much more simple structure of the trichoblasts in my plant.

According to FALKENBERG, a monosiphonous lateral organ is first formed; when this is quite developed and its cells begin to be lengthened, an axillary shoot, as FALKENBERG calls it, is formed upon its second or third seg-

[1] I here tender my cordial thanks to Sir ARTHUR HILL, Director of the Kew Gardens, for the permission to borrow this fine collection.

ment and at the same time the two or three basal segments of the primary branchlet becomes polysiphonous, thus being the reason why Falkenberg also considers it a branch. These axillary shoots develop in different ways. In rare cases they may grow out into long shoots from which the ramification of the plant originates. But in most cases they remain as short branches. When these remain vegetative, 4 to 8 monosiphonous segments are formed, from each of which long monosiphonous side-branches issue placed in a screw. On the other hand, when they become fertile (tetrasporic; antheridial plants have not yet been recorded in this genus) the segments in the fertile part become polysiphonous; in the non-fertile part the axis of the axillary shoot remains in some cases monosiphonous, in others hyphae are developed to strengthen it, and in yet other cases it becomes polysiphonous with 4 pericentral cells and furthermore covered more or less by hyphæ. This development must be said to differ highly from that of the Indian plant. Thus the basal segments in the axis of the trichoblasts in the Indian plant always remain undivided, monosiphonous, without development of hyphæ. And furthermore no axial shoot formation as in *Doxodasya* is found in my plant where the development of the trichoblast[1] takes place by monopodial growth. And finally the development of the branches differs greatly in the two plants. On account of these facts our plant cannot be placed naturally in this genus.

And still less it can be referred to any of the other

[1] In the description above of my plant I have designated the lateral organs in the Indian plant as trichoblasts and not as shoots. Regarding this question I refer the reader to my remarks in "The marine Algæ of the Danish West Indies", vol. II, Copenhagen 1915—20, p. 309, where also literature concerning this matter is quoted.

genera belonging to the group *Lophotalieæ*. For comparison I shall shortly mention the main characters of the genera referred to this group according to FALKENBERG's monograph.

Thus *Lophotalia* has 5 pericentral cells and the trichoblasts are unbranched and as a rule monosiphonous, though with the exception of the basal segment, which sometimes becomes polysiphonous.

Brongniartella, in the various species referred to it, has a varying number of pericentral cells; in its way of growing it is rather like *Polysiphonia*, axillary shoots being developed from the basal cell of the trichoblasts.

Lophocladia has 4 pericentral cells: the trichoblasts have the branchlets arranged fan-like in one plane and the stichidia and antheridial bodies originate from the first side-branch of these. Compare also my description and figures of *Lophocladia trichoclados* (Mert., C. Ag.) Schmitz; BÖRGESEN, l. c. pp. 302—310, figs. 304—12.

Wrightiella has 4 pericentral cells and the trichoblasts have the branches placed in a screw; in the main axis of the trichoblasts the screw shaped stichidia are formed. And in this genus adventitious endogenous branches are formed in great numbers, some of which grow out to long shoots, but most of them remain short as spine-like branchlets. Regarding *Wrightiella Tumanowiczii* (Gatty) Schmitz compare also my description and figures, l. c. p. 310—313, figs. 313—317.

In this group FALKENBERG further includes the 3 genera *Pteronia*, *Murrayella* and *Holotrichia*. These are all in various ways different from the Indian plant and upon the whole also rather different from the genera mentioned above, and may therefore be left out of consideration here.

On the basis of the above mentioned facts I am therefore of opinion that the Indian plant cannot be referred to any of the hitherto recorded genera of this group in the Fam. *Rhodomelaceæ*, and although I have been so unfortunate to have found only antheridial specimens, I nevertheless have no hesitation in considering the Indian plant as a representative of a new genus for which I propose the name *Spirocladia*. Because of its in a screw-line ramified trichoblasts it comes nearest to *Wrightiella* and *Doxodasya*.

Spirocladia Boergs. gen. nov.

