

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab.

Biologiske Meddelelser. **VII**, 1.

---

# DOMINANSAREAL, ARTSTÆTHED OG FORMATIONS DOMINANTER

AF

C. RAUNKIÆR



KØBENHAVN

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

1928

Pris: Kr. 1,75.



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

---

# DOMINANSAREAL, ARTSTÆTHED OG FORMATIONS DOMINANTER

AF

C. RAUNKIÆR



KØBENHAVN

HOVEDKOMMISSIONÆR: ANDR. FRED. HØST & SØN, KGL. HOF-BOGHANDEL  
BIANCO LUNOS BOGTRYKKERI

1928



**H**vor vi end færdes i Naturen, finder vi, at Kaarene ændres fra Sted til Sted, ja ofte Skridt for Skridt; og i Overensstemmelse hermed ændres Vegetationen baade kvalitativt : med Hensyn til Artsammensætningen, og kvantitativt : med Hensyn til de optrædende Arters Hyppighed. De floristiske Ændringer kan nogenlunde let umiddelbart iagttages og følges; anderledes med Hensyn til de kvantitative Forhold, hvis kontinuerlige Ændringer ikke frembyder Holdepunkter for en umiddelbar Anskuen; og dog er disse Ændringer af fundamental Betydning for Formationslæren, for Studiet af Vegetationens Vekslen som et biologisk Udtryk for de vekslende Kaar.

Da vi ikke kan umiddelbart anskue og bestemme de kvantitative kontinuerlige Ændringer, maa vi søge ved Kunst, ved en bestemt Metode, at leddele dem i en Række diskontinuerlige Enheder, der kan behandles paa samme Maade som de kvalitative Enheder, Floralistens Arter. Hertil tjener Valensmetoden, der tilsigter at tildele de i den enkelte givne Vegetation optrædende Arter en til deres Hyppighed svarende Valens udtrykt i Tal, der bestemmes ved Størrelsen af det Areal, som den enkelte Arts Individer har besat. Denne Bestemmelse kan foretages saa fint man vil; hvilken Finhedsgrad, man mener at burde anvende, er et praktisk Spørgsmaal, et Spørgsmaal om Forholdet mellem Omfanget af det anvendte Arbejde og Resultatets Værdi for det tilsigtede Formaal. Jeg skal ikke

her komme ind paa en Drøftelse af dette Spørgsmaal, men kun bemærke, at jeg ved Undersøgelser af vort Lands Plantesamfund har fundet mig tilfredsstillet ved at benytte en Metode, der ved Valensbestemmelsen kun taler om tomme Rum mellem en Arts Individer, naar disse Mellemrum er saa store, at der i dem kan anbringes en Cirkel med Flade-maal  $0,1\text{ m}^2$ . Hvis vi tænkte os, at en given Vegetation blev undersøgt ved uendelig mange saadanne cirkelformede Prøve-flader og saaledes, at Cirklens Centrum havde truffet een Gang hvert eneste Punkt indenfor Omraadet, vilde Cirklens Centrum ogsaa have truffet alle de Punkter, der var saaledes beliggende, at Cirklens Periferi ikke kom til at om-slutte eller berøre et eneste Individ af den paagældende Planteart — forudsat at der overhovedet fandtes saa store Mellemrum; vi vilde da for den paagældende Art paa det givne Sted have et absolut Maal for Forholdet mellem det plantebesatte og det plantetomme Areal — maalt ved den givne Prøvefladestørrelse som Enhed. Imidlertid maa man nøjes med et meget begrænset Antal Prøveflader, — hvor-mange, skal senere drøftes.

Lad os antage, at vi undersøger 100 Prøveflader, og at Vegetationen er ensartet sammensat, saa at Prøvefladerne kan udtages paa Maa og Faa,  $\circ$ : efter Tilfældighedsprincippet; hvis vi saa finder, at i 20 af de 100 Prøveflader findes den paagældende Art ikke, faar vi, hvis vi lader de 100 Prøve-flader gælde som Udtryk for Helheden, at Omfanget af det Areal, indenfor hvilket cirkelformede,  $0,1\text{ m}^2$  store Prøve-flader her kan falde uden at træffe Individer af den paagældende Planteart, er 20 Procent af hele Arealet; men da det ikke er den negative Bestemmelse, de tomme Pladser, vi har Brug for, men den positive Bestemmelse: Omfanget af det Areal, indenfor hvilket Cirklens Centrum kan falde

med det Resultat, at Cirklen her omslutter eller berører et eller flere Individuer af den undersøgte Planteart, udtrykker vi Forholdet ved Omfanget af dette Areal, i foreliggende Tilfælde  $100 \div 20 = 80$  Procent af hele Arealet; dette har jeg kaldt Artens Frekvensprocent ( $F\%$ ) i den foreliggende Vegetation.

Lad os gaa ud fra, at vi i de 100 Prøveflader har truffet 10 Arter; hver af disse vil være truffet et Antal Gange, i Regelen forskellig for alle 10 Arter; hver Art har saaledes ved Undersøgelsen faaet tildelt en  $F\%$  svarende til dens Spredning i den undersøgte Vegetation. Gentages nu Undersøgelsen, vil Resultatet sikkert blive, at af de Arter, der i første Tilfælde havde  $F\%$  lavere end 100, vil ikke en eneste faa ganske samme  $F\%$  som i første Undersøgelse, men afvige mere eller mindre derfra; kun de Arter, der i første Undersøgelse fik  $F\% 100$ , vil ogsaa i næste Undersøgelse i Regelen faa denne Frekvensprocent, idet de i saa godt som alle Tilfælde vil være Arter, der staar saa tæt, at de selv med en langt mindre Prøveflade end  $0,1 m^2$  vilde faa  $F\% 100$ .

Hvis vi vil stille den Fordring, at for at to Vegetationspletter kan regnes for hørende til samme Enhed, samme Formation, maa de være ens baade med Hensyn til de i Prøverne optrædende Arter og til disses Valens ( $F\%$ ), vil man næppe nogensinde finde to Pletter, der hører til samme Formation. Vi maa derfor slaa af paa Fordringerne i Henseende til Overensstemmelse. Af Hensyn til dette Spørgsmål maa vi dog først se paa den for Karakteriseringen af en given Formation meget vigtige Konstant: Artstætheden,  $\sigma$ : det gennemsnitlige Antal Arter pr. Prøveflade; denne Størrelse bliver allerede efter Undersøgelsen af et ret ringe Antal Prøveflader konstant, ændres ikke

mærkelig, selv om der yderligere undersøges nok saa mange Prøveflader.

Fordeler vi de i Undersøgelsen fundne Arter efter Størrelsen af F% i fem Frekvensklasser, nemlig F% 1—20, 21—40, 41—60, 61—80 og 81—100, er Forholdet det, at Artstallet i Klasserne aftager med stigende Frekvens; dog maa vi først af 5te Klasse udelukke Arterne med F% 100, idet disse Arter, som foran berørt, næsten altid vil være saadanne, der ogsaa med en mindre Prøveflade end den anvendte vil faa F% 100, altsaa paa en Maade kan siges at have en Frekvens større end 100.

Som vi senere skal se, er 5te Frekvensklasses Frekvenssum omrent ligesaa stor som de øvrige Klassers Frekvenssum tilsammen; dette vil etter sige, at 5te Klasse har omrent ligesaa stor Andel i Artstæthedskonstanten som de fire første Frekvensklasser tilsammen. Naar man derfor skal indskrænke Fordringen om Ensartethed hos de Vegetationer, der kan regnes til samme mindste Enhed, samme Formation i snævreste Forstand, er det rimeligt først at give Afkald paa Fordringen om Overensstemmelse med Hensyn til Arterne i de fire laveste Frekvensklasser, der saaledes kun faar Betydning ved deres Andel i Bestemmelsen af Artstæhedskonstanten. Fordringen om Ensartethed fastholdes da kun med Hensyn til 5te Frekvensklasse og paa den Maade, at kun de Vegetationer, der er ens med Hensyn til Artsforekomst i 5te Frekvensklasse, kan regnes til samme mindste Enhed, samme Formation i snævreste Forstand; disse Arter kalder jeg Frekvensdominanter; set fra Frekvens-Synspunktet er disse Arter Formationens eneste Artskonstanter.

Ved Undersøgelsen af artsfattige Formationer er det forholdsvis let at overholde Fordringen om Ensartethed

med Hensyn til Frekvensdominanter og væsentlig Ensartethed med Henyn til Artstæthed. Anderledes med artsrike og arts-tætte Vegetationer med mange Frekvensdominanter; her kan der blive Spørgsmaal om, hvorvidt det er muligt eller ønskeligt at anvende den ovenfor definerede Formationsbegrænsning; det vil i hvert Tilfælde vise sig meget vanskeligt at gennemføre den her, og vi skal senere se, at i Virkeligheden er den næppe heller blevet gennemført i de Undersøgelser, der allerede er foretaget.

Der kunde endelig blive Spørgsmaal om, hvorvidt det er bedst at sætte Dominanternes nederste Grænse ved F% 80, eller man snarere burde indskrænke Dominanterne til Arterne med F% 100; for at have et Spillerum for tilfældige Variationer mener jeg dog, at det er bedst at blive staaende ved at betragte alle Arter i 5te Frekvensklasse som Dominanter.

**Arternes Dominansareal og Meddominanter.** Ved en Arts Dominansareal forstaar jeg det eller de Omraader, inden-for hvilke den paagældende Art overalt optræder som Frekvensdominant (>: med F% over 80, bestemt ved  $0,1 \text{ m}^2$  Prøveflader); og ved en given Arts Meddominanter for-staar jeg de Arter, der kan optræde som Frekvensdominanter indenfor den paagældende Arts Dominansareal. Med-dominansgraden kan udtrykkes i Procent af Optagelserne, der naturligvis da saa vidt muligt maa være ensartet for-delt indenfor det Omraade, indenfor hvilket en Arts Med-dominanters Dominansgrad undersøges. Meddominans er et Udtryk for økologisk Slægtskab, men den udsiger intet om, til hvilken Side Slægtskabet gaar; dette ses først ved en Bestemmelse af den eller de paagældende Meddominanters Meddominanter. Den økologiske Slægtskab eller Samhørighed mellem Arterne udtrykkes langt bedre ved Meddominans end ved blot Medforekomst; derfor er det, indenfor det

Omraade man besæftiger sig med, af Interesse ved de enkelte Dominanter at bestemme Graden af de ledsagende Arters Meddominans.

Der gives neppe to Arter med ganske samme Standpladsomraade, ganske samme Udbredelse, og Arterne er meget forskellige med Hensyn til den Hyppighed, med hvilken de optræder. Selv om det maaske nok er saaledes, at enhver Art kan paa et eller andet Sted, paa en større eller mindre Plet, optræde som Frekvensdominant, er det dog kun et Mindretal af vore Plantearter, der paa større Strækninger optræder som Frekvensdominanter.

Hvor vi har at gøre med stabiliserede Plantesamfund, maa man antage, at de som Frekvensdominanter optrædende Arter befinner sig paa en Jordbund, der i særlig Grad tiltaler dem — selv om maaske deres af Konkurrencen betingede Trivsel er slet i Sammenligning med Trivselen paa Steder, hvor Konkurrencen af en eller anden Grund er udelukket. Det er derfor af særlig Interesse at kende Beskaffenheden af og Grænserne for de Omraader, indenfor hvilke de enkelte Arter optræder som Frekvensdominant, og tillige at kende, hvilke andre Arter der kan optræde som Frekvensdominanter sammen med den. Undertiden har man brugt at at angive, hvilke andre Arter en given Art vokser i Selskab med; men man faar en bedre Forestilling om Forholdene, hvis man faar at vide, hvilken Hyppighed den paagældende Art har paa den givne Lokalitet, og hvilke Dominanter den vokser sammen med. Man bør derfor tilstræbe at fremskaffe saadanne Oplysninger om de enkelte Arter, at man i en Haandbog over Landets Flora kan gøre Rede for Arternes Forekomst paa den Maade, at der for hver enkelt Art angives, i hvilket eller i hvilke Plantesamfund den paagældende Art har sin Hovedudbredelse; og hvis Arten optræder som

Frekvensdominant, gives tillige Oplysning om dens hyp-pigste Meddominanter.

De Omraader, indenfor hvilke Arterne er Frekvens-dominanter, er næppe ens for blot to Arter og endnu mindre for flere; ved den Maade, paa hvilken Arternes Dominans-arealer gribet over hverandre, har vi et Hjælpemiddel til Bestemmelse af økologisk Slægtskab. Enklest og lettest overskuelig former Forholdet sig, hvor man har at gøre med Naturforhold, der viser en gradvis Ændring af en af de vigtigste Faktorer, der bestemmer Plantefordelingen, medens de øvrige Forhold forbliver væsentlig ens. I visse Partier af Klitterrænet, paa visse Heder, paa mange Strand-enge, osv., hvor man har at gøre med nogenlunde ensartet Sammensætning af Jordbunden, vil, naar man paa en jævnt skraanende Flade gaar fra lavere til højere Terraen, i Hoved-sagen kun en enkel af Plantefordelingens Hovedfaktorer ændres, nemlig Fugtigheden; ved her at bestemme de opræ-dende Arters Dominansgrænser, og hvorledes de forskellige Arters Dominansomraader gribet over hverandre, kan man bestemme de paagældende Arters Rækkefolge med Hensyn til den givne Faktor, hvilket kan faa Betydning ved Under-søgelser over Plantefordelingen paa Omraader med mindre regelmæssige Kaarforhold. Hvor man ikke har Lejlighed til at benytte saadanne sammenlignende Serie-Undersøgelser, maa man begynde med at bestemme den enkelte Arts Stilling i Forhold til de andre Arter ved paa forskellige Steder indenfor dens Dominansareal at bestemme dens Meddominanter. For at illustrere dette for en enkelt Arts Vedkommende vil jeg gengive Resultatet af nogle formations-statistiske Analyser, som jeg i 1915 foretog i nogle *Gnaphaliu-m arenarium*-Bestande i Omegnen af Frederiksværk.

I Tab. 1 har jeg givet Resultatet af Analysen paa fem

Tab. 1.

1—5: 5 Analyser, hver paa 25 Prøveflader à 0,1 m<sup>2</sup>, indenfor *Gnaphalium arenarium*'s Dominansomraade.

6: En Analyse (25 × 0,1 m<sup>2</sup>) i *Trifolium arvense*—*Jasione montana*-Form. med vigende *Gnaphalium arenarium*.

B: Analyserne 1—5 taget under et som en enkelt Analyse paa 125 Prøveflader.

Analyse-Nr. ....	B	1	2	3	4	5	6
Artstæthed.....	11,50	12,52	14,68	15,52	9,20	6,52	7,64
Dominanttal .....	1	5	4	8	6	3	2
Artstal .....	68	30	43	31	23	18	20
 Gnaphalium arenarium F%	100	100	100	100	100	100	76
Festuca ovina.....	17	84	..	..	..	..	..
Galium verum .....	18	88	..	..	..	..	..
Phleum Bohmeri .....	18	92	..	..	..	..	..
Thymus serpyllum .....	19	96	..	..	..	..	..
[Lolium perenne].....	19	..	96	..	..	..	..
Scleranthus annuus.....	25	..	88	8	20	8	..
Rumex acetosella .....	55	..	100	88	44	44	64
Festuca rubra .....	38	72	20	92	8	..	60
Chrysanthemum leucan-							
themum .....	22	..	8	88	12	..	..
Aira praecox.....	47	..	24	100	84	28	44
Trifolium arvense .....	50	16	36	100	84	16	100
Corynephorus canescens .....	69	4	52	88	100	100	80
Jasione montana.....	51	..	68	92	96	100	88
Teesdalia nudicaulis .....	51	..	60	56	92	44	4
Achillea millefolium .....	22	..	20	68	8	16	4
Agrostis alba.....	6	16	..	..	..	12	4
— spica venti .....	1	..	4	..	..	..	..
Aira caryophyllea .....	31	..	48	44	60	..	..
Alchemilla aphanes .....	2	..	12	..	..	..	..
Anchusa officinalis .....	1	..	4	..	..	..	..
Anthemis arvensis .....	4	..	20	..	..	..	..
Anthoxanthum odoratum .....	13	..	..	64	..	..	56
Anthyllis vulneraria .....	9	4	4	24	12	..	..
Arenaria serpyllifolia .....	17	52	32	..	..	..	..
Artemisia campestris .....	53	64	32	72	60	36	76
Avena pratensis .....	14	72	..	..	..	..	..
Bromus mollis .....	1	4	..	..	..	..	..
Calamintha acinos .....	8	40	..	..	..	..	..

T a b. 1 (fortsat).

Analyse-Nr. . . . .	B	1	2	3	4	5	6
<i>Campanula rotundifolia</i> ..	7	36	..	..	..	..	4
<i>Carex arenaria</i> ..	13	64	..	..	..	..	..
— <i>caryophyllea</i> ..	10	52	..	..	..	..	..
<i>Cerastium semidecandrum</i> ..	35	..	80	28	44	24	..
<i>Convolvulus arvensis</i> ..	1	..	4	..	..	..	..
<i>Deschampsia flexuosa</i> ..	1	4	..	..	..	..	..
<i>Echium vulgare</i> ..	2	..	12	..	..	..	..
<i>Erigeron acer</i> ..	5	..	20	..	..	4	8
<i>Erodium cicutarium</i> ..	14	..	72	..	..	..	..
<i>Euphrasia officinalis</i> ..	1	4	..	..	..	..	..
<i>Filago minima</i> ..	30	..	72	4	28	44	8
<i>Filipendula hexapetala</i> ..	1	4	..	..	..	..	..
<i>Gnaphalium sylvaticum</i> ..	1	..	..	4	..	..	..
<i>Hieracium pilosella</i> ..	38	20	56	68	24	24	48
<i>Holcus lanatus</i> ..	19	..	44	52	..	..	4
<i>Hypericum perforatum</i> ..	2	..	..	8	..	..	12
<i>Hypochaeris radicata</i> ..	10	..	28	20	..	4	..
<i>Knautia arvensis</i> ..	12	..	32	16	12	..	..
<i>Koeleria cristata</i> ..	6	28	..	..	..	..	..
<i>Linaria vulgaris</i> ..	4	..	8	8	4	..	..
<i>Luzula campestris</i> ..	2	8	..	..	..	..	..
<i>Medicago lupulina</i> ..	5	24	..	..	..	..	..
<i>Ononis repens</i> ..	4	16	..	..	..	4	..
<i>Plantago lanceolata</i> ..	11	..	8	48	..	..	..
<i>Poa pratensis</i> ..	11	..	..	52	4	..	..
<i>Polygonum convolvulus</i> ..	2	..	8	..	..	..	..
<i>Potentilla argentea</i> ..	7	..	4	16	16	..	..
<i>Pulsatilla pratensis</i> ..	14	68	..	..	..	..	..
<i>Sedum acre</i> ..	15	76	..	..	..	..	..
— <i>telephium</i> ..	..	..	..	..	..	..	20
<i>Solidago virga aurea</i> ..	36	..	64	68	4	44	..
<i>Spergula arvensis</i> ..	7	..	36	..	..	..	4
<i>Thalictrum minus</i> ..	5	24	..	..	..	..	..
<i>Trifolium minus</i> ..	6	20	12	..	..	..	..
— <i>pratense</i> ..	1	..	4	..	..	..	..
— <i>procumbens</i> ..	9	..	4	36	4	..	..
<i>Veronica arvensis</i> ..	6	..	32	..	..	..	..
<i>Vicia(Ervum?)-Kimplanter</i> ..	7	..	16	20	..	..	..
<i>Viola tricolor</i> ..	3	..	16	..	..	..	..
<i>Vulpia dertonensis</i> ..	6	..	8	20	..	..	..

forskellige Steder (1—5), hvor *Gnaphalium arenarium* var saa vel Frekvensdominant som Fysiognomidominant, og paa eet Sted (6), hvor *Gnaphalium* i begge Henseender var vigende. Paa hvert Sted blev der analyseret 25 Prøveflader à 0,1 m<sup>2</sup>. Nr. 1 er fra »Hvide Klint«, en mod Fjorden brat afskaaret Strandbakke syd for Frederiks værk; Bakken var beplantet med Naaletraer; men paa den sydlige Del var der uboplantede Partier med *Gnaphalium arenarium*-Formation; foruden *Gnaphalium* var *Festuca ovina*, *Galium verum*, *Phleum Boehmeri* og *Thymus serpyllum* Frekvensdominanter. Saavel Artstal som Artstæthed var ret stor, henholdsvis 30 og 12,<sup>52</sup>. I 1920 blev Jordbundens Reaktion bestemt í to Jordprøver, der begge gav alkalisk Reaktion, idet pH i begge Tilfælde var 7,<sub>5</sub>.

Optagelserne Nr. 2—6 stammer alle fra det sandede Bakkedrag umiddelbart øst for Frederiks værk. Nærmest Byen bærer Bakkerne Skov, væsentlig Bøgeskov; men øst herfor laa der i 1915 skovløse Partier, der, i hvert Tilfælde for en Dels Vedkommende, havde ligget udyrket hen i en lang Aarrække, idet der fandtes spredte, indtil 4,5 m høje Individer af formodentlig selvsaaet Fyr og Birk. Paa visse Steder var *Gnaphalium arenarium* her dominerende baade fysiognomisk og med Hensyn til Frekvens; hvor denne Art befinder sig vel, bliver den forholdsvis let Frekvensdominant paa Grund af dens Evne til at brede sig ved Hjælp af Rodskud.

Selv om den undersøgte Vegetation havde været overladt til sig selv i længere Tid, var den dog sikkert ikke endnu kommen i Ligevægt; dens endelige Tilstand vil næppe i saa høj Grad, som da Undersøgelsen fandt Sted, tiltale *Gnaphalium arenarium*; i 1920, da jeg efter undersøgte Stedet, var den paagældende Art vigende.

Bundens Surhedsgrad i *Gnaphalium*-Formationen var ret forskellig fra Forholdet i den tilgrænsende Bøgeskov. I 1920 bestemtes Reaktionen i 4 Jordprøver fra *Gnaphalium*-Formationen; de viste 6 i pH, svingende mellem 5,9 og 6,1. Samtidig viste 13 Jordprøver fra den tilgrænsende Bøgeskov gennemsnitlig 4,3 i pH; de enkelte Bestemmelser svingede her mellem 4 og 4,7.

Optagelse Nr. 2 er fra en lavere Del af Terrænet, der øjensynlig ikke for ret længe siden havde været dyrket; herpaa tydede ogsaa *Lolium perenne*, hvis Opträden som Frekvensdominant sikkert nok hidrørte fra Udsæd. Fysionomisk var Formationen en *Gnaphalium arenarium*—*Rumex acetosella*-Formation; dog var *Gnaphalium* stærkest fremherskende. Jorden saaes mellem Planterne, der var ret frodige; baade Artstal og Artstæthed er stor, henholdsvis 43 og 14,68.

Optagelserne Nr. 3—5 er fra den Del af Terrænet, der i mange Aar havde henligget udyrket. Optagelserne er i Tab. 1 opførte efter Vegetationens Aftagen i Rigdom, hvilket lettest ses ved et Blik paa Artstallet og Artstætheden. Dominanternes Forhold viser det samme; i Nr. 3 er der foruden *Gnaphalium* 7 Frekvensdominanter, i Nr. 4 er der 5 og i Nr. 5 kun 2.

I en lille Granplantning fandtes nogleaabne Pletter og Slonder med en mager Vegetation af spredte Fanerogamer, mellem hvilke Jorden saas, eller den var dækket af lav *Polytrichum piliferum* og *P. juniperinum*; her havde *Gnaphalium* sikkert nok før været Frekvensdominant, men var nu vigende; Nr. 6 viser Vegetationens Sammensætning.

