

ГЛАСНИК

БОТАНИЧКОГ ЗАВОДА И БАШТЕ УНИВЕРСИТЕТА  
У БЕОГРАДУ

---

---

BULLETIN

DE L'INSTITUT ET DU JARDIN BOTANIKUES  
DE L'UNIVERSITE DE BELGRADE

DIRIGÉ PAR  
NEDELJKO KOŠANIN

Tome I

1929

№ 2

Imprimerie „Davidović“ Pavlović i Drug, Takovska ul. 32.  
Beograd.

	Page
<b>Vuković, R. et Glišić, Lj.:</b> Evolution chromosomique en rapport avec le nucléole dans le <i>Gossypium herbaceum</i> . . . . .	97
<b>Glišić, Lj. M.:</b> Über die Endosperin- und Haustorienbildung bei <i>Orobanche Hederae</i> Duby und <i>Orobanche gracilis</i> Sm. (Zugleich ein Beitrag zur Phylogenie der <i>Orobanchaceae</i> ) . . .	106
<b>Jakovljević, St.:</b> Über die Harzdrüsen und den Blattbau bei <i>Juniperus excelsa</i> M. B. und <i>Juniperus foetidissima</i> Willd. . .	142
<b>Jakovljević, St.:</b> Influence du calcium sur la croissance et la coloration de <i>Anchusa italica</i> Retz. . . . .	150
<b>Košanin, N.:</b> Die Koniferen Südserbiens . . . . .	176
<b>Košanin, N.:</b> Die Verbreitung der <i>Castanea sativa</i> im Königreiche S. H. S. . . . .	191
<b>Košanin, N.:</b> Nachträge zur <i>Dioscorea balcanica</i> Koš. . . . .	199
<b>Soška, Th.:</b> Ein Blick auf die Vegetation des Jama-Bistra Gebirges in Südserbien . . . . .	203
<b>Černjavski, P.:</b> Ein Beitrag zur Kenntnis der Gehölzflora des Kalktuffes (Travertins) von Plevlje und Prijepolje . . . . .	205

---

Edition de l'Institut Botanique.

Beograd, Takovska 41.

# EVOLUTION CHROMOSOMIQUE EN RAPPORT AVEC LE NUCLÉOLE DANS LE *GOSSYPIUM HERBACEUM*.

— R. Vuković et Lj. Glišić —

(Beograd, 15. IV. 1929)

Avec Planche V et VI

## Introduction.

Nous nous sommes proposés d'étudier cytologiquement les plantes, qui sont endémiques dans notre pays ou celles qu'on cultive plus ici qu'ailleurs, dont nous pourrions plus facilement nous procurer que les autres travailleurs les matériaux d'étude. Si notre premier choix est tombé sur le *Gossypium herbaceum*, la raison en est, que nous avons commencé tous les deux à étudier cet objet avant notre collaboration mutuelle. Le *Gossypium* d'ailleurs a été étudié par les différents auteurs anglais, et ils ont soulevé des problèmes bien intéressants tant au point de vue de la cinèse somatique que celle de la maturation. Denham (1924) a étudié la cinèse prémeiotique et meiotique dans le *Gossypium barbadense* var. *maritima*, et en ce qui regarde la première il pense, que l'augmentation de la chromatine se fait dans la prophase et c'est „by a process of budding“ de nucléole. Dans les premiers stades de la prophase le nucléole paraît souvent être soutenu par une ou deux bandes de la substance achromatique, qui passe en diamètre à travers la cavité du noyau. En même temps que le noyau augmente de volume des globules apparaissent de plus en plus, sériés sur un réseau achromatique mince, qui simultanément s'épaissit et devient plus visible. Il pense, que le spirème continu „which fragments in diakinesis“ se reconstitue pendant la télophase.

Dans ce travail à cause de l'espace restreint nous nous occuperons de l'évolution des chromosomes en tant seulement qu'ils ont des rapports avec les nucléoles, laissant pour le moment de côté toutes les autres questions. Ainsi nous ne parlerons pas de l'anaphase qui montre les petits chromosomes tout à fait homogènes, sans aucune trace de fente ou de clivage longitu-

dinal. De même nous n'entrerons pas dans la question de la division chromosomique qui s'opère, semble-t-il, vers la fin de la prophase. Nous parlerons principalement de la télophase, pendant laquelle les chromosomes se disfont et les nucléoles se forment, et de la prophase, où le cas contraire se présente: la formation des chromosomes et la disparition des nucléoles.

Les jeunes racines de *Gossypium herbaceum* ont été fixés au liquide de Bouin et de Flemming faible, mais tous les deux fixateurs nous ont donné les mêmes résultats. Le matériel était coupé de 5—8  $\mu$  et coloré par l'hématoxyline de Heidenhain.

## Observations personnelles

### A. Le noyau télophasique (Planche V).

Les chromosomes une fois arrivés aux pôles restent intimement serrés les uns contre les autres. Ils représentent ensemble une masse fortement colorée. Sur cette masse, on peut néanmoins distinguer une zone périphérique plus foncée, se découpant nettement du reste de la masse. On observe en outre dans l'intérieur même de la masse de nombreuses trainées plus foncées qui cheminent à travers toute la masse et laissent ensemble l'aspect d'un réseau. Ces trainées distinctes rappellent les chromosomes anaphasiques. On pourrait en dire autant de la zone périphérique, mais les chromosomes n'y sont point distincts. Le reste de la masse, de couleur moins foncée, provient très probablement des chromosomes lesquels, tout en restant compacts à leur intérieur, se gonflent à leur périphérie produisant une matière moins foncée.

En s'accroissant, le noyau s'éclaircit progressivement, mais cet éclaircissement ne se produit pas dans des différents points du noyau; il s'éclaircit d'une manière uniforme dans toute son étendue. Les trainées plus foncées apparaissent alors plus distinctes et plus éloignées les unes des autres. Quant à la zone périphérique, elle paraît se découper en plusieurs grumeaux unis par des filaments chromatiques<sup>1</sup> minces (Fig. 1). De pareils grumeaux chromatiques liés entre eux par des filaments minces, chromatiques eux aussi, apparaissent aux angles où les trainées se croi-

<sup>1</sup> Sous cette expression „chromatique“ nous n'entendons que les parties fortement colorées du noyau, sans lui donner pour le moment une signification morphologique quelconque.

sent ou paraissent se croiser. Le nombre de ces grumeaux est à ce stade assez considérable. Nous en avons compté souvent plus de 30, mais n'arrivant jamais au nombre de 40. Ces grumeaux sont répartis dans toute l'étendue du noyau, mais surtout à la périphérie, où ils forment une sorte de couronne périphérique déjà mentionnée. Les grumeaux sont de dimensions différentes; ceux qui sont plus gros proviennent probablement de l'union de deux ou de plusieurs petits grumeaux (Fig. 2).

Fig. 3 nous présente un noyau télophasique encore plus grossi et à l'aspect déjà changé. Les grumeaux chromatiques sont beaucoup plus grands, mais au nombre assez inférieur à celui de la figure précédente. Cette diminution du nombre provient sans doute de l'union ou de la fusion de plusieurs grumeaux; leur forme d'ailleurs paraît le prouver. Pendant que la forme de ces masses chromatiques dans les Fig. 1 et 2 est plus ou moins sphérique ou ovale, celle de la figure présente est au contraire plus longue et irrégulière avec des protubérances, qui marquent probablement les bouts libres des particules chromatiques fusionnées. Même à ce stade les grumeaux, qui vont devenir des nucléoles, s'arrondissent peu à peu, tandis que les grumeaux périphériques restent allongés. Les filaments qui unissent ces masses chromatiques diffèrent de ceux des figures précédentes. Pendant que ceux-là étaient tous chromatiques, ceux-ci sont de deux sortes. Les uns, et cela en nombre plus petit, sont chromatiques et les autres, en nombre plus grand, sont nettement déchromatinisés. A ce stade la membrane nucléaire n'est pas encore formée. Dans un stade ultérieur, où la membrane nucléaire apparaît déjà, le nombre de masses chromatiques est encore plus restreint (Fig. 4, 5). (Ces masses se détachent peu à peu de la périphérie et s'approchent du centre. Les filaments déchromatinisés ne se trouvent pas seulement entre les masses chromatiques, mais ils sont également attachés à la membrane nucléaire d'un côté et aux masses chromatiques de l'autre. Il paraît ainsi que toute la cavité nucléaire est remplie d'un réseau très peu coloré sur lequel se trouvent attachées les masses chromatiques de grandeur et de forme différentes (Fig. 5, 6, 7, 8). A côté de masses plus volumineuses on trouve aussi aux noeuds des mailles des granules très petits. Ces granules sont liés à deux et même à trois filaments, mais quand ces masses chromatiques augmentent de volume, les filaments attachés à leur pourtour sont beaucoup plus nombreux.

Vers la fin de la télophase les masses chromatiques montrent la tendance de se fusionner toutes en un amas d'abord tout à fait irrégulier, lequel en prenant les contours plus réguliers et en s'arrondissant devient un grand nucléole (Fig. 7, 8); ou bien elles forment plusieurs amas chromatiques, qui peu à peu deviennent des nucléoles séparés (Fig. 5, 6). Dans le premier cas, on observe, au centre du noyau — ou peu s'en faut — un nucléole, et les bandes chromatiques dont la plupart rayonnent autour de se dernier (Fig. 8). À la périphérie du noyau, on ne voit que quelques unes des bandes chromatiques mentionnées. Dans le second cas, le noyau montre plusieurs nucléoles vivement colorés et un riche réseau très peu coloré, mais les bandes chromatiques sont plus rares. Le nombre plus petit de ces bandes dans ce dernier cas est selon nous la preuve que les portions chromosomiques sont englobés dans les nucléoles. De la sorte, après que les noyaux se soient reconstitués, on en trouve avec 1, 2, 3 ou plusieurs nucléoles. Le plus souvent le noyau contient 1 ou 3 nucléoles et plus rarement un autre nombre. Pendant ce temps le réseau devient de plus en plus fin, les filaments sont plus minces et les mailles plus étroites et plus nombreuses. En dehors des nucléoles on trouve aussi sur le réseau encore des granules chromatiques non absorbés.

Nous ne pouvons pas traiter la question, si la substance du substratum est composée de la masse achromatique (linine) comme l'affirment Farmer, Digby, Reed et autres, pendant que la chromatine est contenue dans les nucléoles; ou bien si le réseau se compose de ces deux substances (Grégoire, de Litardière); ou bien enfin si c'est — comme Sharp l'admet — toujours une seule et même substance qui montre, dans les différentes phases, le degré différent de la chromaticité. L'objet que nous avons étudié, ne nous a donné rien de bien positif pour traiter cette question avec succès. Cependant, cette question discutable est aujourd'hui d'une grande importance, et mérite d'être étudiée de plus près. Mais le fait est certain que les nucléoles se forment aux dépens de la substance chromosomique. La formation des nucléoles entraîne en une grande mesure la déchromatinisation du réseau nucléaire.

Il faut signaler encore un fait, constaté par de Smet, et qu'on peut très bien et clairement observer dans le *Gossypium herbaceum*, à savoir la symétrie nucléolaire. Dans toute l'évolution télophasique la formation des nucléoles dans les deux noyaux-

filles marche parallèlement. Si l'espace restreint de cette note nous permettrait, nous aurions pu dans nos figures ajouter à presque chaque noyau télophasique de notre série son correspondant, qui lui est très semblable ou tout à fait égal. Une telle symétrie montre Fig. 11 et 12. Dans la Fig. 11 les deux noyaux-filles très rapprochés et un peu disloqués montrent la structure presque égale. Dans chacun de ces deux noyaux on trouve deux masses nucléolaires, une masse chromosomique pas encore déchromatinisée et deux granules chromatiques de chaque côté.

### B. Le noyau interphasique et quiescent.

Dans l'interphase on voit le nucléole dans la position centrale du noyau avec les filaments rayonnants et anastomosés. Sur ces filaments, surtout vers la périphérie, se trouvent les particules chromatiques de forme plus ou moins irrégulière. La plupart d'entre eux semblent être attachés à la membrane nucléaire.

Le plus souvent les nucléoles dans ce stade portent une ou plusieurs protubérances, qui quelquefois semblent détachées du nucléole et anastomosées avec lui par un trait mince. Les protubérances semblables nous trouvons aussi pendant la prophase. De pareilles protubérances sont constatées et décrites par plusieurs auteurs, qui leur ont attribué une signification différente.

Dans les noyaux quiescents on trouve toujours un réseau très peu coloré et un nombre variable de petits grumeaux chromatiques. Même dans la zone périnucléolaire, qui semble homogène, on peut, en observant attentivement, déceler la continuation du réseau, qui se trouve en dehors de la zone périnucléolaire (Fig. 9, 10). D'ailleurs, le noyau garde sa structure, même au stade de repos.

### C. Le noyau prophasique (Planche VI).

Au commencement de la prophase le nucléole se trouve d'ordinaire au centre du noyau. Beaucoup de filaments rayonnent autour de lui (Fig. 13). D'ordinaire ces filaments vont jusqu'à la membrane nucléaire. Le long de la membrane nucléaire sont fixés plusieurs granules chromatiques. La substance nucléolaire paraît sortir des nucléoles et se répandre sur les filaments du réseau nucléaire. Dans l'évolution ultérieure de la prophase la substance nucléolaire envahit de plus en plus les filaments qui deviennent plus chromatinisés (Fig. 14, 15, 16). Le nu-

cléole pendant ce temps a la forme ellipsoïde plus ou moins étirée. Cependant, le cas est fréquent où ce dernier montre une forme amiboïde. Tischler et Lundegårdh sont également d'avis que la forme amiboïde du nucléole pendant la prophase se montre fréquemment dans les plantes, et que la forme arrondie n'est que la conséquence d'une fixation défectueuse. Le fait que la forme amiboïde se retrouve régulièrement dans nos préparations, alors que les autres éléments du noyau sont tout à fait normaux et bien nets, démontre que cette forme est bien normale. Notre Fig. 15 et 16 montre les chromosomes dans leur forme typique. Les filaments qui ne sont pas attachés au nucléole sont attachés à la membrane nucléaire. Ces filaments sont anastomosés entre eux, mais les anastomoses sont surtout latérales, les anastomoses terminales étant exclus par ce seul fait que la plupart des filaments qui vont bientôt devenir des chromosomes sont attachés par un bout au nucléole et par l'autre à la membrane nucléaire. Donc, dans le *Gossypium herbaceum* la formation d'un spirème continu qui embrasserait tous les chromosomes n'est pas possible, comme le croit De n h a m pour *Gossypium barbadense* var. *maritima*.

Avec l'avancement de la prophase les filaments qui ont pris déjà la forme des chromosomes s'allongent en se recourbant (Fig. 17, 18). Les anastomoses entre le nucléole et les chromosomes deviennent plus rares et disparaissent peu à peu totalement en laissant dans la cavité nucléaire vers la fin de la prophase les chromosomes seuls avec le reste du nucléole. En même temps les chromosomes se condensent et ils sont tous chromatiques. Le nucléole diminue de volume et devient plus pâle. Cette diminution va progressivement jusqu'à la disparition du nucléole vers la fin de la prophase. Mais assez souvent il ne disparaît pas totalement. On rencontre aussi des restes des nucléoles même dans la métaphase parmi les chromosomes ou sur le fuseau. Ces restes des nucléoles ne sont plus utilisés par les chromosomes et ils vont disparaître dans le cytoplasme.

Quand les chromosomes ont atteint leur maximum de l'allongement (Fig. 18), c'est la marche inverse qu'ils vont commencer. Ils se raccourcissent (Fig. 19) pour atteindre leur forme définitive (Fig. 20). C'est pendant ce raccourcissement que la substance chromosomique se condense.

Les chromosomes formés ont presque tous la même grandeur; leur taille n'est pas grande. On peut donc ranger le *Gos-*



*sygium herbaceum* parmi les plantes à petits chromosomes; ils ne sont cependant pas à considérer comme très petits. La plupart d'entre eux sont recourbés. C'est pourquoi il est difficile d'établir le nombre diploïde exact de chromosomes. Dans le cas, où on constate une courbure médiane, on ne peut pas décider, s'il s'agit d'un seul chromosome à deux courbures ou de deux chromosomes qui se sont rapprochés et touchés par leurs bouts. Ce dernier cas serait plus probable. Le nombre de chromosomes est assez élevé. Nous pourrions dire sans crainte de commettre une faute, que le nombre de chromosomes se trouve entre 52 et 56.

Les chromosomes se forment donc aux dépens des nucléoles. Häcker était d'avis que les nucléoles représentent une masse excrétée. Pour le *Gossypium herbaceum* nous ne pouvons pas accepter cette interprétation. Il arrive quelquefois que les nucléoles persistent même pendant la métaphase, où les chromosomes sont tout à fait formés et indépendants des nucléoles. Pendant l'anaphase, au moment où les masses nucléolaires sont expulsées dans le cytoplasme, comme s'ils seraient vraiment les produits de l'excrétion nucléaire, elles ne présentent qu'une partie des nucléoles primitifs, le reste étant déjà absorbé par les chromosomes. C'est pourquoi nous ne pouvons pas voir dans les nucléoles une matière excrétée. Restent encore autres hypothèses en ce qui concerne la valeur et le rôle des nucléoles. Selon l'une de ces hypothèses, les nucléoles seraient la matière de réserve et selon l'autre ce serait la chromatine même qui telle quelle passe des chromosomes aux nucléoles à la télophase et des nucléoles aux chromosomes à la prophase suivante. L'hypothèse „de transformation“ admet que la substance nucléolaire et la chromatine représenteraient un système réversible (Kater) d'une seule et même matière. Laquelle de ces hypothèses est vraie, il est difficile de résoudre. Nous faisons ici une analyse morphologique et nous ne savons pas ce qui se passe au sein de cette matière pendant son passage des chromosomes aux nucléoles et vice-versa, si elle change dans sa constitution chimique ou si elle reste sans changement. Néanmoins quand on regarde dans les préparations les rapports mutuels entre les nucléoles et les chromosomes, on est tenté de croire plutôt, que les nucléoles contiennent de la chromatine. Pourtant une objection s'oppose à cette interprétation, à savoir la coloration différente de la chromatine et des nucléoles; cela indi-

querait, qu'il s'agit ici de la différence entre la matière que contiennent les nucléoles et celle de la chromatine. Si la coloration était un phénomène purement chimique, on ne pourrait pas affirmer l'identité de ces deux matières, mais étant donné que la coloration est plutôt un phénomène physique qui pourrait se produire sans changements chimiques de la matière, la difficulté de cette objection par ce fait même est diminué. A ce propos nous pouvons citer les mots de Schürhoff (1918): „Darüber, was das Kernkörperchen während der Mitose darstellt, oder wozu seine Substanz verwendet wird, werden uns chemische Untersuchungen keine Auskunft geben. Ebenso wie uns z.B. die chemische Formel der Starkekörner keinen unmittelbaren Aufschluß über die jeweilige Verwendung des in ihnen niedergelegten Reservematerials gibt. Das färberische Verhalten ist ebensowenig ausschlaggebend; denn es stellt eine Abart der mikrochemischen Untersuchung dar . . . . Insofern ist also das färberische Verhalten nur ein Hilfsmittel der morphologischen Untersuchung. Diese ist imstande, uns die besten Untersuchungsergebnisse zu liefern“.

### Resumé.

Il s'en suit de nos observations que:

1. Dans la télophase, les nucléoles se forment aux dépens des chromosomes.
2. Dans le cas où plusieurs nucléoles se forment, la déchromatinisation des chromosomes est bien plus grande.
3. La symétrie nucléolaire est bien prononcée.
4. Le noyau dans l'interphase et au repos ne perd pas sa structure et reste en liaison avec le nucléole même à travers la zone périnucléolaire.
5. Le nucléole, dans la prophase, montre la plupart du temps la forme amiboïde.
6. Il ne se forme pas un spirème continu, et les chromosomes se forment chacun séparément.

## LISTE DES OUVRAGES CITÉS :

1924. *Denham, Humphrey John*: The Cytology of the Cotton Plant. I. Microspore Formation in Sea Island Cotton. — Ann. of Bot., Vol. XXXVIII.
1910. *Digby, L.*: The somatic, premeiotic and meiotic nuclear divisions of *Galtonia candicans*. — Ann. of Bot., Vol. XXIV.
1909. *Digby, L.*: Observations on „Chromatin Bodies“ and their Relation to the Nucleolus in *Galtonia candicans*. — Ann. of Bot., Vol. XXIII.
1907. *Farmer, J. B.*: On the structural constituents of the nucleus and their relation to the organisation of the individual. — Proc. Roy. Soc. London, Series B, LXXIX.
1906. *Grégoire, V.*: La structure de l'élément chromosomique au repos et en division dans les cellules végétales (*Racines d'Allium*). — La Cellule, XXIII.
1921. *de Litardière, René*: Recherches sur l'élément chromosomique dans la caryocinèse somatique des Filicinées. — La Cellule, t. XXXI.
1912. *Lundegårdh, H.*: Chromosomen, Nukleolen u. d. Veränderungen im Protoplasma b. d. Karyokinese. — Beitr. z. Biol. d. Pflanz., Bd. XI.
1913. *Lundegårdh, H.*: Das Karyotin im Ruhekern und sein Verhalten b. d. Bildung u. Auflösung d. Chromosomen. — Arch. f. Zellforsch., Bd. IX.
1922. *Martens, Pierre*: Le Cycle du Chromosome somatique dans les phanerogames. I. *Paris quadrifolia*. — La Cellule, t. XXXII.
1914. *Reed, T.*: The nature of the double spireme in *Allium Cepa*. — Ann. of Bot., Vol. XXVIII.
1918. *Schürhoff, P. N.*: Die Beziehungen des Kernkörperchens zu den Chromosomen und Spindelfasern. — Flora N. F. Bd. X.
1914. *de Smet, F.*: Chromosomes, prochromosomes et nucléole dans quelques Dicotylées. — La Cellule, t. XXIX.
- 1921/22. *Tischler, G.*: Allgemeine Pflanzenkaryologie. — Linsb. Handb. d. Pflanzenanat.

## EXPLICATION DES PLANCHES.

Les dessins ont été faits avec l'objectif apochromatique 2 mm., 1.30, Zeiss et l'oculaire 20x Zeiss.

Fig. 1-8. Stades successifs de la télophase. On voit que les nucléoles se forment aux dépens de la substance chromosomique. Dans les stades plus jeunes, ils sont plus nombreux, et plus tard, leur nombre, par suite de la fusion, se réduit à 1-3 seulement.

Fig. 9. 10. Noyau au repos.

Eig. 11, 12. Symétrie nucléolaire.

Fig. 13-18. Stades de la prophase. Formation graduelle des chromosomes au dépens de la substance nucléolaire. Forme amiboïde des nucléoles.

# ÜBER DIE ENDOSPERM- UND HAUSTORIENBILDUNG BEI OROBANCHE HEDERAE DUBY UND OROBANCHE GRACILIS SM.

(Zugleich ein Beitrag zur Phylogenie der *Orobanchaceae*)

— Ljubiša M. Glišić —

(Beograd, 20. IV. 1929)

Mit 9 Zeichnungen und 2 Mikrophographien im Text.

## Einleitung und Historisches.

Die Umgrenzung und die systematische Stellung der Familie der *Orobanchaceae* den anderen Familien der *Tubiflorae*-Reihe gegenüber ist noch ungeklärt und recht schwierig. Die sehr unsichere systematische Stellung von *Lathraea*, welche einmal zu den Scrophulariaceen, dann zu den Orobanchaceen oder zu den Gesneriaceen eingereiht wurde, ist ein deutlicher Beweis hierfür. Indem einige Forscher die Orobanchaceen in genetische Beziehungen zu den Scrophulariaceen brachten, wollten andere sie jedoch an die Seite der Gesneriaceen stellen.

In Eichler's Blütendiagrammen (1875, S. 220) sind die Orobanchaceen den Gesneriaceen als eine Abteilung, „geradezu als eine parasitische Seitenlinie“, angegliedert. Auch mehrere andere Autoren (Schimper, 1894; Baillon, 1891; Warming, 1895; Fritsch, 1893; Hallier, 1901; u. a.) stellten, aus rein morphologischen Gründen, die systematische Selbstständigkeit der Orobanchaceen in Zweifel, und hielten die verwandtschaftlichen Beziehungen zu den Gesneriaceen für berechtigt. Die Vereinigung der beiden Familien wurde nur auf Grund eines einzigen Unterscheidungsmerkmals durchgeführt, und zwar auf Grund des einfächerigen Fruchtknotens mit parietaler Plazentation, welches Merkmal die Orobanchaceen mit den Gesneriaceen gemeinsam haben und wodurch sie sich von den Scrophulariaceen unterscheiden.

In seiner Bearbeitung der Scrophulariaceen hebt Wettstein (1895) hervor, daß die Scrophulariaceen „zu einer

Als ich vor einigen Jahren (1924) die Endosperm Bildung bei *Ramondia*-Arten untersuchte, fiel mir die große Übereinstimmung der Endospermmerkmale bei den Gesneriaceen und Orobanchaceen auf (die beiden ersten Teilungsschritte des Endosperms, die Einkernigkeit der chalazalen Endospermzelle), und folglich wies ich auf die Möglichkeit hin, die Orobanchaceen in zytologisch-embryologischer Hinsicht den Gesneriaceen anzuschließen. Bei diesem Vergleiche stützte ich mich damals hinsichtlich der Orobanchaceen auf die zytologischen und embryologischen Angaben anderer Forscher. Die Befunde Boeshore's veranlaßten mich aber, die Richtigkeit dieser Vermutung anzuzweifeln, um so mehr als die Angaben früherer Forscher über die Samenentwicklung bei den Orobanchaceen aus einer weit zurückliegenden Zeit herrühren und eine Bestätigung brauchen.

In der vorliegenden Arbeit handelt es sich um die Beantwortung der Frage: inwiefern die vermutlichen genetischen Beziehungen der *Orobanchaceae* zu den erwähnten Familien der *Tubiflorae*-Reihe auch durch die Entwicklungsweise der weiblichen Haploidgeneration, des Endosperms und der Endospermhaustorien als berechtigt zu betrachten sind.

Die Embryologie der *Orobanchaceae* ist verhältnismäßig wenig untersucht worden. Über die Embryosack- und Endosperm Bildung liegen in der Literatur die älteren Angaben vor, wie von Schacht (1850, für *Orobanche ramosa*), Caspary (1854, für *Orobanche Hederae*), Solms-Laubach (1868, für *Orobanche minor*, *Hederae* und *ramosa*), Koch (1876, 1878, für *Orobanche Hederae*; 1887, für *Orobanche speciosa*), Worsdell (1896, für *Christisonia neilgherrica*) und Ch. Bernard (1903, für *Orobanche* sp. und *Phellipaea coerulea*). In jüngster Zeit hat Persidsky (1926) eine kurze Mitteilung über die Embryologie von *Orobanche cumana* und *O. ramosa* gemacht. Dabei hat er sich im wesentlichen auf die Befruchtungsvorgänge und die Entwicklungsgeschichte der chalazalen Endospermzelle beschränkt. Seine Arbeit gibt keinen Aufschluß über die Art der Endosperm Bildung bei den Orobanchaceen, da er den ersten Teilungsschritten des Endosperms leider keine Aufmerksamkeit gewidmet hat. Außerdem, sind seine Befunde unvollständig und in mancher Hinsicht anfechtbar, worüber ich später noch berichten werde.

grösseren Anzahl anderer Familien nahe verwandtschaftliche Beziehungen haben, die vielfach eine Umgrenzung derselben schwierig gestalten... Die *Orobanchaceae* und *Gesneriaceae* lassen sich durch den einfächerigen Fruchtknoten mit parietaler Plazentation... unterscheiden“. Im Nachtrag (1897) gibt derselbe Autor zu, daß „deutliche Beziehungen zu den *Orobanchaceae* einerseits die Gattungen *Hyobanche*, *Harveya*, *Campbellia*, *Buechnera*, andererseits die *Rhinantheae* aufweisen“. In seinem Handbuche (1924) führt Wettstein aus, daß die Orobanchaceen den Scrophulariaceen nahe stehen, besonders den Gattungen *Hyobanche* und *Harveya*, und „wohl von ihnen abzuleiten“ sind.

Hallier (1901) vereinigte zuerst die Orobanchaceen auf Grund einfächerigen Fruchtknotens mit den Gesneriaceen. In einer späteren Arbeit (1903) aber sonderte er die Orobanchaceen davon ab, indem er schrieb, daß *Orobanche* vielen *Gerardieae* einerseits, den *Rhinantheae* andererseits nahe steht, und „dass man bei rein wissenschaftlicher Betrachtungsweise die *Orobanchaceae* unbedingt mit den *Rhinantheen* vereinigen müsste“ (S. 204). Auf Grund seiner vergleichenden Untersuchungen innerhalb der Familie der Scrophulariaceen kam Hallier (1903) zu dem Schluß, daß die Orobanchaceen (inkl. *Lathraea*) eine Unterabteilung der Scrophulariaceen darstellen, und an die *Rhinantheae* am nächsten anzuschließen sind.

Eine schöne und sehr ausführliche Arbeit von Boeshore (1920) spricht klar für einen unmittelbaren genetischen Zusammenhang, geradezu für eine morphologische, anatomische und biologische Kontinuität zwischen den Scrophulariaceen und Orobanchaceen. Auf die Hauptergebnisse dieser Dissertation komme ich am Schluß dieser Arbeit wieder zurück.

Während Beck-Mannagetta (1891) die Orobanchaceen (inkl. *Lathraea*) als eine selbstständige Familie behandelt, hebt Fritsch (1893) die nahen Beziehungen der Gesneriaceen zu den Scrophulariaceen, Orobanchaceen und Bignoniaceen hervor, so „dass eine scharfe Grenze zwischen diesen Familien kaum gezogen werden kann... Hingegen stehen die *Orobanchaceae* und *Gesneriaceae* so nahe, dass die Auffassung derselben als einer parasitischen, laubblattlosen Unterabteilung der *Gesneriaceae* keinen grossen Fehler involvieren dürfte. Immerhin ist die Placentation und der Bau des Fruchtknotens überhaupt ein Unterscheidungsmerkmal zwischen den *Gesneriaceae*, *Orobanchaceae* und *Scrophulariaceae*.“

Daß den Endosperm- und Haustorialbildungen eine gewisse Bedeutung für die systematische Verwandtschaft zukommt, wurde schon früher von verschiedenen Forschern mehr oder weniger ausdrücklich betont (Samuelsson, 1913; Jacobsson-Stiasny, 1914; Palm, 1914; Schnarf, 1917, 1925, 1928; Dahlgren, 1923, 1924; Schürhoff, 1922, 1926; Håkansson, 1926; Gscheidle, 1924; u. v. a.). Meiner Meinung nach haben wir in der Art der Endosperm- und Haustorienbildung ein Merkmal, dem die gleiche Bedeutung für die systematische Verwandtschaft zukommt, wie auch vielen anderen auf dem Gebiete der Morphologie, Anatomie, Physiologie u. s. w., und welches mit dem gleichen Erfolge für die Erklärung der verwandtschaftlichen Beziehungen angewendet werden kann. Wie dort, darf man auch hier nicht alles von einem einzigen Merkmal erwarten. Erst die Summe aller, oder mindestens aller wichtigsten Merkmale, wird uns ermöglichen, der Lösung verwickelter phylogenetischer Probleme näher zu kommen.

Unter den vielen wichtigsten Tatsachen, welche für eine Zugehörigkeit der Gattung *Lathraea* zu den Scrophulariaceen sprechen, führt Heinricher (1896, S. 391) „Der Bau und die Entwicklung des Eichens, insbesondere der Embryosack mit seinen, nach der Befruchtung entstandenen, so charakteristischen Divertikelbildungen,“ an. Er schreibt weiter: „Die Embryosackdivertikel finden sich zum Theil allerdings in einem weiteren Verwandtschaftskreise vor, als ihn die *Scrophulariaceae* umfassen; immerhin sind sie gerade bei den *Rhinanthideen* am stärksten entwickelt und stimmen hier mit denen von *Lathraea* am meisten überein. Bei den *Orobanchen*\* hingegen fehlt jegliche Spur derselben“ (S. 391).

Nach Bernard (1903, S. 125) kommt den Haustorialbildungen eine große systematische Bedeutung zu. Er sagt, daß „les suçoirs constatés chez *Lathraea*, et qui sont très semblables à ceux décrits chez les Scrophularinées, doivent être un argument décisif pour rattacher définitivement cette plante à ce groupe, contrairement à l'avis de certains auteurs qui... la placent ailleurs: soit dans les Rhinanthacées, soit dans les Gesnéracées, soit enfin et surtout parmi les Orobanchées. Or, cette dernière famille... ne présente jamais de véritables suçoirs, ni du sac embryonnaire, ni de l'albumen, ni de l'embryon; ou du moins ces suçoirs restent si rudimentaires, qu'ils ne pourraient être comparés à ceux que l'on rencontre chez *Lathraea*.\*“ Schacht, il est vrai, dit bien avoir

\* Durch Kursivschrift von mir hervorgehoben.

constaté des caecums chez *Orobanche ramosa*. Nous en doutons un peu cependant, d'abord parce que l'auteur lui-même n'en paraît pas bien sûr, ses dessins portant en ligne pointillée indistincte le contour de ces soi-disant caecums“.

Meine Untersuchungen über die Endosperm Bildung von *Orobanche Hederae* und *gracilis* haben aber gezeigt, daß die Angaben von Heinricher und Bernard, was das Vorkommen und die Bildung der Endospermhaustorien betrifft, nicht der Tatsache entsprechen. *Die Orobanchaceen zeichnen sich durch stark entwickelte Endospermhaustorien aus, welche sehr an die wohlbekannteren entsprechenden Haustorialbildungen bei den Scrophulariaceen erinnern.*

Als Untersuchungsmaterial standen mir zwei *Orobanche*-Arten aus der Sectio<sup>1)</sup> **Osproleon**, Subsectio **Angustatae** zur Verfügung, und zwar *Orobanche Hederae* (Trib. *Minores*) und *Orobanche gracilis* (Trib. *Cruentae*). Die Fruchtknoten von *O. gracilis* wurden den in der Natur wildwachsenden Pflanzen (auf *Cytisus leucanthus*, Berg Avala nächst Beograd), diejenigen von *O. Hederae* den im hiesigen Botanischen Garten der Universität gezogenen Pflanzen, entnommen.

Als Fixierungsflüssigkeit wurde ausschließlich Bouin, nach Lénor (1926) modifiziert, verwendet. Die Färbungen der zu meist 10  $\mu$  dicken Mikrotomschnitte wurden mit Heidenhain's Eisenalaun-Hämatoxylin, oder mit saurem Hämalaun nach Meyer ausgeführt, und mit Eosin BA extra nachgefärbt.

## Eigene Untersuchungen.

### Embryosackentwicklung, Befruchtung.

Die jüngsten von mir untersuchten Ovularhöcker zeigten im Nuzellus eine subepidermale Archesporzelle, deren Kern sich im oberen Teil der Zelle im Stadium der Synapsis befand. Die anatrophe Umbiegung der unitegmischen Samenanlagen war noch nicht vollendet. Soweit ich sehen konnte, wird immer nur eine Archesporzelle angelegt.

Die Embryosackentwicklung folgt dem Normal-Typus. Die Archesporzelle wird, ohne Deckzellen abzutrennen, direkt zur Embryosackmutterzelle (syndermal im Sinne Dahlgrén's, 1927). Sie erfährt in typischer Weise eine Tetradenteilung, und wird

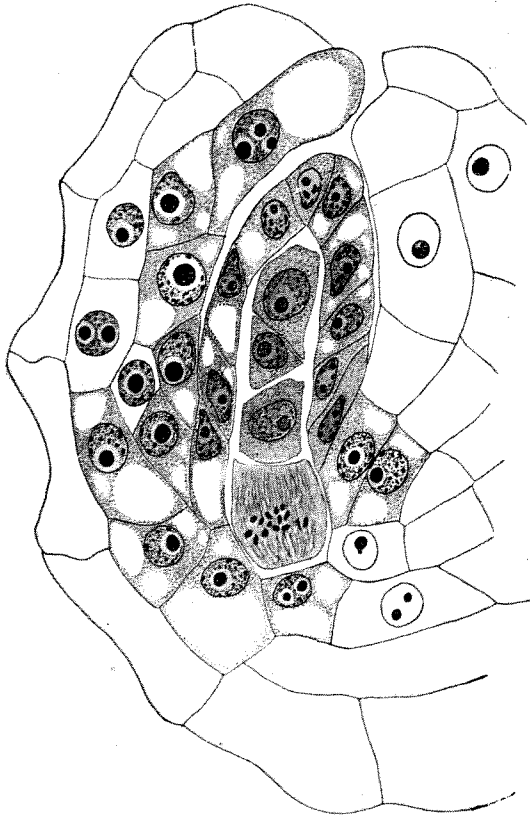
<sup>1)</sup> Siehe Beck-Mannagetta, G.: Monogr. d. Gatt. *Orobanche*, 1890.



dabei jede Kernteilung von einer Wandbildung begleitet. Von den vier so entstandenen, in einer Längsreihe liegenden Makrosporen nimmt die chalazale immer die Überhand, sie keimt aus und wächst unter Verdrängung und Auflösung der drei oberen Schwesterzellen zum achtkernigen Embryosack heran (Abb. 1 und 2). Die basale Makrospore zeigt häufig im unteren Teile eine leichte Umbiegung gegen den Funikulus zu (Abb. 1).