Thallus cæspitosus, irregulariter ramosus, teretiusculus, articulatus, articulis polysiphoniis e cellulis centralibus et 4 pericentralibus æqve longis compositis, hyphis sensim corticatis, in parte juniori trichoblastos coloratos spiraliter ordinatos gerens, ad basim nudus.

Thichoblasti articulati, monosiphonii, spiraliter ramosi, ramellos ex omnibus segmentis (basali excepto) emittentes, axi centrali fere ex 20 segmentis composito.

Ramificatio plantæ per ramulos adventitios endogenos fit. Rami prope basin trichoblastorum et ad dextram partem eorum oriuntur.

Antheridia in axi centrali tricboblastorum formantur, segmentis fertilibus polysiphoniis sensim in cellulas minores divisis; segmentis basalibus trichoblastorum fertilium plerumque monosiphoniis, interdum polysiphoniis exceptis segmentis duobus basalibus, quæ semper monosiphonia manent. Tetrasporangia et cystocarpia ignota. Color coccineo-purpurascens.

Spirocladia barodensis Boergs. sp. nov.

Frons 7—8 cm alta et ultra? Rami adulti ca 1 mm lati. Trichoblasti ca 2 mm longi.

Ramelli trichoblastorum cylindrici, ca. 1,5 mm longi et 35 μ crassi, in parte basali thalli interdum moniliformes ex cellulis oblonge-ellipticis ca. 60 μ crassis compositi.

Corpuscula antheridiorum cylindrica ad 1 mm longa, et 70 μ crassa.

India: Okha Port, cast ashore, BØRGESEN 5551 and 5562.

I wish to thank Miss INGEBORG FREDERIKSEN and stud. mag. ALLAN SJØDAL for their valuable help in producing the figures.

LIST OF LITERATURE

Börgesen, F., The Marine Algæ of the Danish West Indies, vol. II, Rhodophyceæ, Copenhagen 1915—20.

Falkenberg, P., Die Rhodomelaceen des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeres-Abschnitte. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. Herausgegeben von der Zoologischen Station zu Neapel. 25. Monographie. Berlin 1901.

Harvey, W. H., Nereis Australis or Algæ of the Southern Ocean. London 1847—49, tab. XXV.

Kützing, Tabulæ Phycologicæ. Vol. XIV, pl. 65.

Oltmanns, Fr., Morphologie und Biologie der Algen. Zweite, umgearbeitete Aufl. Zweiter Bd., Jena 1922, p. 313 and 405.

Rosenvinge, L. Kolderup, Sur les organes piliformes des Rhodomelacées. Oversigt over det Kgl. danske Videnskabernes Selskabs Forhandlinger, 1903, no. 4.

Schmitz, Fr., Die Gattung Lophotalia J. Ag. Berichte der deutsche bot. Gesellschaft, Bd. XI, 1893, p. 212.

Schmitz, Fr. und P. Falkenberg, Rhodomelaceae in A. Engler und K. Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien. 1. Teil, Abt. 2. Leipzig 1897.

Færdig fra Trykkeriet den 27. Maj 1933.

BIOLOGISKE MEDDELELSER

— UDGIVNE AF

DET KGL. DANSKE VIDENSKABERNES SELSKAB

BIND VII (Kr. 14,85):