Af Tab. 1 ses, at af de i alt 68 Arter, der forekom i de fem Optagelser (1—5), hvori *Gnaphalium arenarium* var Frekvensdominant, er foruden *Gnaphalium* kun fire Arter

fælles; og om over Halvdelen af Arterne gælder det, at de kun findes i een Optagelse. Fjorten Arter optræder som Meddominanter, men ikke en eneste af dem er som Med-dominant fælles for alle fem Optagelser; 9 af dem findes kun i een Optagelse, 3 i 2, og 2 — *Corynephorus canescens* og *Jasione montana* — i tre Optagelser.

I Tab. 2, A ses, hvorledes Frekvenstallene i Analyserne 1—5 procentisk fordeler sig i de 5 Frekvensklasser: vi har her den for snævert begrænsede Formationer sædvanlige Stigning af Tallet i 5te Frekvensklasse. Tages derimod de 5 Analyser under eet, altsaa som en enkelt Analyse paa 125 Prøveflader indenfor *Gnaphalium arenarium*'s Dominansareal, faar vi ikke en eneste Dominant undtagen *Gnaphalium*, hvis Dominans paa Forhaand er givet;

Tab. 2.

- A. Procentisk Fordeling (i 5 Frekvensklasser) af Frekvenstallene i Analyserne 1—5 i Tab. 1.  
 B. Det samme for B i Tab. 1.

	Antal Frekvenstal	Frekvensklasse				
		1	2	3	4	5
A . . . . .	145	42	15	14	11	18
B . . . . .	68	75	13	9	1,5	1,5

og Frekvenstallenes Fordeling i Frekvensklasserne bliver en ganske anden (Tab. 2, B); skønt Analyserne 1—5 hver for sig repræsenterer en snævert begrænset Formation og alle ligger indenfor samme Arts Dominansareal, er de dog indbyrdes saa forskellige, at de, naar de tages under eet, som en enkelt Optagelse, giver en Frekvensfordelingskurve uden Stigning i 5te Frekvensklasse.

Det er klart, at først naar en Undersøgelse som denne

er udstrakt til at omfatte et større Antal Lokaliteter indenfor en Arts Dominansomraade, kan man faa at se, hvilke Arter der fortrinsvis optræder som den paagældende Arts Meddominanter, og med hvilke den saaledes viser størst økologisk Slægtskab. Saa længe Undersøgelser med dette bestemte Maal ikke er foretaget, maa man foreløbig nøjes med det i anden Hensigt tilvejebragte Materiale; dette lader sig ogsaa meget vel gøre, for saa vidt som Materialet ikke ifølge Optagelsernes Formaal paa Forhaand maa anses for ensidigt. Som Eksempel vil jeg vælge *Anemone nemorosa*. Jeg har her haft Adgang til 140 Optagelser indenfor denne Arts Dominansomraade, dog væsentlig indskrænket til Sjælland. I disse 140 Optagelser optraadte ialt 36 Arter som Meddominanter; men af disse fandtes 22 kun een Gang som Meddominanter, 5 Arter to Gange, 1 Art fire Gange, 1 fem Gange; af de øvrige 7 Arter var *Oxalis acetosella*, *Mercurialis perennis*, *Melica uniflora*, *Asperula odorata*, *Ficaria verna*, *Lamium galeobdolon* og *Hordeum europaeum* Meddominanter i 7—10 Procent af Optagelserne.

Som et andet Eksempel vil jeg omtale Forholdet indenfor et snævert begrænset Omraade, nemlig *Hypochaeris radicata*'s Dominansareal i Klitterænet paa Fanø. Paa det dyrkede Areal, der svarer til *Nardus*-Niveauet og den højere beliggende Del af *Erica*-Niveauet vokser *Hypochaeris radicata* og *Leontodon autumnalis* sammen; Markerne er i Græsmarkstadiet i Sommertiden skinnende gule af Kongepen og Borst. I de endnu existerende Partier af *Nardus*-Formationen kan begge de nævnte Arter træffes, men kun ganske enkeltvis, idet den tæt tæppedannende *Nardus* konkurrerer de øvrige Arter ned. I Modsætning til Forholdet paa Kulturarealet, hvor Borst og Kongepen i stor Udstrækning optræder sammen, er paa den uberørte

Bund deres Dominansarealer ganske adskilte; medens *Leontodon autumnalis*'s Dominansareal her, paa Strandengene, ligger nedenfor *Nardus*-Formationen, ligger *Hypochaeris radicata*'s Dominansareal ovenfor *Nardus*-Formationen: paa de urteklædte Klitters, ∃: »de graa Klitters«, tørre Bund. *Hypochaeris radicata* kan her optræde som Frekvensdominant i en Række Formationer, der hver især er karakteriseret ved en eller flere af følgende Arter: *Corynephorus canescens*, *Festuca ovina*, *F. rubra*, *Anthoxanthum odoratum*, *Agrostis tenuis* og *Carex arenaria*; i Vegetationens Højsommer-Aspekt er den Fysiognomidominant.

Paa 33 forskellige Steder indenfor *Hypochaeris radicata*'s Dominansareal er Vegetationen her blevet analyseret ved paa hvert Sted at tage 20 Prøveflader à 0,1 m<sup>2</sup>. Foruden *Hypochaeris* forekom 13 Arter som Dominanter med i alt 72 Frekvenstal, altsaa gennemsnitlig 2—3 Meddominanter i hver Optagelse; og da saavel Artstal som Artstæthed er ret lav, nemlig gennemsnitlig henholdsvis 8,8 og 3,65, viser den store Meddominans, at vi her har at gøre med snævert begrænsede Formationer, hvilket ogsaa fremgaar af Frekvensklasserne, saaledes som det er fremstillet i Tab. 3, A.

O mend ikke med den allersnævreste saa dog med en ret snæver Formationsbegrænsning representerer de 33 Optagelser 6 forskellige Formationer; behandles disse nu paa den Maade, at de indenfor samme Formation, men paa forskellige Klitter, tagne Optagelser betragtes som en eneste Optagelse, i hvilken de enkelte Arters F % bestemmes paa sædvanlig Maade, faaes den Frekvensfordeling, der ses i Tab. 3, B; Tallet i 5te Frekvensklasse er vel her endnu ret højt, men i det Hele viser Talrækken en stærk Forskydning til Venstre sammenlignet med Forholdet i Tab. 3, A. Tager man saa endelig alle 33 Optagelser under et

Tab. 3. *Hypochaeris radicata's* Dominansareal i  
»den graa Klit« paa Fanø.

	Frekvensklasse				
	1	2	3	4	5
A. 33 Optagelser i 6 snævert begrænsede Formationer: 289 Frekvenstal.....	38	11	8	7	36
B. Enkeltoptagelserne i hver Formation tagne under et, hele Materialet altsaa som 6 Optagelser: 97 Frekvenstal.....	60	12	6	4	18
C. Alle 33 Optagelser behandlede som en enkelt Optagelse indenfor <i>Hypochaeris radicata's</i> Dominansomraade: 35 Frekvenstal .....	83	8	0	6	3

og behandler dem som een Optagelse gældende for *Hypochaeris radicata's* Dominansareal paa Fanøs Klitter, forsvinder ethvert Spor af Ensartethed undtagen det paa Forhaand givne, at *Hypochaeris* er Frekvensdominant; de 33 Optagelser indeholder ialt 35 Arter, altsaa i foreliggende Tilfælde 35 Frekvenstal, med den i Tab. 3, C gengivne procentiske Fordeling i de fem Frekvensklasser; Tallene viser den stærke Forskydning til Venstre, som en formationsstatistisk Analyse af en heterogen Vegetation giver. Da der kun er 35 Frekvenstal, er et Frekvenstal her lig c. 3 Procent; Tallet 3 i 5te Klasse repræsenterer derfor kun *Hypochaeris*; hvis denne ikke paa Forhaand var given, vilde der ikke være en eneste Art i 5te Klasse, ja, til Trods for at den ved de 33 Optagelser repræsenterede Vegetation af mange vilde blive betragtet som een Formation, er Uensartetheden dog saa stor, at der ikke alene ingen Meddominanter findes, men de 33 Optagelser har overhovedet ikke en eneste fælles Art bortset fra *Hypochaeris radicata*.

Da Forholdet saaledes er dette, at selv indenfor et saa nævert Omraade som *Hypochaeris radicata*'s Dominansareal paa Fanø's Klitter er ikke alene ikke nogen Art Meddominant, men overhovedet ikke nogen Art fælles for alle Enkeltoptagelser, maa Spørgmalet blive, hvilke Meddominanter der findes i de enkelte Optagelser, og hvilken Meddominansgrad de enkelte af disse Arter viser. Som allerede nævnt opträder 13 af de 35 forekommende Arter som Dominanter paa et eller flere af de undersøgte Smaa-Omraader. Forholdet var følgende:

Meddominant i

- 1 Optagelse: *Aira praecox*, *Jasione montana*, *Thymus serpyllum*.
- 2 Optagelser: *Festuca rubra*, *Galium verum*, *Sedum acre*, *Trifolium arvense*.
- 3 — *Rumex acetozella*.
- 4 — *Anthoxanthum odoratum*.
- 9 — *Corynephorus canescens*, *Festuca ovina*.
- 17 — *Carex arenaria*.
- 19 — *Agrostis tenuis*.

*Hypochaeris radicata*'s Meddominanter er saaledes her først og fremmest *Agrostis tenuis* og *Carex arenaria*, hvis Meddominansprocent er henholdsvis 58 og 52; derefter kommer *Corynephorus canescens* og *Festuca ovina*, men med en langt lavere Procent, nemlig c. 27. *Hypochaeris radicata*'s Dominansomraade strækker sig paa Fanø over den nederste Del af *Corynephorus canescens*'s og især den øverste Del af *Agrostis tenuis*'s Dominansareal; i væsentlig samme Niveau, men kun som spredte Pletter, ligger *Festuca ovina*'s Dominansareal, hvor *Hypochaeris radicata*, saa vidt mine Undersøgelser rækker, altid forekommer, men ikke altid

som Frekvensdominant, idet *Festuca ovina* ved sin Dækkeevne ofte konkurrerer de medoptrædende Arter, især Rosetplanterne, ned til en lav Frekvensgrad.

**Formationsdominanter.** Ved en Formations Dominanter forstaar jeg de Arter, der overalt indenfor den paagældende Formation optræder med F % større end 80. I snævert begrænsede, forholdsvis ensartet sammensatte Samfund vil det allerede ved Undersøgelsen af et ringe Antal Prøveflader være bestemt, hvilke Arter der er Dominanter. Dominanttallet kan være forskelligt i forskellige Formationer og varierer indenfor visse Grænser med Artstal og Artstæthed.

**Dominanttal, Dominantprocent og Artstal.** Dominanttallet udtrykt i Procent af Artstallet vil jeg kalde Dominanttalprocent eller Dominantprocent. Med den foran givne Bestemmelse af Dominant er Dominantprocenten givet med Tallet i 5te Frekvensklasse. Men Artstallet er ingen Konstant paa samme Maade som Artstætheden og Dominanttallet; medens disse to sidstes Forhold bliver konstant efter Analysen af et forholdsvis ringe Antal Prøveflader, vedbliver Artstallet at vokse med Prøvefladetallet, indtil alle Formationens Arter er paatruffet i de tagne Prøveflader; da Dominanttallet forbliver det samme under Artstallets Stigen, maa følgelig Dominantprocenten synke. Eksempelvis vil jeg henvise til en Optagelse i en *Poa nemoralis*-Formation i Allindelille Fredskov; der blev taget 25 Prøveflader; Resultatet er i Tab. 4 angivet særskilt for Prøvefladerne Nr. 1—5, Nr. 1—10, Nr. 1—15, Nr. 1—20 og endelig for alle 25. Af Tabellen fremgaar, at medens Dominanttal og Artstæthed forbliver konstant, endog efter blot fem Prøveflader, tiltager Artstallet fra 9 til 16, altsaa omtrent til det dobbelte af Tallet i første 5-Talsgruppe; skønt Dominant-

Tab. 4. En *Poa nemoralis*-Formation i Allindelille Fredskov: Artstæthed, Dominanttal, Artstal og Dominantprocent efter Analysen af 5, 10, 15, 20 og 25 Prøveflader.

	Antal Prøveflader				
	5	10	15	20	25
Artstæthed . . . . .	4, <sub>40</sub>	4, <sub>50</sub>	4, <sub>27</sub>	4, <sub>30</sub>	4, <sub>58</sub>
Dominanttal . . . . .	2	2	2	2	2
Artstal . . . . .	9	12	12	14	16
Dominantprocent . . . . .	22	18	18	14	13

tallet forbliver uforandret, synker Dominantprocenten fra 22 til 13.

For at vise, hvorledes Forholdet former sig i en mere omfattende formationsstatistisk Undersøgelse, vil jeg benytte en Række i 1926 paa Fanø foretagne Formationsanalyser. I hver af 100 Bestande, der repræsenterede en Række af de paa Fanø optrædende Formationer, blev der taget 20 Prøveflader  $\approx 0,1 \text{ m}^2$ , og saaledes at i hver Optagelse blev de første 10 Prøveflader holdt for sig (A) og de sidste 10 for sig (B); der haves saaledes her tre Rækker, nemlig foruden Hovedrækken  $C = 100$  Analyser  $\approx 20 \times 0,1^2$  tillige to parallele Rækker, A og B, hver paa 100 Analyser  $\approx 10 \times 0,1 \text{ m}^2$ . I Tab. 5 har jeg givet en Oversigt over dette Materiale's Frekvenstalsforhold paa den Maade, at Tallene angiver Frekvenstallenes (Arternes) procentiske Fordeling i Frekvensklasserne, først efter en 10-delt, derpaa efter en 5-delt Skala.

Overensstemmelsen mellem de to parallele Rækker A og B er saa god, som man kan forlange; Artstallet i de enkelte Optagelser svingede i A mellem 1 og 28, i B mel-

Tab. 5. Frekvenstallenes procentiske Fordeling i henholdsvis 10 og 5 Frekvensklasser for

A: 100 Analyser à  $10 \times 0,1 \text{ m}^2$  Prøveflader, og

B: 100 med A parallele Analyser ligeledes hver paa  $10 \times 0,1 \text{ m}^2$ .

A og B: Parallelrækkerne A og B tilsammen som 200 Analyser à  $10 \times 0,1 \text{ m}^2$ .

C: De til hinanden svarende Analyser i Parallelrækkerne A og B forenede til een Analyse, altsaa ialt 100 Analyser à  $20 \times 0,1 \text{ m}^2$ .

	Antal Fre- kvenstal	Gennem- snitlig F %	Frekvensklasser									
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
A . . . .	797	56,8	0/0 21,6   10,8	0/0 6,4   5,8	0/0 5,8   4,2	0/0 4,0   6,6	0/0 5,7   29,1					
			32,4	12,2	10,0	10,6	34,8					
B . . . .	830	56,0	20,2   11,4	7,6   7,4	3,9   4,9	5,2   4,2	5,7   29,5					
			31,6	15,0	8,8	9,4	35,2					
A+B . .	1627	56,2	20,0   11,1	7,0   6,6	4,8   4,6	4,6   5,4	5,7   29,3					
			32,0	13,6	9,4	10,0	35,0					
C . . . .	962	47,7	28,0   12,5	7,4   4,9	4,8   4,7	4,2   4,3	4,6   25,1					
			40,5	12,3	9,0	8,5	29,7					

lem 2 og 28; det gennemsnitlige Artstal pr. Optagelse er i begge Tilfælde c. 8; B har en ringe Overvægt over A, nemlig gennemsnitlig 0,33 pr. Optagelse. Arternes Gennemsnitsfrekvens er i A 56,8 mod 56,0 i B. Overensstemmelsen i Fordelingen i Frekvensklasserne fremgaar umiddelbart af Tabellen. I Tabellens A + B er de to Parallelrækker af Analyser taget under et, altsaa som en enkelt Række paa 200 Analyser à 10 Prøveflader.

Sammenlignes nu hermed Række C, der omfatter det samme Materiale som A og B, men taget som 100 Analyser à 20 Prøveflader, ses det straks, hvilke Prøvefladetallets Forøgelse i de enkelte Analyser har for Frekvenstallenes Fordeling: Tallet i 1ste Frekvensklasse stiger og

samtidig synker Dominantprocenten, ø: Tallet i sidste Frekvensklasse. Ved Forøgelsen af de enkelte Analysers Prøvefladetal er der kommen flere lävfrekvente Arter til, gennemsnitlig 1,5 pr. Analyse, hvilket navnlig giver en Stigning af laveste Frekvensklasses Tal, der medfører en Dalen af Dominantprocenten, idet Dominanttallet er uforandret. Samtidig med at Tallet i første Frekvensklasse stiger, synker naturligvis Arternes Gennemsnitsfrekvens, i foreliggende Tilfælde fra 56,2 til 47,7.

Det er saaledes nødvendigt at gaa ud fra samme Prøvefladetal, naar man ved sammenlignende Undersøgelser vil gøre Brug af Dominantprocenten; og dette bliver der Anvendelse for ved Spørgsmaalet om, hvorvidt Dominantprocenten i det Store og Hele er væsentlig den samme i forskellige Formationer, eller om den er forskellig i forskellige Formationstyper; navnlig kan der blive Tale om at undersøge Dominantprocentens Forhold i Formationer med forskelligt Artstal. Da Artstallet i samme Formation stiger og Dominantprocenten synker med forøget Prøvefladetal, er det umiddelbart indlysende, at en sammenlignende Undersøgelse over forskellige Formationers Forhold her kun kan ske ved Anvendelse af samme Prøvefladetal.

Ved Undersøgelsen over Forholdet mellem Dominantprocent og Artstal i forskellige Formationer vil jeg begynde med at anvende det i CARSTEN OLSENS Afhandling<sup>1</sup> foreliggende formationsstatistiske Materiale, der har den Fordel, at det strækker sig over Formationer med stor Forskel i Artstal og omfatter et stort Antal, ialt 266, Vegetations-

<sup>1</sup> CARSTEN OLSEN, Studier over Jordbundens Brintionkoncentration og dens Betydning for Vegetationen, særlig for Plantefordelingen i Naturen. 1921.

Tab. 6. Artstal og Frekvenstallenes procentiske Fordeling i Frekvensklasserne (cfr. Teksten).

Artstal	Antal Fre- kvenstal	Frekvensklasse				
		1	2	3	4	5
I 1—5 .....	410	30	12	8	4	46
II 6—10 .....	518	34	18	12	7	29
III 11—15 .....	362	33	19	13	11	24
IV 16—20 .....	429	34	19	13	13	21
V 21—30 .....	489	35	23	13	10	19
VI 31—55 .....	917	44	19	14	10	13
VII Gennemsnit .....	...	35	18, <sup>3</sup>	12, <sup>2</sup>	9, <sup>2</sup>	25, <sup>3</sup>

analyser, alle foretagne efter samme Princip, idet der overalt er taget 10 Prøveflader ( $\text{à } 0,1 \text{ m}^2$ ) indenfor hver af de snævert begrænsede Pletter, hvor Jordprøverne til Brintion-koncentrationsbestemmelsen blev udtaget. I Tab. 6 har jeg ordnet dette Materiale efter stigende Artstal i 5 Grupper (I—V), af hvilke dog kun de fire første er ens i Udstræk-

Tab. 7. Artstal og Frekvenstallenes procentiske Fordeling i Frekvensklasserne (cfr. Teksten).

Artstal	Antal Analyser	Antal Fre- kvenstal	Gnsnl.		Frekvensklasser				
			F %	Arts- tæhed	1	2	3	4	5
1—5 ..	53	220	64	2, <sub>30</sub>	27	10	8	7	48
6—10 ..	105	774	56	4, <sub>10</sub>	34	12, <sub>5</sub>	8, <sub>5</sub>	9	36
11—15 ..	27	331	56	6, <sub>82</sub>	32	14	10	10	34
16—20 ..	10	181	52	9, <sub>43</sub>	29	22	11	15	23
21—30 ..	5	121	51	12, <sub>40</sub>	32	17	15	12	24
	200	1627	56	4, <sub>57</sub>	32	14	9	10	35

ning, medens den 5te Gruppe, paa Grund af det fattigere Materiale fra særlig artsrige Formationer, spænder over dobbelt saa stort et Spillerum som hver af de første. I en 6te Gruppe (Tab. 6, VI) er vedføjet Tallene for en Række meget artsrige Formationer, for hvilke det i Analyserne fundne Antal Arter laa mellem 30 og 55; Gruppen omfatter ialt 20 Optagelser, hvoraf de fire stammer fra C. FERDINANDSEN<sup>1</sup> (l. c. Tab. 1, 2, 57 og 63), hver paa 25 Prøveflader; 3 stammer fra C. OLSEN (l. c. Nr. 296—98), hver paa 10 Prøveflader; Resten, 13 Optagelser, hidrører fra mine egne Undersøgelser i Allindelille Fredskov: een Optagelse paa 10, 3 paa 20 og 9 paa 25 Prøveflader hver. Af den i Tabellen givne Oversigt over Frekvenstallenes procentiske Fordeling i Frekvensklasserne fremgaar, at samtidig med at Artstallet stiger fra 1 til 55, aftager Dominantprocenten, Tallene i sidste Kolonne, fra 43 til 13; da 6te Gruppe jo imidlertid afviger noget fra de andre med Hensyn til Prøvefladetal, bør man maaske helst nøjes med at sige, at samtidig med at Artstallet stiger fra 1 til 30, synker Dominantprocenten fra 43 til 19.

Som et andet Eksempel vil jeg anvende det foran omtalte Materiale fra Fanø, nemlig de to Parallelrækker A og B, der stemmer overens med C. Olsens Materiale deri, at hver Analyse bestaar af 10 Prøveplader. Forholdet mellem Dominantprocent og Artstal i disse 200 Analyser er anskueliggjort i Tab. 7, i hvilken Maierialet er ordnet ganske paa samme Maade som i Tab. 6. Af Tab. 7 fremgaar, at ogsaa her synker Dominantprocenten med stigende Artstal i Formationerne; men sammenholder man Tallene i de to Tabeller vil man se, at i mit Materiale fra Fanø synker

<sup>1</sup> C. FERDINANDSEN: Undersøgelser over danske Ukrudsformationer paa Mineraljorder. 1918.

Dominantprocenten ikke saa stærkt som i C. Olsens Materiale. Jeg kommer senere tilbage til dette Forhold; men først vil jeg søge at faa Dominantværdien udtrykt ved et Forhold, der ikke varierer med Prøvefladetallet.

**Dominanttal og Artstæthed.** Som foran omtalt forandres Dominantprocenten og i det Hele taget de enkelte Frekvensklassers Procenttal med Artstallet; og da Artstallet varierer med Prøvefladetallet, kan en Sammenligning kun finde Sted mellem Analyser med samme Prøvefladetal. Denne Ulempe undgaas ved i Stedet for Artstallet at benytte Artstætheden eller, hvad der er det samme: Frekvenssummen ( $= \text{Artstæthed} \times 100$ ), der, som foran vist, forholdsvis hurtig naar en konstant Størrelse. Ved at bestemme Dominant-Frekvensen i Procent af den samlede Frekvenssum opnaas ikke alene at faa Dominantforholdet sat i Forbindelse med en i Forvejen bestemt Konstant, men tillige det, at vi først derved faar et talmæssig sandt Udtryk for Dominanternes Betydning, hvad Frekvensfordelingskurvens Dominantprocent ikke giver eller i hvert Tilfælde kun giver paa en meget ufuldkommen Maade, idet de lave Frekvensklassers Tal er i Overvægt, hvilket ikke paa nogen Maade svarer til de paagældende Arters Andel i Vegetationen.