1.



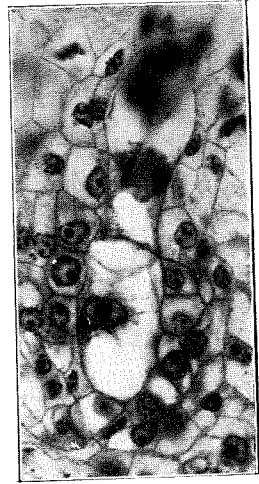
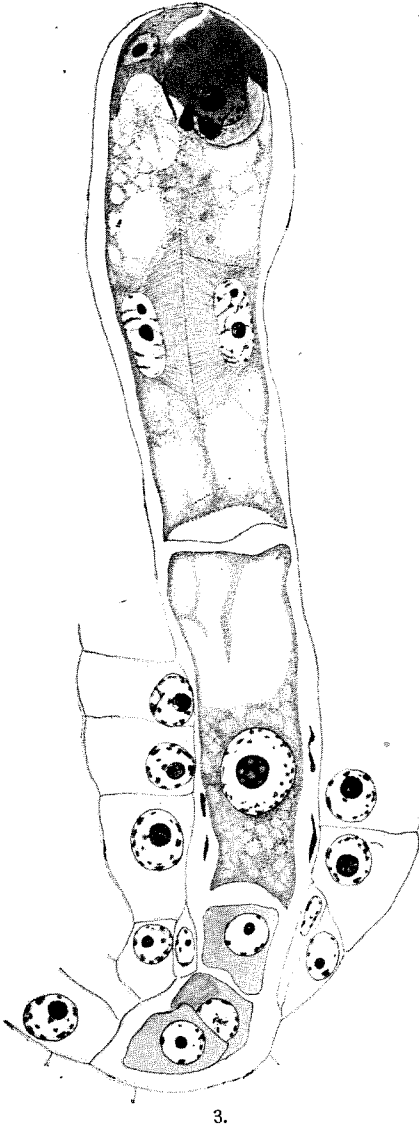
2.

Abb. 1. *Orobanche gracilis*; Abb. 2. *Orobanche Hederae*. Syndermaler Nutzellus mit Makrosporentetrade. Einkerniger Embryosack. Drei obere Makrosporen degeneriert (1) oder in Degeneration begriffen (2). Kernteilung des jungen Embryosackes (2). — Vergr.  $1420\times$  (Abb. 1) und  $910\times$  (Abb. 2).

Nach Bernard teilt sich manchmal die Embryosackmutterzelle bei *Orobanche* sp. zuerst in zwei und dann in vier Zellen. Er sagt noch dazu (S. 183), daß „plus souvent elle forme les quatre noyaux avant de produire des cloisons“ (Siehe seine Tafel VII, fig. 3). Ich habe eine recht große Anzahl der Samenanlagen von *Orobanche gracilis* und *Hederae* auf die Tetradenteilung untersucht und nie Stadien gefunden, wo vier freie Kerne vorkommen. Deshalb scheint es mir unwahrscheinlich,

daß sich *Orobanche* sp. in dieser Hinsicht anders verhalten könnte, um so mehr als meine Beobachtungen mit den Angaben von Koch für *Orobanche Hederae* (1887, S. 176) übereinstimmen. Die Zentrosomen oder zentrosomenähnlichen Gebilde, welche

von Bernard an beiden Polen der Kernspindel „wahrgenommen“ und abgezeichnet wurden, sind wie bekannt nur Phantasiegebilde.

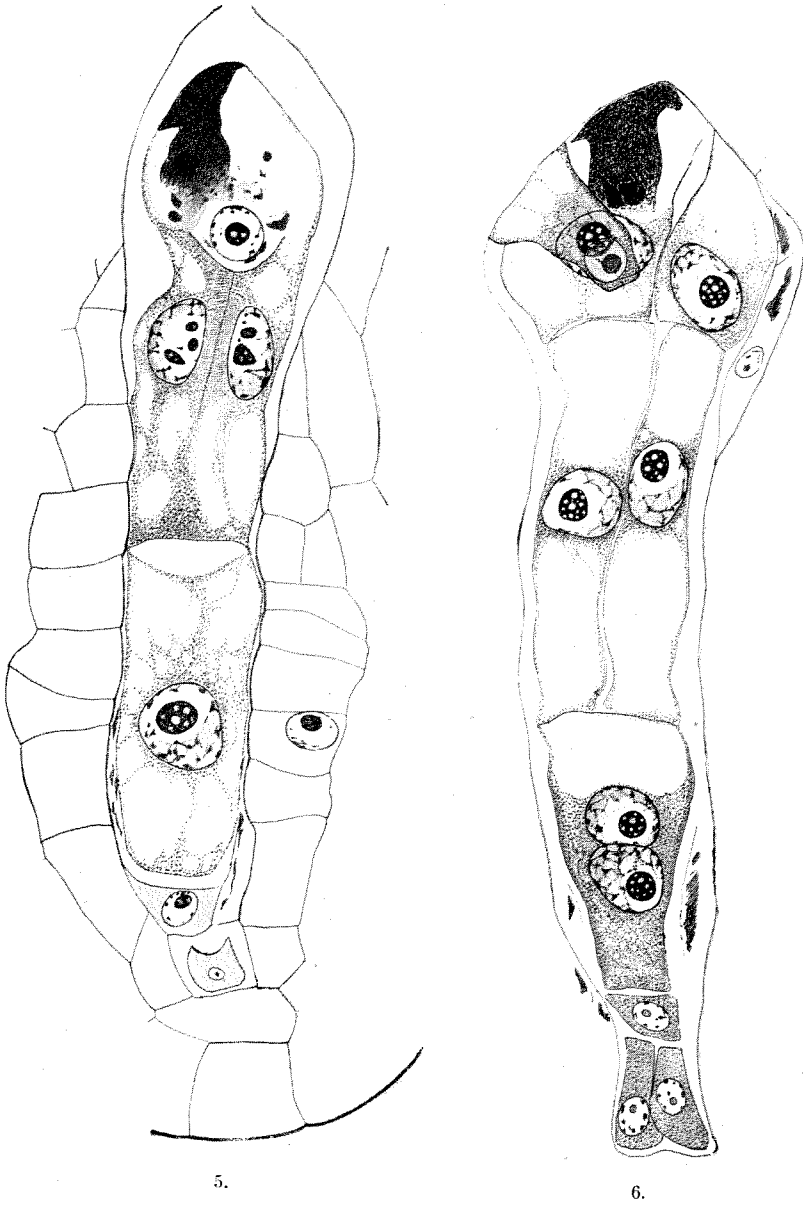


4.

Abb. 3. *Orobanche Hederae*. Zweizelliges Endosperm. Durch die erste Querwand werden zwei Endospermkammern gebildet. Die mikropylare Kammer teilt sich durch eine Längswand (Telophase und Wandbildung). Der Kern in der chalazalen Kammer in Vorbereitung für die nächste Kernteilung. Im oberen Teile die befruchtete Eizelle und beide Synergiden. Hakenförmige Leistenbildung der Synergide ist sichtbar. Unten drei Antipoden. — Vergr. 910  $\times$ .

Abb. 4. *Orobanche gracilis*. Dasselbe Endospermstadium wie Abb. 3.

Das Durchbrechen des Nuzellus geschieht wie gewöhnlich am Ende des zweikernigen, spätestens am Anfang des vierkernigen Stadiums des heranwachsenden Embryosackes.



5.

6.

Abb. 5. *Orobanche gracilis*. Gleiches Endospermstadium wie Abb. 4. — Vergr. 910  $\times$ .

Abb. 6. *Orobanche Hederae*. Fünfzelliges Endosperm. Der Längsteilung der mikropylaren Endospermkammer folgt eine Querteilung der beiden Längszellen, während in der chalazalen Endospermkammer nur eine freie Kernteilung erfolgt (zweikernige chalazale Endospermzelle). Das Embryo beginnt zu wachsen. Hakenförmige Leistenbildung der Synergide. Unten drei Antipoden. — Vergr. 910  $\times$ .

Unter frühzeitiger Verdrängung der Nuzelluszellen, welche als kleine Reste um die Basis herum des Embryosackes übrigbleiben (Abb. 3, 5 und 6), dringt der heranwachsende Embryosack weit in den Mikropylekanal ein und reicht oft bis in die Nähe der Mikropyle selbst. Der größte Teil des Embryosackes grenzt unmittelbar an die innerste Zellschicht des Integumentes, die als deutlich differenziertes Integumenttapetum ausgebildet ist. Auffallend sind die großen Zellen der Mantelschichte welche sich durch Plasmareichtum und größere Kerne auszeichnen. Im Gegensatz zu Bernard's Behauptung fand ich diese Zellen länger lebensfähig, als die übrigen inneren Zellen des Integumentes. Ihre längere Lebensdauer hängt jedenfalls mit den später eintretenden Veränderungen ihrer an den Embryosack grenzenden Zellwände zusammen. Diese verdicken sich stark und sind in den späteren Embryonalstadien mit einer mächtigen Kutikula versehen (Abb. 7, 8, 9 und 11). Die charakteristischen Wandverdickungen sind auch an den inneren und den radialen Zellwänden der Außenepidermis des Integumentes zu bemerken (Abb. 9). Die Mantelschichte bekleidet den größten Teil des Embryosackes, endigt aber oberhalb der künftigen Isthmusregion und unterhalb der chalazalen Endospermzelle auf (Abb. 5, 7, 8, 9 und 11).

Gleichzeitig mit dem Vorstoßen des Embryosackes in den Mikropylekanal, erweitert sich der obere Teil des Sackes oberhalb des Integumenttapetums und schwillt etwas bauchig an.

Der völlig ausgebildete und befruchtungsreife Embryosack von *Orobanche* zeigt die normale Zusammensetzung. Es mag nur für die Synergiden (Abb. 3, 4, 6, 7) die charakteristische hakenförmige Leistenbildung hervorgehoben werden (Dahlgren, 1928). Einmal habe ich in derselben Samenanlage zwei vollständig entwickelte Embryosäcke beobachtet.

Die drei einkernigen Antipoden sind kaum lebensfähig und beginnen frühzeitig, sobald die Endospermibildung einsetzt, zu degenerieren. Sie verharrten aber im degenerierten Zustande und sind als sehr dauerhafte Gebilde fast bis zu den letzten Embryonalstadien zu verfolgen (Abb. 11). Sie sind auch an ihren chromatinarmen Kernen und an der Art der Zytoplasmafärbung leicht zu erkennen. Mit Eosin oder Safranin gefärbt verrät das Plasma der Antipoden einen krankhaften Zustand. Nach Bernard sind die Antipoden bei *Orobanche* sp. wenig differenziert, „à petits noyaux, et en somme dès leur naissance en voie de régression caractérisée“. Ob die Antipoden noch im

reifen Samen vorhanden sind, konnte ich aus Mangel am Untersuchungsmaterial nicht verfolgen. Persidsky gibt an, daß sie „bald nach der Degeneration der sie isolierenden Zelle verschwinden, und der von ihnen eingenommene Hohlraum wird leer (Abb. 8)“. Meine Abb. 11 zeigt aber, daß die drei Antipoden noch zu sehen sind, nachdem die chalazale Endospermzelle bereits abgestorben und fast inhaltsleer geworden ist. Die lange Erhaltung der Antipoden kann dadurch erklärt werden, daß sich am Chalazaende kein tätiges Endospermhaustorium entwickelt, und daß das eigentliche endospermale Nährgewebe die Nahrungstoffe vom Mikropylarende erhält. Daß den Antipoden hier, trotz ihrer Langlebigkeit, irgendwelche Rolle in der Nutrition zukommt, ist sehr unwahrscheinlich.

Was die Befruchtung anbelangt, so konnte ich zweifellos feststellen, daß der Pollenschlauch seinen Weg durch die Mikropyle nimmt (Porogamie). Sowohl die Eibefruchtung als auch die doppelte Befruchtung konnte ich sicher feststellen. Zu dieser Zeit befinden sich die beiden Polkerne in der Mitte des Embryosackes noch unverschmolzen, und alle drei Kerne verschmelzen gleichzeitig, wie dies richtig von Persidsky beobachtet und mitgeteilt wurde (Siehe seine Abb. 1).

Nebenbei sei hier auf eine Erscheinung hingewiesen, die vorläufig unaufgeklärt bleibt. Ich beobachtete bei allen Samenanlagen mancher Fruchtknoten von *Orobanche Hederae* nämlich das Heraustreten des oberen größeren Teils der Embryosäcke in die Höhle des Fruchtknotens. Es handelte sich bei dieser Erscheinung immer um die Embryosäcke, welche aus irgendwelchen Gründen unbefruchtet geblieben sind und deren Zytoplasma mit Kernen in Degeneration waren. Außerdem, findet man in allen sonst normalen Fruchtknoten eine mehr oder weniger große Anzahl der Samenanlagen, deren Embryosäcke in der Entwicklung gehemmt und folglich degeneriert wurden, während die übrigen Gewebe sich normal entwickelten. Als Folge dieser unbekanntem hemmenden Einflüsse sind in demselben Fruchtknoten die Samenanlagen in verschiedenen Stadien der Entwicklung zu finden.

### Endospermbildung.

Der befruchtete primäre Endospermkern scheidet sich alsbald zur Teilung an. Das Endosperm ist bei *Orobanche Hederae* und *gracilis* von Anfang an zellular. Der Reihenfolge der Zellwandbildung wurde von mir eine besondere Aufmerksamkeit geschenkt.

Der erste Teilungsschritt geht unter Bildung einer quergestellten Zellwand vor sich. Dieselbe wird in der Mitte des Embryosackes angelegt und werden somit zwei fast gleich große übereinanderliegende Endospermzellen gebildet, wie dies aus den Abb. 3, 4 und 5 zu ersehen ist. In jeder der beiden so entstandenen primären Endospermkammern folgen nach einer verhältnismäßig längeren Ruhepause weitere Kernteilungen. In der unteren Kammer kommt es nur zu einer freien Kernteilung, welche jedoch von der Wandbildung nie begleitet wird. *Diese Zelle bleibt ungeteilt und zweikernig* (Abb. 6). In der oberen Endospermkammer dagegen *folgt der ersten Querwand eine Längswand nach*, und diese Zelle wird in zwei Längszellen geteilt. Meine Abb. 3, 4 und 5 weisen den Vorgang der Zellwandbildung in der oberen Endospermkammer auf. In der Mitte der zytoplasmatischen Fasern wird eine Zellplatte angelegt. Ein zentraler Plasmastrang deutet den Weg an, welchem die Ausbildung der Zellplatte, bzw. der Zellwand folgen wird. Ich hatte Gelegenheit, mich wiederholt davon zu überzeugen. Diese Zellwand liegt in der Medianebene der Samenanlage. Die Kernteilung findet nicht gleichzeitig in beiden primären Endospermkammern statt. In der unteren tritt eine kleine Verzögerung gegenüber derjenigen in der oberen Kammer auf (Abb. 3, 4, 5).

Hierauf wird jede Längszelle im oberen Teile durch je eine Querwand geteilt (Abb. 6). Die Querwände werden genau in derselben Höhe angelegt, so daß sich nun in drei Etagen fünf Endospermzellen befinden, von denen nur diejenige am Chalazaende gelegene zweikernig ist. Sowohl diese chalazale als auch die beiden mikropylar gelegenen Endospermzellen sind von Anfang an als Endospermhaustorien zu erkennen. Sie verhalten sich aber im weiteren Entwicklungsverlaufe des Endosperms verschieden.

Meine Befunde über die Reihenfolge der Endospermteilungen weichen völlig von denen ab, die von früheren Forschern für die Familie der Orobanchaceen angegeben sind. Koch (1876) gibt für *Orobanche Hederae* die zellulare Endospermbildung an. Er teilt Folgendes mit: „Der Embryosack theilt sich schon früh und ziemlich gleichzeitig in drei bis vier Stockwerke. Die erste Querwand halbirt ihn, die beiden nächsten Wände entstehen in den beiden Tochterzellen“ (S. 344). In einer anderen Arbeit (1878) wiederholt Koch dasselbe und drückt sich deutlicher aus, daß der ersten Querwand „sehr bald in beiden Tochterzellen zwei neue Querwände“ folgen (S. 246). Dagegen in seiner späteren großen Abhandlung über die Entwicklungsgeschichte

der *Orobanchen* (1887) vertritt Koch eine entgegengesetzte Ansicht über die Art wie das Endosperm bei *Orobanche* gebildet wird. Er nimmt eine *nukleare* Bildung des Endosperms an. So schreibt er (1877, S. 177): „Es sind wiederholte Theilungen eingetreten. Nachdem sich die Tochterkerne in dem Embryosack ziemlich gleichmässig vertheilt, schieb dieser Querwände ein und zerfällt in mehrere Stockwerke (Fig. XXIII — XXV, Taf. XII).“ Eine solche Behauptung ist ohne Zweifel unrichtig. Koch's Arbeit läßt uns in keiner Weise erkennen, welche Gründe es waren, die ihn veranlaßten, seine frühere Ansicht, die jedoch in vieler Hinsicht der Tatsache näher stand, zu verlassen.

Diese zweifellos unrichtigen Angaben führten Worsdell (1896) irre, der die Embryosack- und Endospermbildung von *Christisonia neilgherrica* untersuchte. Er kam bei dieser *Orobanchaceae*-Gattung zu denselben Resultaten wie Koch (1887) für *Orobanche speciosa*, und verfiel in denselben Irrtum bezüglich der Art der Endospermentwicklung. So lesen wir bei Worsdell (S. 581): „As a result of the division of the definitive nucleus, the narrow embryo-sac becomes filled with a row of four elongated cells. Koch in his description of the initial formation of the endosperm in *Orobanche*, states that at first several nuclei are formed, between which, after they are evenly distributed in the sac, cellwalls are intercalated. This will also probably be the course of events in *Christisonia*, although in this plant I have been unable to follow it“.

Worsdell's Beobachtungen über die Samenentwicklung bei *Christisonia* scheinen in vieler Hinsicht ungenau und zu oberflächlich zu sein. So z. B. seine Behauptung, daß das Embryo zur Entwicklung kommt, bevor die Verschmelzung der Polkerne erfolgt; daß das entwickelte Endosperm durch den Nuzellus auf beiden Enden umschlossen ist; u. s. w. Auf Grund meiner Beobachtungen bei *Orobanche* bin ich zur Überzeugung gelangt, daß die Endospermbildung bei *Christisonia* nicht nach dem Schema von Koch (1887) verlaufen kann, denn dies wäre in dem ganzen Verwandtschaftskreise ein isolierter Fall. Deshalb sind die Nachprüfungen bei *Christisonia* notwendig.

In seiner Arbeit über die Embryologie einiger Parasiten untersuchte Bernard (1903) die Samenentwicklung von *Orobanche* sp. und *Phelipaea coerulea*. Er hatte auch seine Aufmerksamkeit auf die ersten Teilungsschritte des Endosperms gelenkt. Seine diesbezügliche Befunde sind in mancher Hinsicht nur eine

Wiederholung der früheren Angaben von Koch (1876, 1878). Eine Ausnahme macht nur die Behauptung, daß die chalazale primäre Endospermzelle ungeteilt und, nach seinen Abbildungen zu urteilen, *einkernig* bleibt. Er sagt: „L'albumen est formé tout d'abord par deux cellules superposées, égales à peu près, dont la supérieure (celle qui est le plus près de l'appareil sexué) se divisera pour donner l'albumen, tandis que celle qui se trouve du côté antipodial restera indivise sous forme d'une cellule allongée dans la direction du funicule et quelquefois un peu recourbée (Pl. VII, fig. 5)... La cellule supérieure des deux premières cellules d'albumen s'est divisée d'abord en deux cellules superposées, puis chacune s'est divisée longitudinalement, donnant ainsi deux séries longitudinales de cellules“ (S. 184). Daß auch Bernard's Angaben unrichtig sein dürften, geht aus den Ergebnissen meiner Untersuchungen an *Orobanche Hederae* und *gracilis* deutlich hervor. Man kann kaum erwarten, daß bei der von ihm untersuchten *Orobanche* sp. die Endospermbildung nach einem ganz anderen Endospermtypus verläuft.

Die unrichtigen Angaben leiteten auch Schnarf (1917) als er in seiner Arbeit über die Entwicklungsgeschichte von *Plantago media* die beiden ersten Teilungsschritte des Endosperms innerhalb der *Tubiflorae*-Reihe verglich. Er meinte, daß sich das Endosperm bei *Orobanche* nach dem Typus III (*Stachys silvatica*) entwickelt, nur mit dem Unterschied, daß der Kern der chalazalen Endospermkammer ungeteilt bleibt. Ein solcher Endospermtypus wurde später für einige *Gesneriaceae* festgestellt (Schnarf, 1921; Glišić, 1924). Unter solchen Umständen wurde ich veranlaßt, die Vermutung über den genetischen Zusammenhang der *Orobanchaceae* mit den *Gesneriaceae* zu äußern (1924).

Betreffs der Art wie die Endospermbildung bei *Orobanche cumana* und *ramosa* vor sich geht, gibt Persidsky (1926, S. 9) nur an, daß „Das Endosperm sich auf dem Wege der Zellteilung entwickelt. Eine freie Bildung der Kerne läßt sich nur im basalen Teil des Embryosackes beobachten; dieser Teil tritt in Form eines Haustoriums auf, wo sich eine zwei-, drei- oder vierkernige zylindrische Zelle bildet (Abb. 2), die unmittelbar an die Antipoden stößt“. Da Persidsky über die ersten Teilungen im Endosperm keine Erwähnung machte, so meint Schnarf, in seiner Bearbeitung der Embryologie der Angiospermen (1928), daß sich bei *Orobanche cumana* und *ramosa* das Endosperm wahrscheinlich nach dem zellularen Typus bilde.



Meine oben dargelegte Angaben über die ersten Stadien der Endospermentwicklung bei *Orobanche Hederæ* und *gracilis* zeigen eine Übereinstimmung mit dem Endospermtypus II im Sinne S c h n a r f's (*Brunella vulgaris*), welche dadurch gekennzeichnet ist, daß der ersten Querwand eine Längswand in der oberen primären Endospermzelle folgt, in der unteren aber die Wandbildung unterbleibt und nur eine freie Kernteilung erfolgt. Meine bei *Orobanche Hederæ* und *gracilis* gewonnenen Befunde sind, selbstverständlich, kein entscheidender Gegenbeweis, daß bei den anderen *Orobanche*-Arten, als auch bei den übrigen *Orobanchaceae*-Gattungen die Endospermentwicklung nach einem anderen Endospermtypus, auch nach solchem, wie es von B e r n a r d und K o c h angegeben wurde, nicht in der Tat vor sich gehen könnte. Aber in jedem Falle deuten meine Befunde darauf hin, daß ihre Angaben einer Nachprüfung und Bestätigung bedürfen.

Durch die fortgesetzten zunächst Quer- und hierauf Längsteilungen wird die mittlere Etage in Zellen zerlegt und somit erfolgt eine Zellenvermehrung und Bildung des eigentlichen endospermalen Nährgewebes. Der Querwand, welche die Absonderung der beiden mikropylaren Haustorialzellen zur Folge hat, folgt eine neue Querteilung durch welche die mittlere Etage verdoppelt wird. Hierauf wird nochmals in beiden mittleren Etagen je eine Querwand angelegt, und es entstehen als Resultat dieser Teilungen vier Etagen zweireihig angeordneter Endospermzellen. In diesem Zustande tritt in der Entwicklung des Endosperms eine längere Ruhepause ein. Während derselben erfolgen keine Zellteilungen, nur schwellen die vorhandenen Zellen des eigentlichen endospermalen Nährgewebes durch Wachstum an. Eine verhältnismäßig lange Ruhepause in der Endospermentwicklung tritt auch nach der ersten Querteilung des Embryosackes in zwei primäre Endospermkammer ein. Die zweite Zellwandbildung, sowie alle folgenden, gehen sehr rasch vor sich, bis eine neue Ruhepause eintritt. Das betrifft insbesondere die Ausbildung der zweiten Zellwand, durch welche die mikropylare primäre Endospermkammer in zwei Längszellen geteilt wird. Die zweite Teilungswand konnte deshalb von vielen älteren Forschern nicht genau ergriffen und festgestellt werden, weil unmittelbar, nach der Längsteilung rasch vier weitere Querteilungen folgen. Außerdem, da die Längswand oft in der Schnittebene zu liegen kommt und so für den Beobachter unsichtbar wird, bekommt man leicht den Eindruck, als ob der

Embryosack durch aufeinander folgende Querwände in mehrere strickleiterförmige Stockwerke geteilt wird. Deshalb dürften die Angaben älterer Forscher über die Drei- oder Vierteilung des Embryosackes bei den *Orobanchaceae* wohl auf einer unvollständigen Untersuchung oder auf einem Beobachtungsfehler beruhen.

Erst später setzt sich die Zellteilung fort und es werden zunächst die Längswände und darauf in anderer Weise orientierte Zellwände gebildet. Nach einer Reihe von Zellteilungen entsteht ein Endospermkörper, welcher die Kolbenform erhält (Abb. 9). Auffallend ist der ausgebauchte Teil des Endospermgewebes, welcher sich gegen das Mikropylarhaustorium zu verengt und die Isthmusregion bildet. Koch war der erste, der diese verschiedenen Endospermteile unterschieden hat. Den ersten hat er als „fertiles“, den anderen als „steriles mikropylares Endstück des Embryosackes“ bezeichnet. Das sogenannte „sterile nach der Mikropyle gelegene Stück“ wird bei meinen Präparaten von den oberen Endospermzellen gebildet, die infolge der hemmenden Einflüsse der Nahrungszufuhr von der mikropylaren Haustorialzellen her in der Entwicklung zurückgeblieben sind. Dieses Stück besteht aus mehreren Lagen (6—7) in zwei Längsreihen angeordneter, kleiner und plattenförmiger Zellen, die unmittelbar an die mikropylaren Haustorialzellen stoßen (Abb. 7, 8 und 9). Gegen die Basis zu erweitert sich dieses Stück und geht in das eigentliche Endospermgewebe über. Die Endospermzellen dieser Region zeichnen sich durch eine intensivere Färbbarkeit aus, was sicher ein Zeichen der Nahrungszuströmung aus dem Mikropylarhaustorium ist. Die Zellen des Integumenttapetums um den Isthmus herum sind kleiner und tafelförmig. Von dem Isthmus an gegen die Basis des fertilen Endospermgewebes zu sind die Zellen allmählich größer und größer und wachsen in große kubische Zellen aus. Auch ihre Zellkerne werden im gleichen Sinne immer größer.

Nebst dem sterilen mikropylaren Endstücke führt Koch in seiner Arbeit ein ebensolches, nur etwas kürzeres Endstück am Chalazaende an. Allein Koch war dabei im Irrtum, denn das untere, am Chalazaende gelegene sterile Stück ist mit der zweikernigen basalen Endospermzelle identisch. Daß auch in diesem Teile Endospermteilungen stattfinden, wie dies von Koch angenommen wurde, entspricht nicht der Tatsache. Die chalazale Endospermzelle stellt ein verkümmertes Chalazahaustorium dar, das von Anbeginn an funktionslos ist, und deshalb von den benach-

barten Zellen der Chalazaregion (des Integumenttapetums) zusammengedrückt wird (Abb. 11). In späteren Stadien der Embryonalentwicklung hat sowohl die chalazale Zelle als auch der sterile mikropylare Teil das gleiche Aussehen. Die beiden degenerieren, der Inhalt ihrer Zellen wird resorbiert und es bleiben nur zwei kanalartige Aushöhlungen übrig, je eine an jeden Pol des Endosperms. Ihre Entwicklungsgeschichte aber ist nicht dieselbe.

Nur die eingehenden entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen können uns sichere Angaben bieten. Es ist mir gelungen, den Vorgang der Endospermbildung von *Orobanche Hederae* und *gracilis* genau zu verfolgen. Ich konnte aber die Angaben von Koch, Worsdell, und Bernard über die Reihenfolge der Teilungsschritte des Endosperms nicht bestätigen. Nach meinen Befunden scheint die Behauptung von Koch (1876, 1878) und Bernard (1903) sehr zweifelhaft zu sein, nach welcher die beiden ersten Endospermteilungen Querwände liefern und den Embryosack in drei bis vier übereinander liegende Endospermzellen zerfallen lassen. Ebenfalls ist die Behauptung von Koch (1887) und Worsdell (1896) allem Anschein nach unbegründet, daß zuerst eine Anzahl freier Kerne entsteht und es erst nachher zur Ausbildung der Zellwände kommt. Außerdem ist es ebenfalls nicht richtig, daß der Kern in der chalazalen Endospermzelle („cellule chalaziale conductrice“) ungeteilt bleibt, wie es von Bernard angeführt wurde.

### Haustorienbildung.

Die Endospermentwicklung von *Orobanche Hederae* und *gracilis* wird, wie erwähnt, mit einer Querteilung des Embryosackes eingeleitet. Durch die erste Querwand wird am Chalazaaende eine Zelle abgesondert, welche später ungeteilt bleibt (Abb. 3, 4, 5 und 6). Es vollzieht sich in ihr nur eine freie Kernteilung, so daß diese Zelle zweikernig wird (Abb. 6). Diese Zelle stellt das Chalazahaustorium dar. Durch die dritte Teilungswand, die eine Querwand ist, werden gegen die Mikropyle zu zwei Zellen abgesondert, welche bald zu den mächtigen Haustorialzellen auswachsen. (Abb. 6, 7, 8 und 9). Wie schon früher hervorgehoben, verhalten sich die Endospermhaustorien an den beiden Polen des Endosperms verschieden.

Während die mikropylar gelegenen Haustorialzellen besonders tätig sind, und ein stärkeres Wachstum in die Breite auf Kosten der umgebenden Zellen des Integumentes zeigen (Abb. 7, 8, 9), scheint

die chalazale Zelle, wie die Antipoden selbst, sehr wenig lebensfähig zu sein und weist von vornherein deutliche Anzeichen der Schwäche und der bald eintretenden Degeneration auf. An den beiden Kernen sind die Degenerationserscheinungen zu bemerken, wie dies von Persidsky (1926) für *Orobanche cumana* und *ramosa* genau mitgeteilt und abgebildet wurde. Diese chalazale

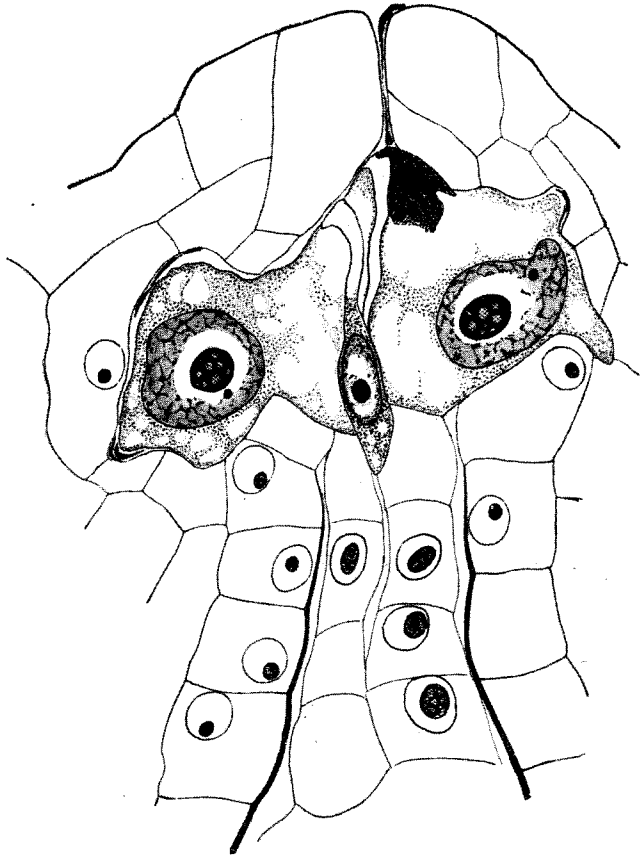


Abb. 7. *Orobanche Hederae*. Mikropylarhaustorium. Oberhalb der Isthmusregion sind zwei haustoriellen Zellen mit stark hypertrophierten Kernen. Embryoschlauch. Die innere Zellwand der Integumenttapetums verdickt und mit einer mächtigen Kutikula versehen. — Vergr. 910  $\times$ .

Endospermzelle stellt also ein verkümmertes Chalazahaustorium dar. In den späteren Embryonalstadien schrumpft ihr Inhalt zusammen und fällt schließlich einer Auflösung anheim. Infolge des erheblichen Druckes, den die grenzenden und heranwachsenden Zellen des Integumenttapetums auf die chalazale Zelle ausüben, wird dieselbe zusammengedrückt und zu einem inhalts-

leeren Kanal, der unmittelbar an die Antipoden stößt, reduziert. Auf diese Weise entsteht das sogenannte „am Chalazaende gelegene sterile Stück des Embryosackes“, das nach Koch aus Endospermzellen besteht, das aber mit einer Chalazalzelle, geradezu

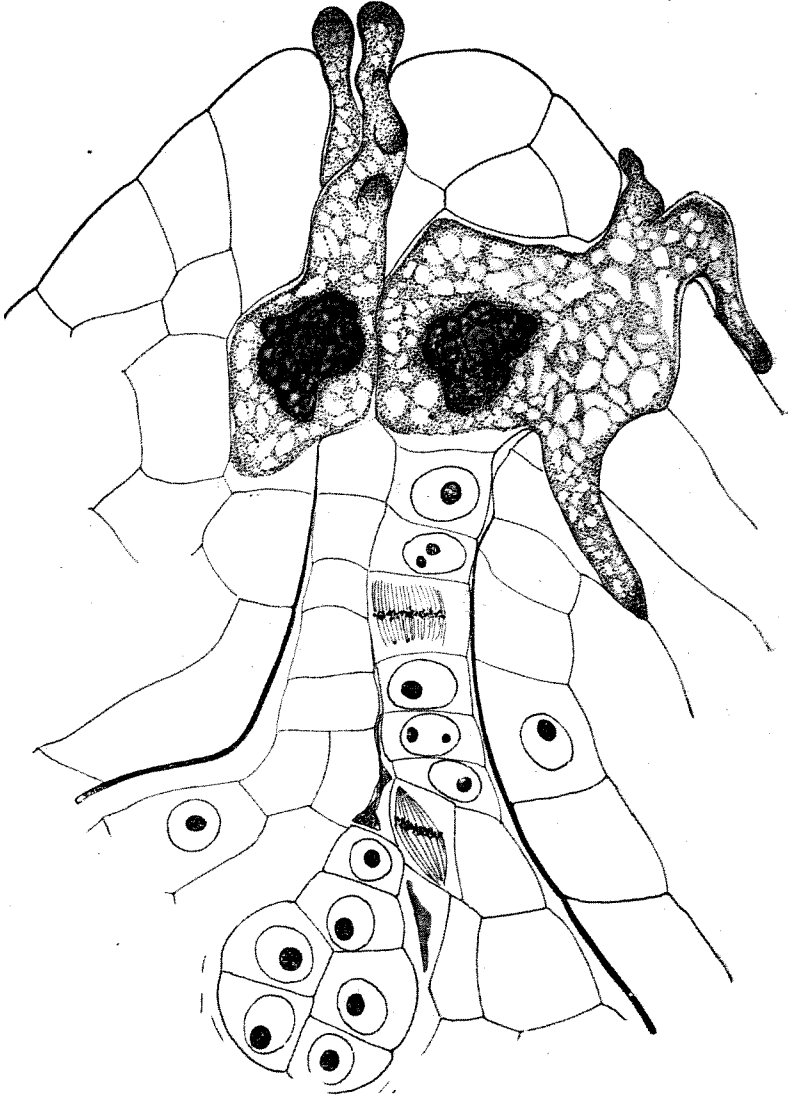


Abb. 8. *Orobanche Hederæ*. Etwas späteres Endospermstadium. Der mikropylare Teil mit Mikropylarhaustorium und Embryo. Hyphenartige Fortsätze der haustoriellen Zellen. Amöboide Form stark hypertrophierter Haustorialkerne. Einer haustoriellen Zellen dringt durch die Mikropyle empor, die andere durchbricht das Integument. — Vergr. 910 X.

mit dem Chalazahaustorium identisch ist, wie dies zuerst von Bernard, später von Persidsky festgestellt und jetzt von mir bestätigt wurde.