		Kr. Ø.
1.	Raunkiær, C.: Dominansareal, Artstæthed og Formationsdominanter. 1928	1.75
2.	Petersen, C. G. Joh.: On some Biological Principles. 1928	2.00
3.	Vimtrup, Bj.: Undersøgelser over Antal, Form, Bygning og Overflade af Glomeruli i Nyren hos Mennesker og nogle Pattedyr. 1928	1.30
4.	Bensley R. R. og Vimtrup, Bj.: Undersøgelser over de Rouget'ske Cellers Funktion og Struktur. En Metode til elektiv Farvning af Myofibriller. 1928	1.00
5.	Thomsen, Oluf: Die Erblichkeit der vier Blutgruppen des Menschen, beleuchtet durch 275 Nachkommenschaftsindividuen in 100 AB (IV)-Ehen (nebst 78 Kindern, von denen nur der eine (AB)-Elter bekannt ist). 1928	1.00
6.	Krogh, A. and Hemmingsen, A. M.: The Assay of Insulin on Rabbits and Mice. 1928	0.70
7.	Johnsson, J. W. S.: L'Anatomie mandchoue et les Figures de Th. Bartholin, étude d'iconographie comparée. 1928	2.00
8.	Kemp, Tage: Om Kromosomernes Forhold i Menneskets somatiske Celler. 1929	1.75
9.	Weis, Fr.: Fysiske og kemiske Undersøgelser over danske Hedejorder. Med særligt Hensyn paa deres Indhold af Kolloider og Kvælstof. With a Resumé in English. 1929	8.25

BIND VIII (Kr. 14,95):

1.	Børgesen, F.: Marine Algæ from the Canary Islands, especially from Teneriffe and Gran Canaria. III. Rhodophyceæ. Part II. Cryptonemiales, Gigartinales and Rhodymeniales. Les Mélobésiées par Mme Paul Lemoine. Avec 4 planches. 1929	4.50
2.	Thomsen, Oluf og Kettel, Karsten: De menneskelige Isoagglutininers og tilsvarende Blodlegemereceptorers Styrke i forskellige Levealdre. Med 1 Tavle. 1929	1.60
3.	Krabbe, Knud H.: Recherches sur l'existence d'un œil pariétal rudimentaire (le corpuscule pariétal) chez les mammifères. Avec 11 planches (22 figures). 1929	2.80
4.	Rosenvinge, L. Kolderup: Phyllophora Brodiæi and Actinococcus subcutaneus. With one plate. 1929	2.40
5.	Thomsen, Oluf og Kettel, Karsten: Kvantitative Undersøgelser over de menneskelige Isoagglutininer Anti-*A* og Anti-*B*. 1929	0.65
6.	Madsen, Th. et Schmidt, S.: Toxine et antitoxine diphtériques. 1930	2.00

Kr. Ø.

7. LUNDBLAD, O.: Die Hydracarinen der Insel Bornholm. Mit 9 Tafeln und 1 Textfigur. 1930 ..... 5.00
8. LINDHARD, J. and MÖLLER, JENS P.: On the Origin of the Initial Heat in Muscular Contraction. 1930 ..... 1.00

BIND IX (Kr. 17,45):

1. BØRGESEN, F.: Marine Algæ from the Canary Islands, especially from Teneriffe and Gran Canaria. III. Rhodophyceæ. Part III. Ceramiales. 1930 ..... 7.50
2. OSTENFELD, C. H. and SYRACH LARSEN, C: The species of the Genus Larix and their geographical distribution. With 35 illustrations and 8 maps. 1930 ..... 5.00
3. SCHMIDT, S.: Eksperimentelle Undersøgelser over forskellige Elektrolyters Indflydelse paa Difteritoksinets og det antidifteriske Serums Stabilitets- og Neutralisationsforhold med særligt Henblik paa Reaktionshastigheden imellem Toksin og Antitoksin. 1930 ..... 5.50
4. HAGERUP, O.: Études des Types biologiques de Raunkiær dans la flore autour de Tombouctou. Avec 5 Planches. 1930 ..... 5.25

BIND X (under Pressen):