Ligesom jeg i Tab. 6 har vist Dominant-Procentens Forhold til Artstal, har jeg i Tab. 8, paa Basis af det i Tab. 6 benyttede Materiale, vist Dominantfrekvenssummens Forhold til den samlede Frekvenssum ( $= \text{Artstæthed} \times 100$ ) og samtidig vist, hvorledes de øvrige Frekvensklassers Frekvenssummer forholder sig, naar de udtrykkes paa samme Maade. Angaaende de fire første Frekvensklasser skal her kun bemærkes, at Tallene her alle er lave i Sammenligning med Tallet i 5te Klasse, Dominant-Frekvenssummen, hvis Gennemsnitstal for samtlige undersøgte

Formationer er omtrent lige saa stort som Summen af de fire første Klassers Tal (Tab. 8, VII), medens disse i Tab. 6, VII, der viser Frekvensklassernes Frekvenstal udtrykt i Procent af Artstallet, tilsammen er 3 Gange saa stort som Tallet i Dominantklassen (5te Klasse).

Tab. 8. Artstal og Frekvenssumfordeling for samme Materiale som i Tab. 6.

Artstal	Frekvensklasser				
	1	2	3	4	5
I 1—5.....	7	7	8	5	73
II 6—10.....	10	12	13	10	55
III 11—15.....	10	13	14	17	46
IV 16—20.....	10	14	15	20	41
V 21—30.....	11	18	15	16	40
VI 31—55.....	13	17	19	20	31
VII Gennemsnit .....	10	13	14	15	48

Det er imidlertid Dominanternes Forhold, Tallene i 5te Klasse, der her interesserer mest. Det maa nu først erindres, at i det benyttede Materiale, med Undtagelse af Gruppe VI, spiller Artstallets Afhængighed af Prøvefladetallet ingen Rolle, idet Prøvefladetallet her overalt er det samme. Sammenholder man nu Tallene i Dominantklassen med Artsgrupperne, ses det, at samtidig med at Artstallet i Formationerne stiger fra 1—5 Arter i 1ste Gruppe til 21—30 Arter i 5te Gruppe, synker Dominanternes Frekvenssumprocent fra 73 til 40; tager vi Gruppe VI med, synker Tallet endog til 31, altsaa fra c.  $\frac{3}{4}$  til under  $\frac{1}{3}$  af hele Frekvenssummen.

Væsentlig samme Forhold kommer frem, naar man

benytter det af mig tilvejebragte formationsstatistiske Materiale fra en Række Formationer paa Fanø. Paa samme Maade som Tab. 8 svarer til Tab. 6, svarer her Tab. 9 til Tab. 7. Paa Basis af 200 Analyser gaves i Tab. 7 en Over-sigt over Dominanttalprocentens Forhold til Artstallet; i

Tab. 9. Artstal og Frekvenssumfordeling for  
sæmme Materiale som i Tab. 7.

Artstal	Antal Anal- lyser	Antal Fre- kvens- tal	Fre- kvens Sum	Gnsntl.		Frekvensklasser				
				F %	Arts- tæhed	1	2	3	4	5
1—5 . . . . .	53	220	14200	64	2,80	6	5	7	8	74
6—10 . . . . .	105	774	43090	56	4,10	8	8	8	12	64
11—15 . . . . .	27	331	18420	56	6,82	8	9	10	13	60
16—20 . . . . .	10	181	9430	52	9,48	7	15	11	23	44
21—30 . . . . .	5	121	6200	51	12,40	9	12	16	17	46
Hele Materialet }	200	1627	91340	56	4,57	8	9	9	13	61

Tab. 9 er det samme Materiale benyttet til at oplyse Forholdet mellem Dominanternes Frekvenssumprocent og Artstallet; af Tallene i 5te Frekvensklasse i Tab. 9 fremgaar, at ogsaa i dette Materiale synker Dominanternes Frekvenssumprocent med stigende Artstal (1ste Kolonne); i 1ste Artsgruppe (1—5 Arter) er Frekvenssumprocenten væsentlig den samme som i den tilsvarende Gruppe i Tab. 8; men for de følgende Gruppers Vedkommende synker Dominanternes Frekvenssumprocent ikke saa sterkt og naar ikke saa langt ned som for Materialet i Tab. 8, idet Tallet i 5te Artsgruppe i Tab. 9 kun gaar ned til 46 mod 40 i Tab. 8.

I Tilknytning til den Anvendelse, der i det foregaaende er gjort af Frekvenssumprocenten, vil jeg her benytte Lejligheden til direkte at illustrere, at Frekvenssumprocenten

har langt større Betydning for Formationslæren end Frekvenstalprocenten. Forholdet mellem Frekvensklassernes Frekvenstalprocent og Frekvenssumprocent ses lettest ved at sammenholde Tab. 5 med Tab. 10; i begge Tilfælde er benyttet ganske samme Materiale, og der er i begge Tabeller først inddelt i 10 Frekvensklasser, der dernæst er sammensluttede to og to til 5 Klasser. I Tab. 5 angiver Tallene i Frekvensklasserne, hvor mange Procent af de i Analyserne fundne Arter vedkommende Frekvensklasse omfatter. Fordelingen ses at være den almindelige; at sidste Klasse saavæl i den 10-delte som i den 5-delte Skala er høj, er en direkte Følge af, at vi her har de Dominanter, hvis Tilstedeværelse paa Forhaand er givet ved Formationsbegrensningen. At Tallet i første Klasse er højt, er et Udtryk for det Forhold, at de lavfrekvente Arter i Antal langt overgaar de højfrekvente og de mellemfrekvente. Det høje Tal i 1ste Frekvensklasse er saaledes vel et Udtryk for et Forhold i Naturen, men, vel at mærke, kun hvad Artstallet angaaer. Derimod er Frekvenstallenes procentiske Fordeling i Frekvensklasserne ikke noget Udtryk for den Betydning, de enkelte Frekvensklassers Arter har i Vegetationens Sammensætning; denne Betydning kan kun fremgaa af Frekvenssumprocenten, for saa vidt Arternes Vægt i Formationen kan udtrykkes gennem Frekvensen.

For det samme Materiale som i Tab. 5 er i Tab. 10 vist, hvorledes Frekvensklassernes Styrkeforhold stiller sig, naar det udtrykkes ved Frekvenssummen for hver enkelt Frekvensklasses Arter. Den mest iøjnefaldende Forskel mellem Tallene i Tab. 5 og Tab. 10 er den, at det høje Tal i 1ste Frekvensklasse i Tab. 5 reduceres i Tab. 10 til det meget lave Tal, der svarer til Artsgruppens ringe Andel i Plantetæppet. Dernæst er der sket det, at Tallet i sidste

Tab. 10. Frekvenssumfordeling i henholdsvis 10 og 5 Frekvensklasser for det samme Materiale som i Tab. 5 (S. 21), hvor nærmere Forklaring findes angaaende Materialet.

	Antal Fre- kvenstal	Gennem- snitlig Arts- tæthed	Frekvensklasser									
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
A . . . . .	797	4,49	0/0 3,8	0/0 3,8	0/0 3,4	0/0 4,1	0/0 5,1	0/0 4,6	0/0 5,0	0/0 9,5	0/0 9,0	0/0 51,7
			7,6	7,5			9,7		14,5		60,7	
B . . . . .	830	4,65	3,6   4,1 7,7	4,1   5,2 9,3	3,4   5,3 8,7		6,5   6,0 12,5			9,1   52,7 61,8		
A+B . . .	1627	4,57	3,7   4,0 7,7	3,7   4,7 8,4	4,3   4,9 9,2		5,7   7,7 13,4			9,1   52,2 61,3		
C . . . . .	962	4,59	4,0   4,5 8,5	4,2   3,7 7,9	4,3   5,6 9,9		5,9   7,1 13,0		8,4   52,3 60,7			

Klasse er steget stærkt, saa at 10de Klasse omfatter c. Halvdelen af hele Frekvenssummen; benyttes den 5-delte Skala, omfatter sidste Klasse endog  $\frac{3}{5}$  af hele Frekvenssummen. Denne store Overvægt i sidste Klasse giver langt bedre end Frekvenstalprocenten Udtryk for Dominanternes overvejende Betydning i Vegetationen. Iøvrigt viser Tallene i den 10-delte Skala i Tab. 10, at med Undtagelse af 10de Klasse er Tallene i de enkelte Klasser meget lave, og at de er næsten ens i alle Klasser med Undtagelse af, at der er en svag Stigning i Klasserne nærmest sidste Klasse. Forholdet ses lettest ved et Blik paa Fig. 1 og Fig. 2. I Fig. 1 gengiver Søjlerne Tallene i den 10-delte Skala i Tab. 5, C, medens Kurven gengiver Tallene i den 5-delte Skalas Klasser; ganske paa samme Maade gengiver i Fig. 2

Søjlerne Tallene i den 10-delte Skala i Tab. 10, C og Kurven Tallene i den 5-delte Skalas Klasser.

Af det tidligere udviklede fremgik, at hvad enten Dominanternes Forhold bestemtes ved Hjælp af Dominanttal-

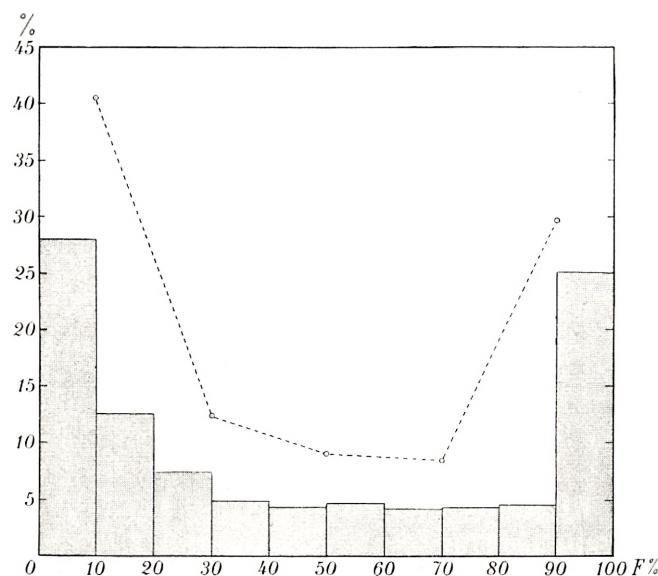


Fig. 1. Grafisk Fremstilling af Materialet i Tab. 5, C (100 Analyser à 20 × 0,1 m<sup>2</sup>). Søjlerne angiver de enkelte Frekvensklassers Værdi udtrykt i Procent af samtlige Frekvenstal fordelt i 10 Klasser; Kurven angiver det samme, men saaledes, at Frekvenstallene er fordelt i 5 Frekvensklasser.

procenten,  $\circ$ : Dominanternes procentiske Andel i Artstallet, eller vi benyttede Dominanternes Frekvenssumprocent,  $\circ$ : Dominanternes Andel i den samlede Frekvenssum, sank i det foreliggende Materiale Dominanternes Betydning med stigende Artstal i de undersøgte Formationer. Søger man om Forklaring paa dette Fænomen, finder man tre Forhold, der kan tænkes at være Aarsag, nemlig 1) Forskellig Prøvefladetal i de benyttede Formationsanalyser, 2) forskellig Formationsbegrænsning, og 3) Forskellighedsmed Hensyn

til Arternes Fordeling i de i forskellig Grad artsrige Plantesamfund.

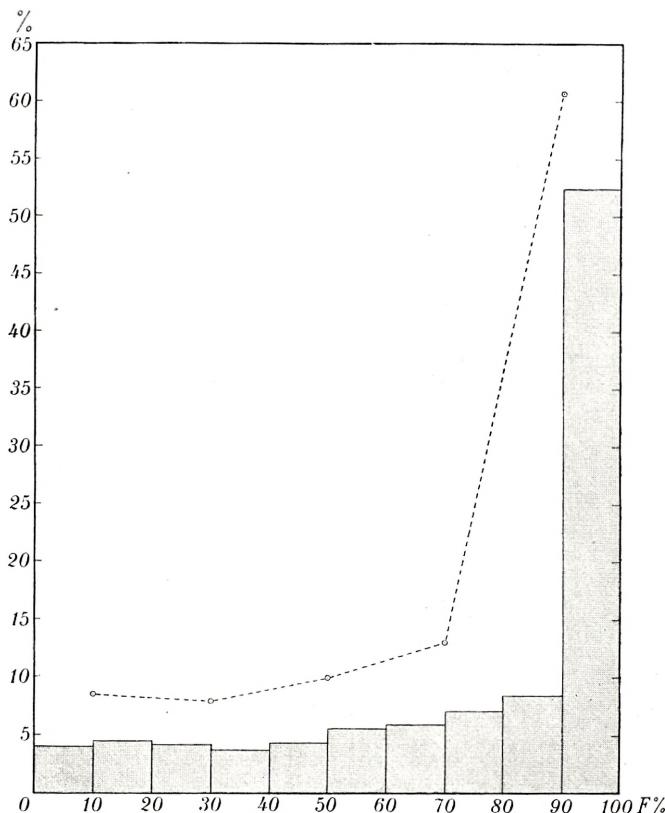


Fig. 2. Grafisk Fremstilling af Materialet i Tab. 10 C, der er det samme som i Tab. 5, C og i Fig. 1; men medens Materialet i Fig. 1 er fremstillet paa Basis af Arternes Frekvenstal ( $F\%$ ), er det i Fig. 2 fremstillet paa Basis af Arternes Frekvenssum. Søjlerne angiver de enkelte Frekvensklassers Værdi udtrykt i Procent af den samlede Frekvenssum fordelt i 10 Klasser; Kurven angiver det samme men saaledes, at Arterne er fordelte i 5 Frekvensklasser.

Som allerede paavist har det førstnævnte Forhold ingen Betydning, naar Dominanternes Vægt maales ved Frekvenssumprocenten, idet denne Størrelse bliver konstant i de

enkelte Optagelser, saa snart Artstætheden er blevet konstant, hvilket sker meget hurtigt. Derimod har Prøvefladetallet stor Betydning, naar vi benytter Dominanttalprocenten, idet denne i samme Optagelse aftager med tiltagende Prøvefladetal, indtil alle Arter er paatruffet; en sammenlignende Undersøgelse kan derfor her ikke finde Sted uden paa Basis af samme Prøvefladetal. Denne Fordring er imidlertid tilfredsstillet baade i Tab. 6, I—V og i Tab. 8; alligelv er der her en stærk Dalen af Dominanttalprocenten med stigende Artstal i de undersøgte Formationer. I foreliggende Tilfælde falder den første Forklaringsgrund saaledes bort. For Dominanternes Frekvenssumprocent falder den, som nævnt, i alle Tilfælde bort, forudsat at der er taget saa mange Prøveflader, at Artstætheden er blevet konstant; jeg vil derfor i det følgende lade Dominanttalprocenten ude af Betragtning og kun følge Spørgsmaalet gennem Frekvenssumprocenten, der er det naturlige Udtryk for Styrkeforholdet mellem Frekvensklasserne, for saa vidt det kan udtrykkes gennem den formationsstatistiske Analyse.

Hvad angaar den anden Forklaringsgrund, forskellig Formationsbegrænsning, kan Forholdet udtrykkes saaledes: Forudsat at der ved Tilvejebringelsen af det anvendte Materiale overalt er anvendt samme Princip ved Formationsbegrænsningen, vil Tallene i Dominantklassen i Tab. 8 og 9 (og iøvrigt jo ogsaa i Tab. 6 og 7) betyde, at jo artsrigere en Formation er, desto større Rolle spiller de mindre frekvente Arter i Sammenligning med Dominanterne; Spørgsmaalet er, om Forudsætningen er rigtig, eller i hvilken Udstrækning den er rigtig. Hvor man har at gøre med artsfattige Formationer, er det forholdsvis let at gennemføre den snævre Formationsbegrænsning, der bygger paa Bestemmelsen af Arternes Dominansarealer; og til en vis Grad

gælder her den ovenfor formulerede Sætning om, at med stigende Artstal synker Dominanternes Frekvenssumprocent; Optagelser i rene, kun af en enkelt Art bestaaende Bestande maa nødvendigvis vise 100 % i Dominantklassen; og selv om der kommer enkelte spredte Arter til, vil Dominantklassens Frekvenssumprocent alligevel i Regelen blive forholdsvis høj; man behøver blot at tænke paa Formationer som *Anemone nemorosa*-F., *Anemone nemorosa* + *Oxalis acetocella*-F., *Allium ursinum*-F., *Calluna vulgaris*-F., *C. vulgaris* + *Empetrum nigrum*-F., osv. osv. Heraf følger imidlertid ikke, at den fortsatte Aftagen af Dominanternes Frekvenssumprocent med stigende Artstal, som det foran behandlede Materiale viser, er Udttryk for de virkelige Forhold i Naturen. Dominantklassens Frekvenssumprocents Aftagen med stigende Artstal er vistnok idetmindste væsentlig et Udslag af det Forhold, at jo artsrigere en Vegetation er, desto vanskeligere er det at sikre sig, at man arbejder med et lige saa snævert Formationsbegreb som i artsfattige Vegetationer, idet det i artsrike Vegetationer er langt vanskeligere end i artsfattige at passe paa, at Prøvefladerne tages indenfor samme System af Dominansarealer; og hvis man ikke gør dette, vil det let ske, at en eller flere af de Arter, som ellers vilde komme i Dominantklassen, nu vil synke ned i en af de lavere Frekvensklasser, og følgelig vil Dominantklassens Frekvenssum synke. I Fig. 3 betegner Ovalen Dominansarealet for en given Art, A; dennes Dominansarealet skæres af Grænserne for B's og C's Dominansarealer paa den Maade, at til Højre for Linien  $m-m$  er B Dominant, medens den til Venstre for Linien opträder med F % under 80; omvendt gaar C's Dominansareal fra Venstre til Linien  $n-n$ ; til Højre for denne Linie opträder

*C* med lavere Frekvens. Undersøger man i det givne Tilfælde *A*'s Dominansareal under eet, faar man en Optagelse med kun een Dominant (*A*) og to mellemfrekvente Arter (*B* og *C*); undersøges Omraadet *a* for sig, faas væsentlig samme Resultat, kun at *B* og *C* ikke faar saa høj Frekvensprocent som i første Tilfælde. Undersøges *b* for sig og *c* for sig, faas i begge Tilfælde to Dominanter, hen-

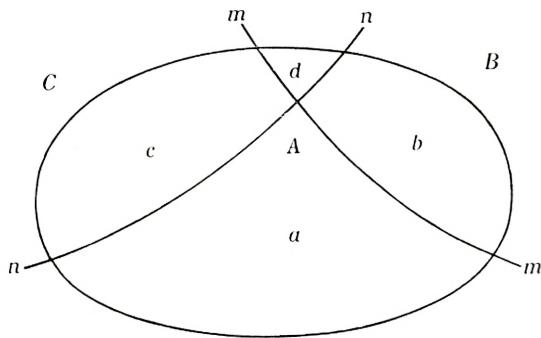


Fig. 3  
(Forklaring i Teksten).

holdsvis  $A+B$  og  $A+C$ ; undersøges endelig *d* alene, faas tre Dominanter: *A*, *B* og *C*, følgelig bliver her Dominantklassens Frekvenssum forholdsvis meget høj.

Saa længe man har at gøre med saa enkle Forhold som i det foreliggende Tilfælde, er det let nok at gennemføre Fordringen om Hensyntagen til de enkelte Arters Dominansarealgrænser. Anderledes i artsrike Formationer, hvor man kan have indtil 10 eller endnu flere Dominanter. De fleste af de Optagelser, der hidtil er foretaget i saadanne artsrike Formationer, er derfor heller næppe foretaget efter forudgaaende Bestemmelse af, hvorvidt det undersøgte Omraade skæres af Dominansarealgrænser eller ikke. Som foran berørt mener jeg, at vi her har den væsentligste Aarsag til det i det foreliggende Materiale optrædende For-

hold, at med stigende Artstal daler Dominantklassens Frekvenssumprocent — bortset naturligvis fra det omtalte specielle Forhold i de meget artsfattige Formationer.

Selv om vi nu ser bort fra det sidstnævnte særlige Forhold i de meget artsfattige Formationer, altsaa 1ste Artsgruppe (1—5 Arter) i Tab. 8 og 9, og tillige ser bort fra de meget artsrige Formationer, nemlig Artsgrupperne 4—6 i Tab. 8 og 4—5 i Tab. 9, hvor den anvendte Formationsbegrænsning maaske ikke har været saa snæver som i de mindre artsrige Samfund, saa bliver dog tilbage Artsgrupperne 2 (6—10 Arter) og 3 (11—15 Arter), hvor jeg for mit eget Vedkommende, altsaa angaaende Materialet i Tab 9, er mig bevidst, at jeg her har bestræbt mig for at anvende samme snævre Formationsbegrænsning som i Formationerne under 1ste Artsgruppe; og dog viser der sig her ikke desto mindre en Dalen af Dominantgruppens Frekvenssumprocent; Forskellen er ganske vist ikke stor; i Tab. 9 synker Tallet kun fra 64 til 60; i C. OLSEN's Materiale (Tab. 8) er Forskellen større, idet Tallet daler fra 55—46. Jeg mener derfor, at man i alle Tilfælde bør have Opmærksomheden henvendt paa, om ikke den i Naturen eksisterende Plantefordeling har nogen Andel i det paaviste Fænomen, at Dominantklassens Frekvenssumprocent daler med Formationernes tiltagende Artsrigdom. Men hvad enten dette nu er Tilfældet eller ikke, skyldes Forholdet sikkert nok idetmindste delvis den mindre snævre Formationsbegrænsning, som man uvilkaarlig anvender, hvor man har at gøre med meget artsrige Plantesamfund.

Spørgsmaalet bliver da, om man altid bør gennemføre den snævre Formationsbegrænsning, eller, i benægtende Fald, i hvilken Udstrækning man bør søge den gennemført.

Saa snart de formationsstatistiske Analyser skal tjene

specielle økologiske Formaal, bør man selvfølgelig altid, altsaa ogsaa i artsrike Vegetationer, gennemføre den snævre Formationsbegrænsning, der baseres paa Enshed med Hensyn til saa vel Artstæthed som Dominanter. Ved en almindelig, foreløbig Oversigt over et Omraades Vegetation vil det i artsrike Formationer derimod næppe være praktisk at arbejde med en saa snæver Formationsbegrænsning; man maa her først inddele ved Hjælp af enkelte fysiognomisk fremtrædende Dominanter, Fordringen om Enshed med Hensyn til samtlige Dominanter falder saaledes her foreløbig bort; tilbage bliver Artstæthedskonstanten og enkelte Dominanter, om muligt Fysiognomidominanter.

En statistisk Analyse af en vagt bestemt, uensartet Vegetation har imidlertid kun ringe Interesse; Undersøgelsen bør derfor her anlægges saaledes, at den ikke blot giver et Gennemsnit af Vegetationen som Helhed, men først og fremmest gengiver de virkelige Forhold paa en Række nærmere undersøgte Punkter; i Stedet for at basere Undersøgelsen paa et repræsentativt System af enkelte Prøveflader, bør der undersøges ved Hjælp af et System af smaa Prøvefladegrupper og saaledes, at der indenfor hver af disse tages Hensyn til den snævre Formationsbegrænsning, hvilket er forholdsvis let indenfor den lille Plet, hvor hver enkelt lille Prøvefladegruppe tages; fire saadanne 5-Talsgrupper (eller to 10-Talsgrupper), der hver for sig giver et Billede af de virkelige Forhold paa de paagældende Punkter, giver bedre Oplysning om Vegetationen end 20 over hele Omraadet tagne Prøveflader, der kun giver et Gennemsnit, der ikke er realiseret paa noget Punkt indenfor Omraadet.

Jo snævrere Formationsbegreb man arbejder

Tab. 11. En Askemoses Bundflora (se Teksten).