Über die Endospermhaustorien bei den *Orobanchaceae*, über ihr Vorkommen und ihre Entwicklung, gehen die Meinungen der Autoren auseinander. Heinricher (1896) nahm die Abwesenheit jeder haustoriellen Bildungen bei den Orobanchaceen an, und dies war auch einer der wichtigen Gründe, um *Lathraea* von den Orobanchaceen zu trennen und mit den Scrophulariaceen zu vereinigen. Es hat aber nicht an Stimmen gefehlt, daß die Endospermhaustorien bei den Orobanchaceen vorhanden sind. Schon zu einer sehr weit zurückliegenden Zeit hat Schacht (1850) solche als zwei Aussackungen an den beiden Polen des Embryosackes bei *Orobanche ramosa* wahrgenommen und, wenn auch undeutlich (nach Bernard) abgezeichnet. Er sagt, „dass der Embryosack den Kern bald verdrängt, 2 Aussackungen, eine am Chalazaende und eine seitlich am Mikropyleende, bildet, sich in der Mitte bald mit Endosperm füllt, dass jedoch das obere Ende und die Aussackungen zellenleer bleiben“ (zitiert nach Caspary, 1854, S. 579). Koch (1878) konnte aber das Vorkommen derartiger Aussackungen bei *Orobanche Hederæ*, „wie sie etwa bei *Lathraea squamaria*, *Pedicularis sylvatica*, u. a.“ vorhanden sind, nicht bestätigen. Er sah „ähnliche“ Bildungen an den beiden Enden des Embryosackes, deren Entstehung und Bedeutung er anders deutete und auf das Zurückbleiben des Wachstums der betreffenden Partien des Sackes zurückführte. Nach ihm sind diese nicht zellenleer, sondern die „Endospermteilungen werden in ihnen wenigstens angelegt, wenn es auch später zu einer eigentlichen Bildung von Sameneiweiss nicht kommt“ (S. 256). Koch hält für wahrscheinlich, daß Schacht sich einer Täuschung hingab, indem er die „sterilen Endstücke des Embryosackes“ als Aussackungen erklärte.

Meine Beobachtungen haben hingegen erwiesen, daß Schacht's Befunde in gewisser Hinsicht mehr der Tatsache entsprechen, als diejenigen von Koch, Worsdell, Bernard, ja sogar auch als diejenigen von Persidsky. Ich habe bei *Orobanche Hederæ* stark entwickelte mikropylare Haustorialzellen beobachtet (Abb. 6, 7, 8 und 9). Es sind deren zwei vorhanden. Diese Zellen sind reich an Zytoplasma, ihr Kern zeigt von Anfang an charakteristische Erscheinungen einer Hypertrophie (Abb. 7). Beide Haustorialzellen wachsen kräftig aus und schwellen

beträchtlich an. In späteren Stadien werden viele seitliche Fortsätze gebildet (Abb. 7, 8 und 9), welche am meisten der Epidermis der Samenanlage entlang hinabwachsen. Sehr oft durchbohren die Haustorialschläuche die Außenepidermis und dringen hervor (Abb. 8 und 9). In einigen Fällen wurde das Vorstoßen einer von beiden Haustorialzellen durch die Mikropyle beobachtet (Abb. 8), wie dies von

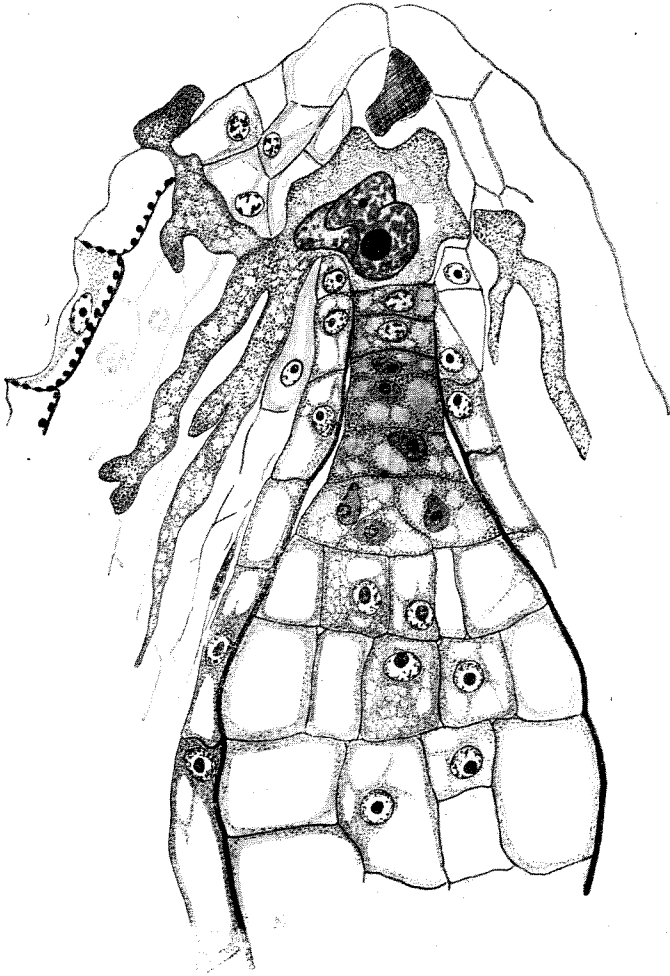


Abb. 9. *Orobanche Hederae*. Sehr stark entwickeltes und verästelttes Mikropylarhaustorium mit lappigem und hypertrophiertem Kern. Links das Integument durchbohrt. Eine Haustorialzelle ist ganz sichtbar, die andere ist im Nachbarnschritte und nur ein Stück derselben (rechts) abgebildet. Die Zellen der Mantelschichte wie diejenigen der äußeren Epidermis des Integumentes am Leben; die zwischen ihnen sich befindenden sind durch die Tätigkeit des Mikropylarhaustoriums erschöpft und meistens abgestorben. — Vergr. 800  $\times$ .

Billings auch bei *Globularia cordifolia* angeführt wurde. Ich konnte das Durchbohren des Integumentes von Seiten der Haustorialschläuche und das Herauswachsen derselben einigemal beobachten. Die extraovuläre Auswüchse sind auch verästelt.

Wenn der Embryonschlauch bis in die Isthmusregion hinabreicht, treten die beiden mikropylaren haustoriellen Bildungen als zwei beträchtlich vergrößerte Zellen mit je einem großen und hypertrophierten Kern auf (Abb. 7). Ist der Proembryo von einigen Zellen (unmittelbar unter dem Isthmus) aufgebaut, so erreichen die beiden Haustorien eine enorme Entwicklung. Sie sind stark verästelt, und die Arme zwängen sich zwischen die Zellen des Integumentes unter Auflösung derselben ein, so daß man den Eindruck der Pilzhyphen bekommt (Abb. 8 und 9). Die haustoriellen Fortsätze wachsen im wesentlichen gegen die Chalaza herab. Währenddem bleiben ihre Kerne in dem vergrößerten Basalteil, der an die Endospermzellen der Isthmusregion grenzt, zurück. Die Umrisse der Kerne sind immer unregelmäßiger und es werden viele Lappen und Einschnürungen gebildet (Abb. 10). Manchmal sind sie stark ausgezogen und dabei so umgebogen, daß man den Eindruck gewinnt, als ob sie in mehrere nebeneinander liegende Teilkerne fragmentiert sind.

Bernard (S. 186) hat bei *Phelipaea* am Mikropylarende zwei schwache, wenig deutliche haustorielle Bildungen beobachtet, welche seine Fig. 9 zeigt. Nach ihm (S. 186) verlaufen die Endospermteilungen, bevor die Haustorialzellen abgesondert werden, in der Art, daß auf die erste Querteilung des Embryosackes eine neue Querwand in der oberen, primären Endospermkammer folgt. Darauf „les deux supérieures de ces cellules ne se divisent pas, mais s'accroissent sur les côtés de l'appareil sexué et proéminent un peu dans les tissus du tégument (Pl. VII, fig. 8 et 9)“. Diese Zellen betrachtet er als schwach ausgebildete Haustorien, da sie sich durch ziemlich große Zellkerne und sich stark färbende Nukleolen auszeichnen. Bernard meint, daß diese haustoriellen Formationen besonders undeutlich und schwer zu erkennen sind, und hält deshalb ihre Gegenwart auch bei *Orobanche* für möglich, bei welcher er nicht im Stande war, sie zu entdecken.

Meine Beobachtungen an *Orobanche*-Arten haben gezeigt, daß die typischen Mikropylarhaustorien auch bei den Orobanchaceen vorkommen, und daß sie an die ähnlichen Bildungen bei den Scrophulariaceen, durch ihre kräftige Entwicklung, stark erinnern. Solche Haustorien wurden bei den *Rhinantheae* gefun-



den und beschrieben. Die große Übereinstimmung mit den entsprechenden Gebilden bei *Lathraea* und anderen Rhinantheen, wo das Mikropylarhaustorium zuweilen längs geteilt ist (Bernard, Schmid, Hofmeister), ist auffällig.

Betreffs der chalazalen Zelle führt Bernard an, daß „cette cellule forme un appareil conducteur bien typique“, fügt jedoch hinzu, daß sie mit dem Chalazahaustorium von *Lathraea* nicht verglichen und homologisiert werden darf, weil diese Zelle in den ernährungsphysiologischen Vorgängen keinen aktiven Anteil nimmt („ni la dissolution des tissus environnants, ni la présence d'un plasma très coloré, ni surtout une hypertrophie des noyaux“). Im Gegenteil, läßt uns die Entstehungsweise der chalazalen Endospermzelle bei *Orobanche Hederae* und *gracilis* deutlich erkennen, daß eine wirkliche Homologie zwischen dieser und den ähnlichen und sich an derselben Stelle befindenden haustoriellen Bildungen bei *Lathraea*, *Pedicularis* u. a. besteht, nur mit dem einen Unterschied, daß sie bei *Orobanche* nicht in so hohem Maße entwickelt ist. Die Reduktion ist aber nicht so weit gegangen, um eine Homologisierung unmöglich zu machen. Auch funktionell ist sie stark reduziert, und deshalb von Anfang an im Vorgang der Degeneration begriffen. Derzeit sind mir die näheren Ursachen derselben unbekannt.

Hier sei es mir gestattet, auf die von Bernard missverstandenen Koch's Darlegungen hinzuweisen. Bernard sagt nämlich: „Cette cellule forme un appareil conducteur bien typique, mais nous ne saurions l'homologuer avec les suçoirs de *Lathraea* et les autres suçoirs décrits.... Nous ne pouvons donc être d'accord avec Koch, quand il veut établir cette homologie; nous ne sommes pas davantage d'accord avec lui, quand il dit qu'un appareil semblable se rencontre aux deux extrémités de l'albumen et que celui qui est à l'extrémité micropylaire est de beaucoup le plus important. Nous n'avons pu constater, au contraire, de telles formations qu'à l'extrémité chalazienne de l'albumen“ (S. 184). Koch hat nie solche Gedanken geäußert. Dagegen behauptete er, daß die Orobanchaceen keine haustorielle Bildungen besitzen. Folglich konnte er nicht die Homologie derselben mit denen von *Lathraea*, *Pedicularis*, u. a. feststellen. In seiner Arbeit verglich Koch (1876) den Vorkeim von Orobanchen mit dem von *Lathraea*, *Pedicularis*, u. a., indem er sagte: „Eine ähnliche Form besitzt nach Hofmeister der Vorkeim von *Lathraea Squamaria*, *Pedicularis sylvatica* u. a.“ (S. 344).

Koch behauptete, daß sich an den beiden Enden des Embryosackes je ein steriles Stück des Endospermgewebes befindet. Er widerlegt sogar Schacht's Beobachtungen an *Orobanche ramosa*, und behauptet, daß ähnliche Aussackungen bei *Orobanche* nicht vorhanden sind, wie sie etwa bei *Lathraea*, *Pedicularis* u. a. an beiden Enden des Embryosackes beobachtet wurden. Koch glaubt (1878, S. 225—226), daß Schacht in eine Täuschung verfiel, indem er die sterilen Endstücke des Endosperms für Aussackungen erklärte.

Aus meinen Beobachtungen geht deutlich hervor, daß sich bei der Gattung *Orobanche* die haustoriellen Bildungen tatsächlich vorfinden. Koch's „sterile“ Endstücke sind auch in der Tat

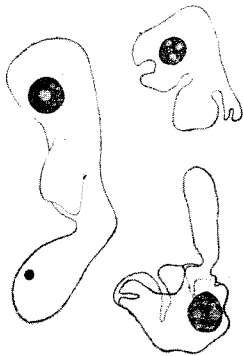


Abb. 10. *Orobanche Heisteria*. Amöboide Form der Haustorialkerne — Vergr. 910 ×.

vorhanden. Nur besteht das am Chalazaende gelegene Endstück nicht aus Endospermzellen, wie dies Koch will, sondern aus einer einzigen Endospermzelle, wie dies auch von Bernard, Persidsky mitgeteilt und jetzt von mir beobachtet wurde. Schacht's Behauptung, daß sich zwei Aussackungen an den beiden Enden des Embryosackes befinden, ist fraglich. Das Vorkommen einer Aussackung am Chalazaende spricht mehr für die Möglichkeit, daß Schacht, vielleicht durch eine Verwechslung, statt *Orobanche* etwa eine *Lathraea*- oder *Pedicularis*-Art untersucht hat. Denn nach meinen Untersuchungen ist bei *Oro-*

*banche*-Arten eine solche Aussackung am Chalazaende nicht vorhanden. Auch Bernard konnte keine Aussackung am Chalazaende feststellen, sondern nur eine „cellule chalaziale conductrice“. Persidsky untersuchte *Orobanche ramosa*, hatte aber Schacht's Aussackungen nicht gesehen. Bernard's Bekämpfung der Darlegungen von Koch ist ganz unbegründet, weil er die Angaben des letztgenannten Autors gänzlich missverstanden hat. Daß Koch seine sterile Endstücke mit den haustoriellen Bildungen bei *Lathraea* und *Pedicularis* homologisieren wollte, entspricht wie bereits erwähnt, nicht der Tatsache.

Wahrscheinlich haben die unvollständigen Beobachtungen Bernard zur Annahme geführt, daß sich bei *Orobanche* sp. in späteren Endospermstadien am Chalazaende eine „cellule con-

ductrice“, am Mikropylarende aber „une region amincie et pourvue de cellules plus petites“ befindet. Auch noch in späteren Entwicklungsstadien, sagt er, kommen die Mikropylarhaustorien nicht zum Vorschein. Dagegen haben meine Beobachtungen an *Orobanche*-Arten gezeigt, daß zur Zeit, in welcher die Endosperm- bildung weiter vorgeschritten ist, sich am Mikropylarende ober-

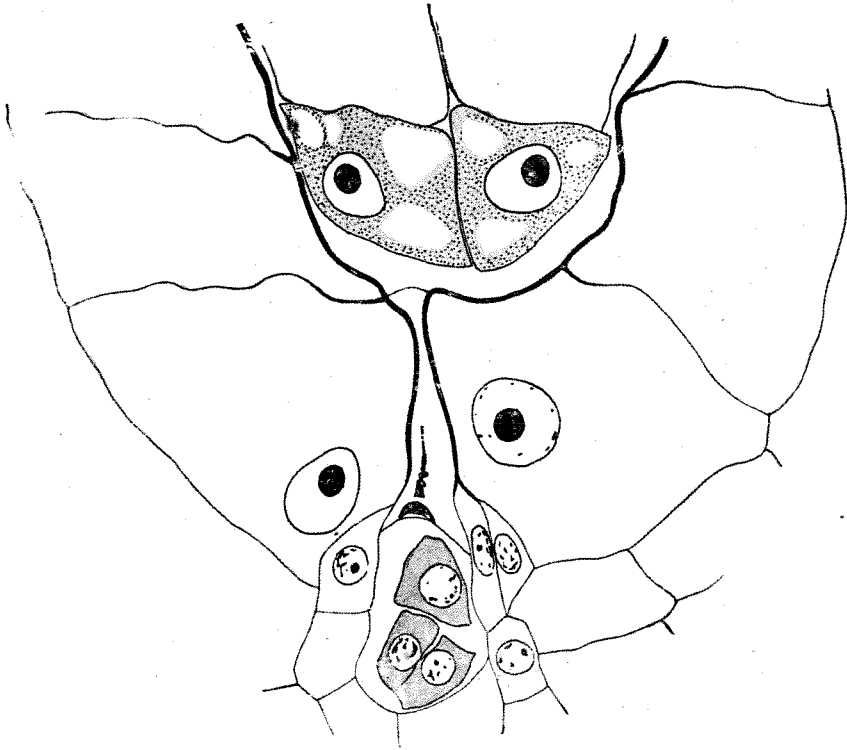


Abb. 11. *Orobanche Hederae*. Altes Endospermstadium. Die chalazale Partie der Samenanlage. Die chalazale Endospermzelle zusammengedrückt und fast inhaltsleer. Drei Antipoden noch sichtbar. Die Zellen der Mantelschichte stark erweitert und mit einer dicken Kutikula versehen. — Vergr. 910  $\times$ .

halb des „sterilen Endstückes“, zwei kräftig entwickelte Haustorialzellen bilden. Die Mikropylarhaustorien sind bei meinen Präparaten von *Orobanche Hederae* so auffällig (Abb. 9), daß es mich wundert, wie dieselben von Bernard und früheren Forschern, auch von Persidsky, nicht wahrgenommen worden sind.

Nach Bernard ist die „cellule conductrice“ bei *Phelipaea* tätiger, als bei *Orobanche* sp. Außerdem hat er bei erstgenannter Pflanze am Mikropylarende zwei ungewöhnliche Endospermzellen

wahrgenommen, die in manchen Merkmalen von den anderen Endospermzellen abweichen, und er hält sie für schwach entwickelte Haustorien. „Ces appareils sont si peu distincts et si difficiles à reconnaître chez *Phelipaea* que nous ne voudrions pas nier d'une façon absolue leur présence chez *Orobanche* où nous aurions pu ne pas les découvrir. Ce seraient là, peut-être les formations décrites par Koch...“ (S. 186). Die beiden obersten Mikropylarzellen bei *Phelipaea* erkläre ich, nach Bernard's Abbildungen zu urteilen, als wirkliche haustorielle Bildungen, welche er auch bei *Orobanche* sp. unbedingt gesehen haben müßte. Diese Zellen sind in Bernard's Abb. 9 dargestellt, und zweifellos einem jüngeren Endospermstadium entnommen, weil ich Gelegenheit hatte, bei meinen Präparaten von *Orobanche Hederæ* und *gracilis* dasselbe Entwicklungsbild vorzufinden. Jedenfalls hat Bernard den älteren Entwicklungsstadien des Endosperms keine große Aufmerksamkeit gewidmet, sonst würde er die stark entwickelten Mikropylarhaustorien, wenn auch nicht bei *Phelipaea*, so doch sicher bei *Orobanche* gefunden haben, wie ich solche bei den von mir untersuchten *Orobanche*-Arten feststellen konnte.

Die jüngste Arbeit die sich mit der Samenentwicklung der Orobanchaceen beschäftigt, ist jene von Persidsky (1926). In der Einleitung der vorliegenden Untersuchungen erwähnte ich, daß seine Angaben in mancher Hinsicht anfechtbar sind. Nach ihm sind an den entsprechenden Enden des Endosperms die haustoriellen Bildungen vorhanden, und zwar ein mikropylares und ein chalazales Endospermhaustorium. Bei Besprechung des Mikropylarhaustoriums zieht er aber ganz fremde Elemente heran, die nichts mit dem eigentlichen Haustorium zu tun haben. Unter dem Mikropylarhaustorium versteht er eine ganze Anzahl von Zellen, die meines Erachtens wohl dem Endospermgewebe angehören, jedoch keine Merkmale der haustoriellen Zellen aufweisen. Seine Abb. 8 läßt deutlich erkennen, daß nur die zwei obersten Zellen als Mikropylarhaustorium zu deuten sind. Die übrigen Zellen, die den Embryoträger umgeben, gehören zu dem sog. „sterilen mikropylaren Endstücke“. Sie weichen von den Zellen des eigentlichen endospermalen Nährgewebes insoweit ab, als sie kleiner, plattenförmig und weniger entwicklungsfähig sind. Sie sind nur die Vermittler der Nahrungsstoffe, welche von Seiten des Mikropylarhaustoriums dem eigentlichen Endospermgewebe zuströmen. Infolge einer übermäßigen Zufuhr von Nährstoffe sind diese Zellen stark übernährt und deshalb in ihrer Weiterent-

wicklung gehemmt, und fallen schließlich einer Degeneration und Auflösung anheim. Diese Zellen bilden die Isthmusregion und entsprechen dem Koch'schen sterilen Endstücke des Embryosackes.

Obgleich ich mich mit den von Persidsky untersuchten *Orobanche*-Arten nicht beschäftigte, glaube ich doch, auf Grund seiner Abbildungen und meiner an *Orobanche Hederae* und *gracilis* erzielten Resultate folgern zu können, daß seine Befunde anders zu deuten sind, und daß sie einer Nachprüfung bedürfen.

Es ist weiter ganz irrig, wenn er sagt (S. 9): „Das mikropylare (obere) Haustorium enthält den zweizelligen Embryo und drei Zellen Endosperm; das chalazale enthält eine große zweikernige Zelle und drei Antipoden“. Oder auf S. 10, wo Persidsky eine Erklärung der Abb. 8 gibt: „Das mikropylare Haustorium Endospermzellen enthaltend; die obersten derselben sind sehr groß und ihre Kerne sind stark gefärbt. Inmitten dieser Zellen verläuft der Embryoträger aus einer Reihe Zellen bestehend, von denen die oberen schon degeneriert sind“. Die Auffassung des ganzen oberen Teils des Endosperms als Mikropylarhaustorium ist in keiner Weise zutreffend. Meine Beobachtungen an anderen *Orobanche*-Arten haben deutlich gezeigt, daß nur die zwei obersten Zellen als Mikropylarhaustorium zu deuten sind, weil nur an ihnen jene charakteristischen Merkmale der haustoriellen Bildungen zu bemerken sind. Andererseits hat Persidsky noch einen Irrtum begangen, indem er behauptet, daß das chalazale Haustorium auch die Antipoden enthält. Dieses Haustorium grenzt an die Antipoden, es enthält dieselben aber nicht. Endlich ist Persidsky's Behauptung, daß der Embryoträger aus einer Reihe von Zellen besteht, ebenfalls irrig. Die Embryoentwicklung wurde schon längst von Koch ausführlich verfolgt und seine Befunde mit vielen Abbildungen unterstützt. Nach diesem Forscher finden im Embryoträger keine Teilungen statt. Meine Beobachtungen zeigten auch, daß der Embryoträger in der ganzen oberen Ausdehnung ungeteilt bleibt. Was Persidsky für eine Reihe von Zellen hält, sind nur die nekrotisierten Abschnitte des Embryoträgers, welcher sich den Raumverhältnissen zwischen Endospermzellen angepaßt hat, und nach dem Absterben den Eindruck eines septierten Embryoträgers erweckt. Es degeneriert also der ganze Embryoträger als eine einzige Schlauchzelle und nicht die sogenannten „oberen Zellen“ desselben, wie dies von Persidsky aufgefaßt wurde.

## Schlußfolgerungen.

Aus den oben dargelegten Untersuchungen über die Samenentwicklung von *Orobanche Hederae* und *gracilis* geht eine Reihe von Tatsachen hervor, die, wie ich glaube, für die Behandlung des Problems der verwandtschaftlichen Beziehungen der Familie nicht ohne Bedeutung sind. Aus den morphologischen und anatomischen Tatsachen darf wohl als begründet angesehen werden, daß die Ahnen der jetzt lebenden Orobanchaceen unter den Vorfahren der heutigen Scrophulariaceen, und nicht der Gesneriaceen, zu suchen sind. Eine ganze Reihe von Merkmalen sind den beiden erstgenannten Familien gemeinsam. Auch die Biologie der Orobanchaceen spricht vielmehr für die Annahme eines genetischen Zusammenhangs mit den Scrophulariaceen. Mit Recht hebt Boeshore (1920) hervor, daß die Ableitung der Orobanchaceen, als einer Gruppe ausgesprochener Parasiten, nur von einer solchen Pflanzenfamilie als möglich erscheint, die auch selbst mehr oder weniger eine Neigung zur parasitären Lebensweise zeigt. Eine solche Familie ist bei den Scrophulariaceen vorhanden. Innerhalb derselben gibt es alle Übergänge von den autotrophen Typen an bis zu jenen die einer semi- oder holoparasitischen Lebensweise angepaßt sind. Dagegen ist es ganz unbekannt, daß irgendeine Art innerhalb der Familie der Gesneriaceen ein parasitäres Leben führt. Folglich besteht zwischen den Orobanchaceen als Parasiten und den Gesneriaceen als Nichtparasiten eine Kluft, die gegen ihre unmittelbare genetische Beziehungen spricht, wenn auch die beiden Familien in dem einfächerigen Fruchtknoten mit parietaler Plazentation ein gemeinsames Merkmal besitzen.

Der einfächerige Fruchtknoten und die parietale Plazentation haben, nach Heinricher (1896, S. 390), nicht jene systematische Wichtigkeit, „die man ihnen beimisst“. Auf Grund seiner eingehenden Untersuchungen über die Saugorgane bei *Lathraea*-Arten wurde er zu der Ansicht geführt, daß diese Gattung eine ganze Reihe von Merkmalen mit den Rhinantheen gemeinsam hat, und daß sie deshalb entschieden diesen angehört (S. 316). Trotzdem daß *Lathraea* den einfächerigen Fruchtknoten besitzt, wurde ihre Trennung von den ebenfalls einfächerigen Orobanchaceen ausgeführt, weil dieses Merkmal, wie dasjenige der parietalen Plazentation, sagt Heinricher (S. 390), als „ein künst-

lich gewähltes Einteilungsprinzip erscheint, gegenüber jener Summe von Merkmalen, welche *Lathraea* mit den *Rhinanthaceen* gemein hat“.

Die Befunde von Boeshore (1920) sprechen deutlich für eine morphologische, anatomische und biologische Kontinuität zwischen den Scrophulariaceen und Orobanchaceen. Nach ihm darf man auch nicht auf Grund eines einzigen Unterscheidungsmerkmals, nämlich des einfächerigen Fruchtknotens mit parietaler Plazentation, über die verwandtschaftlichen Beziehungen und die systematische Stellung der Orobanchaceen Schlüsse ziehen. Um so mehr als auch in vielen anderen Pflanzenfamilien solche Fälle bekannt sind, wo mit der Neigung zur saprophytischen oder parasitischen Lebensweise in der Fächerung des Fruchtknotens eine Reduktion eintritt. Wir lesen bei ihm (S. 141), „that Orobanchaceae simply represents a greatly degraded offshoot series or subfamily of parasitic habit that has gradually been derived from Scrophulariaceae in which slow absorption of the ovarian partitions has resulted in a one-celled state from a primitively two-celled“. Dieser Forscher führt gute Beweise zu Gunsten eines Parallelismus an, der zwischen dem progressiven Saprophytismus oder Parasitismus einerseits, und der Reduktion im Fruchtknoten andererseits besteht; der mehrfächerige Fruchtknoten geht in den einfächerigen, die zentrale Plazentation in die parietale über.

Hallier (1903) vertritt die Meinung, daß die Orobanchaceen mit den Scrophulariaceen, bzw. den Rhinanthen zu vereinigen sind, und in seiner Arbeit (S. 207) läßt er, „aus praktischen Gründen“, die Orobanchaceen auf die Rhinanthen folgen. Dieser Forscher betrachtet *Pedicularis* als diejenige Rhinanthengattung für wahrscheinlich, von welcher man die Orobanchaceen ableiten könnte. Unter den vielen Merkmalen, die *Orobanche* mit *Pedicularis* gemeinsam hat, erwähnt er auch „die beiden blasenartigen Vorwölbungen zwischen den drei Lappen der Unterlippe“, und fügt hinzu, daß sie kein bloßer Zufall sind, „sondern ein deutlicher Fingerzeig, wo die näheren Verwandten der... *Orobanchen* zu suchen sind“. Ich bin auch geneigt, diesen Merkmalen für die systematische Verwandtschaft eine wichtige Bedeutung beizumessen. Ich glaube, daß den nutzlosen, gleichgültigen Merkmalen in der Auffindung der phylogenetischen Homologien eine wichtige Bedeutung zukommt, weil diese, meiner Ansicht nach, keiner Auslese unterworfen sind, oder mindestens nicht in

einem so hohem Grade, als die anderen Merkmale, die als harmonieerhaltende, nützliche Anpassungsmerkmale im Dienste der Lebenserhaltung des Organismus stehen.

Ich habe die vorangehenden Untersuchungen über die Endosperm- und Haustorienbildung bei den Orobanchen mit Absicht unternommen, um festzustellen, inwieweit die vermutlichen verwandtschaftlichen Beziehungen der Orobanchaceen zu den anderen Familien der Tubifloren auch durch ihre Zytologie und Embryologie berechtigt sind. Und, wie zu erwarten war, stellte es sich heraus, daß die Orobanchaceen in zytologisch-embryologischer Hinsicht zu den bis jetzt diesbezüglich untersuchten Gesneriaceen keine unmittelbaren genetischen Beziehungen zeigen, sondern sich den Scrophulariaceen am nächsten anschließen könnten. Die Art und Weise wie das Endosperm und die Endospermhaustorien gebildet werden, insbesondere das Erwasen der mikropylar gelegenen Zellen zu einem mächtigen Mikropylarhaustorium, erinnert sehr an die wohlbekannten Verhältnisse bei den Rhinanthen, wie sie sich etwa bei *Lathraea*, *Alectorolophus* und *Pedicularis* vorfinden.

Schmid (1906) hebt in seiner ausführlichen Bearbeitung der Scrophulariaceen hervor, daß „die Teilungsfolge bei *Lathraea squamaria* aber insofern eine andere sein kann, als auf die erste Querteilung eine Längsteilung der oberen Zelle und auf diese wieder Querteilungen stattfinden können“ (S. 268). Diese abweichende Reihenfolge der Teilungsschritte des Endosperms stimmt geradezu mit derjenigen, die ich bei den Orobanchen Gelegenheit zu beobachten hatte. Ich glaube, daß diese Art der Endospermtellungen bei *Lathraea* (auch bei *Alectorolophus*) geradezu die normale und wahrscheinlich die einzige sein dürfte.

Während sich bei den Rhinanthen an beiden Polen des Endosperms je ein stark entwickeltes Endospermhaustorium bildet, kommt ein solches bei den Orobanchen nur am Mikropylarende vor. Das mikropylare Haustorium der Rhinanthen besteht entweder aus einer einzigen vierkernigen Zelle (*Pedicularis*, *Melampyrum*, *Euphrasia*, *Tozzia* und *Lathraea*), oder es werden gegen die Mikropyle zu zwei Zellen abgesondert, welche darauf noch je eine freie Kernteilung erfahren, so daß jede Zelle zwei Kerne enthält; gewöhnlich wird später die Trennungswand zwischen den beiden Zellen am oberen Ende durchbrochen, und ein Kern der einen Zelle wandert in die benachbarte ein (*Alectorolophus*, *Lathraea*).



Was das Mikropylarhaustorium betrifft, ist dieses nach Hofmeister (1851), Bernard (1903), und Schmid (1906) bei *Lathraea* zuweilen, wenn auch selten, längs geteilt. Bei den Orobanchen sind gleichfalls in der Mikropylregion zwei Zellen gebildet, welche später zu zwei großen Haustorialzellen auswachsen; es bleibt aber innerhalb derselben eine freie Kernteilung aus und sind diese demnach einkernig. Die Übereinstimmung zwischen *Lathraea* und *Orobanche* ist auch in dem gleichen Verhalten des mikropylaren Haustoriums besonders bemerkenswert. Das Durchbohren des Integumentes von Seiten dieses Haustoriums bei *Lathraea*, welches schon von Schacht (1850), Hofmeister (1851), Bernard (1903) und Schmid (1906) beobachtet wurde, konnte ich auch bei *Orobanche* wiederholt feststellen. Was die Zahl der Kerne betrifft, konnte ich bei *Orobanche* immer je einen stark hypertrophierten und amöboiden Kern in jeder der beiden Mikropylarzellen beobachten, während deren bei *Lathraea* und *Alectorolophus* je zwei vorhanden sind. Im Gegensatz zu *Lathraea* und *Alectorolophus* erfolgt bei *Orobanche* ein Durchbrechen der Trennungswand nicht.

Somit unterscheidet sich das Mikropylarhaustorium bei den Orobanchen von dem der Rhinantheen, die diesbezüglich bis jetzt untersucht wurden, dadurch, daß bei den erstgenannten die Reduktion weiter gegangen ist. Den *Orobanche*-Typus kann man sich leicht von dem *Lathraea*- oder *Alectorolophus*-Typus phylogenetisch abgeleitet denken. Durch bloßes Ausbleiben der freien Kernteilung in beiden oberen, mikropylaren Zellen, kommt man leicht und einfach zum *Orobanche*-Typus.

Die Entwicklung der chalazalen Haustorialzelle weicht von der bei *Lathraea* und anderen Rhinantheen insofern ab, als diese Zelle bei *Orobanche*-Arten im Wachstum zurückbleibt und außerdem ihre haustorielle Funktion ganz reduziert erscheint.

Im Gegensatz zu den Rhinantheen wird bei den Orobanchen am Chalazaende kein tätiges Endospermhaustorium gebildet. Diese Zelle wird früh, schon nach der ersten Querteilung des Embryosackes abgeschnürt und von weiteren Zellteilungen ausgeschaltet. In ihr vollzieht sich nur noch eine freie Kernteilung, so daß sie zweikernig bleibt. In der Zweikernigkeit der chalazalen Endospermzelle stimmen die Orobanchen mit den Rhinantheen überein. Bei den Rhinantheen aber wächst diese Zelle zu einem besonders mächtigen Chalazahaustorium aus. Bei den Orobanchen dagegen ist offenbar eine bemerkenswerte Reduktion am Chala-

zaende eingetreten, weil die chalazale Zelle von Anfang an im Vorgang der Degeneration und Auflösung begriffen ist. Dieses verkümmerte Chalazahaustorium ist jedenfalls von dem stark entwickelten Chalazahaustorium einiger Rhinanthen, oder einer anderen Rhinanthoideen-Gruppe herzuleiten. Es ist aber nicht ausgeschlossen, daß bei einer Ausdehnung der zytologisch-embryologischen Untersuchungen auf eine größere Anzahl der Gattungen und Arten, innerhalb der Familie der Orobanchaceen auch solche Typen vorgefunden werden, wo ein mehr tätiges und wahrscheinlich stark entwickeltes Chalazahaustorium ausgebildet ist. Schon von B e r n a r d wurde auf die Unterschiede in der Tätigkeit des Chalazahaustoriums bei *Orobanche* sp. und *Phelipaea coerulea* hingewiesen, indem er sagte, daß die „cellule chalaziale conductrice“ bei *Phelipaea* tätiger ist (S. 186).

S a m u e l s s o n (1913) hat in seiner musterhaften Arbeit über die *Bicornes*-Typen die Ansicht geäußert, daß die Orobanchaceen die Reduktionstypen darstellen und daß ihre schwach entwickelte Endospermhaustorien als phylogenetisch reduziert aufzufassen sind (S. 146). Bei dieser Schlußfolgerung stützte er sich auf die Angaben älterer Forscher, insbesondere auf diejenigen von B e r n a r d, welche aber als unvollständig angesehen werden müssen, wie ich gezeigt habe. Daß die Endospermhaustorien bei den Orobanchaceen nur angedeutet sind, wie es von B e r n a r d und neulich von P e r s i d s k y behauptet wurde, ist sicher ein Irrtum.

S c h n a r f (1917) hat in seiner Arbeit über die Entwicklungsgeschichte von *Plantago media* die Vermutung geäußert, daß die Orobanchaceen „von Formen herzuleiten sind, die ähnlich wie die Hauptmasse der Scrophulariaceen, ein wohl entwickeltes unteres und, wahrscheinlich auch oberes Haustorium besaßen. Denn auch das letztgenannte findet sich bei *Phelipaea* nach B e r n a r d in verkümmerter Ausbildung angedeutet“ (S. 940). Neulich hat S c h n a r f (1928) in seiner Bearbeitung der Embryologie der Angiospermen bezüglich der Orobanchaceen folgende Bemerkung gemacht (S. 380): „Der Verlauf der Zellteilungen spricht dafür, daß die Ausbildung terminaler Haustorien in Zusammenhang mit der Bildung kleiner, feilsparntiger Samen unterdrückt wurde“. Meine Beobachtungen an *Orobanche*-Arten haben deutlich zu Tage gebracht, daß sich die Orobanchaceen durch ein mächtig entwickeltes mirkopylares und ein verkümmertes chalazales Endospermhaustorium auszeichnen.

Es entspricht nicht der Tatsache, daß das Mikropylarhaustorium in verkümmelter Ausbildung angedeutet ist, wie es von B e r n a r d angeführt wurde, und daß die Ausbildung terminaler Haustorien (in Zusammenhang mit der Kleinheit der Samen) unterdrückt wurde, wie es von S c h n a r f auf Grund B e r n a r d's unvollständigen Angaben angenommen wird. Aus B e r n a r d's Auslegungen kann man kein klares und vollständiges Bild über die haustoriellen Bildungen bei den Orobanchaceen bekommen, weil er, allem Anschein nach, den späteren Entwicklungsstadien dieser Bildungen keine Aufmerksamkeit gewidmet hat. Nur auf diese Weise kann man erklären, daß B e r n a r d die haustoriellen Bildungen bei *Orobanche* sp. überhaupt nicht, bei *Phelipaea* nur als schwache Andeutungen in verkümmelter Ausbildung wahrgenommen hat.