1. JENSEN, AD. S.: Der grosse europäisch-sibirische Kreuzschnabelzug 1927. 1930 ..... 1.00
2. KOLDERUP ROSENVINGE, L.: The Reproduction of Ahnfeltia Plicata. 1931 ..... 1.75
3. WEIS, FR.: Fortsatte fysiske og kemiske Undersøgelser over danske Hedejorder og andre Podsoldannelser. With an english Summary: Further investigations on danish Heath Soils and other Podsols. Med 2 Tavler. 1932 ..... 9.25
4. ENGELBRETH-HOLM, J.: Undersøgelser over den saakaldte Erytroleukose hos Høns. 1932 ..... 2.75
5. JENSEN, AD. S.: Studier over *Incurvaria Koerneriella* Zell (Lepidoptera, Incurvariidae). Med 32 Figurer i Texten. Deutsche Zusammenfassung. 1932 ..... 2.90
6. BOAS, J. E. V.: Der Hinterfuss von *Caenolestes*. Ein Supplement zu der Abhandlung über den Hinterfuss der Marsupialier. Mit einer Tafel. 1933 ..... 1.00
7. HAGERUP, O.: Zur Organogenie und Phylogenie der Koniferen-Zapfen. 1933 ..... 3.20
8. BØRGESEN, F.: On a new Genus of the Lophotalieæ (Fam. Rhodomelaceæ). 1933 ..... 0.90
9. MORTENSEN, TH. and KOLDERUP ROSENVINGE, L.: Sur une nouvelle Algue, *coccomyxa astericola*, parasite dans une Astérie. 1933 ..... 0.50

Printed in Denmark.
Bianco Lunos Bogtrykkeri A/S.

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab.
Biologiske Meddelelser. X, 9.

SUR UNE NOUVELLE ALGUE, COCCOMYXA ASTERICOLA, PARASITE DANS UNE ASTÉRIE

PAR

TH. MORTENSEN ET L. KOLDERUP ROSENVINGE

KØBENHAVN
LEVIN & MUNKSGAARD
1933

D. Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Biol. Medd. X, 9. Th. Mortensen et L. Kolderup Rosenvinge

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab udgiver følgende Publikationer:

Oversigt over Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskabs Virksomhed,
Historisk-filologiske Meddelelser,
Filosofiske Meddelelser,
Archæologisk-kunsthistoriske Meddelelser,
Mathematisk-fysiske Meddelelser,
Biologiske Meddelelser,
Skrifter, historisk og filosofisk Afdeling,
Skrifter, naturvidenskabelig og mathematisk Afdeling.

Selskabets Kommissionær er *Levin & Munksgaard*, Nørregade 6, København.

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab.
Biologiske Meddelelser. X, 9.

SUR UNE NOUVELLE ALGUE, COCCOMYXA ASTERICOLA, PARASITE DANS UNE ASTÉRIE

PAR

TH. MORTENSEN ET L. KOLDERUP ROSENVINGE

KØBENHAVN
LEVIN & MUNKSGAARD
1933

Printed in Denmark.
Bianco Lunos Bogtrykkeri A/S.

I. Relation entre le parasite et l'hôte.

(Par Th. Mortensen.)

Pendant un séjour à la station biologique de Herdla, Bergen, l'été dernier (1932), le directeur de la station, M. le Professeur Aug. Brinkmann, me raconta d'avoir dragué quelquefois dans une certaine localité, le Rognesund, petit détroit entre le Hjeltefjord et la mer, des exemplaires de l'astérie *Hippasteria phrygiana* portant des taches vertes plus ou moins étendues sur le disque. Pensant tout de suite que ce devait être probablement un cas d'une algue parasite, comme j'en avais trouvé autrefois dans une Ophiure, *l'Ophiura texturata*, dans le Limfjord (voir: Th. Mortensen & L. Kolderup Rosenvinge. Sur quelques plantes parasites dans des Echinodermes. Overs. Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Forhandlinger. 1910. 4.) j'ai prié M. Brinkmann d'arranger une excursion à cette localité, afin que j'eusse l'occasion d'étudier le phénomène de plus près. L'excursion eut lieu, mais malgré tous nos efforts, nous n'avons trouvé aucun exemplaire *d'Hippasteria phrygiana*. Des exemplaires de cette Astérie que nous avions dragués dans d'autres localités ne montraient pas ces taches vertes, et en effet M. le Prof. Brinkmann me dit d'avoir rencontré le phénomène seulement dans des localités comme celle nommée, c'est à dire dans les écueils extérieurs; jamais de tels exemplaires n'ont été trouvés en dedans des fiords.