Nr. ....	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Artstal .....	18	10	8	12	9	7	7	9	4	8	25
Artstæthed .....	6,60	2,75	2,35	4,60	2,50	1,95	2,90	3,20	2,75	4,85	3,44
Dominan- ternes	Tal .....	2	1	1	1	1	2	2	2	4	0
	Frekvenssum- procent .....	28	36	43	22	40	51	70	63	73	80
Geum rivale .....	F %	100	..	..	30	10	15	15	15	..	19
Galium aparine .....		85	5	..	55	20	5	25	10	70	..
Mercurialis perennis .....		25	100	100	100	100	100	..	10	..	15
Impatiens noltangere .....		30	45	..	40	10	30	100	60	5	100
Ficaria verna .....		80	50	40	80	..	..	100	100	100	65
Aegopodium podagraria .....		..	..	..	..	..	..	100	100	100	30
Anemone nemorosa .....		5	20	25	15	35	..	..	..	90	19
Adoxa maschatalina .....		20	..	..	..	..	..	..	..	..	2
Alliaria officinalis .....		50	10	35	15	..	..	..	..	..	11
Anemone ranunculoides .....		..	..	..	..	..	..	15	..	15	3
Circaeа lutitiana .....		45	25	10	20	35	5	40	5	..	60
Cirsium oleraceum .....		10	..	..	..	..	..	..	..	..	1
Crepis paludosa .....		45	..	..	..	..	..	..	..	..	5
Filipendula ulmaria .....		..	5	..	5	..	..	..	5	..	2
Galeopsis tetrahit .....		20	..	..	..	..	..	..	..	..	2
Geranium robertianum .....		70	..	..	..	..	..	..	..	..	7
Lysimachia thyrsiflora .....		5	..	..	..	..	..	..	..	..	1
Majanthemum bifolium .....		..	..	10	..	..	..	..	..	..	1
Paris quadrifolia .....		..	5	5	..	..	..	..	..	5	2
Polygonatum multiflorum .....		..	..	..	..	..	52	..	..	..	3
Ranunculus auricomus .....		10	..	..	..	..	..	..	..	..	1
— repens .....		15	..	..	30	25	15	5	..	..	9
Rubus idaeus .....		5	..	..	5	5	..	..	..	..	2
Stachys sylvatica .....		..	..	10	..	..	..	..	..	..	1
Urtica dioeca .....		30	10	..	65	10	..	5	..	..	12

med, desto større Betydning har den formationsstatistiske Analyse. Som Eksempel vil jeg henvise til en Undersøgelse af Bundfloraen i en lille Askeskov paa stærkt omdannet Mosebund (Tab. 11). Der er taget 10 Analyser, hvoraf de 9 (Tab. 11, Nr. 2—10) er foretaget indenfor snævert begrænsede Formationer; anderledes med

Tab. 12. Nr. 11 i Tab. 11: Arternes og Frekvenssummens Fordeling i Frekvensklasserne.

	Frekvensklasser				
	1	2	3	4	5
Artstal .....	%	%	%	%	%
Artstal .....	76	12	8	4	0
Frekvenssum .....	29	24	28	19	0

Nr. 1, som senere skal omtales. Hver Analyse omfatter 20 Prøveflader; der er saaledes undersøgt 200 Prøveflader, der repræsenterer de forskellige Dele af Arealet. Betragter vi nu disse 200 Prøveflader som en enkelt Analyse af Bundfloraen i den paagældende Askemose, faar vi det i Tab. 11, Nr. 11 fremstillede Forhold, der viser 25 Arter, af hvilke ingen er Dominant; Fordelingen i Frekvensklasserne ses i Tab. 12 baade med Hensyn til Artstal og Frekvenssum. Disse Forhold og Tal kan naturligvis have Betydning for en Sammenligning med de floristiske Forhold i andre Askemoser, men de udsiger intet om de enkelte Arter og disses større eller mindre økologiske Samhørighed.

Ved i hver af de 10 Analyser (Tab. 11, Nr. 1—10) at tage de 20 Prøveflader under et, altsaa som en enkelt Prøveflade paa  $2\text{ m}^2$ , faar vi en Analyse paa 10 Prøveflader à  $2\text{ m}^2$ ; Artstætheden, hvis Størrelse er knyttet til en bestemt Prøvefladestørrelse og tiltager med denne, bliver naturligvis nu en anden, nemlig 9,2 i Stedet for 3,44; samtidig forskydes selvfolgelig Tallene i Frekvensklasserne til Højre (Tab. 13); der kommer nu ogsaa Arter i Dominantklassen, nemlig *Circaeа lutetiana* og *Impatiens nolitangere*; som Udtryk for Vegetationens Forskelligheder bliver Resultatet dog derfor ikke bedre.

Tab. 13. (Se Teksten.)

	Frekvensklasser				
	1	2	3	4	5
	%	%	%	%	%
Artstal .....	44	20	16	12	8
Frekvenssum .....	13	17	24	26	20

Gaar vi nu til de specielle Undersøgelser, der er foretaget paa Basis af en snæver Formationsbegrænsning, repræsenterer de ialt fire forskellige Formationer, nemlig: *Mercurialis perennis*-Form. (Nr. 2—6), *Impatiens + Ficaria*-Form. (Nr. 7), *Aegopodium + Ficaria*-Form. (Nr. 8—9) og *Aegopodium + Anemone + Impatiens + Ficaria*-Form. (Nr. 10). De fire Analyser af *Mercurialis*-Form. viser to Snit gennem Askemosens Sydside, hvor Bunden var stærkere skygget end i den øvrige Del. Nr. 2 og 3 er fra et Parti, hvor den stærkere Skygge hidrørte fra indblandet Elm og Løn; Nr. 2 var nærmest ved den lysere Del af Omraadet, Nr. 3 mere i Skygge af Elm og Løn; i Overensstemmelse hermed er Artstætheden i Nr. 2 lidt større end i Nr. 3. Nr. 4—6 er fra et Sted, hvor Skyggen fra Bøgeskoven syd for Mosen gjorde sig stærkt gældende; Nr. 4 var nærmest ved Askemosens lysere Midte; derefter Nr. 5; Nr. 6 nærmest ved Bøgeskoven og derfor stærkt skygget; i samme Rækkefølge aftager saavel Artstallet — 12-9-7 — som Artstætheden: 4,60, 2,50 og 1,95.

Analyserne Nr. 7—10 er fra Askemosens lyse Nordside, hvor Bunden tillige er  $\pm$  mineralblandet. Nr. 9 er fra den højeste og mest mineralblandede Bund; her er *Aegopodium* ganske dominerende og har bortskygget alle Konkurrenter undtagen *Ficaria* og *Galium aparine*; den første klarer sig

i Kraft af at være udpræget Vaarplante, der kan tilende-bringe sit Luftliv, før *Aegopodium* naar ganske at overskygge Bunden; og *Galium* klarer sig ved at hage sig frem til Lyset. Nr. 8 er taget tæt ved Nr. 9, men paa lidt lavere Terræn, hvor *Aegopodium* ikke er saa stærkt dækende, hvilket har til Følge, at Artstætheden stiger lidt. Nr. 7 er fra endnu lavere Terræn, men ganske tæt ved Nr. 8; i Maj-Aspekten er Bunden her grøn og gul af et tæt *Ficaria*-Tæppe med Kimplanter af *Impatiens*, der dækker Bunden i Sommer-Aspekten. Endelig er Nr. 10 fra lav, temmelig fugtig, kun lidt mineralblandet Bund; *Aegopodium* er vel dominerende, men befinner sig ikke saa vel, at den kan blive helt dækende; foruden *Ficaria* bliver derfor ogsaa baade *Impatiens* og *Anemone nemorosa* her i Stand til at optræde som Dominanter, hvilket giver en forholdsvis høj Artstæthed, nemlig c. 5.

Medens Nr. 2—10 er taget i snævert begrænsede Formationer, er Forholdet et andet ved Analyse Nr. 1, der repræsenterer den større, lyse, midterste Del af Askemosen. Der er ikke her foretaget en skarp Formationsbegrænsning; men paa Grund af en vis Ensartethed i Kaar er der dog to Dominanter i denne Optagelse; da Artstætheden imidlertid er 6,5, maatte vi, hvis vi havde at gøre med en snævert begrænset Formation, vente at finde 3—4 Dominanter. Mange af Arterne, saaledes især *Alliaria*, *Mercurialis*, *Impatiens*, *Aracium*, *Cirsium*, *Ficaria*, *Circaea* og *Geranium robertianum* optræder som Dominanter paa større eller mindre Omraader, men kan ikke gøre sig gældende som Dominanter, naar Omraadet tages under eet. Grunden til Forskellighederne ligger sikkert nok væsentlig i Lysforholdene; dog ikke saaledes at forstaa, at Forskellighederne kan forklares alene ud fra de nuværende Lysforhold; hvor Træ-

Tab. 14. Optagelse Nr. 1 i Tab. 11.

	Frekvensklasser				
	1	2	3	4	5
Artstal .....	44	17	17	11	11
Frekvenssum .....	14	13	22	23	28

fældning og Opvækst af Underskov finder Sted, kan man ikke vente, at Bundfloraen er stabiliseret i Forhold til de i Øjeblikket herskende Lysforhold. At vi ikke her har at gøre med en snævert begrænset Formation, giver sig Udslag deri, at der ingen Stigning er i Artstallet i 5te Frekvensklasse, og at denne Klasses Frekvenssum kun er knap  $\frac{1}{3}$  af hele Frekvenssummen (Tab. 14), medens den i snævert begrænsede Formationer er c. Halvdelen af den samlede Frekvenssum; dette ses af en Sammenligning med Optagelserne Nr. 2—10, der jo stammer fra snævert begrænsede Formationer; gennemsnitlig, og iøvrigt ogsaa i de enkelte Optagelser, er Artstallet i 5te Klasse her højere end i begge de foregaaende Klasser, og i Gennemsnit er Dominanternes Frekvenssum lige saa høj som Frekvenssummen i de fire første Klasser tilsammen (Tab. 15).

Tab. 15. Optagelserne Nr. 2—10 i Tab. 11.

	Frekvensklasser				
	1	2	3	4	5
Artstal .....	50	19	7	4	20
Frekvenssum .....	13	16	10	8	53

**Artstal og Artstæthed.** Stort Artstal i en Formationsanalyse behøver ikke nødvendigvis at medføre stor Artstæthed,

Fig. 16. Forholdet mellem Artstæthed og Artstal  
i 260 Analyser à 10 Prøveflader ( $0,1 \text{ m}^2$ ).

Artstals-klasser	Artstæthedsklasser							105
	2	4	6	8	10	12	14	
4.....	70	35	..	..	..	..	..	105
8.....	9	56	8	..	..	..	..	73
12.....	..	3	24	5	..	..	..	32
16.....	..	..	4	8	4	..	..	16
20.....	..	..	..	2	12	3	..	17
24.....	..	..	..	2	3	3	2	10
28.....	..	..	..	..	1	1	5	7
	79	94	36	17	20	7	7	260

og omvendt behøver stor Artstæthed ikke at være forbundet med stort Artstal; desuden maa man erindre, at Arts-tallet er afhængigt af Prøvefladetallet. Men gaar man ud fra samme Prøvefladetal, er der dog, som venteligt var, i det Store og Hele en Parallelisme mellem Artstal og Artstæthed. Dette fremgaar tydelig af Tab. 16, hvor jeg har sammenstillet 260 af de af C. OLSEN foretagne Analyser (à 10 Prøveflader) af Formationer i Skovbund og Eng. Det ses her, at Forholdet nærmest er dette, at samtidig med at Artstallet stiger med 4, stiger Artstæthen med 2, hvilket atter vil sige, at Arternes gennemsnitlige Frekvensprocent ligger nær 50, naar der arbejdes med Analyser paa 10 Prøveflader. Hermed stemmer ogsaa Resultatet af de 200 Analyser à 10 Prøveflader, som jeg har foretaget paa Fanø; dette fremgaar af Tab 7, naar man sammenholder Artstæthedstallene i Kolonne 5 med Artstallet i første Kolonne.

Tages der flere Prøveflader, stiger Artstallet, uden at Artstæthen væsentlig forøges, hvilket har til Følge, at

Fig. 17. Forholdet mellem Artstæthed og Artstal i 130 Analyser à 25 Prøveflader ( $0,1 \text{ m}^2$ ).

Artstals-klasser	Artstæthedsklasser													
	2	4	6	8	10	12	14	16	18	20	22	24	26	28
4.....	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...
8.....	1	9	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	10
12.....	..	17	12	2	..	..	..	..	..	..	..	..	..	31
16.....	..	2	7	2	2	..	..	..	..	..	..	..	..	13
20.....	..	..	4	9	1	..	1	..	..	..	..	..	..	15
24.....	..	..	..	5	5	..	..	..	..	..	..	..	..	10
28.....	..	..	1	1	4	1	..	..	..	..	..	..	..	7
32.....	..	..	..	..	2	1	3	..	..	..	..	..	..	6
36.....	..	..	..	..	2	3	2	4	1	1	..	..	..	13
40.....	..	..	..	..	1	1	2	1	2	..	..	..	..	7
44.....	..	..	..	..	..	1	2	2	2	1	..	..	..	8
48.....	..	..	..	..	..	..	..	2	1	..	..	..	..	3
52.....	..	..	..	..	..	..	..	..	1	2	..	..	..	3
56.....	..	..	..	..	..	..	..	2	1	1	..	..	..	4
	1	28	24	19	17	7	10	9	9	5	1	..	..	130

Tallene i Korrelationstabellen forrykkes til Venstre for Diagonalen, saaledes som det ses af Tab. 17, der giver en Oversigt over Forholdet i 130 Analyser hver paa 25 Prøveplader. Jeg skylder Magister JOH. GRØNTVED Tak for en stor Del af de til Fremstillingen af denne Tabel anvendte Formationsanalyser.

**Prøvefladernes Form, Størrelse, Antal og Fordeling.** Da jeg i 1908 udarbejdede min formationsstatistiske Metode var mit Maal dette: at faa et Middel, hvorved der kunde gives en objektiv og eksakt Bestemmelse af et Plantesamfunds Sammensætning. Hidtil havde man maattet nøjes med en almindelig floristisk Beskrivelse og en skønsmæssig An-

givelse af de enkelte Arters Betydning i den givne Formation. En af Vanskelighederne var de mere eller mindre diffuse Grænser mellem Formationerne. Imidlertid laa det nær foreløbig at se bort fra Grænseomraaderne og søge at faa et Billede af Formationen, hvor denne var typisk udviklet. Da man her ofte kunde have at gøre med forholdsvis store Strækninger med idetmindste tilsyneladende ret ensartet Plantedække, forsøgte jeg først at faa et Udtryk for dette ved grundig at undersøge en begrænset Prøveflade paa  $100\text{ m}^2$  eller, senere,  $10\text{ m}^2$ . En indgaaende Undersøgelse af en saadan Prøveflade tog i de fleste Tilfælde megen Tid; desuden viste det sig, at hvis der skulde naaes et tilfredsstillende Resultat, kunde man ikke nøjes med en enkelt Prøveflade, men maatte undersøge flere, hvorved Arbejdet yderligere vanskeliggjordes. Det laa nu nær at gøre følgende Betragtning gældende: da det er meget vanskeligere at undersøge store end at undersøge smaa Prøveflader, og da Undersøgelsens Sikkerhed væsentlig er betinget af Prøveladernes Antal, lad os saa i Stedet for at anvende faa og store Prøveflader, analysere Vegetationen ved Hjælp af mange men ganske smaa Prøveflader; derved bliver det muligt paa eksakt og objektiv Maade at tildele hver enkelt Art en i Forhold til dens Forekomst svarende Valens, der i Tal ligefrem angiver, i hvor mange af de undersøgte Prøveflader hver enkelt Art er paatruffet. Saaledes opstod Valensmetoden. Valenstallene, Frekvensprocenterne ( $F\%$ ), angiver ikke alene de optrædende Arters indbyrdes Forhold, for saa vidt dette er afhængigt af Forekomstgraden, men afgiver tillige Midlet til ved Omsætningen af de floristiske Enheder, Arterne, til Enheder af anden Art, f. Eks. Livsformerne, at tildele hver enkelt Art en til dens Frekvensgrad svarende Vægt. Et biologisk Formationsspektrum,

der ikke baseres paa Valenstal som Mellemled, men kun paa Floralistens Arter, saaledes at disse vejer lige meget, forekommer mig vildledende, i heldigste Tilfælde uden Værdi.

Gennem en Række Forsøg kom jeg til det Resultat, at  $0,1 \text{ m}^2$  var en passende Prøvefladestørrelse ved almindelige Formationsundersøgelser. Andre Forskere er blevet staaende ved store Prøveflader og søger indenfor disse ved Hjælp af Skøn at tildele Arterne en bestemt Talværdi; et saadant Materiale har dog ikke den objektive Karakter, der alene kan gøre det anvendelig som eksakt Basis for en sammenlignende Undersøgelse.

Det er klart, at ved min Metode vil Forholdet i Regelen være dette, at flere eller færre af de lavfrekvente Arter ikke kommer med i Analyserne; hvis man ønsker en fuldstændig Floraliste, maa det i Analyserne fundne Artstal derfor suppleres. For Formationens Karakteristik er det uvæsentligt, at en Del af de lavfrekvente Arter ikke faar tildelt Frekvenstal. Som tidligere omtalt kommer det først og fremmest an paa at bestemme Formationens Konstanter, navnlig Artstætheden og Formationsdominanterne. Artstallet faar til en vis Grad Udtryk i Artstætheden; men hvilke af de lavfrekvente Arter der kommer med i Analyserne, er uvæsentligt saavel for Artstætheden som Formationsspektret.

Idet Spørgsmalet om en fuldstændig Floraliste saaledes betragtes som en Sag for sig, der ikke nødvendigvis skal klares ved Hjælp af den formationsstatistiske Prøvefladeanalyse, opnaas, at den enkelte Optagelses Prøvefladetal kan indskrænkes meget betydelig, nemlig til det for Bestemmelsen af Artstæthed og Dominanter nødvendige Prøvefladetal; derved bliver der, hvad der er af meget stor Betydning, Raad til at undersøge en given Vegetation

ved Hjælp af Optagelser paa flere Steder, hvorved man forvisser sig om, i hvilken Udstrækning man har at gøre med en og samme Formation.

**Prøvefladernes Form.** Ved Bestemmelsen af  $F\%$  bør altid anvendes cirkelformede Prøveflader, idet kun saadan giver et entydigt Resultat; ved enhver anden Prøvefladeform er Resultatet ikke udelukkende bestemt ved Beliggenheden af Prøveladens Centrum, saaledes som ved Cirklen, men tillige af Sidernes Orientering.

**Prøvefladernes Størrelse** er afhængig af, med hvilken Finedsgrad man agter at analysere; Valget af Prøveflade-størrelse er derfor nærmest et praktisk Spørgsmaal. Ved almindelige Formationsundersøgelser har jeg fundet det praktisk at anvende en Prøvefladestørrelse paa  $0,1 \text{ m}^2$ ; faar ved Anvendelse af denne Prøvefladestørrelse en Art  $F\% 100$ , betyder dette, at i den undersøgte Formation staar den paagældende Arts Individer saa tæt, at der praktisk taget ikke findes Mellemrum, i hvilke der kan anbringes en Cirkel paa  $0,1 \text{ m}^2$ ; men udover dette siger  $F\% 100$  ikke noget om, hvor tæt Individerne staar; ønsker man en snævrere Bestemmelse af en Arts Tæthedgrad, maa  $F\%$  bestemmes ved Hjælp af tilsvarende mindre Prøveflader.

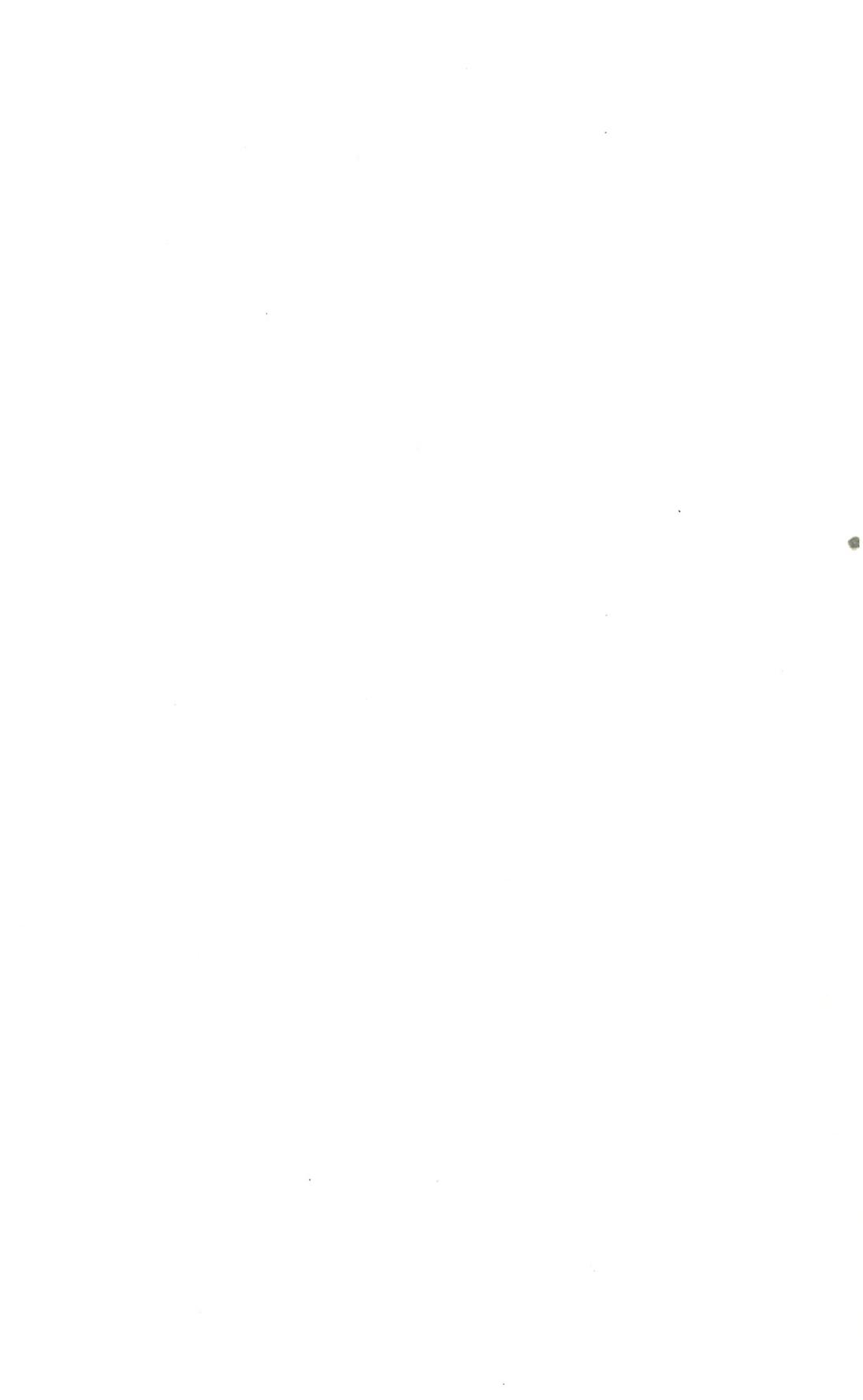
Hvor det ikke er nødvendigt, bør man ikke veksle Prøvefladestørrelse, idet Analyser, der er foretaget med forskellig Prøvefladestørrelse, ikke uden videre kan anvendes sammen ved sammenlignende Undersøgelser.