Obwohl die Endosperm- und Haustorienbildung bei den Orobanchen in vieler Hinsicht mit den bei *Lathraea*, *Alectorolophus*, *Pedicularis* u. a. Rhinantheen vorkommenden Verhältnissen übereinstimmen, glaube ich doch, daß eine unmittelbare Abstammung der Orobanchen von jetzt lebenden Arten der erwähnten Gattungen unmöglich ist. Die Reduktion in der Chalazagegend bei Orobanchen ist so weit gegangen, daß die Anknüpfung an die Vorfahren einer anderen Rhinantheen-Gattung wahrscheinlich ist. Diese vermutliche Gattung mag *Harveya*, *Hyobanche*, *Campbellia* oder *Buechnera* sein, wie es von Wettstein (1924) angenommen wurde. Neulich hat L i v e r a (1927) einige Gattungen von den Scrophulariaceen (*Hyobanche*, *Campbellia*) die anderen von den Orobanchaceen (*Aeginetia*, *Christisonia*) abgetrennt und mit den neu geschaffenen Gattungen *Cliffordia*, *Legocia* zu „Aeginetiaceae, a new natural family of flowering plants“ zusammengestellt. Nach L i v e r a weisen deutliche verwandtschaftliche Beziehungen zu den Aeginetiaceen einerseits die Scrophulariaceen-Gattungen *Harveya*, *Alectra*, *Buechnera*, *Striga* und *Cynium*, andererseits die Orobanchaceen-Gattungen *Boschniakia* und *Lathraea* auf. Leider sind alle diese Gattungen nicht auf die Endosperm- und Haustorienbildung untersucht (eine Ausnahme macht *Lathraea* und *Striga*) und deshalb bleibt die Frage über die näheren Verwandten der Orobanchen noch immer offen. Ich habe eine Untersuchung in dieser Richtung unternommen und hoffe bald in Zukunft auf diese so interessanten Fragen der Phylogenie aufs Neue zurückzukommen.

Es muß jedoch hervorgehoben werden, daß wir derzeit eine viel zu kleine Anzahl der Orobanchaceen-Gattungen in zytologisch-

embryologischer Hinsicht kennen, und sind deshalb manche Überraschungen möglich. Die bisherigen Angaben sind aber genügend, um die nahen verwandtschaftlichen Beziehungen zu den Scrophulariaceen einzusehen. Dagegen sind die unmittelbaren genetischen Zusammenhänge der Orobanchaceen mit den Gesneriaceen ausgeschlossen. Was den Ursprung der Gesneriaceen betrifft, sei es hier besonders bemerkt, daß diese Familie den *Verbasceae* am nächsten steht, welche als die ursprünglichste Gruppe innerhalb der Scrophulariaceen erachtet werden darf. Wie bekannt, hat auch Linné *Ramondia pyrenaica* als *Verbascum Myconi* beschrieben.

Ich halte es für sehr wahrscheinlich, daß die Scrophulariaceen ein Entwicklungszentrum für mehrere Pflanzenfamilien der Tubifloren darstellen, unter anderen auch für die Gesneriaceen und Orobanchaceen. Die beiden letztgenannten Familien dürften von zwei verschiedenen Gruppen innerhalb der Scrophulariaceen abstammen. Allem Anschein nach wurde die Trennung der Gesneriaceen in der Phylogenie früher ausgeführt. Die Orobanchaceen als mehr abgeleitete Gruppe stellt offenbar einen jüngeren Zweig der Scrophulariaceen dar. Guimarães (1904, S. 43) hält auch dafür, daß die Orobanchaceen „sãon de origem relativamente recente, e atravessam um periodo de intensa variaçãõ“. Daß die beiden Familien doch einige Merkmale gemeinsam haben können, glaube ich als selbstverständlich anzunehmen, da die Rhinantheen über die Gerardieen, Gratioleen in den Digitaleen und Verbasceen ihren Ursprung haben dürften, also in denen Gruppen, wo auch die Gesneriaceen ihren Ursprung genommen haben.

Ich halte es für berechtigt, hieraus den Schluß ziehen zu können, daß die Endosperm- und Haustorienbildung ein für die Rhinantheen und Orobanchen bezeichnendes Merkmal ist, und daß dasselbe für die systematische Verwandtschaft der beiden Gruppen wohl eine entscheidende Bedeutung besitzt. Schnarf's phylogenetische Vermutung (1917), daß die Orobanchaceen von Formen herzuleiten sind, die ähnlich wie die Hauptmasse der Scrophulariaceen ein wohl entwickeltes unteres und wahrscheinlich auch oberes Haustorium besaßen, ist durch meine Befunde als berechtigt erwiesen. Die Scrophulariaceen und Orobanchen stimmen in ihren Endospermmerkmalen in einem so hohem Grade überein, daß die Vereinigung der beiden Gruppen kein

großer Fehler sein würde. Eine Kontinuität zwischen den Scrophulariaceen und Orobanchaceen ist somit auch durch ihre Samenentwicklung erwiesen. Am Schluß sei es bemerkt, daß die Behandlung dieses Problems der systematischen Stellung und der phylogenetischen Ableitung der Orobanchaceen den fachgelehrten Systematikern überlassen werden soll, weil diese aus den Rahmen meiner Untersuchungen fällt.

(Aus dem Botanischen Institut der Philos. Fakultät, Beograd).

#### LITERATURVERZEICHNIS:

1891. *Baillon, H.*: Histoires des Plantes. Gesneriaceae. — Vol. X.  
 1890. *Beck-Mannagetta, G.*: Monographie d. Gattung Orobanche.  
 1891. ———: Orobanchaceae. — Engl. Prantl, Natürl. Pflanzenfam. Teil IV, Abt. 3 b.  
 1901. *Billings, F. H.*: Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung. — Flora, Bd. 88.  
 1903. *Bernard, Ch.*: Sur. l'embryogénie de quelques plantes parasites. — Journ. de Botanique, t. XVII.  
 1920. *Boeshore, Irwin*: The morphological continuity of Scrophulariaceae and Orobanchaceae. — Diss., Philadelphia.  
 1854. *Caspary, S.*: Über Samen, Keimung, Specien u. Nährpflanzen der Orobanchen. — Flora, Bd. 37.  
 1923. *Dahlgren, K. V. O.*: Notes on the ab initio cellular endosperm. — Botan. Notiser.  
 1927. ———: Die Morphologie des Nuzellus mit besonderer Berücksichtigung d. deckzellosen Typen. — Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. 67.  
 1924. ———: Studien über die Endospermbildung d. Kompositen. — Svensk Botan. Tidskr., Bd. XVIII.  
 1928. ———: Hakenförmige Leistenbildungen bei Synergiden. — Ber. d. deutsch. Botan. Ges., Bd. XLVI.  
 1875. *Eichler, A. W.*: Blütendiagramme. Bd. II.  
 1893. *Fritsch, K.*: Gesneriaceae. — Engl. Prantl, Natürl. Pflanzenfam. Teil IV, Abt. 3 b.  
 1924. *Glišić, Lj. M.*: Development of the female X-generation and embryo in *Ramondia*. — Diss., Belgrade.  
 1924. *Gscheidle, A.*: Über Haustorienbildung in der Gattung *Veronica* und ihre systemat. Wertung. — Flora, N. F., Bd. 17.  
 1904. *Guimarães, José d' Ascensão*: Monographia das Orobanchaceas. — Broteria, Vol. 3.  
 1926. *Håkansson, A.*: Zur Zytologie von *Celsia* und *Verbascum*. — Lunds Univ. Årsskr., N. F. Avd. 2.  
 1903. *Hallier H.*: Über die Abgrenzung und Verwandtschaft der einzelnen Sippen bei den Scrophularineen. — Bull. Herb. Boiss., II Sér., t. 3.

1896. *Heinricher, E.*: Anatomischer Bau und Leistung d. Saugorgane der Schuppenwurz-Arten. (*Lathraea Clandestina* und *Lathraea Squamaria*). — Cohn's Beitr. z. Biol. d. Pflanz., Bd. VII.
1901. ———: Die grünen Halbschmarotzer. III. — Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. 36.
1851. *Hofmeister, W.*: Zur Entwicklungsgeschichte der Embryos des Personaten, — Flora, Bd. 34.
1858. ———: Neuere Beobachtungen über Embryobildung der Phanerogamen. — Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. 1.
1859. ———: Neue Beiträge z. Kenntnis d. Embryobildung der Phanerogamen. I. Dikotyledonen. — Abh. königl. sächs. Ges. Wiss., Bd. IV.
1914. *Jacobsson-Stiasny, E.*: Versuch einer phylogenetischen Verwertung der Endosperm- und Haustorialbildungen bei den Angiospermen. — Sitzb. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Klasse, Bd. 123, Abt. 1.
1876. *Koch L.*: Über die Entwicklung des Samens der Orobanchen. — Bot. Zeitung.
1878. ———: Über die Entwicklung der Samen der Orobanchen. — Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XI.
1887. ———: Die Entwicklungsgeschichte der Orobanchen. — Heidelberg.
1926. *Lénoir, M.*: Evolution des chromatines. — Archives de Morph. Génér. et Expér., Fasc. 26.
1927. *Livera, E. J.*: Aeginetiaceae, a new natural family of flowering plants. — Ceylon Journ. of Sc., Botany, Vol. X, Part 2.
1915. *Palm, Bj.*: Studien über Konstruktionstypen und Entwicklungswege des Embryosackes der Angiospermen. — Akad. Abh. Stockholm.
1926. *Persidsky, D.*: Zur Embryologie der Orobanche cumana Wallr. und Orobanche ramosa L. — Bull. du Jard. Bot. de Kieff, Livraison IV.
1913. *Samuelsson, G.*: Studien über die Entwicklungsgeschichte der Blüten einiger Bicornestypen. — Svensk Bot. Tidskr., Bd. VII.
1850. *Schacht, H.*: Die Entwicklungsgeschichte des Pflanzenembryo. — Amsterdam. (In litteris).
1894. *Schimper*: Phanerogamen. — In Bonner Lehrb. d. Botanik.
1906. *Schmid, E.*: Beiträge. z. Entwicklungsgeschichte der Scrophulariaceen. — Beih. z. Bot. Centralbl., Bd. XX, Abt. 1.
1917. *Schnarf, Karl*: Beiträge z. Kenntnis d. Samenentwicklung d. Labiaten. — Denkschr. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Klasse, Bd. 94.
1917. ———: Zur Entwicklungsgeschichte von *Plantago media*. — Sitzb. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Klasse, Bd. CXXVI, Abt. 1.
1921. ———: Kleine Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Angiospermen. II. *Klugia zeylanica*. — Österr. Bot. Zeitschr., Jahrg. 70.
1925. ———: Kleine Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Angiospermen. V: Über zwei kritische Fälle der Endospermentwicklung (*Verbena* und *Triglochin*). — Österr. Botan. Zeitschr., Jahrg. 74.
1928. ———: Die Embryologie der Angiospermen. — Linsb. Handb. d. Pflanzenanatomie., Abt. II, Teil 2.

1922. *Schürhoff, P. N.*: Die Entwicklungsgeschichte von *Ilex aquifolium*.  
— Ber. d. deutsch. Botan. Ges., Bd. 39.
1926. ———: Die Zytologie der Blütenpflanzen. — Stuttgart.
1868. *Solms-Laubach, Hermann Graf zu*: Über den Bau und die Entwicklung parasitischer Phanerogamen. — Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. VI.
1895. *Wettstein, R. v.*: Scrophulariaceae. — Engl. Prantl, Natürl. Pflanzenfam., Tel IV, Abt. 3 b.
1897. ———: Scrophulariaceae, Nachtrag. — Ibid.
1924. ———: Handbuch der systematischen Botanik. — Aufl. 3.
1896. *Worsdell, W. C.*: On the development of the ovule of *Christisonia*, a genus of the Orobanchaceae. — Journ. of Linn. Soc., London, Botany, Vol. XXXI.
-

# ÜBER DIE HARZDRÜSEN UND DEN BLATTBAU BEI JUNIPERUS EXCELSA M. B. UND JUNIPERUS FOETIDISSIMA WILLD.<sup>1</sup>

— Stevan J. Jakovljević —

## Einleitung.

Außer den anderen Arten der Gattung *Juniperus* wachsen in Südserbien auch zwei orientalische Arten, *J. excelsa* und *J. foetidissima*<sup>2</sup>. Beide sind morphologisch sehr ähnlich, und können dieselben nicht immer leicht voneinander unterschieden werden, weshalb dieselben miteinander öfters verwechselt wurden. Als wichtigstes Merkmal, welches die beiden Arten unterscheidet, wurde in allen Diagnosen bei *Juniperus excelsa* die Harzdrüse auf der Außenseite des Blattes hervorgehoben. Diese zeichnet sich deutlich dadurch aus, daß sich aus ihr auf die Oberfläche des Blattes Harztröpfchen ergießen, dieselben sich durch Verdunstung verdichten und dauernd verbleiben derart, daß sich diese bei Herbarmaterial auf jedem Blatte als ein hartes, farbloses Harzkörnchen erhalten. Dies ist jedoch bei *Juniperus foetidissima* selten der Fall, und deshalb war dieses Merkmal zur Unterscheidung der beiden Arten von Wichtigkeit. Ferner kennzeichnet die Variabilität der übrigen morphologischen Unterschiede, besonders die Veränderlichkeit der Blätter, die beiden Arten. Diese tragen nämlich auf den jüngeren Zweigen Blätter eines jüngeren Stadiums ihrer ontogenetischen Entwicklung. Solche Blätter sind bei beiden Arten nadelförmig, zu drei in Wirteln wie bei *Juniperus communis* und *J. oxycedrus*, selten dekussiert. Andere deutliche Unterschiede gibt es bei beiden Arten weder in der Frucht, noch in der Größe und Gestalt der erwachsenen Individuen.

<sup>1</sup> Separatabdruck aus dem Bulletin de la Société Scientifique de Skoplje t. VI Section des Sciences Naturelles No. 2.

<sup>2</sup> *Košanin, N.*: Coniferen Südsربيens. — Glasnik Skopskog Naučnog Društva Bd I.



Außerdem haben beide *Juniperus* teilweise ein gemeinsames Verbreitungsareal, auch wachsen sie öfters nebeneinander. Daher ist es nicht zum Verwundern, daß einige, ältere Autoren, wie z. B. Grisebach, beide Arten identifizierten. Gegenwärtig kennen wir diese beiden Arten sehr gut und es kann kein Zweifel bestehen, daß dieselben vollständig selbständige Typen darstellen, deren vertikale und horizontale Verbreitung sich auch nicht vollkommen deckt. Sie unterscheiden sich also in geographischer Hinsicht, wie es Košanin für Südserbien und Nordalbanien darlegte.

Betreffs der Harzdrüsen auf den Blättern von *J. excelsa* und *J. foetidissima* hat Košanin ebenfalls festgestellt, daß zwischen beiden Arten kein Unterschied besteht, und dasselbe bestätigen auch meine ausgeführten anatomischen Untersuchungen.

Beide *Juniperus*-Arten besitzen auf jedem Blatte eine deutlich entwickelte Harzdrüse, jedoch besteht in der Lage dieser Drüse im Blattgewebe bei beiden Arten ein deutlicher und konstanter Unterschied. Während die Drüse bei *Juniperus excelsa* der Epidermis der äußeren Blattseite aufsitzt, und sich durch Zerreißen der Epidermis öffnet, befindet sich dieselbe bei *Juniperus foetidissima* tiefer im Blattgewebe, bleibt größtenteils geschlossen, und dringt nicht an die Blattoberfläche hervor. Es gibt aber Orte, an welchen sich diese Drüsen auch bei *J. foetidissima* öffnen. Dies ist der Fall bei der Pflanze vom Berge Kožuh, welche Dégen<sup>1</sup>, der deutlichen Blattdrüsen halber, zu *J. sabin*a stellen mußte, auch wenn ihn alle anderen Merkmale, wie er selbst sagt, zu *J. foetidissima* hingeleitet haben. Košanin stellte später fest, daß die Pflanze vom Kožuh zweifellos *J. foetidissima* ist. Sie veranlaßte ihn auch zu aufmerksamer Beobachtung der Lage der Harzdrüsen an den Blättern. Seinem Wunsche gemäß unternahm ich es, diese Frage durch vergleichend anatomische Untersuchungen der Blätter von *J. excelsa* und *J. foetidissima*, wie es Wettstein<sup>2</sup> bei einigen Arten der Gattungen *Pinus* und *Juniperus* getan, zu klären.

<sup>1</sup> Dégen Arpad v. u. Dörfler J.: Beitrag zur Flora Albaniens u. Macedonines. Wien 1897.

<sup>2</sup> Wettstein R. v.: Über die Verwerthung anatomischer Merkmale zur Erkennung hybrider Pflanzen (Sitzb. Kais. Akad. Wiss. Wien, Bd. XCVI, Abt. 1, 1888).

## Morphologische und Anatomische Untersuchung.

Bevor ich auf die anatomischen Ausführungen übergehe, ist es nötig, daß ich kurz bei einigen morphologischen Einzelheiten verweile.

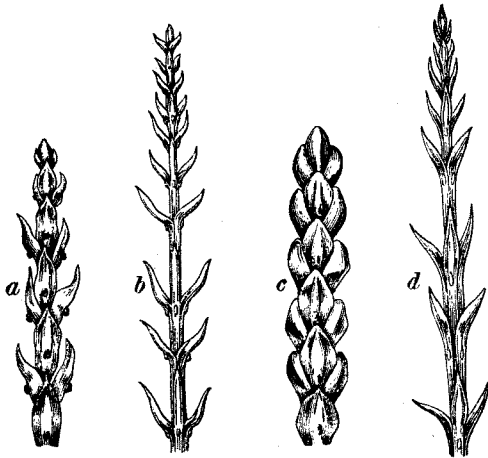


Fig. 1. a. *Juniperus excelsa*. Vergr. 4; b. *Juniperus excelsa* f. *retin.* Nat. Gr.; c. *Juniperus foetidissima*. Vergr. 4; d. *Juniperus foetidissima* f. *retin.* Nat. Gr.

Bei beiden Arten sind je zwei Blätter im Wirtel (dekussiert). Die Blätter verschmälern sich bei *J. excelsa* von der Basis allmählich, und endigen in einer scharfen Spitze (Fig. 1, a), während dieselben bei *J. foetidissima* mehr oder weniger in eine stumpfe Spitze auslaufen (1, c). Dies gilt bei der normalen Pflanze. Streicht man bei *J. excelsa* mit dem Finger von der Spitze längs des Zweiges, so fühlt man eine gewisse Rauheit, während man dies bei *J. foetidissima* weniger oder fast niemals wahrnehmen kann. Wahrscheinlich war dies der Grund, daß das Volk, nach Košanin's Angaben die Arten „nach den Stachelblättern in zahme (*J. foetidissima*) und wilde (*J. excelsa*) unterscheidet“. Und dies kommt noch daher, daß bei *J. excelsa* die einzelnen Blätter nach außen gekrümmt sind, was man auch mit freiem Auge sehen kann (1, a). Bei dieser Erscheinung gibt es gewisse Regelmäßigkeiten: selten sind auf jungen Zweigen beide Blätter desselben Wirtels, meistens nur eines gekrümmt. Und bei beiden Orthostichen sind die gegenüberliegenden Blätter der benachbarten Wirtel gekrümmt, während die beiden anderen ge-

genüberliegenden der Achse anliegen (a). Dies ist bei *J. foetidissima* nicht der Fall, wo alle Blätter nach der Achse gekrümmt sind (c).

Auf der Außenseite des Blattes bei *J. excelsa* sieht man mit der Lupe kleine Tropfen verhärteten Harzes. Diese Tropfen befinden sich ungefähr in der Mitte des Blattes, gerade an der Stelle, wo das Blatt nach außen gekrümmt ist. Bei *J. foetidissima* jedoch sind im unteren Drittel des Blattes ein kleines kaum bemerkbares Grübchen vorhanden, unter welchem sich die Drüse befindet.

Ferner gibt es gewisse morphologische Unterschiede zwischen den retinisporen Formen von *J. excelsa* und *J. foetidissima*. Bei *J. excelsa* (Fig. 1, b) sind die Blätter immer dünner und zarter als bei *J. foetidissima* (d). Auch haben sie das gemeinsame Merkmal, daß die Blätter zu drei im Wirtel stehen, und in eine scharfe Spitze endigen. Nur verschmälert sich das Blatt beim retinisporen *J. foetidissima* von der Basis an, und ist mehr oder weniger oval, während das Blatt beim retinisporen *J. excelsa* von der Basis an gerade verläuft, und sich erst im oberen Drittel zur Spitze verschmälert, weshalb es ein lineales Aussehen hat.

Zur anatomischen Untersuchung dienten mir normale und retinispore Formen beider Arten.

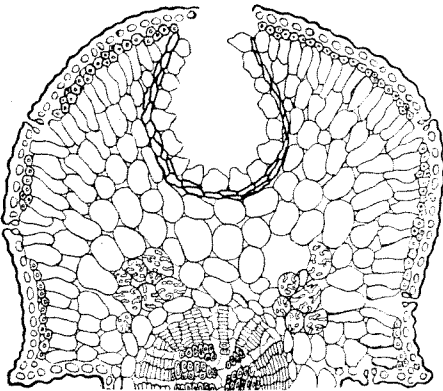


Fig. 2. Querschnitt durch das Blatt von *Juniperus excelsa*. Verg. 75 X

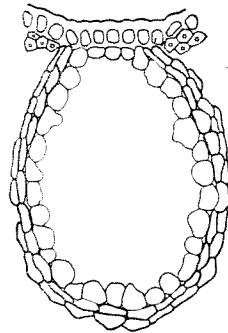


Fig. 3. Querschnitt durch eine geschlossene Drüse von *Juniperus excelsa*. Verg. 90 X

Die wichtigen Merkmale zur Unterscheidung der beiden Arten sind: die Epidermis, die Hypodermis, der Blattrand und besonders die Harzdrüse. Die Querschnitte führte ich durch die Mitte der Drüse aus, denn man kann an dieser Stelle des

Schnittes alle anderen Elemente, die zur Unterscheidung notwendig sind, erkennen. Schon oberhalb oder unterhalb der Drüse sind die Blattverhältnisse verändert, und nicht mehr so konstant.

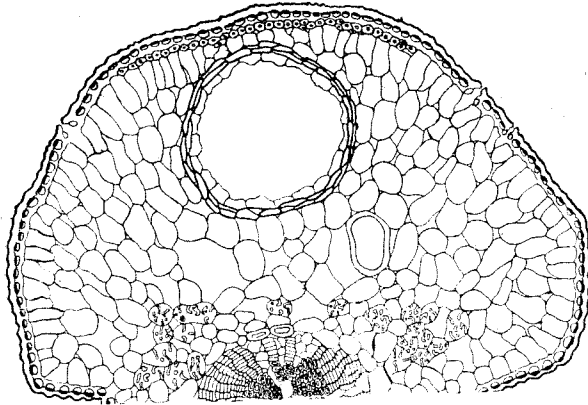


Fig. 4. Querschnitt durch das Blatt von *Juniperus foetidissima*. Vergr. 75 X

**Vergleichende Übersicht der Anatomie der Blätter  
bei *J. excelsa* und *J. foetidissima*.**

Blatt	<i>J. excelsa</i> (Fig. 2—3)	<i>J. foetidissima</i> (Fig. 4)
Querschnitt	halbkugelförmig; Blattspitze scharf.	halbkugelförmig; Blattspitze stumpf.
Epidermis	Außenwände gleichmäßig stark verdickt.	Außenwände stark verdickt und mit Ausstülpungen in den Zellhöhlen.
Hypodermis	Die Hypodermis bildet auf der Blattunterseite eine Schichte, welche oberhalb der Drüse und unterhalb der Spaltöffnung immer unterbrochen ist.	Die Hypodermis ist immer nur oberhalb der Drüse entwickelt.
Drüse	Liegt unmittelbar der Epidermis auf. <i>Öffnet sich</i> . Die Drüse hat im Längsschnitte des Blattes das Aussehen einer plankonvexen Linse mit flacher Auenseite.	Von der Epidermis durch eine Schichte der Hypodermis und des Mesophylls getrennt. <i>Öffnet sich nicht</i> . Die Drüse hat im Längsschnitte des Blattes das Aussehen einer bikonvexen Linse.

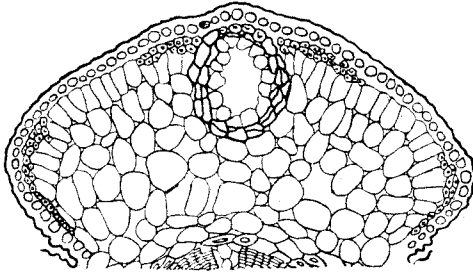


Fig. 5. Querschnitt durch das Blatt von *Juniperus excelsa* f. *retin.* Vergr. 75. X

### Vergleichende Übersicht der Anatomie der Blätter bei *J. excelsa* f. *retin.* und *J. foetidissima* f. *retin.*

Blatt	<i>J. excelsa</i> f. <i>retin</i> (Fig. 5)	<i>J. foetidissima</i> f. <i>retin</i> (Fig. 6.)
Querschnitt	Unvollkommen ellip-tisch.	Mehr oder weniger drei-eckig.
Hypodermis	Oberhalb der Drüse und des Randes entwickelt.	Bedeckt die Drüse und den größeren Teil der Blattunterseite. Fehlt am Blattrande.
Lage der Drüse	Die Drüse <i>liegt unmittelbar der Hypodermis, manchmal auch der Epi-dermis auf</i> , wenn sie sich öffnet. Im Längs-schnitt des Blattes hat die Drüse das Aussehen einer plankonvexen Lin-se mit flacher Außen-seite.	Die Drüse ist <i>von der Epidermis durch die Hypodermis und die Mesophyllschichte ge-trennt</i> . Die Drüse öffnet sich nicht. Im Längs-schnitt des Blattes hat die Drüse das Aussehen einer bikonvexen Linse.
Mesophyll	Im Längsschnitt, Blattbau isolateral, mit gleich-mäßig entwickelten Pa-lissaden.	Blattbau mehr dorsi-ventral, mit zwei Palis-saden auf der Innenseite, und mit unvollständigen Palissaden auf der Außenseite.

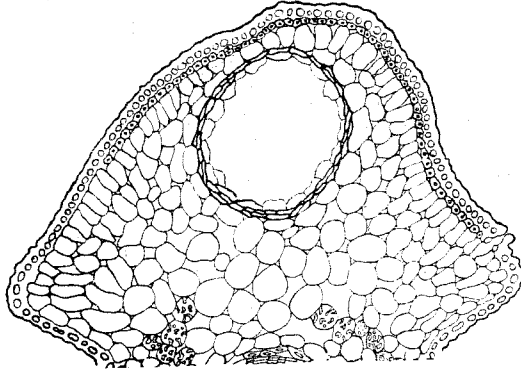


Fig. 6. Querschnitt durch das Blatt von *Juniperus foetidissima* f. *retin.* Vergr. 75. X

### Zusammenfassung.

Morphologisch stehen *Juniperus excelsa* und *foetidissima* einander so nahe, daß sie von Grisebach zu einer Art zusammengezogen wurden. Heute wissen wir ja, daß es sich um zwei selbstständige Typen handelt, obwohl die morphologische Ähnlichkeit derselben den Floristen noch immer gewisse Schwierigkeiten beim Bestimmen der Art macht. Die Form der Blätter ist bei beiden Arten fast die gleiche. Dazu kommt noch die Eigenschaft der beiden Arten, Jugendformen der Triebe und Blätter zu produzieren, was nicht nur zum Dimorphismus der Blätter, sondern auch zu Übergangsformen derselben führt. Darum stützte man sich beim Bestimmen der Art hauptsächlich auf die Tatsache, daß die Blätter von *J. excelsa* auf der Unterseite eine Harzdrüse besitzen, die auch äußerlich sehr leicht zu sehen ist, die aber an Blättern von *J. foetidissima* meist nicht sichtbar ist. Man nahm sogar an, daß die Harzdrüse in den Nadeln von *J. foetidissima* überhaupt nicht vorhanden ist.

Diese Voraussetzung gründete sich aber gar nicht auf den Blattbau dieser Arten. Andererseits beobachtete man gelegentlich das Vorhandensein der Harzdrüse auch auf den Nadeln von *J. foetidissima*. Es war also notwendig, den Blattbau dieser Wachholderarten zu vergleichen. Meine Untersuchungen in dieser Richtung ergaben für die normale Blattform folgendes:

1. Sowohl die Nadeln von *J. excelsa*, als auch jene von *J. foetidissima* besitzen immer eine Harzdrüse.

2. Diese Harzdrüse liegt im Blatte von *J. excelsa* direkt der Epidermis der Blattunterseite auf und öffnet sich der Entleerung wegen regelmäßig.

3. Die Harzdrüse im Blatte von *J. foetidissima* liegt tiefer im Mesophyll des Blattes als bei *J. excelsa*. Sie liegt also der Epidermis der Blattunterseite nicht auf, sondern sie ist von der Epidermis durch je eine Zellschicht der Hypodermis und des Mesophylls getrennt. Die Harzdrüse öffnet sich somit der Entleerung wegen in der Regel nicht. Sie bleibt deshalb auch äußerlich unsichtbar.

4. Die Längsschnitte durch die Mitte der Harzdrüse zeigen bei *J. excelsa* und *J. foetidissima* insofern einen Unterschied, als die Drüse im Blatte von *J. excelsa* das Aussehen einer plankonvexen Linse hat, während sie bei *J. foetidissima* die Form einer bikonvexen Linse besitzt.

5. Es bestehen auch gewisse Unterschiede zwischen den refinisporen Formen von *J. excelsa* und *foetidissima*, und diese zeichnen sich in der Form der Blätter, der Lage der Harzdrüse und im Bau des Mesophylls aus.

6. Bei *J. excelsa* f. *retin.* sind die Blätter dünner und zarter, strecken sich von der Basis an gerade, und erst im oberen Drittel verengen sie sich zur Blattspitze. — Die Blätter bei *J. foetidissima* f. *retin.* verengen sich noch von der Basis an, allmählich in die Blattspitze übergehend.

7. Außerdem sind die Harzdrüsen bei der ersten Art von der Epidermis durch eine Schicht von der Hypodermis getrennt, in gewissen Fällen aber, wenn sie sich öffnen, liegen sie der Epidermis unmittelbar auf. — Die Möglichkeit des Öffnens der Harzdrüsen bei *J. foetidissima* f. *retin.* ist dagegen noch geringer, da sich zwischen der Epidermis und der Harzdrüse nicht nur die Hypodermis, sondern auch eine Schichte des Mesophylls befindet, weshalb die Harzdrüse im Inneren des Blattes eine tiefere Lage einnimmt.

8. Aus gleichen Gründen erscheint die Harzdrüse bei *J. excelsa* f. *retin.*, gleich wie bei der normal ausgebildeten, auf dem Längsschnitte plankonvex, während sie bei *J. foetidissima* f. *retin.* bikonvex ist. Außerdem ist der Bau des Mesophylls auf dem Längsschnitte bei *J. excelsa* f. *retin.* isolateral, und bei *J. foetidissima* f. *retin.* mehr dorsiventral:

---

## INFLUENCE DU CALCIUM SUR LA CROISSANCE ET LA COLORATION DE *ANCHUSA ITALICA* RETZ.

— Stevan J. Jakovljević —

Pendant mes recherches expérimentales sur l'origine et le développement des cystolithes chez les Borraginées, j'ai constaté que les plantes cultivées dans le milieu aqueux ou sur le fond de sable, mais contenant une petite quantité seulement de nitrate de Calcium, devenaient déjà au commencement chlorotiques; par contre celles, cultivées en présence d'une quantité plus grande de ce sel, gardaient au commencement leur vert naturel, pour montrer plus tard les marques d'une chlorose progressive. En outre, les plantes, cultivées dans les milieux avec une quantité différente du nitrate de Calcium, montraient une vitesse de croissance variable.

Mon but n'étant pas alors l'étude de la chlorose, j'ai noté simplement les faits, en me décidant d'y revenir plus tard.

Le but de ce travail est: 1) d'établir le mode d'action du nitrate de Calcium sur la croissance, et 2) de voir si le nitrate de Calcium provoque la chlorose et cela dans quelle mesure.

La plante qui faisait l'objet des recherches, était *Anchusa italica*. On cultivait la plante dans les solutions aqueuses (d'après Knop) toujours sous les mêmes conditions extérieures. Toutes les expériences ont été effectuées dans l'Institut Botanique de l'Université de Beograd. Je dois exprimer ici à mon Maître, le Prof. Dr. N. Košanin, toute ma reconnaissance pour l'aide bienveillante et les conseils précieux qu' il m'a prodigués au cours de ce travail.

### Historique.

Déjà en 1857, Arthur Gris avait remarqué que chez les plantes, vivant sous les conditions ordinaires, c. à d. dans l'air et dans la lumière, peuvent apparaître les feuilles d'une coloration jaune pâle. Il s'est borné à constater le fait, en définissant



la chlorose comme un état dans lequel la plante s'allonge, faiblit et change de couleur des feuilles, — mais sans parler des causes qui provoquent un pareil état.

La question de la chlorose végétale a été plus tard beaucoup travaillée, mais les différents auteurs ne sont point d'accord sur la définition de la chlorose. J. Cl. R o u x (1900), dans sa monographie détaillée sur la chlorose, expose les différentes opinions relatives à la chlorose et dont nous exposerons quelques' unes; il y donne aussi son opinion personnelle suivant laquelle la chlorose ne doit pas être considérée comme une maladie mais bien comme un état de dystrophie qui peut atteindre les Phanérogames, les Cryptogames vasculaires, les Mousses et les Thallophytes.

E m i l e M o l z (1907) considérait cependant la chlorose comme un état de maladie se manifestant dans la décoloration des feuilles et des pousses en général.

En ce qui concerne les causes provoquant la chlorose, elles sont variées, suivant les différents auteurs. Nous en prendrons ici en considération celles qui ont été démontrées expérimentalement.

M a z é, dans ses expériences sur le maïs, a trouvé que la chlorose apparait dans l'absence des composés de soufre; O. L o e w a observé que la chlorose apparait dans l'absence de l'acide phosphorique. K n o p (1863) dit que „la chlorose se manifeste grâce à des causes différentes: à la suite d'un trouble général de la nutrition, et peut-etre à la suite du manque de fer“. — J. S a c h s est plus précis et affirme que la chlorose apparait comme la suite du manque de fer. Cette même opinion est admise par beaucoup d'autres auteurs. Cependant L. R a v a z (1899) croit que la chlorose de la vigne n'apparait que lorsque le sol est calcaire. E. M o l z se place au même point de vue, au moins en ce qui concerne la vigne. Plusieurs auteurs ont généralisé cette dernière opinion et en ont tiré la conclusion qu'une trop grande quantité de carbonate de Calcium est la cause principale de la chlorose. Mais plus tard, on a observé que toutes les plantes ne se conduisent pas de la même manière par rapport au carbonate de Calcium: certaines plantes supportent ce sel, pendant que chez les autres la chlorose apparait lorsqu'elles vivent sur le sol calcaire. C'est U n g e r qui a fait le premier une classification des plantes d'après leur comportement vis à vis du carbonate de Calcium. Il a en outre constaté qu'il y a aussi des plantes qui restent indifférentes envers le carbonate de Calcium. Plus tard, C o t t j e a n classe les plantes dans

les *calcicoles*, *silicicoles* et *indifférentes*. J. Cl. Roux parle des plantes *calcicoles* et *calcifuges*. Il insiste surtout sur ces dernières, en examinant le degré de chlorose de leurs feuilles lorsqu'elles poussent sur le sol calcaire.

Stahl classe les plantes calcicoles en plantes „carbonatées“ et en plantes „oxalatées“ suivant que leurs tissus contiennent du carbonate ou de l'oxalate de Calcium.

Grâce à des expériences de nombreux auteurs, on a établi que les plantes calcifuges, resp. silicicoles ne souffrent pas le sol contenant une grande quantité de carbonate de Calcium. Roux pense que ce sel rend l'acidité de suc cellulaire plus faible, et augmente son alcalinité. Il augmente également l'alcalinité du protoplasme, change ses propriétés physiologiques et son activité fonctionnelle. Tous ces changements exercent une grande influence sur la croissance de la plante, et ont comme conséquence la production des leucites et la chlorose.

Comme on le voit, la question est intéressante. Bien qu'on y ait travaillé beaucoup, il y a encore maints problèmes insuffisamment expliqués et des opinions contradictoires. C'est surtout le cas de la question de l'effet de Calcium. Je désirerais, par ce travail, contribuer dans une certaine mesure à la connaissance de l'action du Calcium sur la constitution de la plante.

*Anchusa italica*, que j'ai choisie comme objet des expériences suivantes, entre dans le groupe de plantes calcicoles et carbonatées, dans le sens de Stahl.

Il n'est pas sans intérêt de préciser la manière dont se comportent les plantes carbonatées envers le degré de concentration du nitrate de Calcium. Ce sel est assimilé en ions  $\text{Ca}^+$  et  $\text{NO}_3^-$ , et le Ca libre entre, dans la feuille verte, en réaction avec  $\text{H}_2\text{CO}_3$  pour donner le bicarbonate de Calcium. En dégageant ensuite  $\text{CO}_2$  il se dépose dans les cellules végétales sous forme de  $\text{CaCO}_3$ . En mettant ce sel à la disposition de la plante, en quantités différentes, il était nécessaire d'établir comment il agit 1) sur la croissance et 2) sur le développement et la coloration des chloroplastes.