Heureusement il vivait depuis quelque temps dans l'aquarium de la station un exemplaire d'*Hippasteria phry-*

giana, provenant de la localité nommée, sur lequel il y avait de ces taches vertes, et M. BRINKMANN eut la complaisance de mettre cet échantillon à ma disposition, ce dont je le prie d'agréer mes remerciments sincères. L'échantillon était beaucoup moins attaqué, qu'on ne le trouvait ordinairement, me dit-il, mais pour éclaircir le phénomène son état était tout-à-fait suffisant.

Il s'est montré en effet que ces taches vertes sont dues à une petite algue parasitaire, très semblable au *Coccomyxa Ophiurœ*, parasite *d'Ophiura texturata*. Mais, tandis que cette dernière espèce dissout la substance calcaire, je n'ai trouvé aucune indication d'une dissolution de la substance calcaire de l'Astérie. Il est bien possible que cela est dû a la difficulté de démontrer avec certitude une dissolution partielle de la substance calcaire, ses plaques et tubercules étant beaucoup plus gros que les plaques et les piquants de l'Ophiure. Dans ces dernières une dissolution partielle de la substance calcaire était très facile a démontrer. Il est bien possible — et même probable — que dans des échantillons beaucoup plus attaqués, où le disque peut être vert presque dans toute son étendue, on trouvera que la substance calcaire est dissoute par l'Algue — mais d'après l'échantillon que j'ai pu étudier on ne saurait le dire, et il paraît en effet qu'il n'y a pas de dissolution de la substance calcaire.

Les cellules de l'algue se trouvent en dedans des mailles irrégulières de la substance calcaire des plaques, des tubercules et des pédicellaires. Je ne l'ai pas trouvée dans les papules, ni dans les tubes ambulacraires, et de même en tout, je ne l'ai pas vue sur la face orale de l'Astérie. Si l'algue finit par tuer l'Astérie, comme c'est indubitablement le cas avec l'*Ophiura texturata*, c'est ce qu'on ne saura

dire sans des observations nouvelles; mais on peut bien affirmer que c'est peu probable, que l'animal grand et fort qu'est *Hippasteria phrygiana*, souffrît tellement par l'attaque de l'algue qu'il en succombât à la fin.