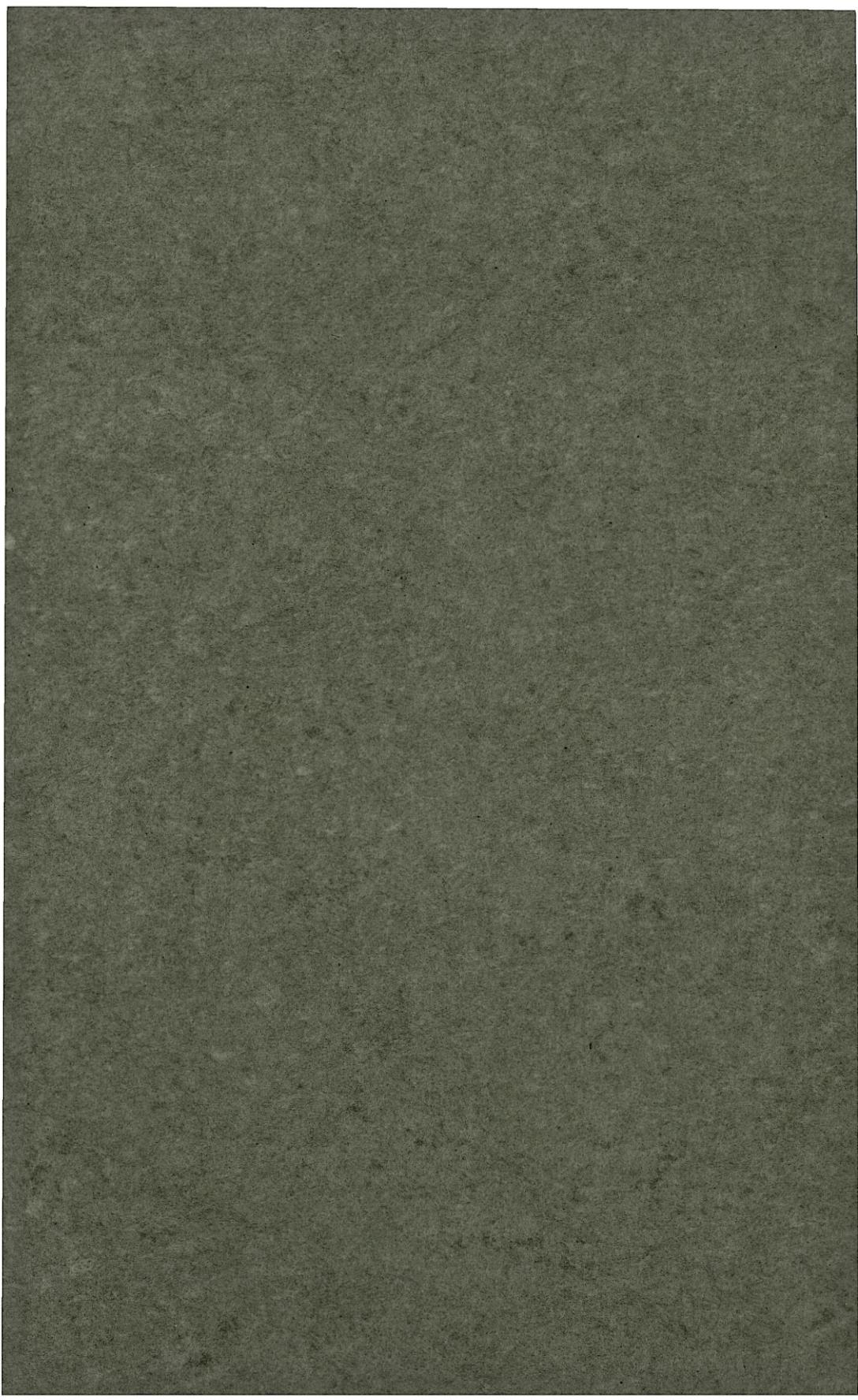
**Prøvefladernes Antal.** Det nødvendige Antal Prøveflader er naaet, naar de Forhold, som man vil bestemme, er blevet konstante. Da det væsentlig kommer an paa at bestemme den givne Formations Konstanter, navnlig Arts-

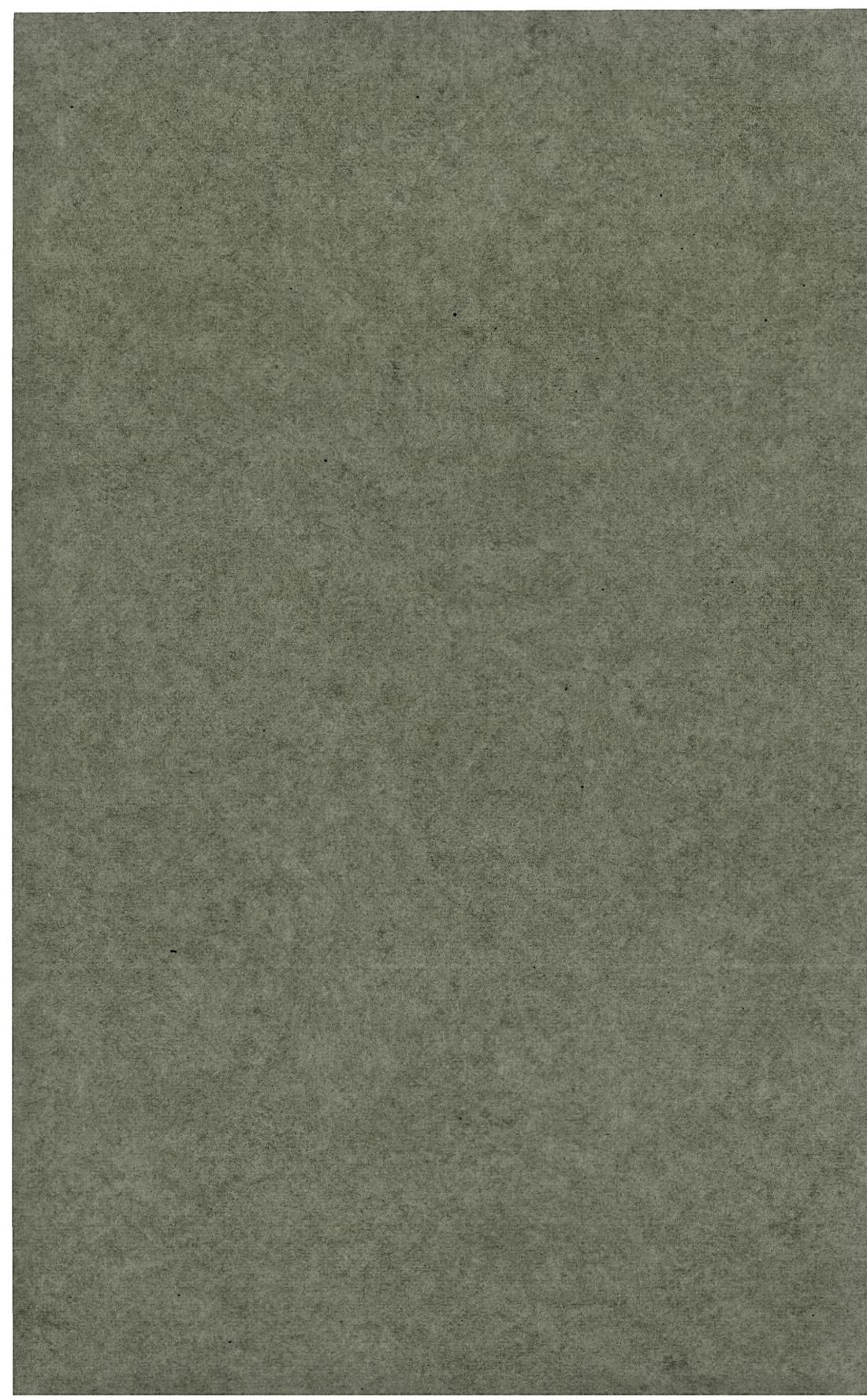
tæthedens og Dominanterne, kan Undersøgelsen indskrænkes til det Prøvefladetal, der hertil er nødvendigt (cfr. S. 19—20).

**Prøvefladernes Fordeling.** Forudsat at Vegetationen er ensartet, er Prøvefladernes Fordeling ligegyldig; men da man ikke altid umiddelbart kan se, hvorvidt Plantefordelingen er ensartet, bør Prøvefladerne tages i kendt Orden, saa at det af Optagelsesskemaet kan fremgaa, hvorvidt de sidste Prøveflader er taget indenfor samme Formation som de første (cfr. Raunkiær, Recherches statistiques sur les formations végétales (1918), Pag. 12—20).

---







Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab.

Biologiske Meddelelser. **VII**, 2.

---

# ON SOME BIOLOGICAL PRINCIPLES

BY

C. G. JOH. PETERSEN

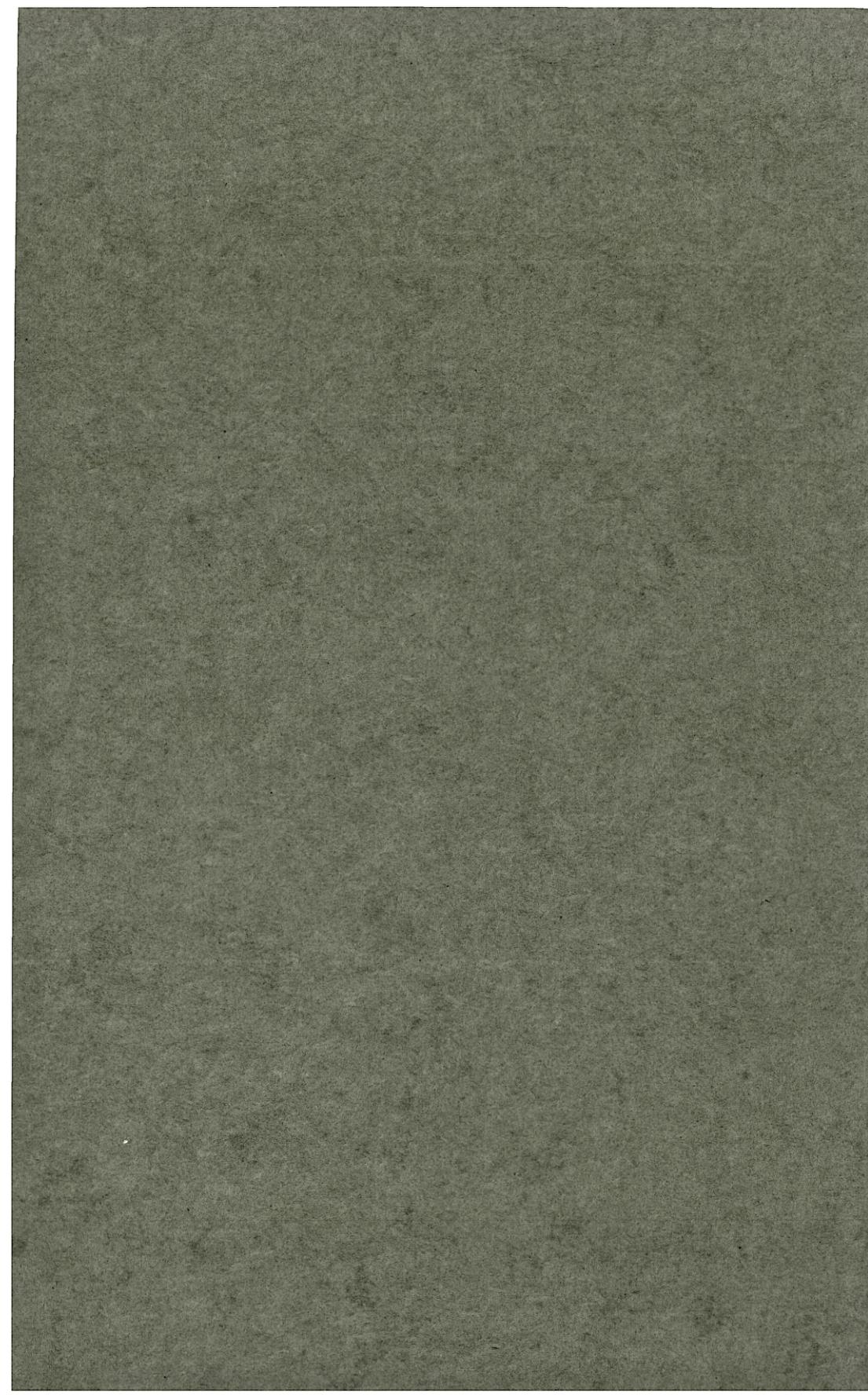


KØBENHAVN

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

1928

Pris: Kr. 2,00.



Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab.

Biologiske Meddelelser. **VII**, 2.

---

# ON SOME BIOLOGICAL PRINCIPLES

BY

C. G. JOH. PETERSEN



KØBENHAVN

HOVEDKOMMISSIONÆR: ANDR. FRED. HØST & SØN, KGL. HOF-BOGHANDEL  
BIANCO LUNOS BOGTRYKKERI

1928



## A. Introduction.

The conception of biology can be limited in different ways; it is here for our present purpose taken in its wider sense, i. e. including all phenomena, both material and psychical, concerning living organisms, plants as well as animals and human beings. Biology thus taken in its widest sense includes a great number of sciences which have gradually arisen. To examine as far as possible the kind and quality of the principles with which these sciences work is the chief aim of this essay.

Biologists as well as philosophers have written any amount about these questions, and one would be overwhelmed by the literature if one tried to grasp or master it in its whole extent. It appears hopeless to make an effort in this direction, but recently so many excellent accounts have been produced, that it is possible to keep to some of them, the more so that certain problems have one after another been elucidated, so that it is not necessary to go too far back in the literature.

In my efforts to elucidate the principles that should be used as a basis for biology considered as a natural science, I have especially kept to biological works. Partly because it is natural to accept the authority of some of the leaders of biology in their own line and partly because as a rule most philosophical papers are too abstruse for me; an exception is however made of part of the works

of I. KANT and H. HOFFDING. As a natural point of departure for the investigation I shall start by mentioning the attitude of biology towards the common sense view of living things.

## B. Principles.

### a. Biology and Psychical Qualities.

It is natural as well for the biologist as for laymen who are well acquainted with animals and plants, to consider them in a way analogous to our common sense view of ourselves, and especially it is common to credit many organisms with psychical qualities, — just as in every-day life, interpreting our fellow-men's activity and behaviour, we are inclined to believe that their activity is controlled by consciousness akin to our own. It is thus an every-day and natural view, that the activity of other living organisms is also controlled by consciousness, and the more the behaviour of these organisms appears to be like our own, the more we are inclined to ascribe to them consciousness akin to our own. This simple every-day point of view has also found certain advocates within biology and represents a special direction, psychobiology.

Experience from other sciences shows, that it is not always scientifically justifiable, or at least not always profitable, to take the every-day point of view as a base. Sometimes this view cannot hold its own against closer investigations, and sometimes it has proved incompatible with the methods that must be used by science in order to be certain of following sufficiently established lines.

One of the best brains in biological science was probably that of T. H. HUXLEY, who lived in the time of DARWIN and was one of his best champions. In many works

he has expressed himself with perspicuity on the position of biology, e. g. towards psychobiology. I may especially mention his book on The Crayfish and his Lay Sermons, and I shall try to outline his attitude towards psychobiology and other questions.

If we have a living crayfish in an aquarium, says Huxley, and we put our hand quickly down into the aquarium, the crayfish will flap its tail and turn away from the hand, but if we gently lower a piece of meat into the aquarium, the crayfish will sooner or later draw near and eat the meat.

If we ask why the crayfish behaves thus, everybody will be ready with an answer. In the first case the crayfish is made aware of a danger, and turns away. In the second case it knows that food is good and that is why it approaches it and eats it. Nothing seems plainer and more satisfactory than these answers, until we try to understand clearly what they signify; then the satisfactory character of the answers disappears. For example, what do we mean by saying that the crayfish is "aware of a danger", or that it knows "that food is good"? We cannot think that the crayfish says to itself: "this is dangerous" or "this is good", for it has no language and thus it is not possible that it can draw a logical conclusion, as a human being would do on such an occasion. No, its actions must rather be compared to those of a little child, a child who cannot speak yet and who unconsciously undertakes many "purposive" actions without knowing it, which by the by we also do as grown-ups in spite of our consciousness.

It is thus an open question whether the crayfish has consciousness or not, and it is furthermore a question that

cannot be solved; the only possible way in which to solve it would be to make ourselves into crayfishes. Even if a crayfish has consciousness, this fact would not account for its actions, but only show that these are accompanied by similar phenomena of consciousness as our own in similar circumstances.

No, says Huxley, we had better leave the consciousness of the crayfish alone and turn towards a more profitable investigation, namely that of examining what actions the crayfish will go through when certain physical phenomena take place in its proximity; in other words we must consider the crayfish as an automaton i. e. a machine, a mechanism of which the inner construction determines certain movements, when affected by special outer occurrences.

As here made clear, Huxley absolutely dismisses from natural science everything psychical, and this is an abstraction which has proved immensely useful as a working hypothesis. As far as possible we must try in natural science to account for everything by the qualities of atoms and molecules, and he sees no reason to depart from this point of view when dealing with living beings. However, he is the first to acknowledge that "the laws of nature" established by us are not the causes of the order of nature, but only our way of giving expression to what we have grasped of this order of nature; our knowledge is not absolute, but only relative and limited.

The mechanistic method in natural science thus does not warrant the supposition that we can thereby solve all the important questions of life, and that mechanism is under every condition the right point of view; no, that would be as if a mathematician should consider all the x's and y's used by him when solving his problems as

real things, and still worse, because, while this mistake of the mathematician would have no practical consequence, the errors of a thoroughgoing materialism would paralyse the power of mind and wreck the beauty of life. On the contrary we should be convinced that we have the capability of studying the order of nature to an almost unlimited degree and that our will-power has some influence on the course of events. The truth of these two tenets can be proved by experience as often as we wish it, says Huxley; they are therefore based upon the strongest foundation any tenet can have, and they form some of our highest truths.

The study of mental phenomena belongs to a different science, psychology, while biology proper, according to Huxley, deals with material events only. This natural-scientific biological method is therefore a limited method.

This limitation of biology has in many ways proved a great boon to it, and to this day is followed, in the main, by physiology; here it need only be mentioned that a supplement is required in spite of all, about which more will be said later. But I have thought that the plainly worded demonstration, by Huxley, of the impossibility of introducing psychology into biology proper is not superfluous when considering the attitude of so many biologists towards the question, and particularly that his account of it is a useful antidote to the psychobiological tendencies in biology, which have, also recently, been cultivated.

It is interesting to note the views of a present-day English physiologist, E. H. STARLING, on these questions. In *Principles of Human Physiology* (1926 p. 8) we read, "physiology is concerned not with the study of consciousness but with

the conceptions in consciousness of the phenomena presented by living beings. Consciousness in fact we know only in ourselves. From the actions of other living beings similarly organised we infer in them the existence of a similar consciousness. Again from the fact that the reactions of higher mammals are evidently determined, not by immediate impressions but largely by stored-up impressions of past stimuli, we credit them also with a certain but lower degree of consciousness. As we descend the scale of animal life, evidence of the existence of consciousness, as we know it, rapidly diminishes and finally disappears, though it is impossible to draw a sharp line between those animals which possess consciousness and those in which it is absent. That it is a necessary accompaniment of life is certainly not the case".

Thus Starling thinks, almost like Huxley, that physiology has nothing to do with psychical attributes, but only with visible phenomena that may be made the subject of observation by others.

Not only methodological reasons, like those enumerated by Huxley among others, speak for the exclusion of the psychical element, but also actual observation. When we discover within ourselves, that so much happens without the co-operation of our consciousness, our psyche — among other things the maintenance of, as far as possible, normal conditions by our whole organism, most of our development from ovum to adult (ontogeny) etc. etc. with so much apparent purpose — it is natural to suppose that the same processes also take place without the co-operation of consciousness in the lower world of animals, i. e. by mere instinct, purely reflexively, and that everything happens in the same way where the lower organisms are concerned.

How far down in the scale of organisms consciousness or forerunners of consciousness may be found, it is impossible to know; but consciousness, in the sense in which the word is used when referring to man, surely does not exist in all living things. There is no foundation whatever for crediting all the lower organisms with a consciousness having any influence on their actions, such as we in certain cases naturally think that our actions are influenced by our consciousness. Far down in the scale of organisms only life is found. Life there includes elements perhaps from which consciousness arises higher up in the scale, but from all this unknown field real biology turns away. This is the point of view of biology. It is thus impossible for biology to solve the highest problems of existence. Biology is not religion, though these two conceptions have often been confused by the public.

A similar point of view is powerfully set forth by F. HEMPELMANN (*Tierpsychologie* 1926). He is obviously much influenced by the works of UEXKÜLL (see below) and strongly emphasizes that the animal psyche, if at all existent, is never objectively accessible to us; we must confine our efforts to the examination of such exterior impressions as may — according to the nature of the organs of sense of the animals — be of consequence to them and such actions as are the results thereof. The outer world of animals is not the same as ours; low down in the scale only a very few exterior influences have any effect, and the outer world of such animals therefore differs enormously from our own. Hempelmann is of opinion that the biologist ought to consider everything as impulses and reflexes caused by organs of sense, by nerves and nerve-centres, without the intervention of mentality. If we were unable to draw

any analogy between the possibly existing mentality of the animals and our own mentality, we should have an animal psychology without a psyche, he says, and that indeed is what he is trying to attain to. Even where Man is concerned he considers mental attributes to be pure epiphenomena which do not intervene in the course of causal-mechanistic events. This, to my mind, is less to the point than if he had confined himself to maintaining that there is a causal-mechanistic method of research which forces us to abstract from mental qualities, but we know that it is an abstraction. During daily occupation with animals, however, I maintain that it is undoubtedly practical to regard them from a psychical point of view as well, as do, among others, hunters and cattlebreeders to a very great extent. We have to admit, however, that the animal psyche is inaccessible to exact science.

With the higher animals, actions are often observed which naturally lead to the supposition that they are caused, or accompanied, by mental attributes which we think are comparable to our own state of consciousness, then it will often be found easier to describe the movements (behaviour) by means of psychical expressions than to describe the movements actually made, which last mentioned description, alone, is the proper task of descriptive biology. It is for instance much easier to say: The dog was frightened and ran away, than to have to describe all its expressions of fear and the subsequent movements of flight. It should never be overlooked that such application of psychical expressions necessarily provides a wider margin for individual judgment and colouring than is acceptable to science in the strict sense of the word. Only as a temporary means and for the sake of convenience should the easier, less

constrained but more inexact application of psychical analogies be adopted. With regard to the principle involved Huxley has said the final word in his remarks already quoted. I only want to dissociate myself from the dogmatic dismissal of every application of psychical analogies when describing the behaviour of living organisms. Such applications will offer certain facilities in daily practice. I desire, however, emphatically to point out that I can recommend only to the trained scientist of great experience and with deep knowledge of subjects and methods the benefit of those conveniences, not to amateurs who, perhaps more than anybody else, feel inclined to make use of them. As a consequence of this point of view, biology in a strict sense will do well to abstract from the psychical phenomena of living organisms and make the material processes alone the object of its researches. Thereby the advantage is further gained of removing the ever burning question of the relation between mind and matter beyond the scope of biology.

That such abstraction has in practice proved advantageous and practicable may perhaps by some be considered a proof that the mental qualities are not of such consequence to the life of the organism as is generally supposed, nay, that they ought even to be regarded, properly, as epiphenomena, as accompanying phenomena, but on the other hand it must be conceded that the mechanistic method is far from being completely successful.