Cependant, comme certains auteurs (J. Stahl et autres) ont établi expérimentalement que la chlorose apparaît aussi par suite du manque de fer dans le sol, j'ai pris également ce fait en considération. Les expériences ont été faites soit avec des quantités normales de chlorure de fer en solution, soit avec des quantités très grandes, soit enfin avec des solutions où ce sel faisait défaut.

## Partie expérimentale.

### A. Effet du nitrate du calcium sur la croissance.

En étudiant autrefois (1924) l'effet du nitrate de calcium sur le développement des cystolithes, j'ai constaté que *Anchusa italica* ne peut pas croître dans un milieu sans calcium. Dans un pareil milieu, la première feuille croît d'abord jusqu'à une longueur d'un demi centimètre, puis arrête sa croissance; plus tard, la plante entière périt. Ce fait est souligné également par Mevius chez les autres plantes, et il parle „de la nécessité du calcium pour les plantes supérieures“. Même avant cet auteur, Liebenberg affirmait que le calcium est nécessaire pour la germination des graines. Cependant, dans les solutions contenant même des quantités minimales de nitrate de calcium, les plantes continuent à croître; en effet, comme cela a été établi par Hans ten, les ions *Ca* neutralisent complètement l'effet nocif des ions *K* et *Mg*. Ce n'est qu'au point de vue de la vitesse de la croissance qu'on constate les différences, suivant que la solution contient une quantité plus ou moins grande de ce sel.

Les expériences que j'ai entreprises pour expliquer ces phénomènes, m'ont donné certains résultats que j'exposerai ici.

C'est la solution de Knop qui a été prise comme base des milieux aqueux de culture. Deux solutions, *A* et *B*, contenant chacune des substances déterminées, ont été employées. On changeait la composition de la solution *B*, pendant que celle de la solution *A* restait sans changement. On mélangeait les deux solutions *A* : *B* en proportion de 10 : 4.

Le milieu de la première expérience se composait de la solution *A*, contenant :

aqua destill.	. . . . .	1000 gr.
MgSO <sub>4</sub>	. . . . .	1 "
KH <sub>2</sub> PO <sub>4</sub>	. . . . .	1 "
KNO <sub>3</sub>	. . . . .	1 "

solution *B*, contenant :

aqua destill.	. . . . .	400 gr.
Ca (NO <sub>3</sub> ) <sub>2</sub>	. . . . .	½ "
Fe <sub>2</sub> Cl <sub>6</sub>	. . . . .	1 goutte.

La solution pour la deuxième expérience était la même que celle pour la première expérience, avec cette différence que la solution *B* contenait Ca(NO<sub>3</sub>)<sub>2</sub> 10 gr.

Les graines de *Anchusa italica*, ayant déjà germé dans l'eau distillée, sont mises le même jour (25-V-1925) dans les solutions correspondantes. Les résultats sont notés tous les deux jours, comme on peut le voir dans le tableau I.

Tab. I.

Date	Composition de la solution											
	Mélange: A + B: $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot \frac{1}{2}$ gr., $\text{Fe}_2\text{Cl}_6$ -1 goutte							Mélange: A + B: $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ -10 gr. $\text{Fe}_2\text{Cl}_6$ -1 goutte				
	Apparition et grandeur des feuilles en cm.							Apparition et grandeur des feuilles en cm.				
	Coty- lédo- nes	I.	II.	III.	IV.	V.	VI.	VII.	Coty- lédo- nes	I.	II.	III.
25-V	écar- tés 2								fer- més 1			
27-V	2.3	0.3						1.5				
29-V	3.5	1						2	0.1			
1-VI	4	4	1					2.5	1			
3-VI	4	7	2.5					2.5	2			
5-VI	4	9.5	4	0.3				2.7	3.5			
7-VI	4	11	6.5	1				2.7	4			
9-VI	4	15	10	3				2.8	5.5			
11-VI	4	16	14	5.5				2.9	6.5	0.1		
13-VI	4	17	16	7.5	2			2.9	7	0.2		
15-VI	4	19	17.5	10	4			3	8	1		
17-VI	4	20	19	13	6	1.5		3	8.5	1.5		
19-VI	4	21	20	15	9	2		3	9	2.5		
21-VI	4	22	20	16	11	4	1	3	10.5	4		
26-VI	4	22.5	20.5	17	13	7	3	1	3	11	9	0.4
28-VI	4	22.5	21	18	15	9	3.5	1.5	3	11.3	10	1
30-VI	4	22.5	21	18.5	15.5	10	4	2	3	12	10.5	1.5

Les expériences analogues, avec les solutions de même composition, ont donné des résultats semblables.

L'inégalité de la croissance des plantes étudiés, se manifestait dans la longueur et le nombre de feuilles.

On a calculé l'accroissement moyen journalier de toutes les feuilles, nécessaire pour que la longueur constatée le 35-e jour soit atteinte. Voici les résultats de ce calcul:

a) l'accroissement moyen journalier des feuilles des plantes dans la solution contenant  $\frac{1}{2}$  gr. de  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$  était 2,7 cm.

b) dans la solution contenant 10 gr. de  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ , ce même accroissement était 0,7 cm.

Rapport entre les deux valeurs 2,7: 0,7 égal environ 4:1. Il s'en suit que la plante mise en solution contenant  $\frac{1}{2}$  gr. de  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$  montrait une croissance quatre fois plus rapide que celle de la plante mise dans la solution contenant 10 gr. du même sel (0,70%). Ce même rapport de croissance se laisse voir sur la fig. 1.

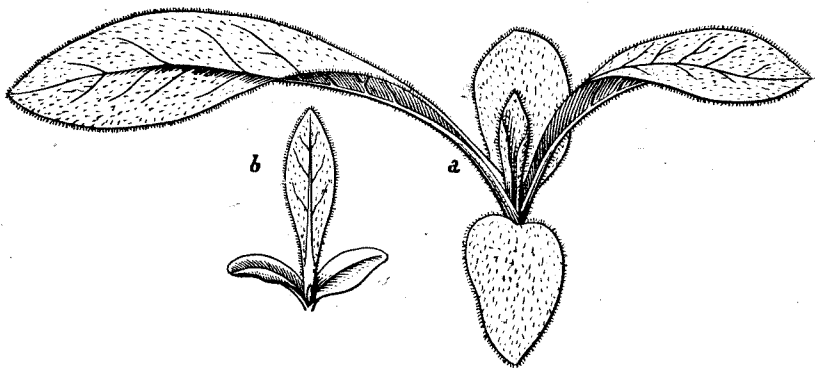


Fig. 1. *Anchusa italica*. a: Solution avec  $\frac{1}{2}$  gr.  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ ; b: Solution avec 10 gr.  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ . — Au bout de 17 jours.

Ensuite, dans la solution contenant 0,03% de  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$  les cotylédones de la plante atteignaient leur longueur maximale déjà le 7-e jour, pendant que cette même longueur, dans la solution contenant 0,70% de ce sel, n'était atteinte qu'au bout de 20 jours.

La plante, dans la première solution, avait développé au cours de 35 jours 7 feuilles, pendant que dans la deuxième solution et pour la même durée, elle ne montrait que trois feuilles développées.

Comme dans les solutions utilisées pour les expériences décrites, seulement la quantité de  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$  variait on doit admettre:

que l'inégalité dans le nombre et la croissance des feuilles est la suite de l'action de ce même sel.

Cependant, une question s'impose dans ces expériences : des deux ions,  $\text{Ca}^{+}$  et  $\text{NO}_3^{-}$ , lequel exerce l'action sur la croissance de la plante?

Pour éclairer cette question, on a effectué les expériences suivantes.

1) On a éliminé, dans la solution de Knop, le sel  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ . L'élimination de ce sel ne met point en jeu la loi de minimum en ce qui concerne l'ion  $\text{NO}_3$ , puisque ce même ion se trouve dans la solution comme faisant partie du sel  $\text{KNO}_3$ . Cependant, les plantes ne pouvaient pas croître, ce qui s'explique par l'absence de l'ion Ca.

On pourrait remarquer que le minimum de  $\text{NO}_3$  n'était peut-être point suffisamment donné dans la quantité déterminée de  $\text{KNO}_3$ . Pour s'en convaincre, les expériences suivantes ont été effectuées.

2) On a pris deux solutions, dont l'une contenait 2 gr. de  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$  et l'autre une quantité égale de  $\text{Sr}(\text{NO}_3)_2$ , substituant le premier sel. On a fait cette substitution par ce que les deux éléments, Ca et Sr sont très voisins et appartiennent au même groupe dans le système périodique des éléments. L'ion  $\text{NO}_3$  se trouvait dans les deux solutions en quantités égales.

Les graines ayant germé dans l'eau distillée, ont été placées le même jour (25-V) dans les solutions correspondantes. Les rapports de croissance sont représentés dans le tableau II et la fig. 2.

Le tableau III contient les résultats au bout de 30 jours, ce qui rend la comparaison plus facile. (Les chiffres romains désignent les feuilles par ordre de leur apparition, et les chiffres arabes leur longueur en centimètres).

Les plantes avaient le même nombre de feuilles, mais celles des plantes placées dans la solution avec  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$  poussaient presque quatre fois plus rapidement que celles des plantes placées dans la solution avec  $\text{Sr}(\text{NO}_3)_2$ . Ces expériences montrent que Sr ne peut pas remplacer Ca, bien que la quantité de  $\text{NO}_3$  fut la même dans les deux solutions. Il s'en suit que les variations dans la croissance dans les expériences ultérieures du même ordre où l'on variait la quantité de  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ , sont à expliquer par l'effet de l'ion Ca.

Tab. II.

Date	Composition de la solution													
	Mélange: A + B: $\text{Sr}(\text{NO}_3)_2 = 2 \text{ gr.}$ , $\text{Fe}_2 \text{Cl}_6 = 1 \text{ goutte}$						Mélange: A + B: $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 = 2 \text{ gr.}$ , $\text{Fe}_2 \text{Cl}_6 = 1 \text{ goutte}$							
	Appartion et grandeur des feuilles en cm.						Appartion et grandeur des feuilles en cm.							
	Coty lédo- nes	I.	II.	III.	IV.	V.	VI.	Coty lédo- nes	I.	II.	III.	IV.	V.	VI.
25-V	demi écar- tés						demi fer- més							
27-V	1						1							
29-V	1.3						1.3							
1-VI	2	0.1					2	0.2						
3-VI	2.5	0.4					3	1.7						
5-VI	2.5	1.2					3.5	3.1	0.1					
7-VI	2.8	1.3					3.5	4.5	1					
9-VI	2.8	2.5	0.2				3.5	7	2					
11-VI	3	3.5	0.4				4	9	3.5					
13-VI	3	4	1				4	10	5	0.2				
15-VI	3	4.2	2				4	14	9	1				
17-VI	3	4.2	2.5				4	15	12	2				
19-VI	3	4.2	3	0.1			4	16.7	13.5	4				
21-VI	3	4.5	4	0.2			4	18	15	6	1.5			
26-VI	3	4.5	4	1.5	0.3		4	19	17.5	13	6			
28-VI	3	5	4.2	2	1.2	0.1	4	20	19	15	7	1		
30-VI	3	5	4.3	2.2	1.5	1	0.3	4	21	20	16	9	2	1

Tab. III.

Solution B	I.	II.	III.	IV.	V.	VI.
$\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 = 2 \text{ gr.}$	21	20	16	9	2	1
$\text{Sr}(\text{NO}_3)_2 = 2 \text{ gr.}$	5	4.3	2.2	1.5	1	0.5

Bien que Sr et Ca soient des éléments très proches, ils pénètrent d'une manière inégale dans la plante. Cette inégalité de pénétration est en rapport avec leur poids atomique, comme cela a été déjà signalé par H. Golin et J. de Ruz de Lawison. Comme le poids atomique de Sr est 87, et celui de Ca 40, il est très probable que l'inégalité de la croissance des plantes

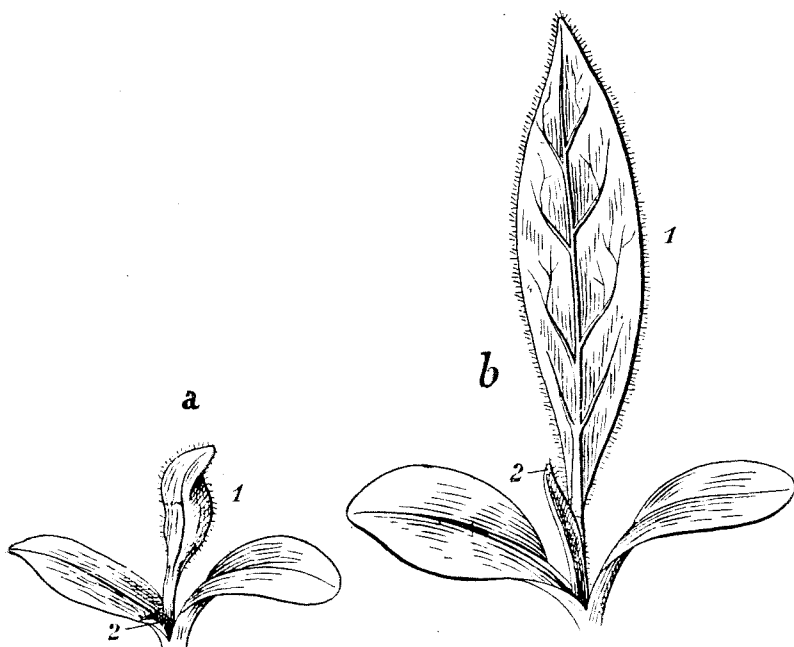


Fig 2 Croissance de *Anchusa italica*. a: Solution avec 2 gr.  $\text{Sr}(\text{NO}_3)_2$ ; b: Solution avec 2 gr.  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ . 1 = première feuille, 2 = deuxième feuille.

(environ quatre fois plus rapide dans la solution contenant le Ca) est en rapport avec l'inégalité de pénétration de ces éléments dans la plante. Il est évident, par conséquent, que le Ca ne peut pas être remplacé par Sr, par une autre base quelconque non plus, comme cela a été confirmé aussi par Boehm et Fack.

La Fig. 3 illustre d'une manière graphique les résultats des expériences citées. Les chiffres I-VII désignent les feuilles par ordre de leur apparition chronologique; les chiffres 1-23 désignent la longueur des feuilles en centimètres. La même figure note également l'état chlorotique des premières feuilles. Ainsi, la première feuille de la solution contenant 0,03% de  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$  est au II degré de la chlorose, celle de la solution contenant 0,12% de



$\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$  est au I degré de la chlorose, et enfin celle de la solution contenant 0,70% de  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$  est complètement verte.

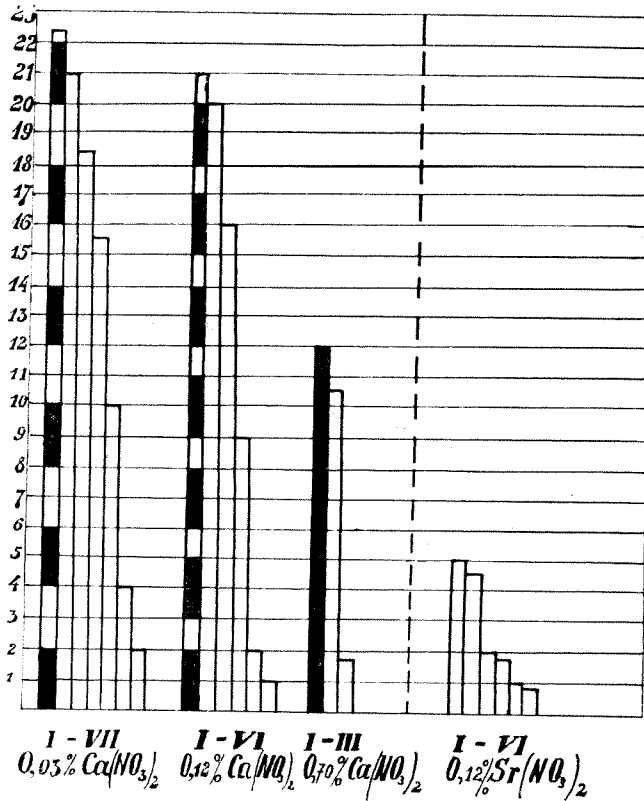


Fig. 3.

La même figure montre également que la croissance des plantes étudiées est en proportion inverse avec la quantité de  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ . La vitesse de croissance et le degré de la chlorose sont plus grands chez les plantes mises dans la solution avec une quantité plus petite de  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ ; par contre, la croissance est plus lente et le degré de la chlorose est moins élevé chez les plante mises dans la solution contenant une quantité plus grande de ce même sel.

Comme dans toutes les expériences citées, les plantes poussaient simultanément et sous les mêmes conditions, on doit se demander lequel des deux cas de la croissance est normal pour la plante.

On ne peut répondre à cette question qu'après avoir examiné les autres phénomènes se manifestant au cours de la croissance, notamment celui de la chlorose. On a constaté que les feuilles des plantes deviennent, au cours de la croissance, plus ou moins chlorotiques. Cependant, le degré de la chlorose n'était pas le même dans tout les cas, et cette dernière ne se manifestait pas au même moment dans les différents cas. Comme toutes les conditions vitales, — exception faite de la quantité variable de  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$  — étaient les mêmes pour toutes les plantes, on peut admettre que c'est bien  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$  dont une quantité déterminée provoque l'état chlorotique chez les plantes étudiées.

### B. Effet du $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ sur la coloration des feuilles.

Le degré de l'état chlorotique se manifeste par des signes extérieurs. Suivant ces signes, on peut distinguer les degrés suivants de la chlorose, établis par Roux (1900):

*Le I degré de la chlorose* est caractérisé par une légère diminution de la teinte verte des feuilles;

*Le degré II se caractérise* par ce que les feuilles présentent, par places, entre les nervures, une teinte vert pâle ou vert jaunâtre, et souvent même tout à fait jaunâtre;

*Au III degré de la chlorose*, les espaces internerviens sont franchement jaunes, avec des parties verdâtres suivant les nervures seulement. Ce degré de la chlorose est déjà très grave pour la plante.

*Le degré IV de la chlorose* se caractérise par les feuilles complètement jaunes, même au niveau des nervures. Les feuilles prennent parfois une teinte jaune pâle, ou blanc crémeux; c'est la phase de la mort. Ce degré de la chlorose est le plus grave pour la plante.

Dans les expériences exposées plus loin, on mettait les graines, ayant déjà germé dans l'eau distillée, dans la solution de Knop.

#### 1. Expérience

La solution B contenait, à côté des autres substances,  $\frac{1}{2}$  gr. de  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$  et une goutte de chlorure de Fer. La plante a été mise dans la solution le 23-V-1925.

#### Résultat:

Première feuille — Au stade plus jeune, ayant une longueur de 7 cm., la feuille se trouve au I degré de la chlorose. Mais

au fur et à mesure de la croissance, les signes du II degré de la chlorose se manifestaient de plus en plus, d'abord à la base du limbe; au bout de 37 jours la feuille a atteint la longueur de 22 cm. et se trouvait, toute entière, au II degré de la chlorose.

Deuxième feuille — Se trouve, au bout de 37 jours, au II degré de la chlorose.

Troisième feuille — Atteint au bout de 11 jours la longueur de 2,5 cm. et se trouve alors au I degré de la chlorose, passant par places au II degré. Ayant atteint la longueur de 19 cm. la feuille se trouve entièrement au II degré de la chlorose, passant par places au III degré.

Quatrième feuille — Déjà au commencement de sa croissance, cette feuille montre les signes visibles de la chlorose au III degré: la feuille est jaune, et ce n'est qu'au niveau des nervures qu'on observe la teinte verdâtre. Elle était la même au bout de 37 jours, ayant atteint la longueur de 18 cm.

Cinquième feuille — Montre des signes uniformes de la chlorose au IV degré; la feuille est entièrement jaune.

Sixième feuille — Au bout de 37 jours se trouve au IV degré extrême de la chlorose; sa teinte est jaune-blanchâtre.

Huitième feuille — Complètement blanche.

Neuvième feuille — A cause de la forte pubescence de la feuille, il n'était pas possible de déterminer le degré de la chlorose.

Pendant toute la durée de la croissance, la plante se trouvait dans la même solution qu'on ne renouvelait pas. Il est fort probable que les changements dans la proportion quantitative des différents composés de la solution par suite de la nutrition de la plante pendant sa croissance, exerçaient une influence considérable à la teinte des feuilles.

C'est pourquoi, au bout de 37 jours, la plante fut mise dans une solution fraîche, ayant d'ailleurs la même composition que la première.

Au bout de 10 jours, on constatait que les quatre premières feuilles sont devenues légèrement plus grandes, mais en conservant leur teinte ancienne. La cinquième feuille, qui se trouvait auparavant au IV degré de la chlorose, revient au III degré puisqu'on observe, au niveau des nervures, notamment au niveau de la nervure médiane, la teinte verte qui revient. La sixième feuille qui auparavant avait la teinte blanchâtre, montre maintenant une teinte verte claire, plus foncée au niveau des nervures.

La septième feuille se trouve au II degré de la chlorose, bien qu'elle fût au moment de la mise dans la solution fraîche, au IV degré. La huitième feuille, qui auparavant ne mesurait que 4 mm. et montrait des signes du IV degré de la chlorose, a atteint maintenant 4 cm. de longueur et se trouve au II degré de la chlorose. La neuvième feuille mesurait avant 1 mm. seulement; au bout de 10 jours du séjour de la plante dans la solution fraîche, mesure la longueur de 3,5 cm. et se trouve également au II degré de la chlorose.

*Résumé.* — On constate que les premières feuilles sont moins chlorotiques que les suivantes. On pourrait admettre que ce fait montre un certain rapport avec la disparition du sel de la solution dont le défaut provoque la chlorose. Il est important de constater que les deux premières feuilles se trouvent au II degré de la chlorose. — En changeant la solution, la chlorose diminue, d'abord dans les feuilles les plus jeunes, mais cette diminution de la chlorose devient moins visible en observant les feuilles plus âgées, chez lesquelles on ne constate point un changement particulier de la teinte.

En mettant la plante dans la nouvelle solution de même composition, les feuilles les plus jeunes passent du degré IV au degré II de la chlorose, pour y rester. On pourrait en conclure que la solution contenant  $\frac{1}{2}$  gr. de  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$  et une goutte de chlorure de fer provoque principalement le II degré de la chlorose.

## 2. Expérience

Cette expérience sert comme contrôle de la première.

La solution de Knop avait la même composition que celle de la première expérience. La plante a été mise dans la solution le 26-V-1925.

Les résultats de cette expérience étaient presque identiques à ceux de la première expérience.

Ici aussi, on a renouvelé la solution, mais en changeant sa composition, à savoir: la solution fraîche B contenait au lieu de  $\frac{1}{2}$  gr. de  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ , 5 gr. de ce sel, et point de  $\text{Fe}_2\text{Cl}_6$  qu'on éliminait. La solution a été renouvelée le 9-VII. Voici les résultats au bout de 10 jours (19-V).

Les feuilles plus âgées étaient fraîches, mais leur teinte n'était pas changée. Ce n'est que les feuilles 6 et 7 qui montraient de légers changements. La sixième feuille a pris la teinte verte à la base seulement du limbe, pendant que le reste était

sans changement. La septième feuille a pris une teinte légèrement verte suivant toute sa longueur, en passant ainsi du IV degré au III degré de la chlorose. Pendant ce temps une nouvelle feuille, huitième, complètement verte et mesurant 1 cm., s'est développée.

*Résumé.* — Dans la première partie de l'expérience, pendant que la solution contenait  $\frac{1}{2}$  gr. de  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$  et une goutte de  $\text{Fe}_2\text{Cl}_6$ , les résultats, en ce qui concerne la teinte des feuilles, étaient presque complètement identiques à ceux de la première expérience.

Dans la deuxième partie de l'expérience, avec la solution renouvelée, mais dans laquelle on éliminait le  $\text{Fe}_2\text{Cl}_6$  et augmentait la quantité de  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$  à 5 gr., on constate les faits suivants :

a) Les nouvelles feuilles, de même que les anciennes en s'accroissant, prennent une teinte plus verte, bien que le  $\text{Fe}_2\text{Cl}_6$  fasse défaut dans la solution. Il est très probable que les réserves de Fer, conservées dans la plante de la première partie de l'expérience, se faisaient sentir.

b) L'accroissement journalier de la nouvelle feuille fait 1 mm. seulement, ce qu'on pourrait expliquer par la quantité plus grande de  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$  contenue dans la solution renouvelée.

### 3. Expérience. —

La solution B contenait  $\frac{1}{2}$  gr. de  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$  et 6 gouttes de  $\text{Fe}_2\text{Cl}_6$ . La plante a été mise dans la solution le 23-V.

Résultats le 30-VI.

Première feuille mesurant 1,3 cm. sans chlorose.

Deuxième " " 1 " se trouve au degré I de la chlorose

Troisième " " 1,2 " " " " " I " " "

Quatrième " " 1,2 " " " " " I " " "

*Résumé.* — La croissance est réduite au minimum, ce qui provient sans doute de la grande quantité de  $\text{Fe}_2\text{Cl}_6$  qui a provoqué les grands changements dans l'aspect et dans la croissance de la plante. Il est important à souligner le fait que les feuilles montrent le I degré de la chlorose, bien que la solution contienne une grande quantité de  $\text{Fe}_2\text{Cl}_6$ .

### 4. Expérience. —

Cette expérience est l'inverse de la troisième. Pendant que dans cette dernière  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$  se trouvait au minimum, et  $\text{Fe}_2\text{Cl}_6$

en quantité augmentée, ici on augmentait la quantité de  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$  et on réduisait la quantité de  $\text{Fe}_2\text{Cl}_6$  au minimum.

La solution B contenait 2 gr. de  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$  et une goutte de  $\text{Fe}_2\text{Cl}_6$ . La plante était mise dans la solution le 28-V.

#### Résultats le 11-VII

Première feuille	mesure	16 cm.,	et se trouve au degré I	de la chlorose.
Deuxième	"	"	18 " " " " " " I	" " "
Troisième	"	"	19 " " " " " " II	" " "
Quatrième	"	"	11 " " " " " " II	" " "
Cinquième	"	"	6 " " " " " " III	" " "
Sixième	"	"	3 " " " " " " IV	" " "

*Résumé.* — Par rapport à la première expérience, où la solution contenait seulement  $\frac{1}{2}$  gr. de  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ , on constate ici une amélioration quant au degré de la chlorose. Bien que la quantité de  $\text{Fe}_2\text{Cl}_6$  fût la même dans les deux expériences, les premières feuilles de la première expérience se trouvent au II degré de la chlorose, pendant qu'elles sont ici au I degré. Comme la différence entre les deux expériences consistait dans la quantité différente de  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ , on peut affirmer avec assez de certitude que l'amélioration de l'état chlorotique de la plante dans la dernière expérience est due à la quantité plus grande de  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ , contenue dans la solution de cette expérience.

#### 5. Expérience. —

Dans la deuxième expérience, pendant la renouvellement de la solution, on éliminait  $\text{Fe}_2\text{Cl}_6$  et on augmentait la quantité de  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ . Les nouvelles feuilles étaient vertes, ce qui venait probablement de la présence dans la plante des réserves de Fer provenant de la solution de la première partie de l'expérience.

Dans cette expérience, la solution B avait au commencement 5 gr. de  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$  mais point de  $\text{Fe}_2\text{Cl}_6$ . La plante a été mise dans la solution le 25-V-1925.

#### Résultats le 6-VII.

La première feuille mesure 16 cm., sans chlorose.

La deuxième feuille mesure 15 cm., sans chlorose, sauf dans la partie inférieure de la moitié droite du limbe, qui montre les signes du I degré de la chlorose.

La troisième feuille est chlorotique au III degré.

La quatrième " " " " IV "

Les feuilles cinquième, sixième et septième se trouvent également au IV degré de la chlorose.

On constate ici que les premières feuilles de la plante sont complètement vertes bien que la solution ne contienne point de  $\text{Fe}_2\text{Cl}_6$ .

Ce même jour (6-VII), la plante fut mise dans une nouvelle solution, de même composition que la première.

#### *Résultats :*

Au bout de trois jours, on constate les changements de la teinte. La première et la deuxième feuilles restent sans changement.

Troisième feuille: sa moitié gauche devient complètement verte, pendant que la moitié droite reste toujours au III degré de la chlorose.

Quatrième feuille: devient complètement verte.

Les feuilles cinquième, sixième et septième reviennent au II degré de la chlorose.

#### *Observations le 17-VII:*

Toutes les feuilles gardent la même teinte qu'elles avaient auparavant. Pendant ce temps une nouvelle feuille, huitième, apparaît, longue 2,5 cm., complètement verte.

*Résumé:* La plante, bien qu'elle poussait dans une solution sans Fe, possédait la teinte verte, surtout les deux premières feuilles lesquelles ne montraient point les signes de la chlorose. Par suite de la nutrition de la plante, la quantité de  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$  diminuait au cours de l'expérience, et cette diminution avait sans doute comme conséquence l'apparition de la chlorose chez les feuilles plus jeunes. En renouvelant la solution, la chlorose diminuait sans toutefois disparaître, et les feuilles montraient une teinte plus verte. Cela s'observait surtout chez les feuilles qui se trouvaient au IV stade extrême de la chlorose, et qui revenaient au II degré.

Ici on doit tenir compte des réserves des sels de Fe contenues dans le germe. Etant donné que la chlorophylle ne contient point de Fe, (Benecke, Molisch, Gautier), et que l'action des sels de Fe est plutôt catalytique, on peut concevoir que même la petite quantité de Fe contenue dans le germe, puisse exercer une certaine influence sur la teinte, à la condition toutefois que la solution contienne une quantité suffisante de composés de Ca.

6. *Expérience*: —

La solution B contenait 10 gr. de  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$  et une goutte de  $\text{Fe}_2\text{Cl}_6$ . La plante fut mise dans la solution le 23-V-1925.

Résultats le 17-VII

Première feuille mesure 11 cm., sans chlorose.

Deuxième " " 13 cm., " "

Troisième feuille " 16 cm., et se trouve au II degré de la chlorose. Il est à signaler que dans les endroits chlorotiques  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$  ne se précipite point à la base, — ce qui se laisse voir même à l'oeil nu, — mais seulement dans les endroits verts.

Quatrième feuille mesure 11 cm. est envahie par le dernier stade du II degré de la chlorose.

Cinquième feuille 8 cm., et se trouve au III degré de la chlorose.

Sixième " 6 cm., " " " " III " " " "

Septième " 5 cm., " " " " III " " " "

Huitième " 2 cm., " " " " III " " " "

Neuvième " 1 cm., mais à cause de sa forte pubescence il est difficile de déterminer le degré de son état chlorotique.

*Résumé.* — Racine ramifiée mais massive. Ceci concorde avec les expériences effectuées par H a n s t e e n qui a établi que la racine de la plante dans une solution contenant assez de sels de Ca, „est de consistance ferme“. H a n s t e e n attribue ce développement de la racine au rapport favorable de K et Ca dans la solution.

La deuxième et la troisième feuilles s'accroissent plus rapidement que la première, ce qui se laisse expliquer par la diminution de la quantité de  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$  dans la solution. Au fur et à mesure de cette diminution des sels nutritifs dans la solution, la teinte verte des feuilles devenait de plus en plus claire, mais la chlorose se maintenait au III degré, sans arriver au dernier degré pendant que les deux premières feuilles restaient complètement vertes.

Si nous comparons cette expérience avec la première, dans laquelle la solution ne contenait que  $\frac{1}{2}$  gr. de  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$  et une goutte de  $\text{Fe}_2\text{Cl}_6$  nous constaterons les différences bien nettes. Pendant que dans la première expérience les premières feuilles se trouvent au II degré de la chlorose, et les autres au III et IV degrés, dans la dernière expérience les deux premières feuilles sont complètement vertes, et l'état chlorotique des autres feuilles se maintient au III degré.



7. *Expérience.* —

Parallèlement à la 6. expérience, on a effectué une autre, dont la solution avait la même composition que la précédente, à savoir, la solution B contenait 10 gr. de  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$  et une goutte de  $\text{Fe}_2\text{Cl}_6$ . La plante a été mise dans la solution le 25-V-1925.

Observations le 17-VII.

Première feuille mesure	12 cm.,	sans chlorosé.
Deuxième " "	15 cm.,	" "
Troisième " "	12,5 cm.,	" "
Quatrième " "	1,5 cm.,	" "

*Résumé.* — La croissance est plus lente que chez les plantes qui ont été mises dans les solutions avec une quantité plus petite de  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ . La racine est massive. La plante est complètement verte, sans chlorose. Comme c'est une plante „carbonatée“, on constate dans ses feuilles la précipitation nette de  $\text{CaCO}_3$  sous forme de points blancs à la base des poils.

Pour voir si le  $\text{CaCO}_3$ , précipité sous forme solide, peut être de nouveau utilisé, j'ai transporté la même plante de la solution contenant 10 gr. (0,70%) de  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ , dans la solution avec 2 gr. de même sel. Cela a été fait le 26-VII-1925; la plante y restait 5 jours, pour être de nouveau transportée dans une solution qui ne contenait point de  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ . Le jour où la plante fut mise dans la nouvelle solution, l'état de ses feuilles était le suivant:

Première feuille longue 14 cm., sans chlorose. A la base des poils on observe, à l'oeil nu, des points blancs, cystolithes remplis de  $\text{CaCO}_3$ . Deuxième feuille mesure 16 cm., sans chlorose, avec les points blancs à la base des poils. La troisième feuille mesure 14 cm., sans chlorose. Les points blancs à la base des poils sont également visibles.

Quatrième feuille mesure 5,5 cm., sans chlorose, mais aussi sans points blancs à la base des poils, ce qui signifie que la feuille contient  $\text{CaCO}_3$  à l'état dissous seulement.

La cinquième feuille mesure 1 cm.; l'état de sa teinte ne se laisse point constater à cause de la forte pubescence. On n'y observe des points blancs non plus.

Observations le 5-VIII-1925.

Première, deuxième et troisième feuilles complètement vertes. A la base de leurs poils les points blancs persistent.

Quatrième feuille mesure 6,5 cm., et montre les signes de la chlorose au II degré. Les points blancs à la base des poils ne sont pas visibles. Cinquième feuille mesure 7 cm., et se trouve au III degré de la chlorose. Points blancs non visibles.

Sixième feuille mesure 4,5 cm., et se trouve au III degré de la chlorose; points blancs non visibles.

Septième feuille mesure 1 cm.; le degré de son état chlorotique ne se laisse point constater à cause de la forte pubescence. Points blancs non visibles.

*Résumé.* — Avec la diminution de la quantité de  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$  dans la solution, les nouvelles feuilles plus jeunes sont devenues chlorotiques. Cependant cette diminution de la quantité de  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$  reste sans aucun effet sur la teinte des feuilles déjà formées (première, deuxième, troisième).

Le 5-VIII, la plante a été mise dans la solution ne contenant point de  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ .

Observations le 15-VIII.

Première, deuxième et troisième feuilles conservent leur teinte d'avant, mais sont fanées. A la base des poils on observe des points blancs nets.

Quatrième feuille est au III degré de la chlorose; elle mesure 6,5 cm., sans points blancs.

Cinquième feuille est au IV degré de la chlorose, mesure 8 cm., sans points blancs.

Sixième feuille est au IV degré de la chlorose, mesure 5 cm., sans points blancs.

Septième feuille est au IV degré de la chlorose, mesure 1,5 cm., sans points blancs.

*Résumé.* — Avec la diminution de la quantité de  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$  dans la solution, le degré de la chlorose augmente, bien que la quantité de  $\text{Fe}_2\text{Cl}_6$  dans la solution restait la même. Dans la solution aqueuse, sans  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$  la croissance s'arrête, et la plante dépérit.  *$\text{CaCO}_3$  précipité sous forme solide dans les feuilles plus âgés n'est pas utilisé chez An. italica.*

### Considérations générales.

Tous les degrés de la chlorose ne se laissent point constater sur une seule et même feuille, mais seulement en suivant le développement de la plante entière. Ainsi la feuille, qui montre déjà au commencement le degré II de la chlorose, reste

toujours à ce même degré, sans l'augmenter. Cependant la feuille suivante, montre un degré plus avancé de la chlorose; enfin les feuilles qui apparaissent à la suite, se trouvent au dernier degré de la chlorose. Par conséquent la chlorose est progressive et se manifeste de plus en plus au cours du développement de la plante.

Ce fait peut être expliqué de la manière suivante. D'après B. J. Seissl (Biochemie der Pflanzen — F. Czapek), au cours de la croissance, la quantité des sels de Ca dans les feuilles augmente constamment. Ainsi Grandeau et Fliche ont constaté pour *Robinia* que la quantité des sels de Ca dans les feuilles, pendant la période du 2. mai au 7. septembre, augmente constamment, de 20,82% à 72,97%. Lorsqu' on tient compte de ce fait que les plantes dans les expériences poussaient dans les solutions qu' on ne changeait pas pendant un certain temps, on peut comprendre pourquoi le degré de la chlorose augmente. Plus la feuille est âgée, plus la quantité de Ca qu' elle contient augmente, resp. plus la quantité de Ca dans la solution diminue. Par suite de la diminution de la quantité de  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$  dans la solution, le degré de la chlorose chez les feuilles plus jeunes augmente.