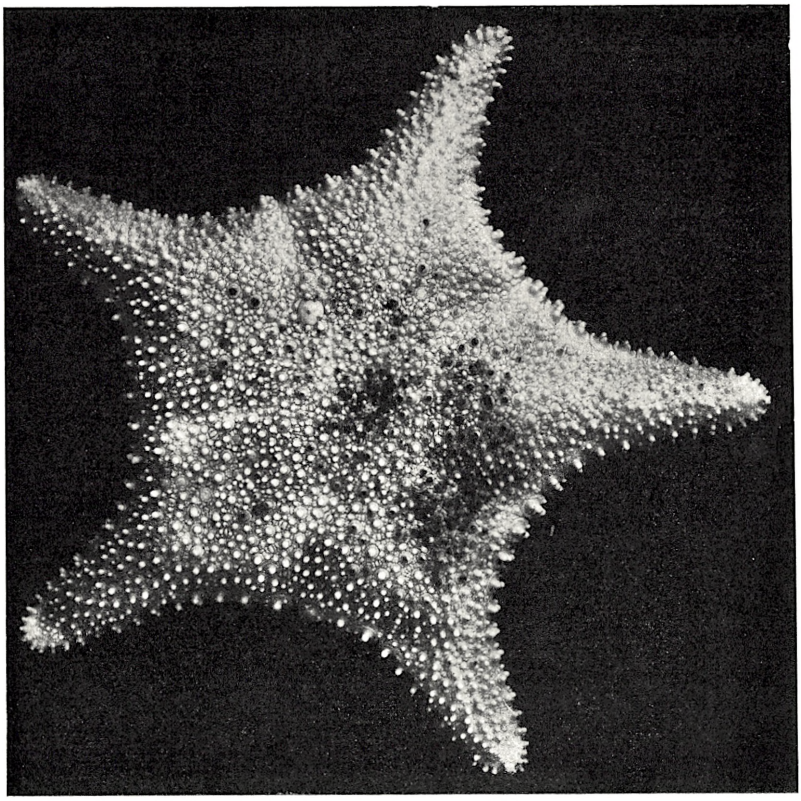


Fig. 1. *Hippasteria phrygiana* (Parel.), attaquée par *Coccomyxa astericola.* $^1/_2$ Grandeur naturelle.

Les taches vertes sur le rouge magnifique de l'Astérie présentent un aspect très beau. Malheureusement la couleur rouge de cette Astérie disparaît tout-à-fait par la conservation, en alcool comme en formaline, mais les taches vertes se sont conservées assez bien, comme montre la photographie (Fig. 1).

Dans notre ouvrage cité de 1910 j'ai mentionné (p. 343) une observation de M. R. HØRRING d'un échantillon de *Solaster endeca* en Islande, dont les paxilles étaient verts, ayant l'air d'être infestés d'algues vertes. Il est bien probable que cela a été un cas de la même algue parasitaire que celle *d'Hippasteria phrygiana*. Mais de nouvelles observations seront nécessaires pour l'affirmer définitivement.

Évidemment ces cas d'algues parasites dans des Échinodermes sont très rares, ce cas-ci étant seulement le second rapporté. Pendant mes recherches marines dans presque toutes les mers du monde je n'ai jamais observé d'autres cas que ces deux de l'*Ophiura texturata* dans le Limfjord, Danemark, et de l'*Hippasteria phrygiana* à Rognesund, Norvège. Et évidemment le parasite se tient à des localités très restreintes; tandis que les deux hôtes ont une distribution géographique très étendue, *Ophiura texturata* depuis les îles de Lofoten sur la côte de Norvège jusqu'à la Méditerranée et à Madeira, *Hippasteria phrygiana* dans tout l'Atlantique Nord, le parasite a été observé seulement dans les deux localités mentionnées, et pour l'*Ophiura texturata* aussi dans une localité restreinte, le Strømsund, dans le Gullmarfjord sur la côte de la Suède.

Je voudrais pourtant mentionner ici un cas curieux, qui pourrait peut-être avoir quelque chose à faire avec du parasitisme. Sur le récif du petit île d'Onrust près Batavia, j'ai trouvé un *Ophiothrix Martensi* montrant sur les plaques dorsales des bras de petits coussinets gélatineux plus ou moins régulièrement disposés, deux sur chaque segment, un de chaque côté de la ligne foncée médiane de la face dorsale des bras. M. le Professeur KOLDERUP ROSENVINGE, qui a bien voulu les examiner, me dit, qu'ils contiennent de nombreux noyaux logés dans une masse de plasma. Il

ne connaît pas des plantes de telle structure. Seulement des observations faites sur des échantillons vivants pourront éclaircir ce que c'est que ça.

II. Description de l'Algue.

(Par L. Kolderup Rosenvinge).

L'algue qui est la cause des taches vertes de *Hippasteria phrygiana* appartient au même genre que le *Coccomyxa Ophiurœ* parasitant dans l'*Ophiura texturata*, mais elle paraît être une espèce différente. Les cellules sont ovales, plus

Fig. 2. *Coccomyxa astericola*. 835 : 1.

courtes et souvent plus larges que chez le *C. Ophiurœ*, 5.5—3.5 μ longues, 4.5—2 μ larges, le plus souvent 5.5—4 μ longues, 4—3 μ larges.