### **b. Biology. The Principle of "the Whole" and mechanistic Causality.**

Provided I have rightly understood Huxley, he had no doubt that physiology, aided by physics and chemistry, would gradually explain all the phenomena pertaining to

organisms, with the exception of the psychical phenomena. This seems to be shown by his comparison of an organism to a whirlpool in a stream; the whirlpool remains while the particles of water of which it consists are ever changing, like the atoms and molecules of the organism; this comparison, he thinks, is as striking as it is correct, therefore purely mechanistic. When oxygen and hydrogen under certain conditions can form a quite new substance, to wit water, he does not consider it any greater peculiarity that atoms and molecules can form living protoplasm, i. e. living beings. When Huxley thus, in his able and clear manner, makes himself the spokesman of the hope that it may be possible to get to the bottom of biological problems by mechanistic methods, he openly professes adherence to the scientific spirit on which biology as a strict science is forced to draw. The superiority of the mechanistic method is so patently a fact that I consider it unnecessary to enlarge upon it in this connection. The object of biology, the living organism, is so complicated, however, that it has proved intractable, if treated from one single point of view, even from the scientifically desirable mechanistic one.

### 1. I. Kant.

I shall now mention another man, I. KANT who lived before Huxley's time and in many ways influenced him, although he did not look so optimistically upon the mechanistic explanation of the material nature of living beings. In his "Kritik der Urteilskraft" he — like Huxley — dismisses the use of psychical explanations in biology, but he distinctly dissociates himself from the thought that it should be possible to obtain a full understanding of the nature of organisms on the sole basis of mechanistic prin-

ciples; even if another Newton were born, says Kant, he would not, on that foundation, be able to explain the coming into existence of a blade of grass; yet Kant believes the mechanistic-causal explanation to be the only one that can give any real explanation of the organism, but this explanation cannot be completely carried through.

Kant has it, however, that there is another principle according to which organisms may be classified and described, namely the teleological or "purposive" one; but there are many kinds of purposiveness, not all of which are suitable for use in biology. It is more particularly the "internal purposiveness" which is of importance, as in connection with this organisms are regarded in the light of individual indissoluble wholes, both with regard to their form, the functions of their organs and their activities. This principle of totality need never disagree with the causal principle; where it is possible to carry through the latter, the former is superfluous.

The complex phenomena we encounter can be considered either from the point of view of "the whole" or from the point of view of "the parts". Only when it is possible to analyse them into parts down to atoms and reassemble them by the mechano-causal method as for instance with a steam-engine is "the whole" explained. As a provisional method we may thus with advantage use the principle of "the whole" i. e. when describing and because we thus set problems to be solved on mechanistic principles; "the whole" in itself cannot be used as an explanation, — it would mean the introduction of a "vital force", says Huxley and rightly. "The whole" in itself does not contain more than the parts mechanically explained. The whole is not found only in the organic but also in the inorganic

world; as far down as the electrons we can probably speak about "wholes". Kant has used the conception of the whole on the organisms, Höffding has established totality as a category.

It may be asserted that the expressions "explanation" (by the mechanistic method) and "description" (from the point of view of the whole) are not really so essentially different, as both are really only descriptions proceeding from different principles. On practical grounds I keep to both expressions; "description" is of importance until "explanation" has been given.

In reality all science is only description, since we "know" only our own subjective conceptions and we observe only their contemporaneity or consecutive order, "post hoc"; we put certain series of conceptions together according to the formula "cause and effect" (causality), but we know only their succession. The cause "propter hoc" we have never seen and shall never see. We must here follow Kant.

Already in 1920 in his book on "The Unity of Science" JOHAN HJORT expressed his opinion on the position of Kant towards the principle of the whole. He maintains that during the whole of "Kritik der Urteilskraft" Kant has tried to find a possibility of using the same scientific principles and the same procedure of thought for the study both of living beings and of inorganic matter. Kant struggled especially against the difficulty of not being able to see the methodical order in the study of inorganic objects, which is something that biology has always assumed in its investigations of living beings.

In our days we regard the case otherwise than in the days of Kant, inasmuch as in chemistry and physics as well as in biology we now assume "wholes" containing

different parts all doing duty in the maintenance of the whole: "Unity of Science". Hjort believes that wherever human investigation established "wholes" we must use ideas corresponding to the old teleological principles. The different sciences have gradually introduced different names for their ideas of "the whole". In biology we thus use the word "organisation", in physics and chemistry the word "system", in both cases we imply morphology or structure and function or activity. The connection of morphology with physiology, of organisation with function and of structure with activity is the teleological method in the natural sciences.

In biology where form is in most cases visible, form is most often the starting point of investigation, but in chemistry and physics where the forms (atoms) are invisible, their existence is deduced from the results of the activity of matter; but the course of thought is the same in all sciences — says Hjort. —

Biologists in this country have as a rule shown but little interest in philosophy, at least in my apprentice days it was almost a crime to talk about philosophy; but there is something that every biologists must realise, namely that biologists' and 'other people's' knowledge of animals and plants and everything else is only derived from the contents of their own consciousness and is a phenomenon of consciousness. In the valuation of this we must notice two points: 1) the special nature of consciousness and 2) the impressions received by this consciousness through the organs of sense from the environment, (surrounding world). Man hopes and has every reason to believe that the phenomena in his consciousness are at least roughly in accordance with what we naively regard as the external, the

real, world; and therefore we can construct science about the phenomena. It was Kant's starting point and fundamental theory, that natural sciences exist, and that in consequence we are able to deal with phenomena by means of scientific concepts.

To make science means to be able to predict by the help of constructed laws certain events, when certain others are given. With the principle "cause and effect" and several other principles (categories) Kant, according to his comprehension and the existing state of science, determined the *à priori* laws accepted by everybody bent on making mechanistic, that is real, science; these principles have been fixed by the nature of our own consciousness. The characteristic of such a science is that it tries whenever it is possible to use figures, measures and weight, and to such efforts we adapt suitable instruments. It would be well to remember, how much discussion about "warm or cold" has been made superfluous by the introduction of the thermometer, because with this instrument we are able to give figures for "warm or cold".

The laws established in this science about natural phenomena, which are especially used in chemistry and physics, we can now try to apply to living beings. With regard to this application Kant is on one hand of the opinion that we are unable to fix any limits for this method, and on the other hand that we cannot fully understand living beings by help of these mechanistic principles.

Here Kant has probably given a sober interpretation of our possibilities of getting knowledge about living beings. Therefore, if we take Kant's viewpoint as a base, it will confer the following advantage, that on principle there is no cause for conflict between the mechanistic principles

and the principle of the whole. Hence it will seem both natural and desirable to use within biology the mechanistic principles as well as the principle of the whole; cause for disagreement between the two points of view will not arise until unwarranted results are put forward, e. g. premature consequences of the observations made.

With regard to "the whole" there is, as is proved by the history of biology, a dangerous tendency to advance purely subjective and non-scientific theories; great sobriety and close connection with the recognized results of the mechanistic viewpoint is therefore an absolute condition for the useful application of this viewpoint. The nearer we keep to the sure description of life-phenomena and the more we keep away from constructing theories, the better it will be. From the mechanistic point of view, the only point of view able to guide us to science in its strictest sense (Kant), it is also necessary to be careful not to push theory to extremes. And of such excesses the history of biology shows instances enough. It should here be specially stated that many scientists in their very efforts to protect the mechanistic method and to strengthen their trust in its power to procure for us the knowledge that should be the ideal of every scientist, have been deluded into overstepping their province in maintaining their point of view as the only justifiable one, and into trying to adapt the object of investigation to their method, thereby often doing violence to the facts.

The two principles of Kant have the happy quality that, rightly understood, they satisfy at one and the same time the severe claims of science and leave room for a larger scope, making it possible to raise and to answer questions that cannot be dealt with by strict mechanistic

science. The contribution of Kant is, however, in some directions affected by the low standing of biology in his day, but he has nevertheless in the main produced ideas which can keep us from mistakes even today. And he has also kept his ascendancy in biology; but he is often appropriated by people who in reality have not caught the fertility of his biological thought; the strong emphasizing of the view, that only the mechanistic method produces strict science, and his conscientious consideration towards the special features af biology — the study of the organism as a living whole. I have found it better to put Kant's point of view first as an orientation for the essays that I shall now mention.

## 2. Other authors.

Among physiologists the principle of the whole has been advanced especially by J. S. HALDANE in England.

Haldane is of the opinion that, by examining the function of the different organs separately, we miss something that is essential to the living organism, because here it is the regulation of the activities of all the organs that is the essential. The maintenance of the normal conditions of the organism under ever-changing internal and external conditions is the assignable and characteristic feature of "life", the activity of the whole. It is true that this is a "teleological" point of view, says Haldane, but without this physiology would loose itself in a mass of details, the collective importance of which we would not then understand.

That is why he keeps aloof from T. H. Huxley in his "Elementary Lessons in Physiology", because here Huxley does not take into consideration the actually demonstrable activity of the whole, that is of such great importance for

instance for the physician. The fundamental axiom of biology is, that the normals of the organism depend upon each other and endure actively as a whole as long as "life" lasts. "The New Physiology", defended by Haldane, is therefore a biological physiology and not merely a biochemistry. In his opinion the attempt to reduce the living organism to a merely physico-chemical mechanism is probably the greatest error in the whole history of modern science.

Just as mathematics do not suffice as a base for chemistry and physics, even if the laws of the first are accepted by the others, so chemistry and physics do not suffice as a base for biology, which must nevertheless also accept their laws to the full; but each science has its own axioms, thus biology has "life" as a whole, the living organism. Haldane asserts that mechanics are not enough in biology when considering the present state of the mechanistic sciences; but he does not think it at all impossible that these sciences with their ever changing theories about matter and force will rise and approach biology; but one thing is certain, he says, biology will never be able to put up with the present mechanistic view-points. The idea that the organism maintains its normal state is something that has no place in present mechanistic physiology.

Here Haldane somewhat approaches the "principle of the whole" as developed above by Kant. Neither of them can make any use of vitalism implying natural agents such as entelechy or psyche in combination with mechanistic causalities; but both use the "whole" as a fundamental alternative method of contemplating the organism in order to describe the phenomena of life. The activity of life is a "blind" activity, says Haldane; only in the higher organisms

do we find a mentality sufficiently developed to justify us in speaking about personality (individuality); here we have a new feature but its investigation would approach psychology, not biology. It is, however, only a small part of what takes place in these higher organisms that touches consciousness, so that even here it is possible to work undisturbed to a great extent. In the higher organisms everything is created by the living cells with a constant destruction, reconstruction and restoration; it is therefore in these cells and in their regulation (the whole) that we must look for the power that maintains normality. Even though these cells do not contain any permanent physical structure, for their apparent structure is only a whirlpool of molecules under the continuous influence of internal and external environments, the balance of the organism is not only active and adjustable but very stable, because it always adapts itself to the conditions of the environment; thus wounds heal up, microorganisms are fought and destroyed, torn limbs are replaced, and finally by propagation the whole organism is renewed.—

In "The Principles of Human Physiology 1926" Starling says: "In all physiological processes" . . . "adaptation will be found the constant and guiding quality" (p. 5). "Adaptation may indeed receive the definition which Herbert Spencer has applied to life" — "the continuous adjustment of internal relations to external relations" (l. c. p. 4).

We must remember that it is here a question only of the adaptation of the individual in ontogeny and not in phylogeny; adaptation thus viewed covers approximately the conception of Haldane and Kant concerning "the whole and the maintenance of the normal etc." The principle of adaptation is the only formula which will include all the

phenomena of living beings, and it is difficult to see how this principle can be expressed by means of the concepts of the physicist", says Starling (l. c. p. 7).—

In addition to the authors already mentioned many others have engaged in studies of the whole as a fertile help in the investigation of living things; I shall only mention H. DRIESCH, who, however, also introduces vitalistic points of view (*Ganzheitscausalität*), and E. UNGERER in several publications. The principle of the whole seems to them to be of great importance for descriptive biology, as it restricts the too uncritical use of purposiveness. Höffding (1925) has treated the problem from a philosophical point of view, and in the way that I have here presented the case, I believe myself to be in accord with him. There is no fundamental difference between mechanism and organism, but as Kant said, it is due to the nature of our understanding that we are under the necessity of using two methods, partly to go from the parts to the whole and partly from the whole to the parts, without, however, being quite able to complete either of the ways. The principle of the whole can not, however, be used as an explanation but only as a description and orientation. This description cannot attain to scientific objectiveness, but suffices for an orientation which, though subjectively colored, is nevertheless for the present indispensable.

As has already been stated, the principle of the whole has great importance for descriptive biology; and by descriptive biology I mean not only the immense literature concerning description of new species and their characters (systematics) but also nearly everything that is generally comprised in the word biology, as for instance anatomy, morphology, embryology, ecology etc.; even physiology in

its extended application of physics and chemistry forms only partly an exception, because, as Driesch says, 90 p.c. of it also is only descriptive biology.

## C. Application of the Principles.

### a. Morphology.

The fundamental question for the descriptive biologist must be how to use the principle of the organism as a living whole. With the whole as a starting point the form of the organism is already given so that it is not necessary to wonder so much at "purposiveness" or "adaptations" as we did in former days; because it is impossible to imagine the existence of an organism which is throughout unpurposeful; with the whole as really existent this is given. The flying bird has wings to fly with, otherwise it would not be a flying bird; swimming birds only use the wings to swim with, otherwise they would not be what they are. Plant-eating mammals have teeth adapted to deal with the different kinds of plants necessary for the different species, otherwise they could not exist as herbivores. If in thinking about a whale we imagine everything taken away that is adapted to its life in water, there will be very little left.

The wholeness of form is thus given with our starting point. Now it is true that the principle of the whole as a category or as a logically established concept is not easy to work with in biology, since it is only relative wholes that we have to do with. To-morrow the organism does not contain the same atoms and molecules as to-day; many are replaced by new ones, whole cells have disappeared inside the body as well as from the epidermis. The leaves change every year on many plants; in the lower organism it is not even easy to decide what must be considered as

an individual, and so on. Besides, we must remember that in biology we abstract completely from the mental qualities; they are not included in what biologists call the whole. The principle of the whole can, however, in many domains be of great use for the descriptive biologist; where he uses this principle he is not lost in a too loose use of "teleological" descriptions. It is only too easy to use teleology in every isolated detail, says D'ARCY W. THOMPSON (*Life and finite Individuality. Two Symposia* 1918 p. 58) such as the form of a leaf or the colour of an eggshell; the zebra is striped, so that it can browse undisturbed among the high grass; the yellow lion is yellow as the sand of the desert, in order to be undisturbed there, many arctic animals are white as the snow etc. Many dogs have a yellow spot over each eye, so that they may look, when asleep, as if their eyes were open. Many mimicry-phenomena have probably been interpreted in this too easy way; such an uncritical use of teleology interferes with investigation of the real explanation of the phenomena and is to be avoided. So long as we keep to the principle of the whole, we stand fairly clear of these stumbling-blocks, but further than to recommend this in a general way, I can hardly go; I shall try to show how this point of view can be utilised.

Perhaps the theory of Kant, that everything in a organism must necessarily be of fundamental importance for the whole, has helped to foster such an exaggerated use of the principle of teleology; such an effort to understand everything has probably had importance for the recognition of the part that many organs play in the organism, but not all organs or formations in animals and plants have such an importance; this must be established in each case by exact

trials or experiments; it is not enough to guess: This sin has been widespread in biology both in the zoological and in the botanical field.

There can be no doubt that the form and structure of organisms are the result of inherent forces and their activities. Activity is as characteristic of the phenomena of life as form, if not more so; also the regulation of the functions, that keeps the organism together, (and this applies both to animals and plants), must be regarded from the point of view of the whole: the wholeness of the functions. The functions of the parts, even down to the activity of a single cell in a complex organism, are subject to the whole. In most cases the organism begins its ontogenesis as a single cell, the fertilised ovum, and the development of this ovum to a grown individual, the shorter or longer life of this individual and finally its transmission of life to the next generation, together form a complete whole (Ontogeny). In the investigation of the separate functions we encounter the mechanistic explanation, and the question therefore presents itself, what can we explain and what can only be described, mechanistic explanation against the description by help of the whole. Here we can, from a zoological point of view, draw good help from E. S. RUSSELL's book (*The Study of Living Things* 1924).

To be sure his point of view is on principle not quite the same as those above mentioned, in that he thinks that mental qualities play a causal part as far down as the amoeba, and that it is necessary to give consideration to psychic qualities on account of their visible manifestation; it is, however, only when treating the behaviour of animals that he uses psychological conceptions; outside this domain, and there is much outside this domain, we must use the

principle of the whole, that is "Responses or activities of the organism as a whole, and functions or activities of the parts"; hereto must be added the actual domain for mechanistic science, that is, the material conditions of life, where mechanistic explanations are absolute.

Russell considers, and with reason, that activity is the most characteristic quality of living beings; however when he considers activity on a psychophysical basis it does not play a great part in his practice, the principal purpose of which is to work out a functional biology; he wishes first and foremost to establish 1) that a full physico-chemical comprehension of the organism is quite impracticable, 2) that vitalism causally mixed in the practice of such a comprehension is inadmissible as a working hypothesis, 3) that biology is an autonomous science which has its own domain and must use its own methods of work and its own concepts. This point of view is really not far from the above mentioned point of view of Kant, i. e. 1) that we should go as far as possible with the mechanistic explanation, and 2) that we should use with caution other ideas (the whole) in descriptive biology, while 3) the question of vitalism or no vitalism is treated as of lesser interest. The main difference between Russell and the principles here put forward is, that Russell thinks he is able to observe manifestations of the wonderfull activity in the lower organisms as far down as the amoeba, and that this activity is of a psychical as well as of a physical nature and must be so interpreted, while we believe that where the mechanistic explanation is not practicable, strict biology has only one way of regarding the phenomena of life, that is as wholes, and this, as we have already stated, gives only a description of these phe-

nomena, a description of great importance for descriptive biology, that is to say almost the whole of biology, but no explanation. Russell mentions (*The Study of Living Things* 1924, p. 112) how a bone preformed in cartilage is formed with all the gradually appearing functions of cells, by which an ossified bone gradually arises; he points to the orderliness with which everything takes place in the functions of thousands of cells, and he thinks that it is hopeless to look for a mechanistic explanation of all the part-processes; we should then only get lost in details not be able to "see the wood for the trees". And if we go asking why the bone is developed just in this position, and with such or such future meaning etc. then we are not able to give an answer if we do not consider everything in relation to the organism as a whole, i. e. consider the meaning of the bone later on in the fully developed plan of the organism (*Finality*). P. 111 Russell says: "no single biological function can be fully understood if it is treated merely as a physico-chemical event, — all that can be gained by such procedure is to establish the enabling and the limiting condition of its occurrence".

In one of his other publications Russell mentions an instance (quoted by J. ARTHUR THOMSON: *Animate Nature* I 1920 p. 160 ff.) of a special kind of wholeness, i. e. the life-history of the eel from the point where it leaves the ovum, (this point has perhaps not yet been established), as a larva of few mm. in the west of the Atlantic, drifts for several years with the current towards the coast of Europe as a leptocephalus, turns before arrival in the coast waters of Europe into an elver, lives many years there in order at last to leave these waters after having developed from a yellow to a silver eel, seeking probably once more

the west of the Atlantic in order to spawn. The life of the eel as a leptocephalus is of long duration, it must be passed in water that does not freeze during the winter nor has too great variations of temperature; therefore it must be passed in the great open waters. The elvers must have much food in order to become grown eels and this they find most easily in enclosed waters with their rich animal life etc.

This migration forms so to speak a series of facts that are of a higher order than mere physical and chemical facts, says Russell. In order to understand them the biologist must consider them as a whole of which the signification is the continued existence of the eel; for the mechanist there are no facts concerning the migration, for him it is only a question of internal chemical reactions; but for the biologist it is the migration as a whole that is the fundamental fact, while the basic chemical processes are so far of little interest. —

We see how near each other are the line of thought of Russell and that of Kant; either we use mechanistic causality or the principle of the whole as a guiding principle, but we also perceive that Russell underlines the limitations of the mechanistic method in a way that in my opinion is too strong.

### b. Physiology.

As Kant states, we must try to understand living beings by help of the mechanistic sciences, especially physics and chemistry; it is therefore of interest to see in a general way how far we have got along these lines.

H. v. TSCHERMAK declares in his big *Allgemeine Physiologie* (I Bd. 1916—1924. 796 pp.): "Hätte die Physiologie

die Aufgabe, Lebensvorgänge durch restlose Zurückführung auf Erscheinungen am unbelebten Stoffe zu erklären, sie hätte so gut wie noch nicht mit der Arbeit begonnen” (P. 36).

He refers to the above mentioned famous declaration of Kant in his “Kritik der Urteilskraft” § 75, that even if a new Newton arose, it could not be expected that by help of the mechanistic laws of nature he should be able to make us comprehend the growth of a blade of grass, since these laws do not contain the idea of totality or the principle of the whole.

The English physiologist E. H. STARLING declares in his Principles of Human Physiology 1926. p. 1.: “In the unicellular animal all the essential functions which we associate with living beings are carried out often simultaneously, in one little speck of protoplasm. An analysis of these functions, the determination of their conditions and mechanism is obviously impossible under such circumstances. It is only when, as in the higher animals one part of the living body is differentiated into an organ, which has one function and one function only as the outlet for its activities, that it becomes possible to peer into the details of the function with some chance of discovering its ultimate mechanism”. —

The functions of the living cells are still a mystery in physiology and the idea of adaptation in the life of the individual is very nearly related to the principle of the whole, as stated by Haldane, and the maintenance of normal conditions.

L. CUÉNOT (L'Adaptation 1925) says p. 384: “La grande majorité des organes ont une fonction qui est leur fin, de sorte que la physiologie pourrait s'appeler la science de la

finalité des organes, en effet la tâche du physiologiste est de découvrir l'utilité des parties ou leur corrélation avec des processus utiles".

Many physiologists would certainly not be satisfied with such an interpretation of the programme of physiology; they commonly emphasise the physico-chemical side of organic functions; but more or less unconsciously they nearly all use the idea of the whole in their investigations.

I do not think that I am far wrong in stating that a very great part of physiology (90 p. c. says Driesch) is really descriptive biology, supplemented by a great deal of knowledge about the chemical processes which take place in the organism, more often outside the living cells, and by knowledge of a great many mechanisms which are to be found in organisms, which mechanisms always start and end with the functions of the living cells and therefore can probably never be fully explained, and finally by the knowledge of the physico-chemical conditions that generally determine and influence life; here I have in mind both external and internal environmental conditions. In all these domains much has been attained, e. g. for the good of medical science; I have only to cite serum phenomena, hormones, vitamins, enzymes etc. But the mystery of life remains unsolved by physiology, and it will probably always be so. It is not by chance that in physiology we speak of a "stimulus" as producing a "response", because if we knew exactly what took place mechanically, we should probably speak of cause and effect.

In the domain of detailed anatomy we have attained great results, that form the basis of modern surgery, the practical importance of which is very well known. The study of the biology of microorganisms, which has been

carried on in close relation with medical science has also produced great practical results for the good of humanity, but it is only a branch of descriptive biology.

Reflexes which are performed without the influence of our consciousness are by certain investigators considered as following a purely mechanistic course; but even if we know many of the mechanisms in a general way, their entire course is far from being mechanically understood, they begin and end with the function of living cells; they contain the "mystery" of life.

"Purposive" actions can be executed by a frog without a head, consequently without the collaboration or attendance of consciousness, in the same way that so many innate instinctive actions are performed; but it seems difficult to interpret, for instance the nest-making of birds in the breeding season solely as the outcome of physico-chemical conditions in their body, notwithstanding our knowledge that removal or transplantation of the sexual glands has a great influence on the behaviour of many animals. Here we are practically obliged, in addition to the mechanistic point of view, to use also the point of view of the whole as well as the psychical point of view. These three points of view should, however, be kept carefully apart.