On est le plus près de la réalité si on ne considère que les premières feuilles, pendant que la solution est encore complète. On constate alors:

A) Première feuille de la plante mise dans solution avec  $\frac{1}{2}$  gr. de  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$  et une goutte de  $\text{Fe}_2\text{Cl}_6$  montre le degré II de la chlorose;

Première feuille de la plante mise dans la solution avec 2 gr. de  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$  et une goutte de  $\text{Fe}_2\text{Cl}_6$  montre le degré I de la chlorose;

Première feuille de la plante mise dans la solution avec 5 gr. de  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$  mais sans  $\text{Fe}_2\text{Cl}_6$  n'est pas chlorotique, et enfin.

Première feuille de la plante mise dans la solution avec 10 gr. de  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$  et une goutte de  $\text{Fe}_2\text{Cl}_6$ , n'est pas chlorotique.

Il s'en suit qu'avec l'augmentation de la quantité de  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ , le degré de la chlorose devient moins fort, même alors que la solution ne contient point de  $\text{Fe}_2\text{Cl}_6$ .

B) Dans la solution contenant une quantité de  $\text{Fe}_2\text{Cl}_6$  plus grande que la normale, la plante rabougrit; cependant dans le milieu sans ce dernier sel, la plante se développe normalement. La cause de ce que la plante ne peut pas pousser dans un milieu contenant beaucoup de Fe, sera exposée plus loin. Cepen-

dant, dans la solution sans  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$  la plante ne peut pas se développer. Contentons nous pour le moment de constater simplement ce fait.

C) Lorsqu' on place la plante avec les feuilles chlorotiques dans une solution fraîche, de même composition que la précédente, le degré à l'état chlorotique diminue, chez les feuilles plus jeunes. Cependant, lorsqu' on transporte successivement une plante avec les feuilles complètement vertes dans les solutions avec la quantité décroissante de  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$  et avec une quantité fixe de  $\text{Fe}_2\text{Cl}_6$ , le degré de l'état chlorotique augmente dans les feuilles nouvelles.

Par conséquent, lorsque les plantes se développent sous les mêmes conditions de l'éclairage et de la température, dans les solutions contenant la même quantité des matières nutritives mais une quantité variable de  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ , il est permis d'admettre que les changements dans la teinte des feuilles sont provoqués par les quantités différentes de  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$  dans les solutions.

D) Pendant que chez les plantes se développant dans les solutions avec une petite quantité de  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ , la chlorose au I degré se manifestait déjà sur la première feuille; chez les plantes qui ont poussé dans la solution avec une grande quantité de ce même sel, le I degré de la chlorose se manifeste sur la troisième feuille seulement. Ce fait nous force à admettre que la chlorose dans ce dernier cas s'est manifestée par suite de la diminution de la quantité de  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$  dans la solution.

Il convient maintenant d'examiner la question si le  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$  exerce une action quelconque sur la structure des chloroplastes.

#### Action du nitrate de calcium sur les chloroplastes.

Fig. 3 montre les chloroplastes des feuilles normales et de celles envahies par les degrés différents de la chlorose. Les chloroplastes des feuilles vertes sont bien visibles, ronds ou elliptiques, rangés le long des parois latérales des cellules palissadiques. Leur teinte est un vert intense (a).

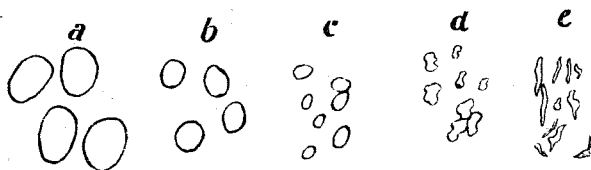


Fig 4 (712 X).

Les chloroplastes des feuilles au I degré de la chlorose sont un peu plus petits, mais ils conservent la même forme, ronde ou elliptique. Leur vert est un peu plus clair. (b).

Les chloroplastes des feuilles au II degré de la chlorose sont visiblement plus petits, mais conservent toujours la même forme que précédemment. Leur teinte est changée puisque le ton jaune domine. Au niveau des nervures de ces feuilles on trouve encore des chloroplastes possédant la teinte vert-clair, qui contraste avec celle des chloroplastes au II degré de la chlorose (c).

Les chloroplastes des feuilles au III degré de la chlorose sont de même teinte que précédemment, mais leur forme est modifiée. Ils ne sont plus ronds ou elliptiques, mais d'une forme irrégulière analogue à ce que l'on observe chez les grains d'amidon corrodés. Certains d'entre eux montrent la teinte d'un jaune clair (d).

Les chloroplastes des feuilles au IV degré de la chlorose n'existent pour ainsi dire point. Ils ont complètement perdu leur forme normale, sont allongés fusiformes ou irréguliers, rangés le long des parois latérales (e).

Il s'en suit de ces observations que le développement normal des chloroplastes dépend de la quantité de  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$  dans la solution. La même opinion est soutenue par Reed, à savoir que le Ca a une grande signification pour l'activité et la croissance des chloroplastes. — O. Loew pose la théorie que le noyau cellulaire et les chloroplastes des plantes tirent leur origine des composés de Ca et des protéines. Si la cellule ne possède pas les composés de Ca en quantité suffisante, le noyau et les chloroplastes sont détruits par l'action combinée des oxalates et des sels de Magnésium.

Wieler, en se basant sur les observations de Loew, parle du „facteur calcaire“, comprenant sous ce terme le „rapport optimal entre CaO et  $\text{MgO}$ “. Ce „facteur calcaire“ est différent pour les nombreuses plantes. Warthiadi parle de ce même facteur dans une étude spéciale. D'après les conclusions de Faak, pour paralyser l'effet nocif des sels de K et Na, des traces des composés de Ca sont suffisantes. Cependant, pour la neutralisation de la nocivité des sels de Mg et de Al, les quantités plus grandes de Ca sont indispensables. Si on tient compte de l'état optimal dans lequel se trouve la plante, sous le rapport de la teinte de ses feuilles, surtout premières, la quantité

de 10 gr. de  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$  dans la solution est la meilleure. Par conséquent, le facteur calcaire pour *Anchusa italica* serait 8-10:1.

Nous pouvons revenir maintenant à la question que nous avons posée dans la première partie de ce travail: la teinte des feuilles des plantes se développant dans la solution avec une quantité plus grande de  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ , pourquoi est-elle plus intense? Cette teinte est plus intense parce que les feuilles possèdent les chloroplastes normalement développés.

Dans ce cas, le développement normal des chloroplastes dépend de la quantité de Ca, et, partant, l'assimilation. Il est clair maintenant pourquoi les plantes sont d'un vert plus intense lorsqu'elles se trouvent dans une solution avec la quantité suffisante de Ca.

Etant donné que le Fe a une signification pour la teinte verte des feuilles, et Ca pour la constitution des chloroplastes, une question se pose: la teinte verte des feuilles des plantes mises dans la solution sans traces de  $\text{Fe}_2\text{Cl}_6$ , par quoi est-elle déterminée? Ici sont à prendre en considération les réserves en Fe contenues dans la graine. Et comme le Fe exerce une action catalytique sur la teinte, on doit admettre que même les quantités minimales de Fe sont suffisantes pour que la teinte verte apparaisse, — sous la condition toutefois que la quantité des composés de Ca soit suffisante.

## Conclusions.

1) *Anchusa italica* ne peut pas croître dans un milieu sans  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ . Les deux constituants de ce composé sont Ca et  $\text{NO}_3$ . Comme  $\text{NO}_3$  était mis à la disposition de la plante, sous forme de nitrate de K dans nos solutions, on ne peut pas parler de son absence mais seulement de celui de Ca. Il s'en suit donc que c'est à cause de l'absence de Ca que la plante en question ne peut pas croître.

L'absence de Ca entraîne plusieurs phénomènes, notamment:

a) Par suite de son absence, les phénomènes antagonistes peuvent apparaître, c. à d. les autres matières contenues dans la solution peuvent exercer une action nocive. Ainsi L o e w affirme que l'effet nocif des sels de Magnésium est empêché par l'addition de Ca.

b) L'absence de Ca entraîne les changements dans la constitution de la plante, notamment celle des plastides. Ce fait

est confirmé par les observations de Reed, Loew et Konowalow, et les miennes. En diminuant la quantité de  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$  dans la solution, les plastides de *Anchusa italica* se désorganisent petit à petit, pour perdre à la fin leur forme normale.

2) Dans la solution, où l'on remplaçait  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$  par  $\text{Sr}(\text{NO}_3)_2$ , la plante rabougrit. Sr n'est donc pas capable de remplacer Ca, bien que la solution contienne  $\text{NO}_3$  en quantité suffisante.

3) Dans la solution contenant une grande quantité de  $\text{Fe}_2\text{Cl}_6$  la plante rabougrit également. On sait du reste que les sels des métaux lourds exercent une action défavorable sur la plante, surtout en concentration plus forte.

4) Même en quantités minimales, Ca provoque une croissance active (il s'agit des plantes carbonatées). Cependant, la croissance ralentit si on augmente la quantité de Ca dans la solution. La croissance de la plante est donc en proportion inverse avec la quantité de nitrate de Ca dans la solution, jusqu'à une certaine concentration.

5) Le degré de l'état chlorotique est également en proportion inverse avec la quantité de  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ , c'est à dire avec l'augmentation de cette quantité dans la solution, la chlorose diminue.

6) Nous revenons à la question posée précédemment: de tous les cas de la croissance observés, lequel est normal pour la plante? Nous avons vu que *Anchusa italica* s'accroît d'une façon inégale dans les solutions avec la quantité variable de  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ . Les expériences montrent que cette plante s'accroît le plus rapidement dans la solution avec une petite quantité de ce sel, et que l'accroissement est d'autant plus petit que la quantité de  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$  est plus grande.

7) Si on compare la croissance de la plante dans les solutions contenant différentes quantités de  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$  avec les manifestations de la chlorose, on constate que ces deux phénomènes sont inverses. Dans la solution contenant une petite quantité de ce sel, les premières feuilles sont chlorotiques pendant que dans la solution avec une quantité plus grande de  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$  les premières feuilles sont normalement vertes.

8) E. Moltz (1907) dit que la chlorose est un état pathologique de la plante, se manifestant par la décoloration des feuilles et des pousses en général.

En tenant compte de ce fait, on peut constater :

a) les feuilles fortement allongées et chlorotiques des plantes mises dans la solution avec une petite quantité de  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ , ne représentent pas un état normal, l'organisme étant privé des parties si importantes que sont les chloroplastes ;

b) pour la constitution des chloroplastes de *Anchusa italica*, comme nous avons eu l'occasion de le voir, Ca est d'une très grande importance. C'est pourquoi

c) chez les plantes qui croissent dans une solution avec une quantité plus grande de Ca les premières feuilles sont d'un vert normal. On peut alors tirer pour *Anchusa italica* les conclusions suivantes :

9) Les feuilles fortement allongées dans les solutions contenant une petite quantité de  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$  représentent un état pathologique, pendant que les plantes mises dans les solutions avec une plus grande quantité de ce sel, bien qu'avec une croissance plus lente, sont normalement développées, étant complètes au point de vue constitutionnel. C'est pourquoi :

10) *Anchusa italica*, comme une plante carbonatée, supporte de grandes quantités de sels de Ca ; elle devient chlorotique si la quantité de ces sels devient plus petite.

(Institut de Botanique de la Faculté des Sciences, Beograd)

#### LITTERATURE

- Arrhenius O.*: Kalkfrage, Bodenreaktion und Pflanzenwachstum (1926).  
*Benecke W.*: Die zur Ernährung der Schimmelpilze nothwendigen Metalle (Jahrh. wiss. Bot. XXVIII p. 487.-1895).  
*Benecke W.* u. *Jost L.*: Pflanzenphysiologie (1924).  
*Boehm J.*: Über den vegetabilischen Nährwerth der Kalksalze (Sitzb. Akad. Wiss. Wien, math. - nat. Kl. LXXI Bd., I Abt., S. 287.-1875).  
*Bois F.* u. *Merkenschlager F.*: Die Lupine als Objekt der Pflanzenforschung (1923).  
*Colin H.* et *Lavison J. de Ruzf de.*: Absorbition comparée des Sels de Barium, de Strontium et de Calcium (Rev. gén. de Bot. 23, p. 337.-1910).  
*Czapek F.*: Biochemie der Pflanzen (Bd. I, II, III).  
*Faack K.*: Beitrag zur Frage der Funktionen des Kalzium in der Pflanze (Mittelungen d. landw. Lehrk. d. k. k. Hochsch. f. Bodenk. in Wien-1913).  
*Hansteen B.*: Über das Verhalten der Kulturpflanzen zu den Bodensalzen (Jahr. f. wiss. Bot., Bd. 47, S. 289.-1910).  
*Lavison, Jean de Ruzf de.*: Recherches sur la penetration des sels dans le protoplasme et sur la nature de leur action toxique (Ann. sc. nat. Bot. sér. 9, T. 14, p. 97, -1911).



- Liebenberg A. Ritter*: Untersuchungen über die Rolle des Kalkes bei der Keimung von Samen (Sitzb. Akad. Wiss. Wien, math. - nat. Kl. LXXXIV Bd., I Abt. S. 405, 1881).
- Loew O.*: Über die physiologischen Functionen der Calcium- und Magnesiumsalze im Pflanzenorganismus (Flora, 1892, S. 374-385).
- : Über die Wirkung von Strontiumsalzen auf Algen (Flora, 1911, S. 96).
- : Zur physiologischen Funktion des Calciums (Flora, 1913, S. 447).
- : Über das Kalkbedürfnis von Algen und Pilzen (Biol. Zentrbl. Bd. 45, S. 122. 1925).
- Mazé P.*: Chlorose expérimentale du maïs (Compt. Ren. Tome CLIII, 1912, p. 902).
- Mevius W.*: Kalzium-Jon und Wurzelwachstum (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 66. S. 183.- 1927).
- Molisch H.*: Die Ernährung der Algen (Sitzungsab. d. kais. Akad. d. wiss. in Wien Bd. CIV, Abt. I, 1895).
- : Mikrochemie der Pflanze (1913).
- Molz E.*: Untersuchungen über die Chlorose der Reben (Diss. 1907. Jena).
- Niklewski B.*: Über den Austritt von Calcium- und Magnesiumionen aus der Pflanzenzelle (Ber. deutsch. Bot. Gesellsch. XXVII, p. 224).
- Ritter L. v. Portheim* und *Samec M.*: Über die Verbreitung der unentbehrlichen anorganischen Nährstoffe in Keimlingen von *Vas. vulg.* (Flora, 99 Bd., 1909).
- Roux J.-A. Cl.*: Rapports des Plantes avec le sol et de la Chlorose végétale (1900).
- Roux M. E.*: Recherches sur la chlorose végétale provoquée par le carbonate de calcium. Note de MM: P. Mazé, Buot et Lemoigne (C. R. Ac. Sc. Paris, T. CLV, 1912, p. 435).
- Sachs J.*: Lehrbuch der Botanik, Leipzig 1924).
- Warthiadi D.*: Veränderungen der Pflanze, unter dem Einfluß von Kalk und Magnesia. München 1911.
- Wassermann F., Hoppf H.*: Grundriss der Anorganischen Chemie (1922)
- Wieler A.*: Pflanzenwachstum u. Kalkmangel im Boden (Berlin 1912).
- Willstätter R.* u. *Stoll A.*: Untersuchungen über die Assimilation d. Kohlensäure (1913).
-

# DIE KONIFEREN SÜDSERBIENS<sup>1</sup>.

— N. Košanin. —

## I. Wälder und Koniferen.

Nach dem Klima und seiner Bodengestaltung könnte Südserbien unter den walddreichsten Gegenden unseres Landes zählen. Es könnte das Ovče Polje, welches jetzt zum großen Teile einer Steppe gleicht, mit Waldungen bedeckt sein, ebenso Žeden, Karšjak, Suha Gora, Petrina und Stogova, dann auch jener gefaltete, graue und durch Wasser ausgewaschene Teil an dem linken Ufer des Vardar zwischen Gradsko und Demirkapija welcher so nackt und aller Vegetation entblößt ist, als hätte sich unlängst darüber ein ganzer Ozean an Wasser ergossen. Außer steinigem Geröll gibt es in Südserbien keine Gegenden, Gebirge und Oertlichkeiten, welche sich nicht in relativ kurzer Zeit mit Gehölzvegetation bedecken könnten. Denn das jährliche Pflanzenwachstum ist wegen der langen Vegetationsperiode, bedeutend größer als in den nördlichen Gegenden.

Heute sind natürliche und gut gehegte Wälder in Südserbien selten. Und was es an Waldungen gibt bestehen sie zum geringsten Teile aus Nadelhölzern, obwohl die Zahl baumartiger Nadelhölzer dort relativ sehr groß ist. Früher hatte ich dargetan, daß die Waldnadelhölzer in diesen Gebieten durch den Einfluß des Menschen verdrängt worden sind, und daß ihre geringe Beteiligung an der Zusammensetzung der Wälder nicht so sehr die Folge des Klimas, sondern des langandauernden und schädlichen Einflusses der Kultur ist<sup>2</sup>). Aber dieser Einfluß ist nicht die einzige Ursache der geringen und sporadischen Verbreitung der Nadelhölzer. Man muß in Betracht ziehen, daß Südserbien weder geographisch noch klimatisch gleichartig ist, und daß es

<sup>1</sup>) Diese Arbeit ist in serbo-kroatischer Sprache im Jahre 1925. in „Glasnik Skopskog Naučnog Društva“, Bd. I. erschienen. Sie wird hier in abgekürzter Form und mit Ergänzungen wiedergegeben.

<sup>2</sup>) N. Košanin, Nadelhölzer auf Šarplanina und Korab, 1911.

in seiner floristischen Zusammensetzung eine außerordentliche Mannigfaltigkeit aufweist<sup>1)</sup>). Es ist eine Gegend wo einige Florengebiete zusammentreffen und in einander gehen. In ihr haben viele Pflanzen Mitteleuropas ihre südliche, viele mediterrane ihre nördliche Verbreitungsgrenze erreicht. So sind fast alle Nadelbäume Mitteleuropas in Südsربيen an der Südgrenze ihrer Areale, während die Koniferen des östlichen Mediterrangebietes alle hier ihre nördliche Verbreitungsgrenze haben. Deswegen kann man weder von den einen noch von den anderen erwarten, daß sie an der Grenze ihres Verbreitungsareals ausgedehnte Waldkomplexe bilden. Außerdem finden alle diese Nadelhölzer in der Waldstufe der Gebirge Südsربيens einen gefährlichen Wettbewerber in der Buche, welche dort unter besseren klimatischen Bedingungen ist, als die Koniferen nördlichen und südlichen Ursprungs. Daraus erklärt sich die absolut dominierende Stellung der Buche in der Waldzone der Gebirge. Man muß hinzufügen, daß zu der Dominanz der Buche sehr viel auch der Mensch beigetragen hat. Das Klima hat es dort der Buche ermöglicht, unterstützt durch den Einfluß des Menschen, die Nadelhölzer auf jedem Boden und in jeder Höhe bis 2000 m. zu ersetzen. Außer der Schwarzföhre (*Pinus nigra*), welche ein Baum der montanen Stufe ist, sind alle anderen „baumartigen“ Waldkoniferen Südsربيens Gebirgsbewohner in der Höhe zwischen 1200 und 2000 m. In dieser Höhenstufe hat auch die Buche ihre maximale Entwicklung. Hier haben also die Nadelhölzer einen schweren Kampf mit der Buche zu bestehen gehabt. Die sehr beschränkte und inselartige Verbreitung derjenigen Nadelhölzer in Südsربيen, welche dort ihre Südgrenze haben, muß also nicht ausschließlich die Folge des menschlichen Einflusses sein, obwohl unter ihm ganz sicher die Fichte und Legföhre nicht nur sehr stark zurückgedrängt, sondern auch von manchen Gebirgen total verschwunden sind. Natürlich ist es heute nicht möglich mit Sicherheit festzustellen, welchen Anteil die einzelnen Koniferen an der Zusammensetzung der Wälder auf den Gebirgen Südsربيens im Altertum gehabt haben. Manchenorts weisen die Tradition im Volke und die topographische Nomenklatur darauf hin, daß Föhre, Tanne und Fichte viel weiter verbreitet waren, als sie es heute sind. Geschriebene und sonstige zuverlässige Dokumente gibt es nicht. Je-

<sup>1)</sup> Košanin, N. Geologische und geographische Momente in der Entwicklung der Flora Südsربيens. Festschrift für Prof. Cvijić.

denfalls eines ist sicher, und dies muß man sich vor Augen halten, wenn man sich die Verhältnisse der heutigen Vegetationsdecke Südserbiens erklären will, nämlich der langandauernde und sehr intensive Einfluß, den die primitive Volkswirtschaft auf die natürlichen Pflanzenformationen mit fast gleichmäßiger Stärke von der Ebene an bis zum höchsten Gebirgsgipfel ausgeübt hat. Unter der fünfhundertjährigen Türkenherrschaft wurde dieser Einfluß durch nichts abgeschwächt, noch gab es in der Tat irgend einen Schutz der Waldungen. Unter den vielen Ursachen des Vernichtens und Zurückdrängens der Wälder, welche an die Kulturbedürfnisse des Menschen gebunden sind, war in Südserbien die allerwichtigste und allgemeinste Ursache die Entwicklung der Viehzucht, in erster Linie der Schafzucht. Unter der Türkenherrschaft ernährte allein die Šarplanina auf ihren alpinen Höhen im Sommer über zwei Millionen Schafe. Dies war nur dadurch möglich, daß die Weidefläche auf die Rechnung des Waldes vergrößert wurde. Daher ist es notwendig darzutun, wie diese entwickelte und primitive Viehzucht die Veränderung der Pflanzendecke im Laufe der Zeit beeinflußt hat und wie es den Nadelhölzern und ihren Wäldern dabei ergangen ist, falls solche vorhanden waren.

Die Ebenen und das Vorgebirge bis zur Höhe von 900—1000 m. sind unter den Kulturen. Zwischen dieser und der alpinen Stufe ist der Gürtel der Wälder. In Südserbien erstreckt sich die Waldstufe ungefähr zwischen 1000 und 2000 m. vertikaler Distanz. Die Wälder sind zum größten Teile aus Laubbäumen. Eingeschoben zwischen der Kulturen- und der alpinen Stufe ist die Waldzone von zwei Seiten dem vernichtenden Einfluße des Menschen ausgesetzt, weshalb die Wälder meist verschwinden. Die alpine Stufe wäre auf den Gebirgen Südserbiens relativ schmal und auf die Höhe oberhalb 1800 m. beschränkt, denn das Klima erlaubt das Ansteigen der Buchenwaldes bis zu 2000 m. und die Gebirge überragen selten 2500 m. Tatsächlich ist die alpine Stufe sehr breit und reicht meist sehr tief unter ihre klimatische Linie hinab. Um die Weidefläche zu erweitern hat der Mensch die obere Waldgrenze herabgedrückt. Manchenorts ist die ganze Waldstufe entblößt und künstlich in Weideland umgewandelt. So besteht im westlichen Teile von Šarplanina tatsächlich keine Waldzone. Die ganze Erdfäche von der Ebene an bis zu den höchsten Spitzen dieses Gebirges ist ein nacktes Weideland. So ist es auch mit den anderen Gebirgen Südserbiens,

welche sanft abfallende Gelände haben und welche aus Schiefen oder Silikatgestein bestehen. Denn solche Gebirge sind unter den dortigen klimatischen Verhältnissen für die Weide besonders geeignet.

Die Erweiterung des Weidelandes ging selbstverständlich von der alpinen Stufe aus und auf diesem Wege mußten die Nadelhölzer als erstes Opfer fallen. Zuerst waren es der niedrige Wacholder (*Juniperus nana*) und die Legföhre (*Pinus mughus*), welche sich über dem Waldgürtel befanden, dann Fichte, Tanne, Molika, Munikakiefer und Rotföhre, welche den oberen Teil des Waldgürtels eingenommen hatten. Außerdem, daß die Nadelhölzer als erste dem Schlage ausgesetzt waren, waren sie auch am leichtesten zu vernichten, weil sie gut und schnell brennen und ihr Nachwuchs nur langsam erzielt wird. Noch heute kann man auf den Prokletien, der Šarplanina, Jakupica und Nidže sehen, wie ganze Nadelwaldkomplexe durch Brände vernichtet werden und wie sich an deren Stelle Wälder von Laubbäumen, am häufigsten Buchen, erheben. Besonders schwer können unter diesen Bedingungen sich die Wälder jener Nadelhölzer erneuern, welche im Gebiete die Grenze ihres Areals haben. Das ist nicht nur der Fall mit der Fichte und der Legföhre, sondern, auch mit der Tanne und der Rotföhre, welche dort beinahe an der Grenze ihrer südlichen Verbreitung angelangt sind.

Es ist natürlich, daß die Hirten die Waldungen an jenen Orten vernichtet haben, welche ihnen Weideland geben konnten, und daß sie ihn auf den steilen Berghängen, an steinigigen und schwer zugänglichen Plätzen belassen haben. Daher die Erscheinung, daß sich die Waldungen auf manchen Gebirgen nur an solchen für die Weide ungünstigen Plätzen erhalten haben. So ist es z. B. auf Šarplanina, wo sich auf den südlichen Abhängen fast nur kleine Waldoasen befinden, in welchen sich Überreste von Fichten und Legföhren erhalten haben. Natürlich ist an solchen Orten ein schweres Leben für alle Waldbäume und viele konnten sich auf ihnen nicht erhalten. Deshalb muß ihr heutiges Fehlen nicht bedeuten, daß sie auf dem Gebirge nicht gewesen sind. Für manche Nadelhölzer ist es nicht gleichgültig, wie die chemische Natur des Boden ist. Auf den Bergen Südserbiens wächst die Legföhre nur auf Kalkboden und deshalb war sie wahrscheinlich niemals auf dem Silikatteile der Šarplanina. Ebenso ist die Munikaföhre (*Pinus Heldreichii*) nur ein Bewohner der hohen Kalkgebirge im westlichen Teile der Balkan-

halbinsel und ist auch in Südserbien auf die kalkigen Teile von Prokletien, Koritnik und Šarplanina beschränkt. Dagegen ist die Molikakiefer (*Pinus peuce*) ein Waldbaum des Gebirges, welcher hauptsächlich auf Schiefer und Silikatunterlage wächst, weshalb auch ihre Verbreitung an die Gebirge mit solcher Zusammensetzung gebunden ist. Deshalb ist die Molikakiefer am häufigsten in Südserbien auf dem silikathaltigen Perister, auf dem Schieferboden von Nidže, Šarplanina, Korab und Prokletien. Nur soll man wissen, daß die größere Verbreitung der Molikaföhre als der Munikaföhre in unserem Süden nicht allein von der geologischen Zusammensetzung der Gebirge abhängt, sondern auch noch von zwei biologischen Eigenschaften dieser Föhre selbst. Neben der Eibe und Tanne ist die Molika der einzige Waldnadelbaum Südserbiens, welcher in bedeutendem Maße den Schatten verträgt, was ihr ermöglicht, daß sie im Wettkampfe mit der Buche nicht so leicht wie die Fichte und Rotföhre unterliegt. Außerdem verträgt die Molikakiefer leichter Kalkboden als die Munikaföhre Silikatboden, wenn nur die Erde tief und feucht ist. Diese Bedingungen trifft man auf der Höhe von über 1600 m. und auf den nördlichen Berghängen, welche nicht sehr steil sind.

Während die Viehzucht die Nadelwälder und andere Waldungen zur Erweiterung des Weidelandes zurückdrängt und vernichtet hat, haben die Nadelhölzer die Einwohner als Bauholz und Erwerbsquelle interessiert. Deshalb sind sie verdrängt und ausgerodet worden von beiden Seiten des Waldgürtels, von der Alpenregion und der Ebene bis sie auf manchen Gebirgen ganz verschwunden sind.

Die Nadelhölzer sind durch die Buche ersetzt worden so sehr es ihr der Mensch und die lokalen klimatischen Umstände erlaubt haben. Einzig die Tanne hat den Wettbewerb mit der Buche aushalten können, welche sie auch heutzutage auf allen höheren Bergen Südserbiens begleitet. Die heutige Verbreitung der Tanne, besonders ihre Beteiligung an der Waldzusammensetzung ist nicht nur das Produkt ihres Wettbewerbes mit der Buche. Sie war zweifellos auch sehr durch den Einfluß des Menschen bedingt.

Die allgemeine Verbreitung der Tanne auf den Gebirgen Südserbiens bedeutet, daß das Klima dort die Entwicklung reiner Tannenwaldkomplexe erlaubt, wie es deren tatsächlich heutzutage an manchen Abzweigungen des Nidže im Flußgebiete der Crna Reka gibt. Diese Tatsache ist von Bedeutung für die Frage der

Aufforstung unserer Gebirge im Süden. Dem muß man noch etwas anderes hinzufügen: daß sich die Tanne dort am meisten auf den nördlichen Gebirgslehnen erhält, welche schattiger und feuchter sind. Auf dem Karste von Karadžica und Dautica gegen Poreč zu, ferner im südlichen Teile von Jablanica und auf der Galičica sind für die Tanne der Boden und die Luft zu trocken.

In unser Gebiet reicht von Süden auch die griechische Tanne (*Abies Apollinis*) herein, welche auf Galičica über dem Ochridasee mit der gewöhnlichen Tanne, der Eibe, der Buche, dem Ahorn, der Linde und anderen Laubbäumen wächst. Es ist möglich, daß diese Tanne noch an anderen Orten nahe der griechischen Grenze wächst, aber es ist sicher, daß sie dort die Nordgrenze ihrer Verbreitung erreicht hat, und daß sie in der Zusammensetzung der Wälder Südsربيens keine bedeutende Rolle spielen kann. Irrtümlich wird sie für Ubavo auf Karadžica angeführt, wo nur die gewöhnliche Tanne wächst<sup>1)</sup>.

Bei der Ausrodung des Waldes hat sich der Mensch in Südsrbien nicht auf die Nadelhölzer beschränkt. Er hat auch die Buche und andere Bäume nicht geschont, mit welchen er seinen Bedarf an Brenn- oder Bauholz gedeckt hat. Zum großen Teile sind die Buchenwälder zwecks Ernährung der Haustiere, besonders der Ziegen, vernichtet worden, welche im Winter, mangels anderer Nahrung, Triebe und kleine Zweige der Buche fressen. Zu diesem Zwecke werden gewöhnlich die großen Bäume gefällt, aber am häufigsten stutzt man die Zweige zu. Dadurch wird die Buche knorrig und krüppelig, wie man sie häufig im Waldgürtel Südsربيens sieht. Dieses Schicksal ereilt außer der Buche auch besonders die Eiche. Aber Buche und Eiche erneuern sich durch Schößlinge, besonders wenn man junge Bäume fällt, so daß sich an Stelle des Hochwaldes ein dichter und niedriger Buschwald entwickelt. In Südsrbien bedeckten solches Eichen- und Buchenbuschwerk häufig ganze Gebirgslehnen und im Abschnitte zwischen Djakovica und Dečani und zwischen Peč und Mitrovica bedeckt Eichenbuschwerk große Flächen auch in der Ebene. Natürlich ist der Buschwald nicht nur die Folge des Waldschlages zum Zwecke der Ernährung des Viehs, sondern auch die Folge vieler anderer Bedürfnisse des Menschen. Es gibt Gegenden wo ganze Dörfer hauptsächlich von der Herstellung von

<sup>1)</sup> Adamović, L. Die pflanzengeographische Stellung und Gliederung der Balkanhalbinsel, 1909.

Holzkohle, vor allem aus Buchenholz leben. Dort werden Wald und Strauchwerk einfach wie gemäht. So lebte das Dorf Patiška unter dem Karadžica bis vor Kurzem vom Buchenwalde, welchen es in Holzkohle umgewandelt und in Skoplje verkauft hat. Deshalb gibt es dort keinen Buchenwald mehr, sondern an dessen Stelle erhebt sich stellenweise Tannenwald, welchem es, sobald er etwas gewachsen sein wird, ebenso wie dem Buchenwalde ergehen wird wenn man ihn nicht schützt. Der Fall ist für die Waldverhältnisse Südserbiens interessant, daß unter dem Einfluße des Menschen die Buche durch einen Nadelbaum ersetzt wird. Die Seite der Karadžica gegen Poreč und Dautica, welche dolomitisch und trocken ist, ist fast ganz in der Höhe von über 1000 m. mit Schwarzföhrenwald bedeckt und einige Dörfer leben von dem Harz der Föhre, welches sie durch Anschneiden der Bäume gewinnen. Deshalb gibt es in dem ganzen Gebiete nicht einen älteren unverletzten Föhrenbaum und bei der heutigen intensiven Exploitation von Harz droht Gefahr auch den Überresten des Föhrenwaldes, der zum Glück in diesem Gebiete nicht klein ist.

Der Tanne und Buche gesellt sich auf den Bergen Südserbiens auch die Eibe (*Taxus baccata*) zu, welche sporadisch im ganzen Prokletijengebiete von der Kette des Nidže und von Jablanica bis Belasica wächst. Sie ist Bewohnerin des Waldgürtels und des Gebirgsabschnittes auf dem Kalkstein aber in Demirkapija macht sie eine Ausnahme davon und wächst in dem Tale von Duboka Zelenika unter 800 m. auf Serpentin und zusammen mit dem Buchsbaum, *Corylus colurna*, *Prunus mahaleb*, *Pistacia terebinthus*, *Phillyrea media* und dem *Fraxinus Ornus*. Nirgends zeichnet sich die Eibe durch besonders häufiges Auftreten aus, aber es ist interessant, daß sie am häufigsten auf dem südlichen Grenzgebirgszuge zwischen Galičica und Belasica vorkommt.

Es ist schon einmal der niedrige oder kriechende Wacholder (*Juniperus nana*) in der alpinen Region erwähnt worden. Er kommt fast auf allen Gebirgen von der Höhe von über 1700 m. vor, aber auch er ist durch das Feuer von den Alpenweiden verdrängt worden, welche sein Hauptstandort sind. Auf den Kalkgebirgen ist er, wegen der trockenen Unterlage, viel seltener als auf dem Silikat und Schieferboden. Aber auch auf diesem findet er seine Verbreitung als ununterbrochene Decke nur auf den nördlichen Gebirgslehnen, wo er häufig tief in den Waldgürtel hinabsteigt. Die größte Verbreitung hat er in Südserbien auf dem Silikatteile



von Salakova und Golešnica im Vardarflußgebiete und auch auf manchen Teilen von Šarplanina (N. Košanin, Die Vegetation des Jakupicagebirges, 1911).

Von niedrigen und buschigen Nadelhölzern ist auf den Gebirgen Südserbiens der Sadebaum (*Juniperus sabina*) am seltensten, welcher, nach der heutigen Kenntnis der Flora unseres Südens, auf das westliche Mazedonien und auf den Prokletienstock beschränkt ist. Der Sadebaum ist der Bewohner des waldigen Gebirgsgürtels, aber auf dem Korab, über dem Dorfe Radomir, erreicht er in Massen die alpine Region, wo er sich mit dem niedrigen Wacholder mischt, während er auf dem Berge Koža über Mavrovo mit der Tanne, Buche und Haselnuß wächst und sich zwischen Galičnik und dem Dorfe Tresanče sogar in die Kulturregion herabsenkt. Aus dem Kulturgürtel reicht der gewöhnliche Wacholder (*Juniperus communis*) sehr oft bis hoch in die Waldregion. Dieser hat eine allgemeine Verbreitung in dem ganzen Gebiet und ist hauptsächlich der Bewohner der waldigen Vorgebirge und Mittelgebirge, aber in der Gegend nördlich von Šarplanina und auf dem Kosovo (500—700 m.) wächst er in der Ebene, wo wir ihn am häufigsten in dem zerstreuten Buschwerk von *Acer tataricum* und der Eiche finden, besonders im Abschnitt zwischen Djakovica und Dečani. Er ist viel verbreiteter auf Schiefer und Silikat als auf dem Kalkstein. Auf den bergigen Teilen der Kulturregion gesellt sich ihm in den Gebieten südlich von Šarplanina immer der *Juniperus Oxycedrus* bei, welcher ihn häufig ganz ersetzt. Der rote Wacholder ist der Bewohner des Kulturgürtels Südserbiens und wie uns bisher die Nadelhölzer der waldigen Alpenregion interessiert haben, müssen wir uns auch mit den Nadelhölzern des Kulturgürtels bekannt machen.