Les cellules ont une mince membrane, qui donne la réaction de cellulose avec le chloroiodure de zinc. Les cellules contiennent un chromatophore vert, pariétal, en forme de plaque épaisse appliquée à la paroi longitudinale de la cellule et un petit corps dense, réfractif, situé du côté du chromatophore; il est fortement coloré par l'hémalum acide de Mayer et représente certainement le noyau. Un corps tout semblable a été décrit et figuré par Schmidle dans *Coccomyxa dispar* (Ber. deutsch. bot. Ges. Bd. 19, 1901). Les cellules sont ordinairement séparées, mais on observe souvent

des cellules en état de division, contenant deux chromatophores opposés, ou deux cellules séparées en dedans de la membrane commune de la cellule-mère. Le plan de division est oblique, ne différant pas beaucoup de l'axe longitudinal de la cellule. Plus rarement on trouve trois ou quatre cellules en dedans de la membrane d'une cellule-mère. Les cellules ne contiennent pas d'amidon. Par l'addition d'une solution d'iode, le protoplasme prend une teinte jaune, tandis que le noyau prend une couleur plus sombre.

Notre algue offre tant de concordance avec le *Coccomyxa Ophiuræ* quant à la structure et le mode de division des cellules, qu'il faut conclure qu'elle appartient au même genre. Elle se distingue de cette espèce par des cellules plus courtes, ovales, par un noyau plus distinct et par la réaction de cellulose de la membrane; elle semble en différer en outre par la faculté manquante de dissoudre la substance calcaire de l'*Hippasteria*.

Je donnerai au nouvel organisme le nom de *Coccomyxa astericola*.

Diagnose. Cellulæ rotundatæ ovales, 5.5—3.5 μ longæ, 4.5—2 μ latæ, plerumque 5.5—4 μ longæ, 4—3 μ latæ, chromatophorum unum laterale sine pyrenoide et nucleum unum continentes. Amylum non est productum. Cellulæ plerumque solitariæ, post divisionem oblique longitudinalem tamen binæ, rarius ternæ vel quaternæ, membrana cellulæ matricalis cohibitæ.

Forelagt paa Mødet den 21. April 1933.
Færdig fra Trykkeriet den 23. Juni 1933.

BIOLOGISKE MEDDELELSER

UDGIVNE AF

DET KGL. DANSKE VIDENSKABERNES SELSKAB

BIND VII (Kr. 14,85):

		Kr. Ø.
1.	Raunkiær, C.: Dominansareal, Artstæthed og Formationsdominanter. 1928	1.75
2.	Petersen, C. G. Joh.: On some Biological Principles. 1928	2.00
3.	Vimtrup, Bj.: Undersøgelser over Antal, Form, Bygning og Overflade af Glomeruli i Nyren hos Mennesker og nogle Pattedyr. 1928	1.30
4.	Bensley R. R. og Vimtrup, Bj.: Undersøgelser over de Rouget'ske Cellers Funktion og Struktur. En Metode til elektiv Farvning af Myofibriller. 1928	1.00
5.	Thomsen, Oluf: Die Erblichkeit der vier Blutgruppen des Menschen, beleuchtet durch 275 Nachkommenschaftsindividuen in 100 AB (IV)-Ehen (nebst 78 Kindern, von denen nur der eine (AB)-Elter bekannt ist). 1928	1.00
6.	Krogh, A. and Hemmingsen, A. M.: The Assay of Insulin on Rabbits and Mice. 1928	0.70
7.	Johnsson, J. W. S.: L'Anatomie mandchoue et les Figures de Th. Bartholin, étude d'iconographie comparée. 1928	2.00
8.	Kemp, Tage: Om Kromosomernes Forhold i Menneskets somatiske Celler. 1929	1.75
9.	Weis, Fr.: Fysiske og kemiske Undersøgelser over danske Hedejorder. Med særligt Henblik paa deres Indhold af Kolloider og Kvælstof. With a Resumé in English. 1929	8.25

BIND VIII (Kr. 14,95):