### c. Organism and Environment.

It has been mentioned above, that Haldane has established the continual adaptation of the individual organism vis-à-vis its environment; he has for example studied the adaptation of human respiration in high mountains with rarified air; such an adaptation he states is a general phenomenon in all changing conditions, — the normal is maintained. He says at p. 122 (*The New Physiology* 1919),

that: "The life is a whole of which the elements cannot be isolated without changing them. The whole is in all the parts, including the environment". This close connection between an organism and its environment cannot be often enough insisted upon. I shall never forget the first time I discovered that many marine animals and marine plants can hardly be seen, when not under water; if out of water they collapse into slimy non-recognisable bodies, without form; even a vertebrate such as a fish fares badly out of water. Here we take chiefly the outer environment into account, but the inner environment in the body itself is of equal importance; blood, lymph, the air in the lungs, the food in the digestive canal can be considered both as environments and as parts of the whole, and perhaps there are similar conditions in the contents of each living cell, only we do not know to what extent, says Haldane. This combination of structure, environment and activity is precisely "life"; they cannot be separated without the breaking down of the whole. He opposes the wholeness of life to the mechanistic point of view; that is essentially the point of view of Kant.

UEXKÜLL (*Innenwelt und Umwelt der Tiere*. 1921) maintains similar view-points in a way very productive for biology and shows that there are as many different environments as there are organisms; each species is influenced only by incidents accessible for itself, and these incidents are determined by the organisation of the organism in question. For a gnat the world has another aspect than for a human being; a gnat has only gnat-interests; it is up to the biologists and physiologists to examine what these interests are. Uexküll distinguishes strictly between technical biology and mechanistic biology; the first

is specially devoted to the activity of the living cells, the phenomena of protoplasm among other things, the entire ontogeny, with its creation of forms, regeneration etc. where supermechanistic powers are specially conspicuous. The highly developed mechanism of the grown animal can better be investigated in the causal-mechanistic way as stated above. He is a vitalist and he refers to "plan" in nature; he does not like to refer to "purposiveness" on account of the too human anthropomorphistic origin of this idea. The supermechanistic powers of protoplasm appear, as above stated, in the form-creation of the individual, in the regeneration of parts of the body, and finally also in regulation; all this makes a "whole" of the organism. Machines have nothing corresponding to these powers. But the more highly developed adult animals have much structure that can be examined almost as the mechanics of a machine, and mechanistic physiology generally keeps to this, and leaves the protoplasm-problems alone; they can only be described, not explained.

#### **d. Ontogeny (Development from Ovum to Adult).**

"A number of factors are transmitted from parents to the developing egg. These are the internal factors.

These factors work in connection with others situated in the environment . . . At present, however, it is necessary to enquire whether all the internal factors operating during various stages of development were actually present in the fertilized egg.

The answer is no. If in the 2-cell stage of the frog's egg one blastomere be killed with a hot needle, the other will develop mosaically as a half. On the other hand, if the dead blastomere were removed, the remaining one

would become spherical, regulate itself, and develop as a whole. Therefore one of the factors which in normal development ensures that a blastomere of the 2-cell stage will produce half the embryo, is the presence of the other blastomere. But the presence of this blastomere is not a factor which exists as such in the egg.

Not only are these factors in the egg, then, but there are others which partake of the nature of mutual relationships, positions, and interactions of parts, factors which are not present in the egg, but are indirectly due to those in the egg. These are of increasingly great importance in the later stages of development. Although internal to the organism, they are often more accessible to influence by external conditions". (G. R. DE BEER: An Introduction to Experimental Embryology 1926. p. 51 Oxford).

This new method of investigation (Entwicklungsmechanik) established by Roux has carried the problems a step further than the older comparative method, but both continue to be what I call descriptive biology; one method uses chiefly the knife, microscope and microtome, while the other, the experimental method, uses in addition a modification of the conditions of development by the help of chemical, physical and organic operations; they both work on the same problems, and they are supplemental. In ontogeny we can thus talk about internal environments formed mutually by the different cells which are of fundamental importance for the course of ontogeny.

E. G. CONKLIN (Heredity and Environment 1922) speaks about "creative synthesis" in ontogeny, and is of the following opinion (l. c. p. 31). "But just as in the union of hydrogen and oxygen a new substance, water appears, which was not present before, by a process of "creative

synthesis" — so new functions appear in the course of development — created by the interaction and synthesis of parts and functions previously present".

l. c. p. 59. "but even the most highly organized egg is relatively simple as compared with the animal into which it ultimately develops. Increasing complexity, which is the essence of development, is caused by the combination and interaction of germinal substances under the influence of the environment".

Thus just as in the formation of water, there is no question of development of something pre-existing, but new qualities arise by the "creative synthesis". In the course of development something new actually emerges which cannot be said to have been predestined in the ovum. We are here face to face with an interaction of cells belonging to the body and the germ-cells, which cells cannot at all be distinguished at the start. All the first blastomeres are alike (equipotent); most plants can from a single vegetative shoot create a whole plant with its flowers and germ cells.

Similar thoughts are expressed by C. LLOYD MORGAN who uses the term "emergent evolution" instead of "creative synthesis".

We might also say that the characteristic powers of reaction of the ovum and the environments (the internal and the external) are two factors of which the product is the developed organism; we do not know how much is due to each factor, but probably the environments can influence the germ-cells, that is the nature of the future eggs by "mutation".

If thus we remember, that under ontogeny we include both external and internal environments, we can easily understand that these can be of great importance for the

development of the organism through "creative synthesis" and here we get near to the big question of preformation or epigenesis.

If, as has been believed by some in old days, everything is preformed already in the ovum, then all evolution (phylogeny) is thereby excluded. The entire organism was considered to be present in the ovum, only in smaller size, it was then only a question of expansion. Such ideas are not now in vogue, as the microscope has proved their falsity. The modern idea nearest to that stated above is probably the one which says that the whole organism is given in the ovum as a sort of chemical formula, but that the environment during the ontogeny may to a certain degree modify this organism in a "superficial" way, after all a kind of preformation. Others think that no doubt there is something characteristic in the ovum of each species, consequently some preformation; but that during the ontogeny new creative forces are added, consequently epigenesis. How much is due to preformation and how much to epigenesis cannot be decided upon yet; it is an open question, as is almost everything concerning the course of ontogeny outside the purely descriptive facts.

### e. Phylogeny (Evolution).

In phylogeny we approach a domain of biology where the historical idea is the sole prevailing principle. ADOLF MEYER speaks in his interesting book (*Logik der Morphologie*. 1926. 265 pp.) about "historical causality". "Phylogeny as a historical science need not at all be concerned about the fact that premature (*voreiliger*) physiological theories renounce its explanations", says Meyer; and he is surely right. The working biologist can not in practice

get on without theories, especially not without the theories of natural selection and Lamarckism, even if he knows that they do not contain more than a part of the "explanation". They have proved good working hypotheses, Lamarckism especially when treating of the higher vertebrates. (See H. WINGE: *Pattedyrsłægter. I—III.* 1923—24). Founding his views upon a detailed knowledge acquired through many years' work on the anatomy and biology of the vertebrates as well of existing as of extinct species, Winge has arranged their systematic relationship in the form of a genealogical tree; he maintains the theory that the activity of the vertebrates, in order to maintain life under changing conditions, has modified them (the heredity of acquired characters), and that the systematic groups can be understood in all details when due regard is paid to their mode of life. He is consequently a Lamarckist. He further tries to discover which mechanistic causes have produced the modification of the animals, and here he is not always successful in his conjectures. The whole work proves how the theory that it is the activities of animals that have modified them throughout the ages is an indispensable working hypothesis for the zoologist and the paleontologist; he has no other guide to put in its place. The "natural selection" of Darwin can only remove what is not fit to survive and preserve what is fit to survive; it cannot produce anything new.

We have seen above that the life-history of the eel can only be "described" by the biologist and cannot problem be explained by the physiologist, and nobody can with reason blame the supporters of the two methods; they must be allowed to follow each of them their own ideas; the views of both have advantages and drawbacks. In the

case of the eel we have been able to follow its ontogeny from ovum to adult, and we have seen how this ontogeny has been determined by the environment at the different stages, and there are many similar cases concerning the life-history of the lower animals, a very fertile domain for descriptive biology. The higher mammals with the embryo in the body of their mother, are more difficult to observe directly during the course of ontogeny, and its course is more cut off from the influence of the external environment; but even in the life cycle of the higher organisms we cannot get away from the idea that they have evolved gradually from something more primitive and that in all organisms there is hidden an entire historical evolution; it is therefore natural to consider organisms as historical beings, their form and life-cycle embodying history, and to describe their ontogeny as a kind of organic, not psychic memory, at least as long as we can not form a better working hypothesis. As descriptive biologists we must in general assert our right to work with our own methods, independently of the theories of other sciences, so long as they cannot give us something positive and better.

About the biogenetic law or rule as now generally interpreted I only wish to say that, as the structure of the ovum has in the course of time evolved into greater complexity, the course of ontogeny can of course not be apprehended as an unaltered recapitulation of all the phases of phylogeny, but some of these are more or less changed or have completely disappeared; however, facts prove that ontogeny contains a great deal of history, and a critical valuation of this history will often be of great help to the biologist when it is a question of establishing relationship

between different systematic divisions of organisms, of which the relationship of the fully developed individuals is not easy to trace e. g. in the case of parasites.

Latterly serum reactions have enabled us to test "the chemical relationship" between the proteins of kindred animals; and the results of this method have on the whole agreed with the genealogies established by the zoological systematist. In botany this method has also been applied in order to test chemical relationship among plants and here also the results of systematics and of chemical reaction have agreed. I shall only refer to a treatise in "Leopoldina", Halle. vol. 2. 1926 by CARL METZ: Die Bedeutung der experimentellen Systematik für die stammgeschichtliche Forschung.

Here appears a new experimental branch "experimental systematics" and we have thus three branches including the "experimentelle Entwicklungslehre" and the "experimental theory of heredity"; they have all carried the problems of biology some steps further on; they have not however outstepped descriptive biology and they will not do so before the problems of the living cell have been solved. And the solution of these problems will keep us waiting for some time yet. The purely mechanical imitations of living cells, that have been constructed, have nothing more to do with real living cells, than the movements caused by the wind in the leaves and branches of a tree have to do with the life of the tree. —

I would not mention modern genetical research if it were not that a defence is required on account of its attack upon the hypotheses of descriptive biology.

When we learn that some of the later students of heredity are of the opinion that all the "genes" were represented

in the primitive amoeba from which among others certain mammals are supposed to descend, and that evolution (phylogeny) consists only in the dropping out of genes, then I think that we biologists must be allowed to remain sceptical towards this evidently highly unsettled science and unaffected by the fact that they think they are able to refute the truth of our good old hypotheses. If we left them, we might easily fare as the Protestant and the Catholic when discussing the value of their religions; as is widely known it ended by the Protestant becoming a Catholic and the Catholic a Protestant.

In order to prove the uncertain attitude of the experimental science of heredity towards the great questions of phylogeny I shall only quote H. PRZIBRAM: Experimental Zoologie vol. 3. 1910. p. 245 to which he himself in a letter of 1927 has called my attention, concerning the question of the "heredity of acquired characters". "Die Umformung der Arten erfolgt viel mehr unter der Einwirkung der äusseren Faktoren in gerade Richtungen (Orthogenesis-Eimer).

- a) Die durch äussere Faktoren hervorgerufenen Veränderungen am gesunden elterlichen Körper können auf einem bisher noch unaufgeklärtem Wege in adäquater Weise auch am Keime auftreten, ebenso
- b) pathologische Defekten und
- c) Instinktvariationen,

wobei jedoch ein Erblichwerden bestimmter Localisationen von Gebrauch Verstümmelung oder Erinnerungen herrührenden Eindrücke nicht einwandfrei nachgewiesen erscheint".

Notwithstanding all that the later study of heredity has really achieved especially as regards practice, I think that we can say with Haldane (The New Physiology. 1919

p. 16) that heredity, or as it is sometimes metaphorically expressed, organic memory, is for biology an axiom and not a problem.

The results of the experimental investigations on heredity are principally to be found within the domain of the species, and it is true that the contents of this conception are better known now than before, but if, from the hybridization of races within the species, any one draws the conclusion that similarity between organisms does not signify relationship, then we must protest, because this contains only a small percentage of truth. Nobody will probably deny that the members of the great systematic groups as for example mammals, birds, fishes etc. are more nearly related to one another than for instance birds to fishes. It is along such great lines in the relationship of animals that phylogenetic zoology works, and it is from such facts that it has been able to form its own theories of evolution. These theories cannot, at least at present, be affected by the results of the studies of heredity within the species; they are based upon an enormous accumulation of historical facts, both morphological and paleontological, and have proved to be good working hypotheses; we shall keep to them for the present, just as we shall leave genetic research to its own working theories. Here I just want to state that genetic research uses other systematic entities than do systematics, palaeontology and phylogeny. These three sciences are based upon the "Isoreagents", that is, individuals which, given the same environments, are alike in appearance; this is precisely the principle of identity (C. RAUNKIÆR: Über den Begriff der Elementarart im Licht der modernen Erblichkeitsforschung. Zeits. für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre. 1918. Bd. XIX Heft 4).

If certain students of heredity refuse to accept our working hypothesis concerning descent from a few primitive types, which enables us to think of their relationships as representing a genealogical tree, but prefer to consider descent as a sort of "rye-field", each little group descending from its original form, all in parallel lines, this theory is of no importance to the historical view established by zoology; we leave it willingly to the geneticists, if it may be of any use to them.

#### D. Recapitulatory Remarks.

Above I have tried among other things to give an insight into the application of the principle of the whole in several domains of biology. I have laid stress upon the justification of this view-point in combination with the mechanistic viewpoint, if only we remember its shortcomings when compared to the mechanistic theory as conceived by strict science. I have tried to show that we must, at least provisionally, use the principle of the whole, unless we withdraw large and important domains from biological research. On account of the importance of the question, I shall conclude this section with a résumé of my ideas.

The principle of purpose (finality) is derived from our own consciousness. We try to realise a future purpose by making the decision to reach such a purpose in the future; it thus seems, as if something not yet existing acts on something existing or something past, a situation that would be quite incomprehensible without a personality to direct the whole series of events in the future, as when for instance a man gets an idea for a machine and little by little succeeds in making such a machine. We are accustomed to

such events produced by our conscious psychical efforts, but even when it is a question of our own body, it is only very little that we can ascribe to such efforts; the whole genesis of the body from ovum to adult is realized without our conscious cooperation, and even in the embryo are formed organs to be used only in the future, — eyes that cannot see, lungs that cannot respire etc. The final importance of these organs lies in the future, and thus it is with the genesis of all animals and plants. Just as the egg-cell is a very small living cell, so all its successors composing our body are also quite small living cells, and to them we must look for at least a share of the explanation. The cells divide, grow and change, but how and why, they have never betrayed. Everything takes place surely according to fixed laws, but the whole is a marvel, at least something that has not yet been given an explanation, it can only be described. Some people imagine as above mentioned, that everything takes place on a strictly mechanical, physico-chemical basis, others, the vitalists, think that immaterial factors lend a hand. Between these two viewpoints we cannot decide, not yet at least, the question remains open.

The question of mechanism or vitalism is perhaps only a question of the point of view. Either "matter" is "alive", i. e. has such powers that under given conditions organisms may arise, or "life" is something other than "matter", something that with the assistance of matter can make organisms. The mechanist must presume that "matter" has such powers, because "life" is a fact.

As stated above, we cannot presume that consciousness, such as we know it in ourselves, reaches far down in the scale of creation or in ontogeny; but if we follow the mechanistic point of view, we are forced to presume fore-

runners to consciousness as far down as the atoms. In the fully developed organism are formed a large number of structures that may in part be described mechanistically, the function of muscles and nerves, the construction of sense organs etc. But everything in the description ends and begins with an  $x$ , the living cell; only what lies in between can be observed.

This applies especially to the functions of the organism, but their structure also presents the "problem of purposiveness"; they are "adapted" as we are wont to say. We do not in biology regard vitalism as a fertile working hypothesis, because we cannot learn anything about the immaterial agencies, therefore we must try how far we can get with the problem in another way; first we must change the term of "purposiveness", because it is of much too anthropomorphic an origin. Each organism, which we regard as a whole both in structure and in function, and which exists for a shorter or longer time until it dies, must be able to reach its goal and must have the means of doing so; it follows, then, that it cannot be quite unadapted for this work.

For the maintenance of the whole many things are required; we commonly say, that it has been "purposively made". However, in biology it is better to speak of "whole-maintaining" and "whole-promoting" qualities and not about "purposiveness", because much that is objectionable may conceal itself under this term. We must further understand, that an organism only becomes really a whole when it is seen in its proper environment; the fish in the water, the mole and the earthworm under the ground and so on. The organism "chooses" (selects) the environment to which it is suited, else it dies. With the developed organism con-

sidered as a whole there is thus à priori a number of these qualities comprised that we are accustomed to call "purposive". In considering organisms as given "wholes" much of the "teleology" that is met with by biologists is really accounted for. The biologist must first and foremost pursue the "internal purposiveness" mentioned by Kant, which has to do with each organism as a whole, and which has given Driesch occasion to form the conception of "Ganzheitskausalität", with entelechy as a natural vital factor. Only in one case, says Kant, we must be allowed to get away from this "internal purposiveness", that is, when talking about the two sexes of a species; here it is a question of something that reaches further than the individual, and therefore it is an "external purposiveness"; but as the two sexes form one organized whole, we must make this exception, says Kant.

There is, however, no doubt that in biology we must make many exceptions of this kind (parasitism, etc.) and we must also recognise exceptions to Kant's supposition, that everything in an organism is of essential importance to "the whole"; there are evidently certain rudimentary organs that must be considered as useless (without purpose), they are heritages from ancient progenitors that lived in other ways and under other conditions. —

In order to understand why many biologists are inclined towards vitalistic conceptions, we need only remember what has already been mentioned, that it is natural for a biologist, who has much to do with live animals, to consider their nature in the same way as he considers his own; we are ourselves a higher psycho-physical organism, and we know from the way in which human beings make apparatus or machines that our psyche plays or seems to

play a part that has purpose, while the rest of the work is purely mechanical. We have as a rule no doubt that the psyche of a mechanical engineer has in one way or another to do with the idea of the machine, and that the machine is made with no violence done to physical laws either by the psyche of the engineer or by the making of the machine (the conservation of energy etc.), but the psycho-vitalist forgets that actually we know the psyche only from our own personal consciousness, and that we are not justified in ascribing similar mental qualities to organisms so different from our own as for instance amoebas and plants, and that notably we cannot know anything about the importance of these qualities far down in the series of organisms. We dare not talk about "die Vernunft der Pflanze" or about mental qualities if by that we propose to explain all the "technics" and "purposiveness" that are to be found even in the lowest organisms. We must content ourselves with a description of all this, all knowing that "the purposes" are ascribed to the phenomena on account of the special quality of our own nature; therefore this purposiveness cannot explain anything in a causal way, but only in a descriptive way. We do not know what life is; here vitalism wages a fight with dogmatic mechanism, a fight that will perhaps never end and that is perhaps due to certain ultimately irrational qualities in the specific biological subject of investigation. The strongest objection to vitalism is that it is of no help as a working hypothesis; on the contrary, it tends to check the search for causal explanations; on the other hand vitalism is of importance inasmuch as it indicates a great number of unsolved problems that we should otherwise be apt to miss.

The question of vitalism or non-vitalism is, as it seems to me, an open question which, in any case, is of no fundamental importance at present; but so long as the activity of the living cell has not been mechanistically explained, we must be allowed to regard descriptive biology based on the principle of the whole, as a fully justified method in connection with the mechanistic methods. However, in making myself the spokesman of this point of view, I do so with the reservations recommended in the theory of Kant.

### E. Conclusion.

As is shown in the above exposition, the biologist ought, whenever he wishes to construct science in its strictest sense, to make use of the mechanistic method. All other methods will easily lead him astray and on to anthropomorphic results. We are, however, aware of the fact that biology cannot be said by a long way to have solved, or to be able to solve, its problems by way of the mechanistic methods. In whatever direction we look we are up against unanswered questions and unsolved mysteries. When nevertheless many investigators seem to shut their eyes to this imperfection of biology, this is probably due to the natural desire of these investigators to maintain the one working theory that can guide them towards the coveted goal, biology as a science in the strictest sense. It would hardly do to turn too strongly against these persons on account of this attitude, even if we must hold that they are "onesided", when we take into account the general state of the question. When, however, opposition is so often expressed to the views of the mechanists, this is no doubt due to the fact that those who think otherwise feel

themselves outraged in some of their pet-ideas, religious views, the question of free will etc. To such persons one may perhaps point out that they need not take the declaration of the mechanists to heart. The domain where the mechanist can talk with any authority at all is, as seen above, rather limited, indeed so extremely limited that plenty of room is left outside, really as much as anybody can wish for; and even if we imagine that one day mechanistics will succeed in giving a full mechanistic explanation of organic bodies as such, the question of the relation between these bodies and their respective "souls" (psyche) would still remain open. We must remember that biology works with abstractions, at least when treating of man, and also when treating of many animals, i. e. dealing with the body without the psyche. The method of strict science is only one point of view; "life" as a real whole including its psychical part is something more. Religion, morals etc. can in the main remain undisturbed by the hypotheses of mechanistic science, even if the actual results of science must be respected everywhere in human mental life; science can only throw light on various aspect of them.

Neither the biologist nor the physiologist can show what "life" really is, no more than the physicist or the chemist can show what "matter" really is, or the psychologist what "psyche" is.

With the occurrence of death consciousness and the functions as a "whole" disappear first; thus by a shot at a flying bird both these qualities may disappear instantaneously, but the different organs may continue their separate functions for a long time afterwards and the different cells die little by little. The interaction, regulation etc. have, however, ceased. Later on the forms of the body are

decomposed into inorganic compounds, that is to say, "the whole of the form" disappears; the hardest parts of the body such as the bones keep longest, but as a rule they also disappear into the inorganic.

If we imagine that human consciousness covers an area of phenomena, in the form of a circle, strict mechanistic science would only cover a sector of a few degrees of this circle, descriptive biology would cover a far greater sector, and all other mental activities much the largest part of the circular area. —

My chief aim in this study has been, as above mentioned, to try to make clear what principles are used in biology and with what right, when treating the phenomena of life taken in the widest sense of this word, and I have shown that sometimes we use one principle and sometimes another, according to which gives the best orientation; but one thing we must guard against, that is, mixing unconsciously the different principles. Thus a physiologist cannot very well speak about psychical elements playing a part in the process of digestion, unless he is a psychobiologist; a doctor can do so because he knows that in treating human beings he would not go far with a purely mechanico-causal comprehension; therefore we often speak about medical art in contrast to medical science. It is not good either when an investigator of heredity appears to vacillate between the conception of "genes" as either of a psychic kind or of a purely structural nature. We must either use a purely mechanistic method or a purely descriptive method by help of "the whole", or we must adopt psychical viewpoints, just as a joiner uses now a plane, now a saw, now a hammer, and so on, but only one implement at a time, even if he is often obliged to

use them all one after another in order to get a certain piece of work done.

With respect to a bird that with great skill builds its nest in the breeding time, we can take three different viewpoints:

1) The psychical viewpoint. It is difficult to say how much psychic function is present in this act, but the nest is always built under somewhat different conditions, so that the act can hardly be considered as purely instinctive; but an elaborate pronouncement on the psyche of birds is outside biology proper.

2) The point of view of the whole. We can explain the nestbuilding, laying of eggs etc. of the bird as acts beneficial to the species as a whole. If the bird did not behave in this way, the species would not exist. We thus attain coherent description of the bird's behaviour.

3) The mechanistic point of view. We try to state what substances that may influence its behaviour are secreted in the bird's body during the breeding season, we know for instance how transplantation of the sexual glands changes an animal both in respect of its body and in respect of its behaviour; but we do not in this way get far with the explanation of the general behaviour of the bird.