Auch in Südserbien ist der Kulturgürtel durch die Verbreitung der Eiche bezeichnet. Fast überall reichen die Kulturen bis zur Höhe, auf welcher die Eiche wild wächst. Das entspricht durchschnittlich der Höhe von 1000 m. Die Höhengrenze der Eiche ist natürlich auch hier keine Linie, sondern ein engerer oder breiterer Gürtel, welcher sich nicht immer auf der gleichen Höhe hält, sondern entsprechend der Exposition und der geographischen Lage der Gebirge osziliert. Manchenorts liegt die obere Grenze der Eiche unter 1000 m. Nahe der Südgrenze geht die Kultur auch auf größere Höhe. Ganz Südserbien steht unter dem beträchtlichen Einflusse des mittelländischen Klimas, deshalb

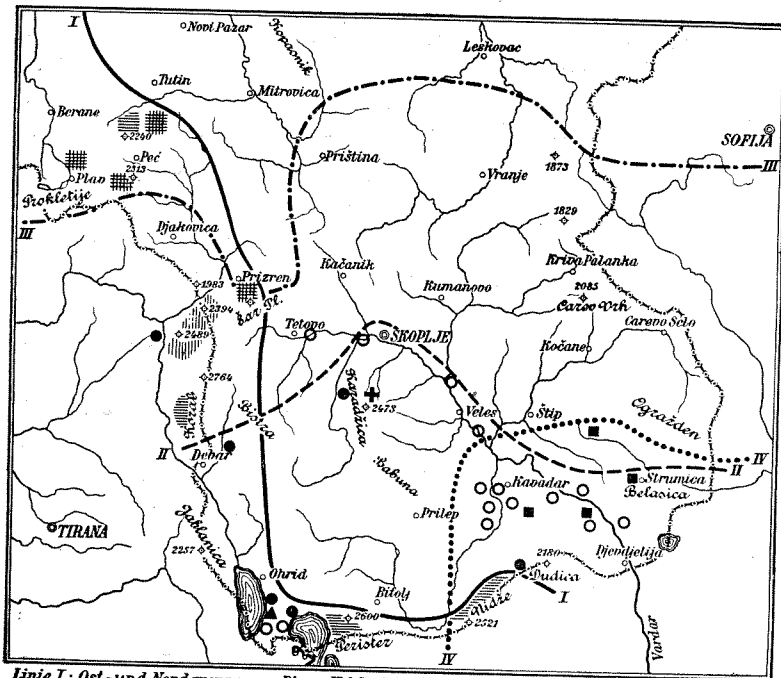
ist dort keine biologische Grenze scharf ausgedrückt. Einzelne Vegetationshöhenstufen gehen auf breitem Raume in einander über, nur ist der Übergang aus dem Waldgürtel in die alpine Region auf den Gebirgen Südserbiens in der Regel scharf abgetrennt, wie auch auf den übrigen Gebirgen der Balkanhalbinsel.

In der Kulturzone ist der Einfluß des Menschen auf die natürlichen Formationen am stärksten. Deshalb sind die Wälder in ihm seltene Erscheinungen. Wo solche sind, sind sie auf Plätze und Gegenden beschränkt, welche dem Menschen und den Haustieren nur schwer zugänglich sind. Solche Orte sind am häufigsten die engen, steilen und steinigten Schluchten fast aller größeren Flüsse Südserbiens. Es ist klar, daß die Wälder, unter solchen Verhältnissen, keine größere als lokale Bedeutung für das Wirtschaftsleben der Einwohner und für das Klima haben können. Aber die Flußengen mit ihrer spontanen, natürlichen Zusammensetzung und mit ihren primitiven Wäldern sind in anderer Hinsicht von großer Bedeutung. Das sind natürliche Sammelplätze, in welchen sich zum großen Teile die floristische Vergangenheit des ganzen Gebietes widerspiegelt. In diesen Schluchten haben sich viele spezifische Pflanzenarten aus ferner Vergangenheit erhalten. Den günstigen lokalen klimatischen Verhältnissen, welche in den Flußengen Südserbiens herrschen, ist es zu verdanken, daß sich in ihnen bis heute zwei Nadelhölzer erhalten haben.<sup>1)</sup> Das sind zwei baumartige Wacholderarten, welche in unserer Gegend die Nordgrenze ihrer Verbreitung haben (*Juniperus excelsa* und *foetidissima*).

Auch in Südserbien gibt es in der Kulturregion kein größeres Waldgehege, wo sich auch nur im Kleinen die natürlichen Wälder erhalten haben. Aber es gibt ganze Gegenden, wo es in der Nähe der Ansiedlungen nicht einen hohen Baum gibt. In der Ebene von Pelagonien kann sich der Mensch selten im Schatten eines Baumes ausruhen. In dem Kulturgürtel ist dasjenige was nicht Saatland ist, entweder nackte, dürre Gemeindewaide oder teilweise Strauchwerk. Das Strauchwerk ist nirgends eine natürliche, sondern eine Kulturformation, welche nur mittelbar die Folge des Klimas

<sup>1)</sup> Wie große Bedeutung für die Erhaltung der mediterranen Pflanzen das gemäßigte Klima der Flußengen hat, sieht man an der großen Anzahl immergrüner Gesträuche und Bäume in Demirkapija auf dem Vardar und im dem Tale der Crna Reka. Eine wahre Überraschung ist es, daß in den Schluchten der Crna Reka der *Arbutus andrachne* wächst, ein immergrüner Baum aus dem Küstengebiet des östlichen Mittelländischen Meeres.

ist. Denn die grüne Pflanzendecke krautiger Pflanzen, von welchen sich die Haustiere ernähren, verschwindet häufig infolge der Dürre in diesen Gebieten schon zur halben Sommerszeit. Die Haustiere sind gezwungen, sich in dieser Jahreszeit von Blättern und kleinen Schößlingen der Holzpflanzen zu ernähren. Deshalb ist alles Gehölz von Wuchs als wäre es mit der Scheere zugestutzt: verkümmert und niedrig. Sogar der dornige Christdorn ist nicht verschont, noch auch der stachelige Wacholder. Die Folge dieses ständigen „Stutzens“, welches sich im Sommer täglich von Jahr zu Jahr vollzieht, ist, daß die Bäume und Gesträuche häufig niedrig und an die Erde geschmiegt bleiben. Es mußten unter diesem Prozeß auch die niedrigen Nadelhölzer des Kulturgürtels leiden, der rote und der gewöhnliche Wacholder, welche durch Brand vernichtet werden.



Linie I: Ost- und Nordgrenze von *Pinus heldreichii* ▨ und *P. peuce* ▨  
 Linie II: Nordgrenze von *Juniperus excelsa* ○ und *J. foetidissima* ●  
 Linie III: Südgrenze von *Picea excelsa* + Linie IV: N-grenze *Pinus peuce* ■  
 ▲ *Abies cephalonica*

Weniger sind der Ausrodung jene zwei baumartigen Wacholderarten ausgesetzt, welche ich kurz vorher erwähnt habe, und welche vom Süden längs des Vardar in unser Gebiet treten. Alle beide sind orientalische Arten, welche vor den Härten des Klimas

im Kampfe ums Dasein Schutz in den tiefen Flußbetten gefunden haben, wo die Vegetation häufig vollständig auch von dem Kultureinflusse geschützt ist. Das sind *Juniperus foetidissima* und *J. excelsa*. In Südserbien finden wir sie nur im Gebiete zwischen Vardar, Crni Drim, Radika und an der Grenze gegen Griechenland. Die Verbreitung ist natürlich eine sporadische und lokal häufig unbedeutend, nur in einigen Exemplaren. Daher sind diese Wacholderarten mehr ein seltener und lokaler Schmuck, als daß sie als Waldelement hervortreten würden. Nur in dem Engpaß von Demirkapija und in dem schluchtartigen Tale von Crna Reka im Abschnitte Morihovo nimmt *Juniperus excelsa* auf größeren Strecken an der Zusammensetzung des lichten Waldes teil, wo sie stellenweise das dominierende Element bildet. *Juniperus excelsa* ist im Gebiete den Einwohnern unter dem Namen „Tisa“ (s wird als ss ausgesprochen) wohlbekannt. Die eigentliche südslavische „Tisa“ (Eibe) wird am unteren Vardar „Lima“ genannt. Die Verbreitung dieser Wacholderart ist in Südserbien sehr zerstreut. Am häufigsten kommt sie im Gebiete am unteren Vardar vor, besonders in der Enge von Demirkapija, wo sie auf dem Serpentin stellenweise kleinere Bestände bildet. Die Serpentinunterlage zieht sich auch in der Enge der Crna Reka vom Kloster Pološki stromaufwärts hin. Auch hier bildet sie kleinere Wäldchen, in denen sie als 6—8 Meter hoher Baum wächst. In der Baumform sieht man sie noch am Zusammenflusse von Pčinja und Vardar beim Dorfe Kožlje, wo sie auch größtenteils auf dem Serpentin vorkommt. In der Schlucht von Rajačka Reka bei Drenova auf dem Wege Gradsko-Prilep kommt *Juniperus excelsa* meist in Strauchform vor, wie auf ihren beiden nördlichsten Standorten im Vardartale, nämlich in der Treskaschlucht beim Dorfe Šiševo und in der Vardarschlucht beim Dorfe Raduša nordwestlich von Skoplje. Außerhalb des Zufluß-Gebietes von Vardar kommt *J. excelsa* noch auf den Ufern der beiden großen mazedonischen Seen, des Ochrida- und Prespasees, vor. Dort, wie in der Treskaschlucht, gesellt sich ihr die Schwesterart *J. foetidissima* zu<sup>1)</sup>. Doch steigt diese Art bedeutend höher als *J. excelsa* an. So kommt sie auf dem Kožuh und Sokol im Nidžestocke und Galičica und Karadžica in einer Höhe von über 1500 m. vor, während *J. excelsa*

<sup>1)</sup> Siehe: Košanin, N. Verbreitung einiger Baum- und Strauch-Arten in Südserbien. Magy. Bot. Lapok, 1926, 116. — Petrović, Dragoljub (in Šumarski List 1925., 576) führt irrtümlich für Demirkapija *J. sabina* an, statt *J. excelsa*.

nur in den submediterranen Oasen mit immergrünen Sträuchern wächst. Die größere Widerstandsfähigkeit der *J. foetidissima* zeigt sich auch in ihrer weiteren Verbreitung gegen Norden. Bei Bican in Nordalbanien hat sie den nördlichsten Standort.

Die Schwarzföhre (*Pinus nigra*) ist im ganzen Gebiete sporadisch verbreitet, aber von den Waldungen dieser Föhre kann in Südserbien kaum die Rede sein. Mir ist ein solcher Wald nur bei Alšar und auf Karadžica bekannt. Meist findet man einzelne Bäume in der Nähe der Ansiedlungen als Reste früherer Schwarzföhrenwälder, von welchen man noch heute etwas zu erzählen weiß. Das Dorf Borovci z. B. führt seinen Namen sicher nach dem „bor“ (Föhre), obwohl heute in der weiten Umgebung dieses Dorfes kein Föhrenbaum zu sehen ist. Das Dorf liegt im Tale des Schwarzen Drim, wo nur die Schwarzföhre in Frage kommen kann.

Die Schwarzföhre kommt in Südserbien in zwei Varietäten vor, als *austriaca* und *Pallasiana*. Die erste ist hauptsächlich auf die Gebirge beschränkt, wo sie meist in bedeutender Höhenlage wächst. So findet man sie auf der Jakupica in Gesellschaft von *Pinus Mughus* bei 1700 m. und auf der Westseite von Karadžica schließt sie bei gleicher Höhe den Waldgürtel ab. Die Varietät *Pallasiana* ist auf das Vardartal südlich von Skoplje beschränkt. Sie wächst bei Strumica und in der Umgebung von Djevdjelija in Gesellschaft von immergrünen Sträuchern wie *Quercus coc-cifera*, *Phillyrea media* und *Cistus villosus*. Nur bei Alšar bildet sie einen reinen Bestand.

Orographische und lokal klimatische Verhältnisse auf der Westseite von Karadžica haben die Inversion in der Verbreitung der Schwarzföhre und Buche verursacht. Die steilen südwestlichen Gebirgslehnen bestehen aus Dolomit und sind im Sommer so warm und trocken, daß sich dort in dem Waldgürtel die Buche nicht behaupten konnte. Sie ist auf die engen, feuchten und gegen Norden zugekehrten schluchtartigen Einschnitte am Rande des Treskatales angewiesen, wo sich ihr als Unterholz *Buxus sempervirens* zugesellt. Eine solche Stelle ist auch in Kozji Dol zwischen den Dörfern Breznica und Zdunje. Dagegen besiedelt die wärmeliebende und Trockenheit vertragende Schwarzföhre die Dolomithänge der Karadžica bis 1700 m. hinauf.

## II. Übersicht der Nadelhölzer Südserbiens<sup>1)</sup>.

In den vorangehenden Zeilen sind alle Nadelhölzer erwähnt, welche in Südserbien wild wachsen. Ich wünschte zuerst ein Bild von der Teilnahme der Nadelhölzer an der Waldzusammensetzung zu geben und außerdem auf die Ursachen hinzuweisen, welche in historischer Zeit die Reduzierung der Nadelholz- und der übrigen Wälder hervorgerufen hat. Im folgenden soll nur eine kurze Übersicht über die Verbreitung der Nadelhölzer gegeben werden.

*Taxus baccata* L. In Demirkapija mit immergrünen mediterranen Sträuchern, auf der Nordseite des Nidžezuges im Buchen- und Tannenwalde zwischen 1500—1900 m., auf der Karadžica mit der Buche, Tanne, Rotföhre und *Ilex Aquifolium* und auf dem Zeletin im Prokletienstocke mit *Pinus Heldreichii*.

*Pinus silvestris* L. Diese Föhre bildet nirgends Bestände, sondern kommt überall einzeln im oberen Rande des Waldgürtels vor. Etwas häufiger ist sie nur auf dem Kozjak und Golubac im Nidžestocke.

*Pinus halepensis* Mill. kommt nur angepflanzt in der Gegend von Djevdjelija vor.

*P. Mughus* Scop. Diese Föhre bildet Bestände nur auf den Prokletijen zwischen Koprivnik und Žljeb, der Nordseite von Šarplanina (Ošljak, Hodžabalkan) und auf der Jakupica. Auf dem letzten Standorte hat die Legföhre ihre südliche Verbreitungsgrenze. Im Gebiete kommt sie nur auf dem Kalkstein und in der Höhe von 1700 bis 2400 m. vor.

*Pinus Heldreichii* Christ (= *P. leucodermis* Antoine). Diese endemische *Pinus*- Art bildet auf Kalkstein im Prokletienstocke, auf Šarplanina und Jalica (an der albanesischen Grenze) reine Wälder in einer Höhe zwischen 1500—2000 m.). Auf dem Paštrik und der Galičica sind nur einzelne Bäume zu sehen.

*Pinus nigra* var. *austriaca* kommt zerstreut auf den meisten hohen Gebirgen Südserbiens in dem Waldgürtel in der Höhe oberhalb 1000 m. vor, dagegen hält sich var. *Pallasiana* in niedrigeren Lagen im Flußgebiete vom Vardar (Siehe Karte).

*Pinus peuce* Gris. kommt mit Buche und Tanne zusammen und ist meist auf die Nordseite der Gebirge beschränkt. Ihre Höhenzone hängt von der Exposition und der Unterlage ab. Diese Föhre ist nämlich in ihrem Verbreitungsgebiete auf Sili-

<sup>1)</sup> Siehe die Karte.

katunterlage angewiesen. Daraus erklärt sich zum großen Teile auch ihre heutige Verbreitung. Nur in größerer Gebirgshöhe geht sie auch auf die Kalkunterlage über. So z. B. auf dem Mramor im Nidžestocke bei 1800 m. und auf dem Žljeb bei Peć bei 1700—1800 m. Ihr niedrigster Standort ist bei 900 m. am Nordfuße vom Perister.

*Abies cephalonica* var. *Apollinis* Hal. kommt im Gebiete nur auf der Westseite vom Galičica-Gebirge oberhalb Ochridasee vor. Bis dorthin reichen vom Süden aus auch *Prunus prostrata* und *Acantholimon echinus*.

*Abies alba* Mill. ist unter allen baumartigen Koniferen das häufigste Waldelement. Die Tanne wächst fast auf allen Gebirgen Südserbiens, welche die Höhe von 1200 m. überragen. Sie ist fast ein ständiger Begleiter der Buche. Einen reinen Bestand bildet sie nur auf der Nordseite von Nidže (Ort Jelak).

*Picea vulgaris* Lk. kommt als Hauptelement im Walde nur auf der Nordseite von Prokletien (zwischen Plav und Moistir) und von Šarplanina (Ošljak) vor. Südlich der Šarplanina wurde sie nur noch auf der Nordseite von Salakova beobachtet. Ihre Höhenstufe liegt an den genannten Gebirgen zwischen 1600 und 1800 m. Es ist auffallend, daß sowohl die Fichte als auch die Leföhre die Gebirge im westlichen Teile des Gebietes meiden, obwohl dieselben eine Durchschnittshöhe von 2000 m. erreichen. So fehlen diese beiden Koniferen auf dem ganzen Gebirgszuge von Prokletien an über Paštrik, Koritnik, Jalica, Korab, Stogova bis Galičica.

*Juniperus communis* L. hat allgemeine Verbreitung im Gebiete. Sie erstreckt sich hoch in die Voralpenstufe, wo sich ihr die var. *nana* zugesellt. Auf dem Rande der Kosovoebene, sowie auch in der Ebene von Metohia ist *J. communis* ein Element der Šibljakformation.

*Juniperus communis* var. *nana* Willd. ist charakteristisch für die alpine Stufe fast aller Gebirge im Gebiete. Sie ist jedenfalls viel häufiger auf dem Silikatboden als auf dem Kalkgebirge, häufiger auch auf der Nord-, als auf der Südseite der Gebirge, wo sie mit *Bruckenthalia* oft große Flächen ganz überdeckt.

*Juniperus Oxycedrus* L. Diese Wacholderart kommt südlich von Šarplanina allgemein in der Bergstufe bis 1000 m. vor. In den Tälern von Crna Reka, Treska (im Poreč), sodann an der Westseite von Galičica und am Südfuße von Šarplanina begegnet man oft 6—8 m. hohen Bäumen dieses Wacholders.

*Juniperus foetidissima* Willd. hat fast die gleiche horizontale Verbreitung in Südserbien wie die folgende Art, wie aus der Karte zu sehen ist. In vertikaler Richtung hat sie aber eine viel größere Amplitude als *J. excelsa*.

*Juniperus excelsa* M. B. (Siehe Karte).

*Juniperus sabina* L. kommt nur im westlichen Teile des Gebietes, im Gebirgszuge vor, der das Tal von Crni Drim von Osten absperrt und den die Fichte und Legföhre meiden. Sie ist auf Bistra, Korab und Prokletien beschränkt. Auf dem Korab geht sie auf der Westseite in die alpine Region über.

*Cupressus sempervirens* kommt in Südserbien nirgends wildwachsend vor. Die Angabe von Stojanov<sup>1)</sup> beruht auf einer Verwechslung, wie der Autor mir mitteilt. Angebaut sieht man heute die Cypresse nur am Ochridasee beim Kloster Sv. Naum.

---

<sup>1)</sup> Stojanov, N. Thrazische und mazedonische Herbarmaterialien von Th. Nikoloff. — Zeitschr. bulgar. Akad. d. Wiss. 47 (1928), S. 61.



## DIE VERBREITUNG DER *CASTANEA SATIVA* IM KÖNIGREICHE S. H. S.<sup>1)</sup>.

VON N. Košanin.

Die Gesamtfläche unter *Castanea sativa* dürfte in Südslavien ungefähr 60.000 Hektar betragen. Diese Fläche setzt sich natürlich aus vielen größeren und kleineren Kastanienwäldern und Hainen zusammen. Wie ein Blick auf die beiliegende Karte zeigt, sind es zwei Provinzen im Lande, wo die zahme Kastanie größere und einheitliche Fläche deckt. Diese Gegenden liegen an den zwei entgegengesetzten Enden der Längsachse des Landes, nämlich in Slovenien-Kroatien und im Südserbien. Andere Standorte der Kastanie sind inselartig zwischen diesen zwei Gebieten zerstreut. Sie liegen beiderseits des Dinarischen Gebirgszuges, welcher sich von NW nach SO parallel der Ostküste des Adriatischen Meeres hinzieht, den Triglav mit dem Nidžezuge in Mazedonien verbindet, gegen NO allmählich in die Ebene übergeht und gegen das Meer steil abfällt. Dieser Gebirgszug ist sowohl eine Wasser- als auch Klimascheide im Lande. Außerdem hat der zum Meere geneigte Teil des Gebirgslandes zum großen Teile den Charakter des Karstes. Schon aus diesem Grunde ist dieser Teil für die Kastanie wenig geeignet, denn dieser Baum verträgt weder die Trockenheit noch den Gehalt an Kalziumkarbonat des Karstes, obwohl dieser Landstrich sonst klimatisch für ihn am besten geeignet wäre. Wo die Kastanie im Karstgebiete heute vorkommt, ist sie auf die entkalkte „terra rossa“ oder auf eine andere kalkarme Unterlage angewiesen. Es ist also kein Wunder, daß die Kastanie im Karstgebiete relativ weniger verbreitet ist als östlich des Dinarischen Gebirgszuges, wo das Klima für sie weniger günstig ist. In diesem östlichen und nordöstlichen Abschnitte des Landes ist die Verbreitung der Kastanie

<sup>1)</sup> Dieser Artikel ist ein kurzer Auszug aus einer Abhandlung, welche in der Festschrift des Südslavischen Forstvereines (1926, S. 569.) in serbo-kroatischer Sprache erschienen ist.

eigentlich auf das Vorgebirge des Dinarischen Gebirgszuges angewiesen. Die ganze Ebene (östlich vom 17. Meridian) um die großen Flüsse: Sava, Drava und Donau ist ohne Kastanie. Dies kommt hauptsächlich daher, daß hier das Klima für die Kastanie zu kontinental ist. In der pannonischen Ebene beträgt die jährliche Temperaturschwankung 68° C. In Žombolja im Ostbanat wurde — 29,2° C, in Bukovo in Nordostserbien — 28° C und in Belgrad — 26,2° C notiert, während das Maximum im Sommer über 40°C erreichen kann<sup>1)</sup>. Auch F e k e t t e und B l a t t n y<sup>2)</sup> schreiben das Fehlen der Kastanie in der pannonischen Ebene der zu niedrigen Temperatur zu. Es muß aber betont werden, daß diese große Niederung auch den starken Luftbewegungen ausgesetzt ist, und daß sie zum großen Teile mit Löß überdeckt ist, welcher sehr kalkreich ist (15—20% CaCO<sub>3</sub>). Die Kastanie verträgt bekanntlich weder windige Standorte noch kalkreiche Unterlage. Im Lande gedeiht sie am besten in dem Vorgebirge, auf welches auch der Obstbau hauptsächlich angewiesen ist. Auch die hügelige Šumadija scheint für das Gedeihen der Kastanie wenig geeignet zu sein. Wenigstens kommt sie dort auch angebaut nicht vor.

Die große Verbreitung der Kastanie im nordwestlichen und südöstlichen Winkel des Landes erklärt sich hauptsächlich aus den klimatischen Verhältnissen dieser Provinzen. Ausgenommen die relativ schmale Küstenzone und einen Teil von Südserbien hat das ganze übrige Land das Regime des kontinentalen Gebirgsklimas, welches fürs Gedeihen der Kastanie nicht günstig ist. Deswegen ist dieser Baum im Lande meist auf geschützte Lagen bis zur Höhe von 800 m. angewiesen. Da die Gebirge des Dinarischen Zuges 40% der Fläche des ganzen Landes einnehmen, also eine Fläche von rund 100.000 Km<sup>2</sup>, wo die Kastanie nicht gedeihen kann, so wird ihre sporadische Verbreitung beiderseits des Gebirgszuges verständlich. Die riesige Fläche der kompakten Gebirgsmasse füllt das Dreieck aus, dessen Ecken in Senj in Norddalmatien, in Bar in Montenegro und bei Kruševac in Serbien liegen. Die Mehrzahl der Standorte der Kastanie liegt außerhalb dieses Dreiecks. Der Kastanie ist wie dem Weinstocke eine lange Vegetationsperiode notwendig, somit also ein langer und milder Herbst. Diese Bedingung ist im Küstenlande und in

<sup>1)</sup> Vujević, P., Das Klima des Königreiches S. H. S. (serbisch). Festschrift für J. Cvijić, 1924., 625.

<sup>2)</sup> Fekette, L. und Blattny, T., Die Verbreitung der forstlich wichtigen Bäume und Sträucher im ung. Staate. I, 98, 1914.

Südserbien erfüllt. Der milde Herbst im Kessel des Ochridasees (beinahe 700 m. über dem Meere) kommt teilweise von den thermischen Eigenschaften der großen Wassermenge des Sees. Hier findet die Kastanie besonders günstige klimatische Bedingungen für ihr Gedeihen.

Vergleicht man das Klima der beiden Kastanienprovinzen im Lande, so sieht man, daß sich die beiden in Bezug auf die Niederschlagsmenge fast gleich verhalten. Beide Provinzen liegen in Gebieten, wo das Regime der Niederschläge während der Vegetationsperiode einen Übergangscharakter zwischen dem adriatischen und mitteleuropäischen hat. So haben nicht nur NW Bosnien (Krajina) und Westkroatien, sondern auch Westslavonien das Maximum der Niederschläge im Oktober. Der NO von Bosnien und Serbien haben das Junimaximum. Die jährliche Niederschlagsmenge ist im Verbreitungsgebiete der Kastanie im Königreiche nirgends unter 500 mm. Sie ist bedeutend größer in Gegenden nördlich des Prokletienstockes und zwar auf der adriatischen sowie auf der pannonischer Seite des dinarischen Gebirgszuges. So ist die Kastanienprovinz Südserbiens zwar etwas trockener, als die Provinz Kroatien - Slovenien, sie ist aber dafür wärmer und hat einen längeren Herbst. Der warme und trockene Sommer Südserbiens, besonders in Gegenden südlich der Šarplanina, hat es der Kastanie ermöglicht bedeutend höhere Lagen zu besiedeln, als in Slovenien und Kroatien. Auf den Südlehnen der Šarplanina erreicht die Kastanie stellenweise fruchtend die Höhenlage von über 1000 m., während sie in ihrer nordwestlichen Provinz (in Slovenien) kaum 600 m. erreicht.

Fast die ganze kroatisch - slovenische Provinz der Kastanie liegt im oberen Flußgebiete der Save. In der oberen Hälfte des Flußes Kupa schiebt sich im breiten Bogen eine Karstfläche vom Westen in die Provinz der Kastanie ein. Dadurch und infolge der orographischen und geognostischen Verhältnisse des Gebietes hat die Fläche, auf welcher die Kastanie wächst, eine sehr unregelmäßige Begrenzungslinie. Man könnte sie folgenderweise ziehen: Die Westgrenze fängt etwas westlich von Tržić an und verläuft nach Süden westlich von Škofija Loka ungefähr bis Vrhnika, von wo aus sie sich nach Osten richtet und über Šmarje bis zum Heiligen Janež geht. Von diesem Orte an verläuft die Linie gegen Süden bis zum Orte Heil. Peter, dann südwestlich bis Kočevje, um von hier aus die Richtung SO zu nehmen und über Vanja Loka bis zum Vrbovsko in Kroatien

zu gehen. Weiter sieht man die Grenze von Vrbovsko über Ogulin, Bihać und Kostajnica, dann längs des Flußes Una bis Dubica an der Save gehen. Bei Dubica verläßt die Linie Bosnien und geht nach Slavonien über Jasenovac über, streift die südlichen Abzweigungen von Psunj und Papuk und endet etwas westlich von der Stadt Našice. Zwischen Našice und Novi Morof deckt sich die Grenze mit der Wasserscheide zwischen Save und Drau. Von Novi Morof an verläuft die Ostgrenze ungefähr über Varaždin und Čakovac bis zur Mündung der Lendava in die Mur. Im weiteren Verlaufe gegen NW hält sich die Grenzlinie zunächst der Grenze zwischen S. H. S. und Ungarn, um dann über Mursks Sobota und Radgona in die Gegend von Maribor überzugehen. Die Nordgrenze der Kastanie in Slovenien bilden zwischen Tržič und Maribor die Südhänge der Kamniški Alpi (Steiner Alpen) und der Pohorje. Natürlich sind die angegebenen Grenzen etwas approximativ und abgerundet. Sie entsprechen jedoch im ganzen der heutigen Verbreitung der Kastanie in dieser Provinz. In meiner anfangs zitierten Abhandlung habe ich alle Standorte der Kastanie angeführt und ich muß auf sie verweisen. Ich führe hier nur diejenigen politischen Bezirke in Slovenien an, wo die Kastanie am meisten verbreitet ist. Es sind die Bezirke: Krško, Novo Mesto, Brežice, Celje, Ptuj und Maribor.

In Kroatien ist das Flußgebiet der Kupa die eigentliche Gegend der Kastanie, insbesondere der Teil, den die Linien umschließen, welche die Orte: Petrinja, Karlovac, Slunja, Dvor und Kostajnica verbinden. Natürlich hat die Kastanie auch in dieser Gegend keine allgemeine Verbreitung, sondern sie bildet lokal größere oder kleinere Wälder, allein oder in Gesellschaft der Eiche und Buche. In Slovenien kommt sie auch mit der Fichte zusammen vor. Aus den Berichten der staatlichen Forstämter aus Kroatien und Slovenien geht hervor, daß die Kastanie dort heute nirgends angepflanzt und gepflegt wird. Im Gegenteil sie wird überall schonungslos gefällt und verdrängt wie vor 80 Jahren<sup>1)</sup>. Dasselbe gilt auch für andere Standorte der Kastanie. Etwas mehr wird sie in Südserbien geschont, wo ihre Ausbreitungsexpansion wegen der trockeneren Vegetationsperiode viel schwächer ist als in ihrer kroatisch-slovenischen Provinz. Außerdem wird die Kastanie im Süden mehr als Nutzbaum geschätzt. Da die Kastanie in ihrer vertikalen Verbreitung im Lande an

<sup>1)</sup> Schlosser, Correspondenz. Österr. Botan. Wochenschrift, 1852, 320.

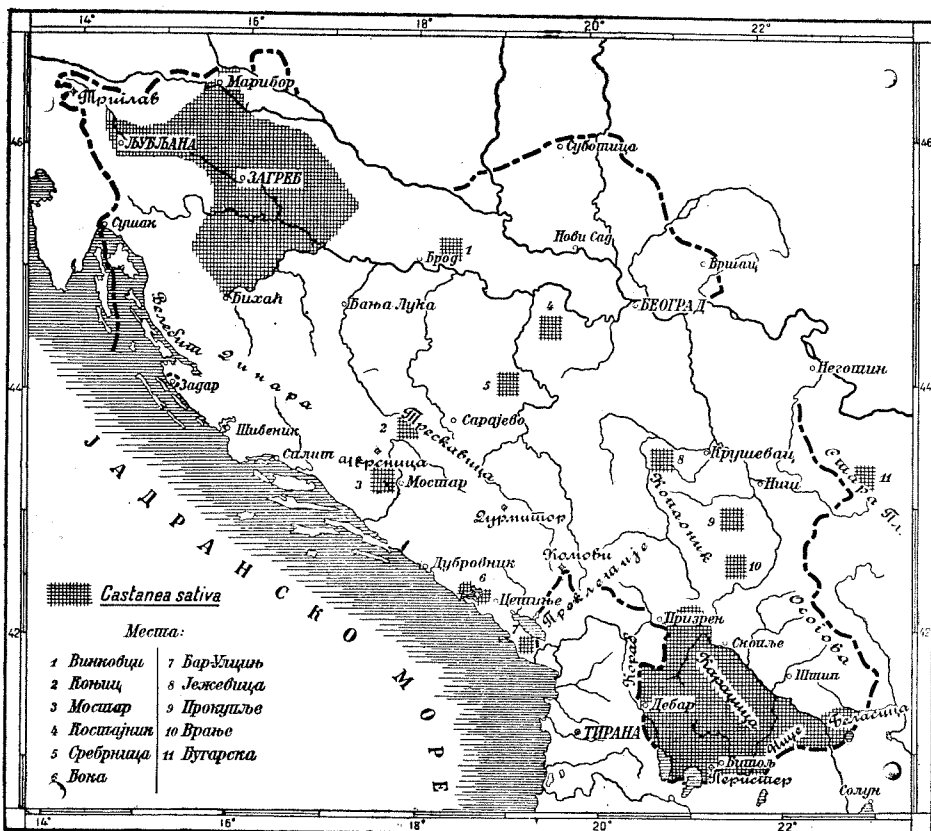
das Vorgebirge gebunden ist, und zwar je südlicher desto mehr, so wird sie mit der Vermehrung der Bevölkerung immer mehr durch andere Kulturpflanzen verdrängt. In Südserbien kommt sie selten unter 500 m. vor und ist auf solche Standorte beschränkt, welche für andere Kulturen nicht taugen.

Die zweite Provinz der Kastanie erstreckt sich auf die Gebiete von Altserbien und Mazedonien. Sie liegt südlich von den Prokletien und umfaßt die Flußgebiete des Vardar und des Crni und Beli Drim. Somit steht der westliche und nördliche Teil dieser Provinz klimatisch unter dem Einfluße des Adriatischen, der südöstliche Teil des Aegeischen Meeres. Der erste Teil hat etwas größere Niederschlagsmenge während der Vegetationsperiode, als der zweite und deswegen ist er fürs Gedeihen der Kastanie auch günstiger. Tatsächlich bildet die Kastanie in diesem Abschnitte große Waldkomplexe. Der ganze Nordrand von Šarplanina, welcher dem Flußgebiete des Beli Drim angehört, und der SW—Rand von Prokletien zwischen Djakovica und Peć ist durch die Kastanie charakterisiert. Besonders schöne Kastanienwälder und Haine tragen die Südhänge von Bogičevica und Koprivnik zwischen dem Dorfe Junik, dem Kloster Dečani und der Stadt Peć. Diese Kastanienzone geht über den Sattel Čafa Prušit nach Nordalbanien über und breitet sich auf der Serpentinfläche aus, welche vom vereinigten Drim zwischen Ljumkula und der Ruine Spaš durchschnitten wird. In dieser Gegend kommen reine Kastanienwälder vor<sup>1)</sup>, in welchen *Erica carnea* stellenweise als Unterwuchs den Boden bedeckt. In dem Tale des Schwarzen Drim sieht man die Kastanie in der Gegend von Debar und am Rande des Ochridasees. In der Gegend dieses großen Sees begegnet man der Kastanie fast überall, wo der Boden nicht aus Kalkstein besteht. Besonders schöne Haine bildet sie am Westrande des Sees unter dem Gebirge Jablanica, zwischen den Dörfern Kalište und Jablanica. Hier wächst sie meist auf den mächtigen Schichten von *terra rossa*.

Dank den orographischen und geognostischen Verhältnissen im Flußgebiete von Vardar hat die Kastanie dort fast allgemeine Verbreitung. Sie fehlt nur in den großen Ebenen von Ovče Polje, Tikveš und Pelagonien. Sie kommt aber an Gebirgshängen am Rande aller Ebenen angepflanzt oder wild vor. Ihre Höhenstufe liegt auf den Hängen aller großen Gebirge ungefähr zwi-

<sup>1)</sup> Vergl. Košanin N. Über die Vegetation von NO-Albanien. 1914.

schen 500 und 1000 m. Der niedrigste Standort liegt auf der Nordseite der Belasica bei 300 m. Da im ganzen Gebiete die Silikatgesteine dominant sind, so findet die Kastanie wenig Hindernisse für ihre Verbreitung. Sie kommt zwar, wie bereits betont wurde, im ganzen Gebiete vor, sie ist aber als Waldelement viel seltener, als man es erwarten sollte. Sie beteiligt sich an der Waldbildung fast nur am Südfuße von Šarplanina zwischen Tetovo und Staro Selo, an der Nordseite von der Belasica (im Tale von Strumica) und auf der Westseite von Suha Gora im Tale von der Treska (Poreče). Auf anderen Standorten in Südserbien



Einzelne Standorte der Kastanie auf der Karte heißen:

1. Vinkovci, 2. Konjic, 3. Mostar, 4. Kostajnik, 5. Srebrnica, 6. Boka Kotorska, 7. Bar — Ulcinj, 8. Ježevica, 9. Prokuplje, 10. Vranje, 11. Berkovica (in Bulgarien).

(Bemerkung zur Karte: Wie aus dem Texte zu sehen ist, erstreckt sich die Kastanienprovinz Südserbiens nördlich von der Šarplanina bis zum Südrande des Prokletienzuges, was in die Karte zufällig nicht eingetragen worden ist.)

kommt sie oft im Berglande in der Nähe von Ansiedelungen vor, einzeln oder kleinere Haine bildend. Auch hier muß ich auf ein Verzeichnis der Standorte verzichten und auf meine frühere Publikation hinweisen.

Es sind noch zwei Fragen, welche ich kurz streifen möchte. Die eine bezieht sich auf die Ursprünglichkeit der Kastanie im Lande, die andere auf die chemische Natur der Unterlage, auf welcher die Kastanie wächst.