1.	Børgesen, F.: Marine Algæ from the Canary Islands, especially from Teneriffe and Gran Canaria. III. Rhodophyceæ. Part II. Cryptonemiales, Gigartinales and Rhodymeniales. Les Mélobésiées par Mme Paul Lemoine. Avec 4 planches. 1929	4.50
2.	Thomsen, Oluf og Kettel, Karsten: De menneskelige Isoagglutininers og tilsvarende Blodlegemereceptorers Styrke i forskellige Levealdre. Med 1 Tavle. 1929	1.60
3.	Krabbe, Knud H.: Recherches sur l'existence d'un œil pariétal rudimentaire (le corpuscule pariétal) chez les mammifères. Avec 11 planches (22 figures). 1929	2.80
4.	Rosenvinge, L. Kolderup: Phyllophora Brodiæi and Actinococcus subcutaneus. With one plate. 1929	2.40
5.	Thomsen, Oluf og Kettel, Karsten: Kvantitative Undersøgelser over de menneskelige Isoagglutininer Anti-*A* og Anti-*B*. 1929	0.65
6.	Madsen, Th. et Schmidt, S.: Toxine et antitoxine diphtériques. 1930	2.00

Kr. Ø.

7. LUNDBLAD, O.: Die Hydracarinen der Insel Bornholm. Mit 9 Tafeln und 1 Textfigur. 1930 ..... 5.00
8. LINDHARD, J. and MÖLLER, JENS P.: On the Origin of the Initial Heat in Muscular Contraction. 1930 ..... 1.00

BIND IX (Kr. 17,45):

1. BØRGESEN, F.: Marine Algæ from the Canary Islands, especially from Teneriffe and Gran Canaria. III. Rhodophyceæ. Part III. Ceramiales. 1930 ..... 7.50
2. OSTENFELD, C. H. and SYRACH LARSEN, C: The species of the Genus Larix and their geographical distribution. With 35 illustrations and 8 maps. 1930 ..... 5.00
3. SCHMIDT, S.: Eksperimentelle Undersøgelser over forskellige Elektrolyters Indflydelse paa Difteritoksinets og det antidifteriske Serums Stabilitets- og Neutralisationsforhold med særligt Henblik paa Reaktionshastigheden imellem Toksin og Antitoksin. 1930 ..... 5.50
4. HAGERUP, O.: Études des Types biologiques de Raunkiær dans la flore autour de Tombouctou. Avec 5 Planches. 1930 ..... 5.25

BIND X (under Pressen):

1. JENSEN, AD. S.: Der grosse europäisch-sibirische Kreuzschnabelzug 1927. 1930 ..... 1.00
2. KOLDERUP ROSENVINGE, L.: The Reproduction of Ahnfeltia Plicata. 1931 ..... 1.75
3. WEIS, FR.: Fortsatte fysiske og kemiske Undersøgelser over danske Hedejorder og andre Podsoldannelser. With an english Summary: Further investigations on danish Heath Soils and other Podsols. Med 2 Tavler. 1932 ..... 9.25
4. ENGELBRETH-HOLM, J.: Undersøgelser over den saakaldte Erytroleukose hos Høns. 1932 ..... 2.75
5. JENSEN, AD. S.: Studier over *Incurvaria Koerneriella* Zell (Lepidoptera, Incurvariidae). Med 32 Figurer i Texten. Deutsche Zusammenfassung. 1932 ..... 2.90
6. BOAS, J. E. V.: Der Hinterfuss von *Caenolestes*. Ein Supplement zu der Abhandlung über den Hinterfuss der Marsupialier. Mit einer Tafel. 1933 ..... 1.00
7. HAGERUP, O.: Zur Organogenie und Phylogenie der Koniferen-Zapfen. 1933 ..... 3.20
8. BØRGESEN, F.: On a new Genus of the Lophotalieæ (Fam. Rhodomelaceæ). 1933 ..... 0.90
9. MORTENSEN, TH. and KOLDERUP ROSENVINGE, L.: Sur une nouvelle Algue, *coccomyxa astericola*, parasite dans une Astérie. 1933 ..... 0.50

Printed in Denmark.
Bianco Lunos Bogtrykkeri A/S.