Ich glaube, daß man die Autochtonie der Kastanie im ganzen Königreiche S. H. S. prinzipiell kaum bezweifeln kann<sup>1)</sup>. Deswegen bleibt jede Diskussion darüber hier aus. Eine andere Frage ist es, ob alle heutigen Standorte der Kastanie autochton sind. Auch darüber kann kein Zweifel bestehen, daß manche der zerstreuten Standorte nicht autochton sind. Es ist aber unmöglich heute mit Sicherheit festzustellen, an welchen von den heutigen Standorten die Kastanie angepflanzt worden ist. Soviel ist sicher, daß die Ansiedelungen, welche nach der Kastanie benannt sind, jünger sind, als die Geschichte der Kastanie an diesem Orte. Es gibt in den verschiedenen Gegenden des Landes über 25 solche, nach der Kastanie genannten Ortschaften (Kestenar, Kestenovac, Kestenjak, Kestenje, Kostajnik, Kostajnica, Kostanj, Kostanjevac, Kostanjevica, Kostanjek, Kostanjica, Koštanje, Koštanjevo etc., manche Namen kommen mehrmals vor).

Was die chemische Natur des Bodens anbelangt, auf welchem die Kastanie vorkommt, ist festzustellen, daß im ganzen Lande dieser Baum nur kalkarme Bodenarten besiedelt. Überall weicht die Kastanie der kalkreichen Unterlage aus, bewohnt aber mit Vorliebe die aus dem Kalkgestein entstandene Roterde (*terra rossa*), welche fast kein  $\text{CaCO}_3$  mehr enthält. Dies ist der Fall nicht nur im Karstgebiete an der Adriaküste, sondern auch weiter im Innlande. So sind, wie bereits erwähnt, die schönsten Kastanienwälder Südserbiens auf der Roterde. Sie befinden sich am Westrande des Kessels von dem Ochridasee und am NO-Rande der Ebene von Metohia zwischen dem Kloster Dečani und der Stadt Peć. Die Roterde von Dečani enthält in der Tiefe von 0,5 m. nur 0,14%  $\text{CaCO}_3$  (0,063%  $\text{CaO}$ )<sup>2)</sup>. Die Kastanie kommt

<sup>1)</sup> Vergl. Pax, Fr. Grundzüge der Pflanzenverbreitung in d. Karpathen. II, 1908. Rosenkranz, Fr. Die Edelkastanie in Niederösterreich. Österr. Bot. Zeitschr. 1923, 377.

<sup>2)</sup> Vergl. Ginzberger A. Gebiet des Monte Maggiore bei Abbazia in Istrien. Schenk-Karsten, Vegetationsbilder, XIII, 9.

in Südserbien (Nord- und Südrand von Šarplanina) oft auf dem Serpentin vor. Ich habe in Nordalbanien, in der Gegend von Kruma, Spaš und Petka an dem vereinigten Drim, die schönsten und größten Waldkomplexe von Kastanien auf Serpentin gesehen. Überhaupt ist die Kastanie in Bezug auf die kalkarme Unterlage gar nicht wählerisch. Sie wächst z. B. bei der Stadt Prizren in Südserbien auf einer bituminösen, bei dem Dorfe Koselj an dem Ochridasee auf einer schwefelhaltigen Schieferart. Beim Kloster Savina in der Boka Kotorska hat die Kastanie als Unterlage den Hornstein, der schichtenweise in den Triaskalken vorkommt. Auch hier kann nicht näher auf den chemischen Charakter einzelner Standorte der Kastanie eingegangen werden. Was diese Standorte in Südserbien anbetrifft, verweise ich auf meine bereits zitierte Abhandlung.

---



# NACHTRÄGE ZUR DIOSCOREA BALCANICA KOŠ.

Von N. Košanin.

## 1. Die Ergänzung der Diagnose.

Als ich im Jahre 1914. die *Dioscorea balcanica* beschrieb<sup>1)</sup>, hatte ich nur ein weibliches Exemplar mit reifen Früchten vor mir. Das Rhizom, die Blüten und zum Teil der Wuchs der Pflanze blieben unbekannt. Nun bin ich in der Lage das Fehlende in der Diagnose nachzutragen.

Seit 1919. habe ich die *Dioscorea balcanica* in der Kultur im Botanischen Garten, wo sie ohne besondere Pflege in der kalkhaltigen Erde sehr üppig wächst, jedes Jahr reichlich blüht und keimfähige Samen bringt. Ihr Rhizom kriecht horizontal, erreicht die Dicke von 15 mm., hat aber stellenweise knollenartige Verdickungen, welche einen Durchmesser von über 2 cm. haben können. In der Kultur sind die Rhizome etwas kräftiger entwickelt, als diejenigen welche ich aus Nordalbanien mitgebracht und neulich aus Montenegro bekommen habe. Auch der oberirdische Stengel und die Blätter sind bei den kultivierten Pflanzen größer als bei den wildwachsenden. So fand ich die Pflanze (im Jahre 1919.) an ihrem Standorte bei Bican in Nordalbanien nie über 1,5 m. hoch, während sie im Garten in diesem Sommer (1929) die Höhe von 4 m. überschritten hat. Es ist dabei auffallend, daß die weiblichen Individuen im ganzen robuster sind als die männlichen. Diese letzteren blieben in diesem Sommer um einen Meter kleiner als die ersteren. (Die Pflanzen wachsen im Garten an einem sonnigen Orte).

*D. balcanica* steht der *D. caucasica*<sup>2)</sup> zwar nahe, hat aber

<sup>1)</sup> Košanin N. *Dioscorea balcanica* in Österr. Bot. Zeitschr. 1914, S. 37. Vergl. Magocsy-Dietz S. Balkani növény. A Kert. XXIV, 1918. 439.

<sup>2)</sup> Abbildungen sind für *D. caucasica* bei Lipsky in Zapiski Kiew. Obšč., Tom. XIII, 143 und Knuth, R. Dioscoreaceae, in Pflanzenreich, Heft 87. S. 174 Fig. 35. nachzusehen. Für *D. balcanica* siehe nebst den Fig. I, II und III in dieser Abhandlung auch Taf. III in Österr. Botan. Zeitschr. 1914.

bedeutend kleinere und anders geformte Blätter. Während die Blätter bei der kaukasischen Art alle länger sind als breit, sind bei der *D. balcanica* die unteren Blätter gleich lang und breit, die oberen aber etwas länger als breit indem sich der obere Blatteil scharf absetzt und in eine Spitze ausläuft, wie aus der Abbildung 3. in der Fig. I. zu sehen ist.

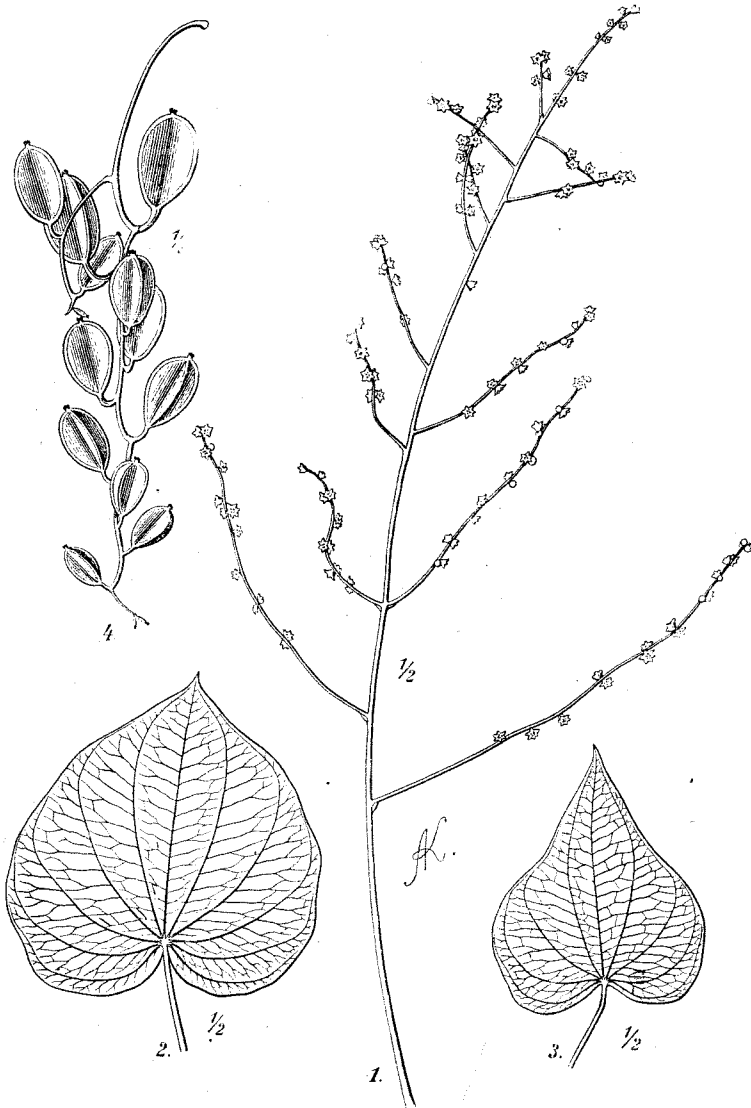


Fig. I. *Dioscorea balcanica* Koš. 1. Männlicher Blütenstand, 2. ein unteres 3. ein oberes Blatt, 4. ein junger Fruchtstand. Alle Abb.  $\frac{1}{2}$  der natürl. Größe. (Orig.).

*D. balcanica* blüht im Belgrader Botanischen Garten gewöhnlich in der zweiten Aprilhälfte. Die Produktion der Blüten beider Geschlechter ist jährlich außerordentlich reich. Die männlichen Blütenstände sind an üppig entwickelten Individuen verzweigt und können die Länge von 30 cm. erreichen, dagegen bleiben sie bei jungen Individuen und an den Stengeln, welche in der Entwicklung zurückgeblieben sind unverzweigt und sind nur bis 15 cm. lang. (Fig. II, 1.). Auf diesen einfachen Blütenzweigen sind 9 bis 15 Blütenpaare und eine einzelne terminale Blüte vorhanden. Regelmäßig kommen alle Blütenpaare zur vollen Entwicklung. Selten bleibt eine der Blüten des Paares in der Entwicklung zurück, während bei der *D. caucasica* eine Blüte des Paares fast regelmäßig verkümmert. Die Blüten haben einen Durchmesser von  $4\frac{1}{2}$  bis 5 mm. und sind grünlich gelb. (Fig. III).

Die weiblichen Blütenstände sind kürzer und meist unverzweigt. Selten sieht man Blütenstände mit 1 und 2 sehr kurzen Zweigen. Die Blüten stehen einzeln, selten zu zwei von denen die eine immer verkümmert. Die Zahl der Blüten in einem Blütenstande ist 7—10, es kann die Zahl manchmal größer sein (Fig. I., 4.). Die größten weiblichen Blütenstände erreichen 15 cm, sie sind überhaupt kleiner als die männlichen. Auch die weiblichen Blüten sind etwas kleiner als die männlichen und haben einen Durchmesser von 3—4 mm. (Fig. II, 3.). In der Farbe sind sie den männlichen gleich.

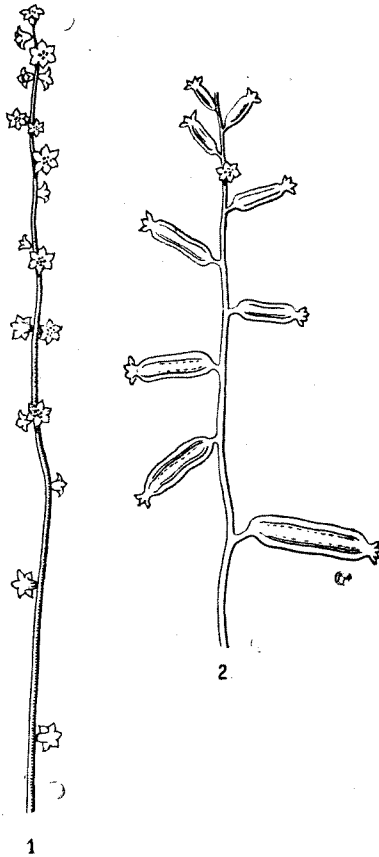


Fig. II. 1. Unverzweigter männlicher Blütenstand. 2. weiblicher Blütenstand.

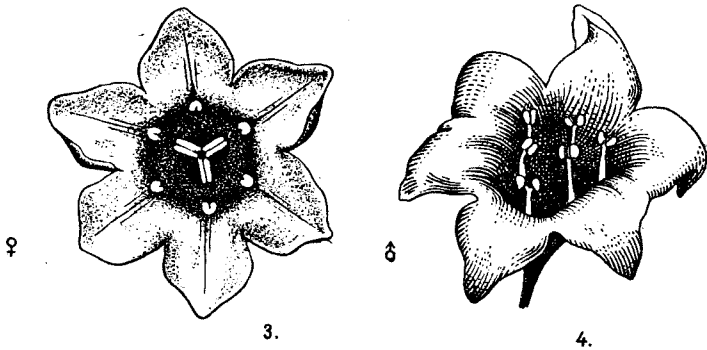


Fig. III. Weibliche Blüte links, männliche rechts. Vergr. 8 X

## 2. Das Vorkommen in Montenegro.

*D. balcanica* wurde in der Gegend Ljuma in Nordalbanien entdeckt, wo bis jetzt ihr einziger Standort bekannt war. Es überrascht aber ihr Vorkommen auch bei der Stadt Nikšić in Montenegro. Mein Schüler Frl. Marie Zafirović, Gymnasiallehrerin in Nikšić, schickte mir im vergangenen Frühjahre einige jungen Pflanzen mit Rhizomen, welche sie in der nächsten Umgebung von Nikšić gefunden hat. Die Sendung enthielt auch ziemlich gut erhaltene Früchte vom vorigen Jahre und so konnte ich nach den Blättern und Früchten feststellen, daß die montenegrische *Dioscorea* derjenigen von Ljuma identisch ist. Frl. Zafirović teilt mir über die Standorte der Pflanze folgendes mit: Die Pflanze wächst auf dem steinigen Kalkboden im Strauchwerk. Ihr Vorkommen dort soll massenhaft sein. Die Sammlerin führt folgende Standorte aus der Umgebung von Nikšić an: den Hügel Glavica in der Nähe des Gymnasialgebäudes, die Trebješka Glava östlich Nikšić und die Dörfer Straševina und Ozrinići.

# EIN BLICK AUF DIE VEGETATION DES JAMA-BISTRA- GEBIRGES IN SÜDSERBIEN.

Th. Soška.

(Beograd, 4. IV. 1929.).

Vom Korab-Krčin Gebirge durch die große, an endemischen Pflanzen reiche Radika-Schlucht getrennt, erhebt sich oberhalb des Felsenhorstes Galičnik (1000 m.) die Bistra zu kahlen Kalkgipfeln von über 2000 m. Höhe, welche eine langgestreckte, vom Norden nach Süden verlaufende, dolinenartige Einsenkung umgeben. Dieselbe, in ihrer Mitte eine weite, grüne Fläche mit Borstengrasmatten (*Nardus stricta*, *Potentilla aurea*, *Potytrichum alpinum*), das Suvo Polje dastellend, wird unterirdisch von dem Golema Reka Quellbache durchflossen, der am Bistra Sattel oberhalb Mavrovo im Kalkgeröll bei Tonivoda verschwindet, um erst wieder oberhalb Galičnik zum Vorschein zu kommen. Unterhalb dieses Ortes bildet die Golema Reka eine tiefe Schlucht, an deren Abhängen Hopfenbuchen (*Ostrya carpinifolia*) häufig auftreten, und *Ramondia serbica* an schattigen Kalkfelsen nistet. Ein zweites tiefes Tal, das der Mala Reka, welche oberhalb Reka Selce entspringt, verläuft ebenfalls südwärts, und birgt am Zusammenflusse mit der Gareška Reka eine kleine Anzahl von Roßkastanien (*Aesculus Hippocastanum*) die auf vom Bach umspülten Kalkfelsen mit *Fraxinus excelsior*, *Carpinus Betulus*, *Ulmus montana* und *Acer Pseudoplatanus* vorkommen. Endlich die Jamska Reka, die auf der Jama entspringt, ist bereits von dichten Buchenwald umgeben und hat an ihren Ufern *Mulgedium Pančićii*, *Heliosperma pudibundum*, *Geum molle*, *Ranunculus platanifolius* u. a. aufzuweisen. Im Buchenhochwalde des Jama Gebirges, das im Gegensatze zur Bistra in der Gipfelstufe dicht bewaldet ist, trifft man bei 1200 m. Höhe neben vereinzelt Eiben und Tannen, *Lonicera Formanekiana*, *Rosa pendulina*, *Asyneuma trichocalycium*, besonders aber *Solenanthus scardicus* üppig entwickelt an. Diese Pflanze findet sich auch im schütterten Buchenwalde oberhalb Galičnik bei 1200 m. und bei der Careva Česma oberhalb Mavrovo am Buchenwaldrande, wo sie von J. Bornmüller zuerst beobachtet wurde. Die Tannen finden sich auf der Bistra nur oberhalb Beličica an Felsköpfen gegen die obere Radika,

wo wie auf der Koža und oberhalb Tanušane der Tannenwald größere Komplexe bildet<sup>1)</sup>.

Während die Nord- und Westseite der Bistra mit Buchenwald bestanden ist, weisen die Südlehnen Hopfenbuchen, Zerrichen, Mannaeschen, *Crataegus orientalis* und *Acer monspessulanum* auf. An offenen Stellen breiten sich Kalkfelsfluren mit *Juniperus Sabina* aus, die eine Anzahl prächtiger Pflanzen meist griechischen Herkunft beherbergen wie: *Achillea canescens*, *Sideritis scardica*, *Hieracium macrotrichum* und *Stipa Grafiana*, *Euphorbia glabriflora*, *E. thessala*, *E. Myrsinites*, *Erysimum pectinatum*, *Iberis sempervirens*, *Helianthemum canum*, *Sempervivum patens*, *Potentilla holosericea*, *Eryngium multifidum*, *Stachys patula*, *Thymus alsinoides*, *Asyneuma limonifolium*, *Anthemis cinerea*. *Koeleria splendens*, u. a. Auf den Abstürzen gegen Reka Selce kommt in Baumform *Acer monspessulanum* mit *Juniperus foetidissima* vor. Erst bei 1400 m. Höhe mischen sich Rotbuchen mit *Acer obtusatum*, *Sorbus umbellata*, *Lonicera Formanekiana*, *Rhamnus fallax* und *Juniperus Sabina*, bis dann der letztere in dichten Matten mit *Cotoneaster integerrima* und *Daphne glandulosa* die einzigen Gehölze der Gipfelstufe darstellen. Nur bei Galičnik reicht *Juniperus Sabina* bis 1000 m. herab, und besiedelt mit *Drypis Linneana* und *Rumex scutatus* das Kalkgeröll.

Die alpine Felsformation der Bistra ist hauptsächlich aus folgenden Pflanzen zusammengesetzt: *Draba Aizoon*, *Iberis sempervirens*, *Sempervivum patens*, *Saxifraga Aizoon*, *S. corpophylla*, *Oxytropis korabensis*, *Trifolium alpestre*, *Teucrium montanum*, *Lamium striatum*, *Thymus alsinoides*, *Valeriana tuberosa*, *Hieracium plumulosum*, *Carex laevis*, *Koeleria splendens* u. a.

Hingegen weisen die alpinen Weiden der Bistra auf: *Mi-nuartia Gerardii*, *Dianthus deltoides* var. *serpyllifolius*, *Silene Sendtneri*, *Viscaria vulgaris*, *Alyssum trichostachyum* f. *stenophyllum*, *Viola latise-pala*, *V. latise-pala*, fl. luteo, *Geranium subcaulescens*, *Potentilla aurea*, *Alchemilla flabellata*, *Hippocrepis comosa*, *Genista depressa*, *Onobrychis scardica*, *Armeria canescens*, *Primula Columnae*, *Pr. intricata*, *Myosotis alpestris*, *Verb. scum longifolium*, *Veronica Orsiniana*, *Pedicularis Grisebachii*, *Stachys Reinertii*, *Satureia alpina*, *Gentiana verna* var. *alata*, *Campanula Sihthorpii*, *Achillea distans*, *Senecio lanatus*, *Scorzonera rosea*, *Hieracium sabinum*, *Ornithogalum tenuifolium*, *Anthoxanthum odoratum*, *Phleum commutatum*, *Alopecurus Gerardii*, *Poa alpina*, u. a. Am Rande des Baches wachsen *Caltha laeta*, *Barbarea bracteosa*, *Parnassia palustris*, und in Dolinen *Veratrum Lobelianum*, *Heracleum Pollinianum* und *Senecio rupestris*.

<sup>1)</sup> Vergleiche Košanin, N. Die Koniferen auf Šarplanina und Korab. 1911 und Bornmüller, J. Beiträge zur Fl. Mazedoniens I (1925).

EIN BEITRAG ZUR KENNTNIS DER GEHÖLZFLORA DER KALKTUFFES  
(TRAVERTINS) VON PLEVLJE UND PRIJEPOLJE.

**Pavle Černjavski.**

(Beograd, 26. VI. 1929.).

An zahlreichen Orten des Raškagebietes (des Sandžak), wo die Bergmasse aus Kalkstein gebildet ist, und wo jetzt, wie auch in früherer Zeit das Wasser über die Felsen rinnt, ist in der Regel Travertin abgelagert.

Die Umgebung von Prijepolje und besonders von Plevlje zeichnet sich durch Travertinbildungen aus.

In August 1928 sammelte ich in diesem Travertin eine Anzahl von Blattabdrücken, und das Resultat meiner Bestimmungen möge im folgenden dargelegt werden.

**1. Der Travertin von Prijepolje.**

Ungefähr 6 Km. entfernt von der Stadt Prijepolje zwingt sich der Fluß Mileševka durch eine enge Schlucht durch. Auf den Hängen des rechten Flußufers liegen in dieser Schlucht große felsartige Travertinbänke trocken, denn in ihrer Nähe sind heute keine Quellen vorhanden. Diese Bänke liegen den Triaskalken auf und befinden sich 10—20 m. hoch über dem Flußbette der Mileševka gegenüber den Ruinen Jerinin Grad. An der engsten Stelle der Schlucht befindet sich ein kleiner Wasserfall, wo aus dem fallenden Wasser reichliche Kalkmassen ausgeschieden werden. Zweige, Wurzeln und besonders lebende Moosguirlanden bilden das Skelett für Travertinbildungen.

*Cinclidotus fontinaloides* ist ein konstantes Glied der Moosguirlanden. Wir sehen hier den Travertin in seiner Bildung. Im Travertin eines Blockes, welcher vom Felshange in das Flußbett der Mileševka gestürzt ist, und der sehr porös und hart ist, befinden sich Blattabdrücke von folgenden Arten:

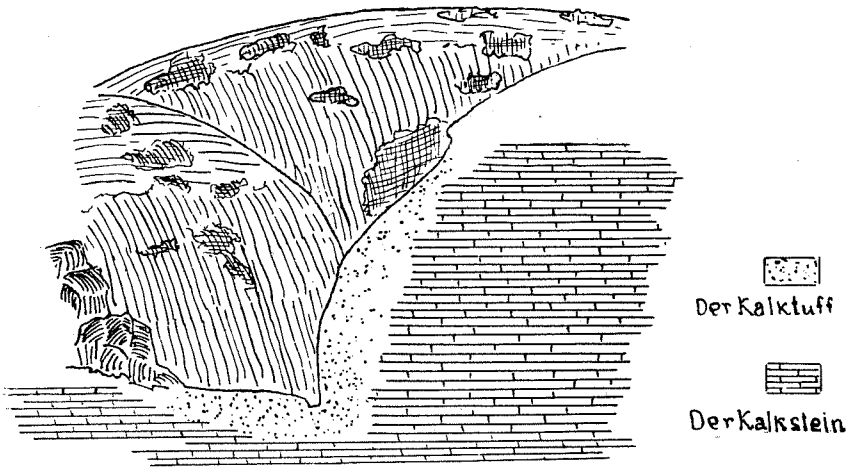
*Carpinus betulus* (zahlreich) Abb. 2, *Fagus silvatica* (häufig) Abb. 7, *Ostrya carpinifolia* (zahlreich) Abb. 1, *Tilia parvifolia* (?) (selten) Abb. 3.

Die Hänge der Schlucht tragen jetzt folgende Holzgewächse:

*Acer campestre*, *Acer obtusatum*, *Acer tataricum*, *Carpinus orientalis*, *Cornus mas*, *Coronilla emeroides*, *Crataegus monogyna*, *Evonymus vulgaris*, *Fraxinus ornus*, *Juniperus communis*, *Ligustrum vulgare*, *Pinus nigra*, *Pirus communis*, *Prunus spinosa*, *Rhus cotinus*, *Tilia parvifolia*.

## 2. Der Travertin von Plevlje.

Der kleine Fluß Breznica, welcher durch die Stadt Plevlje fließt, nimmt seinen Anfang bei einer großen Quelle. Diese ist so stark, daß sie gleich an ihrem Anfange hinreichende Kraft für eine große Mühle liefert. Die Umgebung der Breznica mit ihren Nebenflüssen ist sehr wasserreich. Das Flußbett der Breznica sowie das der Nebenflüsse ist mit Bruchstücken von Travertin mit Blattabdrücken, oder ohne solchen, bedeckt. Nicht weit von der Breznicaquelle in der Schlucht bei dem Kloster Sveta Trojica ist die Travertinschichte bereits mit Erde bedeckt, aber der Travertin im Bachbette bei Sveta Trojica ist entblößt. Der Travertin an den Hängen dieser Schlucht ist stark verwittert und weich, aber der im Bach ist noch genug fest. (Siehe Skizze I).



Der Schnitt durch die Schlucht Sveta Trojica

Skizze I.

Die Blattabdrücke im Travertin der Schlucht von Sveta Trojica sind sehr zahlreich vorhanden. Öfters hat dieser Travertin die Struktur eines Netzes aus Moosstengeln, welche denen von *Cinclidotus fontinaloides* und auch *Fontinalis antipyretica* sehr ähnlich sind. Diese Moosarten sind auch heute in der benachbarten Reka Breznica nächst der Mühle sehr gewöhnliche Wasserbewohner.

Im Travertin, welcher aus dem Bachbett und etwas höher von ihm in der Schlucht bei Sveta Trojica genommen wurde, waren folgende Blattabdrücke zu erkennen:

*Acer pseudoplatanus* (zahlreich) Abb. 5, *Carpinus betulus* (zahlreich) Abb. 4, *Corylus avellana* (zahlreich) Abb. 4, *Fagus silvatica* (häufig) *Ostrya carpinifolia* (zahlreich) *Salix caprea* (zahlreich) Abb. 6, *Tilia parvifolia* (?) (selten) Abb. 4, *Cinclidotus fontinaloides* (massenhaft), *Fontinalis antipyretica* (massenhaft).



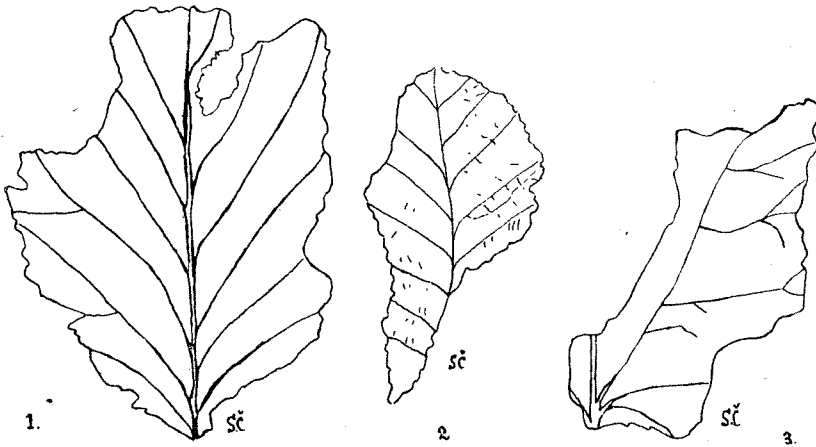


Abb. 1. *Ostrya carpinifolia*, Abb. 2. *Carpinus betulus*, Abb. 3. *Tilia parvifolia* (?).

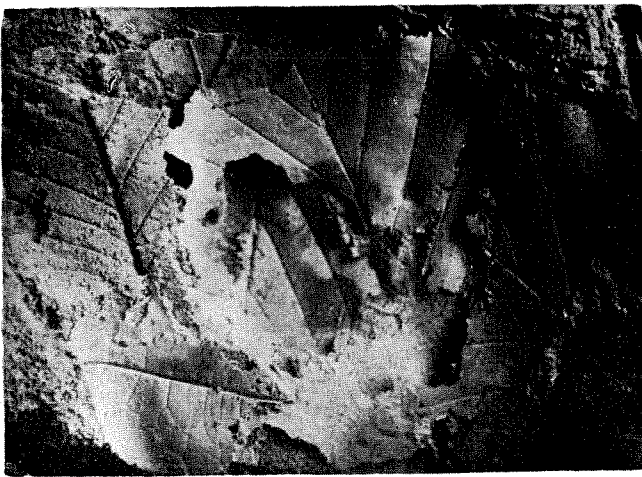


Abb. 4. *Carpinus betulus* (links oben), *Tilia parvifolia* (?) (links unten), *Corylus avellana* (oben), *Corylus avellana* (rechst unten).

Die steilen Kalkfelsen der Schluchten der Breznica mit ihren Nebenflüssen sind von holzartiger Vegetation ganz entblößt, und tragen nur Felsenvegetation. Am Grunde der Schlucht beim Kloster Sveta Trojica ist die Vegetation nicht so vernichtet, und herrscht noch jetzt hier eine Buschwaldformation von folgenden Bäumen und Sträucher vor:

*Acer campestre*, *Carpinus orientalis*, *Clematis vitalba*, *Cornus mas*, *Corylus avellana*, *Crataegus monogyna*, *Juniperus communis*, *Ligustrum vulgare*, *Prunus spinosa*, *Rhamnus cathartica*, *Rosa canina*, *Tilia tomentosa*, *Viburnum lantana*.

Allein auf Grund der Blattabdrücke ist es unmöglich festzustellen, wann sich diese Kalktuffe abgelagert haben, weil sich die Blattabdrücke von rezenten Arten nicht unterscheiden lassen. Immerhin können wir mit Recht schließen, daß diese Kalktuffe nicht rezent sind, sondern daß sie sich in einer früherer Zeit gebildet haben. Die Kalktuffe von Sveta Trojica sind mit Erde aus verwittertem Tuffe, bedeckt.

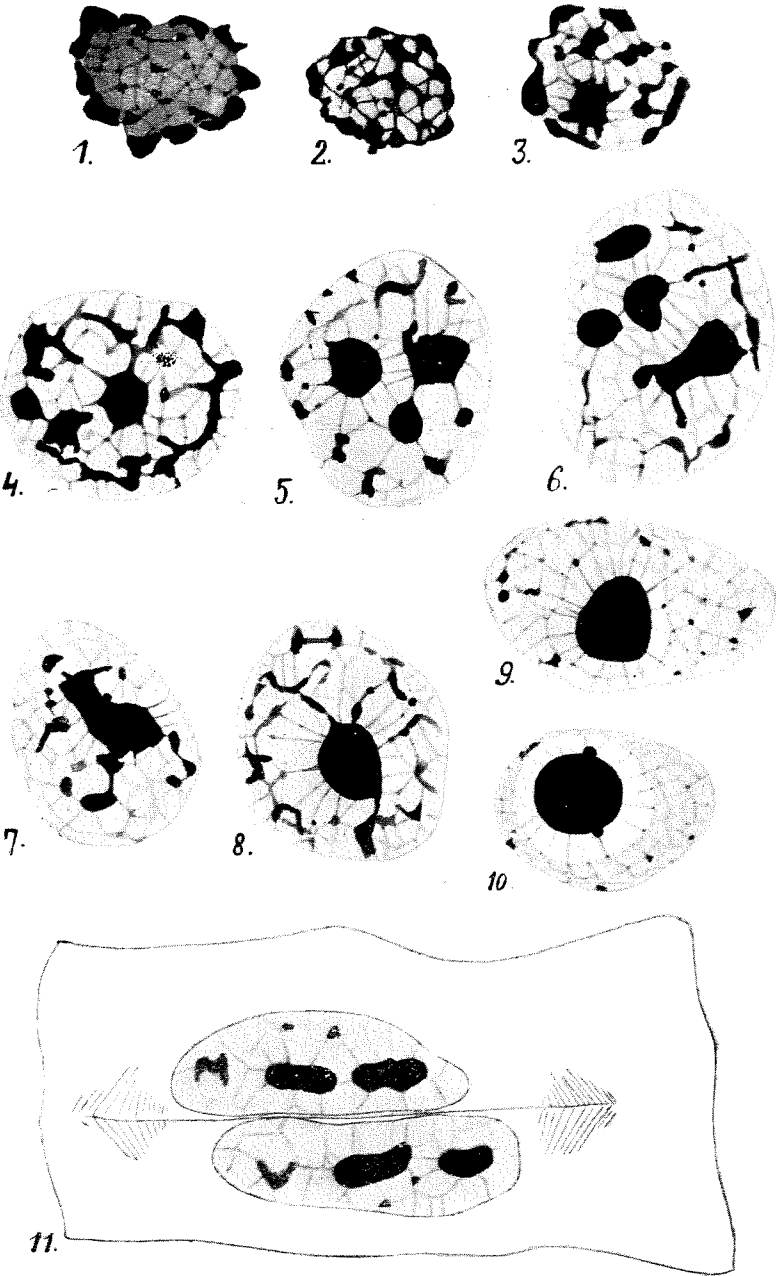
Die Hänge der Schluchten haben an beiden Seiten keine Gehölzformation, auch können wir an Hängen keine Spuren von Quellen bemerken. In der Schlucht der Mileševka liegen hoch zwischen den Felsen große Travertinblöcke trocken, wo jetzt keine Spur mehr von Quellen und von Travertinbildung ist. Wir können ferner nur vermuten, daß in unserem Gebiete (Plevlje—Prijepolje) vor der rezenten Zeit eine wasserreiche Periode mit vielen Quellen, welche den Kalktuff mit Blattabdrücken aufgebaut haben und dafür sprechen, daß auf den Stellen, wo jetzt nur eine Felsen- und Triftenvegetation herrscht, früher Mischlaubwälder mit Buchen gestanden sind. Ob diese Kalktuffe in Diluvium oder postdiluvial gebildet worden sind, bleibt dahingestellt. Es muß jedoch betont werden daß an der Stelle, wo diese Kalktuffe liegen, auch heute dieselbe Waldflora klimatisch möglich ist wie diejenige des Kalktuffes.

Zum Schluß bin ich für die Unterstützung Herrn Professor Dr. N. Košanin und Herrn Garteninspektor T. Soška zum Danke verpflichtet.

#### LITERATUR:

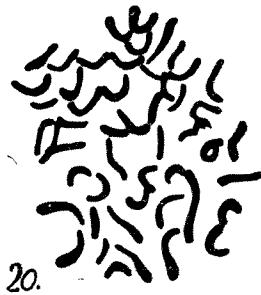
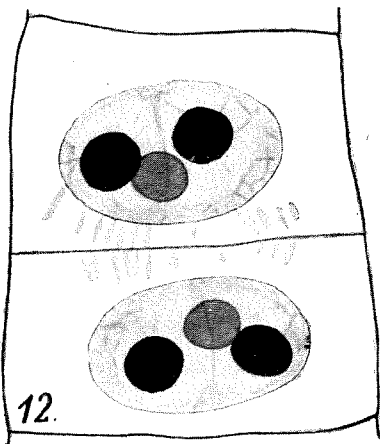
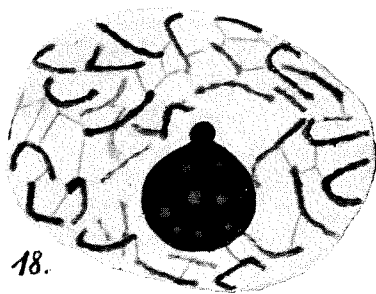
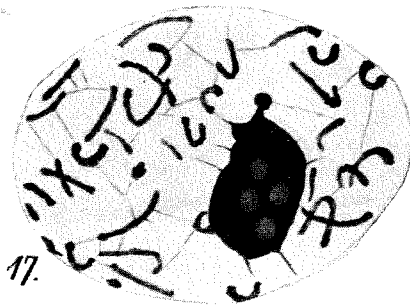
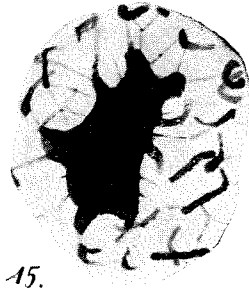
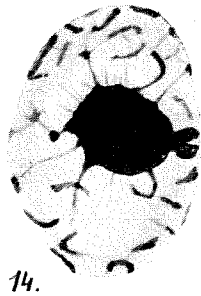
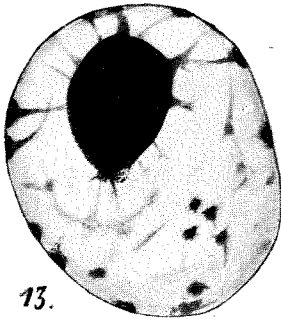
- Vandasz „Foldtani megliguelesek Kelet — Montenegróban“ 1918.  
A Magyar Királyi földtani intézet Kiadványai.

R. Vuković et Lj. Glišić: Evolution chromosomique etc.





R. Vuković et Lj. Glišić: Evolution chromosomique etc.





*Pavle Černjavski: Ein Beitrag zur Kenntnis der Gehölzflora etc.*



Abb. 5. *Acer pseudoplatanus*.



Abb. 6. *Salix caprea*.



Abb. 7. *Fagus silvatica*.