Each of these viewpoints contributes in its own way towards a "comprehension" of the bird's behaviour.

This position with three viewpoints for the study of the organism, and none of them capable of being carried the whole way, is really rather unsatisfactory, but it represents the present position of science.

It should, however, be mentioned here, that A. N. WHITE-HEAD (*Science and the Modern World*. 1926. Cambridge) has tried to get further, inasmuch as he considers the very

conception of the organism as a fundamental conception from which physical and chemical phenomena as well as biological phenomena may be deduced.

The use of such a conception would very much change our views of the world. How far we can get along this line, only the future can tell.

It was through the philosophical lectures of JØRGEN JØRGENSEN published in 1927 that my attention was for the first time directed to the theories of Whitehead. —

During the elaboration of this paper I have conferred among other philosophers with Dr. phil. S. RANULF and after he had gone abroad with Captain mag. art. P. C. POULSEN. The last mentioned especially has been of great help to me, and if I have succeeded in not sinning too much against the ideas of philosophy, it is due to him. I owe much gratitude to these two men for the time and work they have devoted to this matter. In the same way I am very much indebted to the Trustees of the Carlsberg-Fund, who have enabled me to work in this domain, so unfamiliar to me, among other things by defraying the costs of the investigation.

December 1927. Copenhagen.

---

## LITERATURE

- G. R. DE BEER: An Introduction to Experimental Embryology 1926. 148 pp. Oxford.
- C. G. CONKLIN: Heredity and Environment. 5 Ed. 1922. 379 pp.
- L. CUÉNOT: L'Adaptation. Encyclopédie Scientifique. 1925. 420 pp.
- W. I. DAKIN: The Elements of General Zoology. 1927. 496 pp.
- A. DENDY: Outlines of Evolutionary Biology. 3 Ed. 1924. 481 pp.
- HANS DRIESCH: Philosophie des Organischen. 2 Ausg. 1921. 608 pp.  
— Geschichte des Vitalismus. 2. Ausg. 1922. 213 pp.
- E. S. GOODRICH: Living Organisms. Their Origin and Evolution. 1924. 200 pp. Oxford.
- I. S. HALDANE: The New Physiology. 1919. 156 pp.  
— Mechanism, Life and Personality. 1921. 152 pp.  
— Lecture on The Fundamental Conceptions of Biology. The Brit. Medical Journal. Vol. I. 1923. p. 359—363.
- FRIEDRICH HEMPELMANN: Tierpsychologie vom Standpunkte des Biologen. 1926. 676 pp.
- EWALD HEERING: Über das Gedächtnis. — Ostwald's Klassiker. No. 148. 1921. 21 pp.
- OSCAR HERTWIG: Das Werden der Organismen. 3 Aufl. 1922. 686 pp.
- RICHARD HERTWIG: Abstammungslehre und Neuere Biologie. 1927. 272 pp.
- JOHAN HJORT: The Unity of Science. 1920. 176 pp.
- DAVID HUME: Essays and Treatises. A new Edition. Vol. III. 1793. An Inquiry concerning Human Understanding. 184 pp.
- T. H. HUXLEY: The Crayfish. 7 Ed. 1906. 371 pp.  
— Essays upon some Controverted questions. 1892. 625 pp.  
— Verdslige Prækener, (Lay Sermons.) oversat bl. a. i Bibl. for de tusen Hjem. No. 600—605.
- H. HØFFDING: Erkendelsesteori og Livsopfattelse. Vidensk. Selsks. Filos. Medd. 1925. 123 pp.  
— Begrebet Analogi. Vidensk. Selsks. Filos. Medd. 1923. 139 pp.  
— Totalitet som Kategori. Vid. Selsk. Skr. 7. R. Hist. og Fil. Afdl. III. 2. 1917. p. 257—336.

- W. JOHANNSEN: Elemente der exakten Erblichkeitslehre. 3 Ausg. 1926. 736 pp.
- Arvelighed. 1917. 294 pp.
  - Biologi. 1921. 199 pp. Gyldendahls Serier. Det 19de Aarhundrede.
- JØRG. JØRGENSEN: Filosofiske Forelæsninger. 1927. Trykt som Manuskript. 568 pp.
- PAUL KAMMERER: Neuvererbung oder Vererbung erworbener Eigenschaften. 1925. 190 pp.
- IMMANUEL KANT: Kritik der Urteilskraft. 6 Aufl. Karl Vorländer 1924.
- JACQUES LOEB: The Organism as a Whole. From a Physicochemical Viewpoint. 1916. 379 pp.
- W. MAC DOUGALL: Psychologi. 1926. Oversat til Dansk af Fr. Brandt. 186 pp.
- ADOLF MEYER: Logik der Morphologie. 1926. 290 pp.
- Historische Principien in der Naturwissenschaft. Verhdl. naturw. Ver. Hamburg 4 F. Bd. I. H. I. 1922. p. 13—43.
  - Naturalismus und Historismus. ib. H. 2—4. 1923. p. 69—93.
- CARL MEZ: Die Bedeutung der experimentellen Systematik für die stammesgeschichtliche Forschung. Leopoldina. Bd. 2. 1926. p. 132—159.
- T. H. MORGAN: The Physical Basis of Heredity. Monographs on Experim. Biology. 1919. 305 pp.
- ERIK NORDENSKJÖLD: Biologins Historia. Bind I—III. 1924. Mange Litteraturhenvisninger.
- HANS PRZIBRAM: Experimental-Zoologie. 3die Bd. Phylogene. 1910. 315 pp.
- Aufbau mathematischer Biologie. Abhdl. z. theoret. Biol. H. 18. 1923. 68 pp.
- C. RAUNKIÆR: Über den Begriff der Elementarart im Lichte der modernen Erblichkeitsforschung. Z. f. indukt. Abstammungs- u. Vererbungslehre. Bd. 19. H. 4. 1918.
- E. S. RUSSELL: On the Study of Living Things. 1924. 189 pp.
- Form and Function. 1916 383 pp.
- E. H. STARLING: Principles of Human Physiology. 1926. 1074 pp.
- D'ARCY W. THOMPSON: On Growth and Form. 1917. 793 pp.
- Morphology and Mathematics. Trans. R. Soc. Edinburgh. Vol. L. Part IV. 1915. p. 857—895.
- I. ARTHUR THOMSON: The System of Animate Nature. Vol. I—II. 1920. 687 pp.

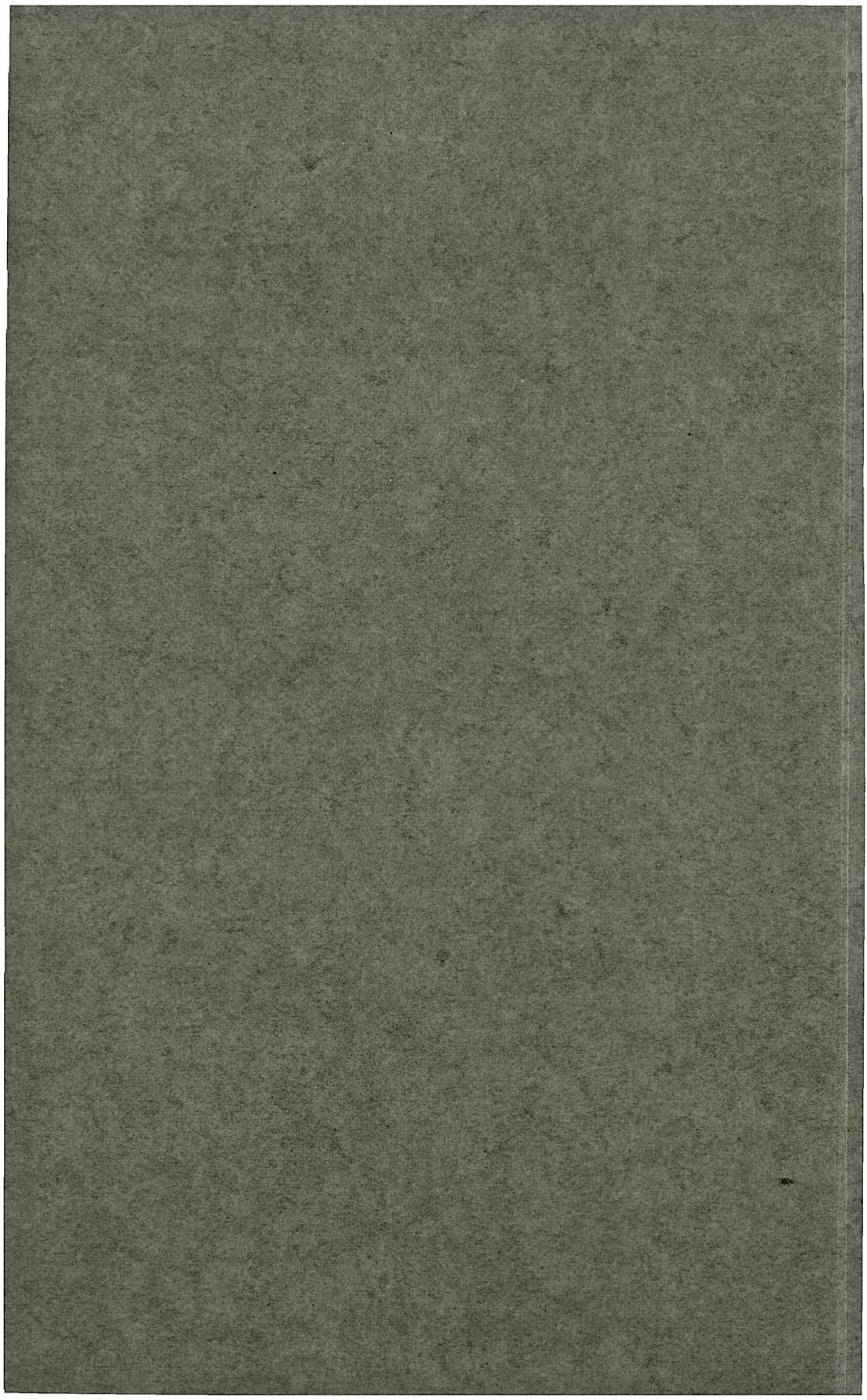
- A. VON TSCHERMAK: Allgemeine Physiologie. I Bd. 1916—24. 796 pp.  
I. VON UEXKÜLL: Theoretische Biologie. 1920. 260 pp.  
— Umwelt und Innenwelt der Tiere. 1921. 224 pp.  
E. UNGERER: Die Regulationen der Pflanzen. Monogr. a. d. Gesamt-  
geb. d. Phys. d. Pflanzen u. d. Tiere. 10 Bd. 1926. 363 pp.  
— Die Teleologie Kant's. Abhdl. z. theoret. Biologie. Heft. 14.  
1922. 135 pp.  
ADOLF WAGNER: Geschichte des Lamarckismus. 1908. 314 pp.  
— Vorlesungen über Vergleichende Tier- und Pflanzenkunde.  
1912. 518 pp.  
— Das Zweckgesetz in der Natur. Grundlinien einer Meta-  
Mechanik des Lebens. 1923. 301 pp.  
EUG. WARMING: Nedstamningslæren. 1915. 293 pp.  
FR. WEIS: Livet og dets Love. 1911. 663 pp.  
A. N. WHITEHEAD: Science and The Modern World. 1927. 265 pp.  
Evolution in The Light of Modern Knowledge. A Collec-  
tive Work. London. 1925. 528 pp.  
Life and Finite Individuality. Two Symposia. 1918, 194 pp.  
Haldane, Thompson, Mitchell, Hobhouse etc.

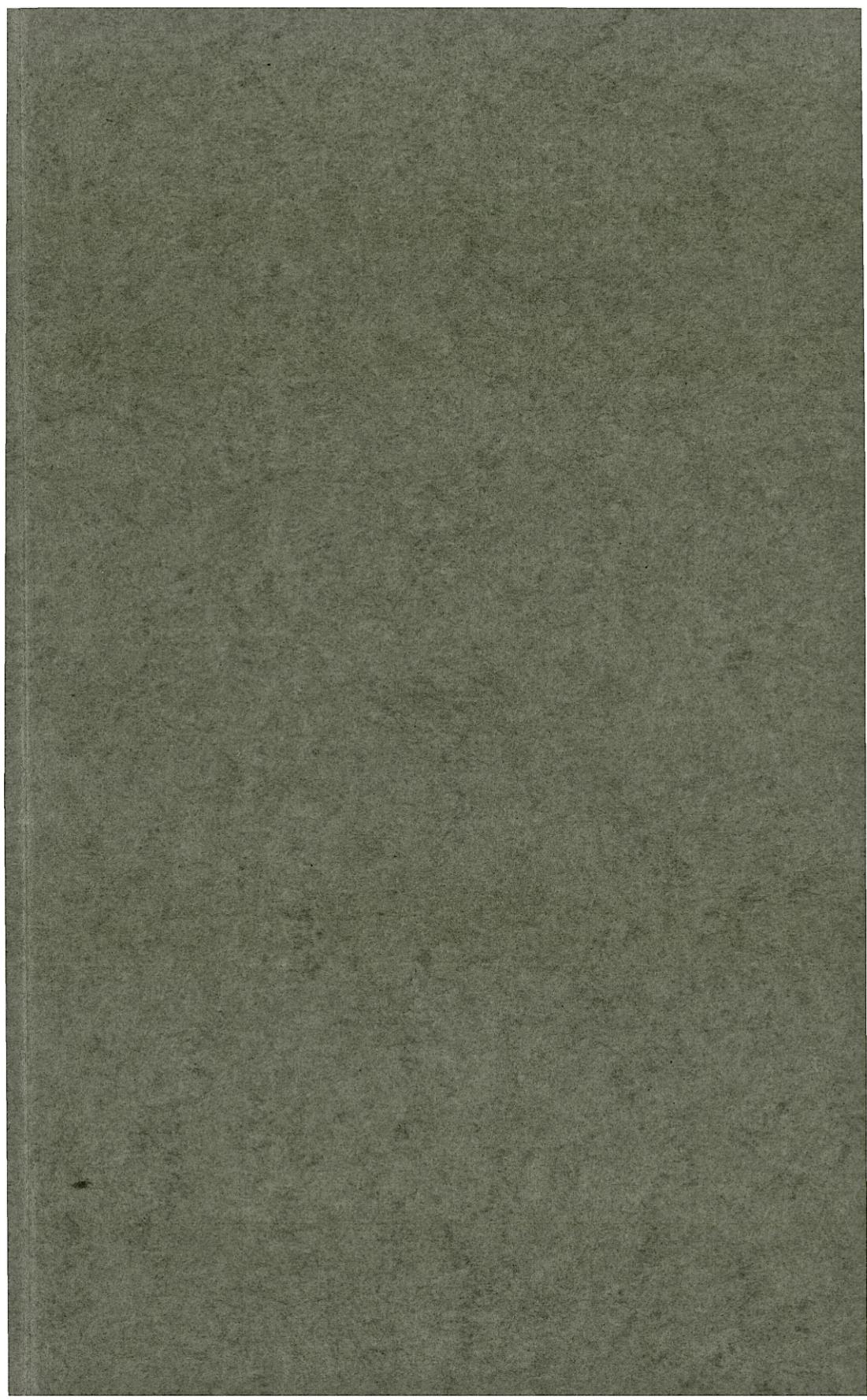
## CONTENTS

---

	Page
A. Introduction .....	3
B. Principles .....	4
a. Biology and Psychical Qualities .....	4
b. Biology. The principle of "the Whole", mechanistic Causality .....	11
1. I Kant .....	12
2. Other authors .....	18
C. Application of the Principles .....	22
a. Morphology .....	22
b. Physiology .....	27
c. Organisms and Environment .....	30
d. Ontogeny (Development from Ovum to Adult) .....	32
e. Phylogeny (Evolution) .....	35
D. Recapitulatory Remarks .....	41
E. Conclusion .....	46
Literature .....	51
Contents .....	54

---





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

---

UNDERSØGELSER OVER  
ANTAL, FORM, BYGNING OG OVERFLADE  
AF GLOMERULI I NYREN HOS MENNE-  
SKET OG NOGLE PATTEDYR

AF

BJ. VIMTRUP

DR. MED. PROSECTOR PATHOLOGIAE



KØBENHAVN

HOVEDKOMMISSIONÆR: ANDR. FRED. HØST & SØN, KGL. HOF-BOGHANDEL  
BIANCO LUNOS BOGTRYKKERI

1928

Pris: Kr. 1,30.

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

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

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

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

---

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

---

UNDERSØGELSER OVER  
ANTAL, FORM, BYGNING OG OVERFLADE  
AF GLOMERULI I NYREN HOS MENNE-  
SKET OG NOGLE PATTEDYR

AF

BJ. VIMTRUP

DR. MED. PROSECTOR PATHOLOGIAE



KØBENHAVN

HOVEDKOMMISSIONÆR: ANDR. FRED. HØST & SØN, KGL. HOF-BOGHANDEL  
BIANCO LUNOS BOGTRYKKERI

1928



## I. Indledning.

Til Trods for, at Antallet af Nyreenheder (renal units) er af væsentlig Betydning for Bestemmelsen af det samlede Areal af Nyrens Filtrations- og Resorptionsflader, foreligger der i Litteraturen kun sparsomme og spredte Oplysninger herom.

For Menneskenyren angav EYSENHARDT (1818), at der er 42,000,000 Tubuli, medens HUSCHKE (1828) anslog Antallet til 2,100,000. SAPPEY angiver (1886), at der er 560,000 Glomeruli i én Nyre, PÜTTER (1911) angiver 1,700,000 for begge Nyrer og KITTELSON (1917) 1,040,000 for én Nyre. Den allernyeste Angivelse stammer fra TRAUT (1923), som anslaar Antallet til omtrent 4,500,000 i én Nyre.

Antallet af Glomeruli i Nyrerne hos forskellige Dyr angives saaledes for én Nyre:

Svin: SCHWEIGGER-SEIDL (1865) 500,000; PÜTTER (1911)  
700,000.

Kat: MILLER and CARLTON (1895) 16,000; PETER (1909)  
2—300,000; PÜTTER (1911) 230,000.

Kanin: PÜTTER (1911) 142,000; CONWAY and O'CONNOR  
(1922) 55,000; NELSON (1922) 160—212,000; HAYMANN  
and STARR (1923) 160—180,000; BOYCOTT (1911) 250—  
270,000.

Hund: BRODIE and THACKRAH (1914) 142,000 og 125,000.

Rotte: KITTELSON (1917) 28,863; ARATAKI (1926) 30,000.

Echidna: ZARNIK (1909) 90,000.

Faar: PÜTTER (1911) 505,000.

Mus: PÜTTER (1911) 27,000.

Okse: PÜTTER (1911) 4,025,000.

Frø: (R. pipiens): HAYMANN (1925) 3,650 og 5,460.

De fleste af disse Tal er fremkomne ved, at man har talt Glomeruli i en vis, ringe Part af Cortex og derpaa beregnet Antallet for hele Nyren.<sup>1</sup>

SCHWEIGGER-SEIDL (1865) fandt i 15,5 Ctgr. macereret Cortex af Grisenyre 720 Glomeruli, og da hele Cortex vejede 102,5 gr, anslog han det samlede Tal til 520,000.

MILLER and CARLTON (1895) og senere BRODIE and THACKRAH (1914) skar den fikserede Nyre i Snit af 10  $\mu$  Tykkelse og talte alle Glomeruli i hvert Snit. Da Glomerulus skønnedes at have en Gennemsnitsdiameter af 100 micra, mente de at finde det virkelige Antal ved at dele det talte Antal med 10. En lignende Metode anvendtes senere af CONWAY og O'CONNOR (1922).

KITTELSON (1917) brugte ogsaa histologiske Snit, men for Bestemmelsen af Antallet og Størrelsen af Glomeruli anvendte han den af HAMMAR benyttede Metode til Bestemmelse af Antal og Størrelse af de Hassal'ske Legemer i Thymus. Samme Fremgangsmaade brugtes af ARATAKI (1926).

PETERS' (1909) Angivelser er baserede paa Antallet af dichotomiske Delinger af hvert Samlerør i Nyre af en Kat multipliceret med Antallet af Samlerør i Nyren af en Hund. En noget lignende Metode anvendtes af TRAUT (1923), som ved direkte Tælling bestemte Antallet af Glomeruli i én lobulus renalis. Dette talte Antal multipliceredes derpaa med Antallet af Lobuli renales. Tallet af disse var bestemt ved Beregning paa Grundlag af de dichotomiske Delinger af

<sup>1</sup> Angaaende Enkelheder henvises til de paagældende Originalarbejder, se Litteraturlisten.

Samlerørene. Bestemmelserne udførtes for 2 Nyrer og gav i et Tilfælde ca. 2,5 Mill., i et andet ca. 5,8 Mill. HUSCHKE (1818) siger: Der er femten Pyramider i en Nyre, hver Pyramide har 700 lobuli og i enhver lobulus er der 200 tubuli.

Det er sandsynligt, at Uoverensstemmelserne i de ovennævnte Tal i nogen Grad skyldes Anvendelsen af forskellige upaalidelige Metoder.

I 1911 paaviste R. R. BENSLEY, at forsaavidt det drejer sig om Bestemmelsen af Antallet af større Partikler som f. Eks. de Langerhans'ske Øer i Pankreas af Marsvin, vil Snitmetoder og Tælling af Antallet i en lille Del af Organet efterfulgt af Beregning af det samlede Antal kunne give Tal, der er 20 Gange saa høje som de Resultater, der opnaas, naar den af BENSLEY angivne Metode anvendes.

BENSLEY gjorde Brug af det levende Vævs mikrokemiske Reaktioner. Ved Anvendelse af en stærkt fortyndet Opløsning af Janusgrønt B. gjorde han de Langerhans'ske Øer let iagttagelige, idet Janusgrønt i Pankreas' Acinusceller hurtig vil reduceres til Safranin, medens det bevarer sin blaa Farve i nogen Tid i Cellerne af de Langerhans'ske Øer. Efter at Reduktionen var foregaaet, blev Vævet sønderdelt i tilstrækkelig smaa Stykker, og de hele, udelte Øer (som viste sig blaa paa rød Baggrund) kunde let tælles. Denne Metode blev i 1922 af NELSON i BENSLEY's Laboratorium adapteret til Brug ved Undersøgelser over Antallet af Glomeruli i Nyren af Kaniner. Ligesom i BENSLEY's oprindelige Teknik indførtes en Kanyle i Aorta. Dyret blev dræbt ved Forblødning, Blodet blev øjeblikkelig med RINGERS Vædske vasket ud af de renale Kar og umiddelbart derefter fulgte en Injektion af Janusgrønt B. opløst i RINGERS Vædske 1:15,000. Nyrerne viser sig straks blaa, og for at udelukke Atmosfærrens Ilt, tildækkes de med Tyndtarmsslynger. Efter

Forløbet af 15—20 Minutter skifter den blaa Farve over til rødt, Farvestoffet er blevet reduceret og har fraspaltet Dimethylanilin. Der injiceres nu en 5% Opløsning af Ammoniummolybdat, som øjeblikkelig standser de kemiske Forandringer i Vævet. Nyren deles derpaa i passende Stykker og plukkes. I vellykkede Præparater ses de arterielle Kar tilligemed Glomeruli blaa eller blaarøde paa ufarvet eller let rødlig Baggrund. Glomeruli taltes direkte. I to Tilfælde udførte NELSON en Tælling af samtlige Glomeruli i en Nyre og fandt herved 227,263 i det ene Tilfælde, 163,075 i det andet. I otte Tilfælde udførtes partiel Tælling og derpaa Beregning af det samlede Antal, som beløb sig til omtrent 160,000 Glomeruli. Hans Resultater er bekræftede af HAYMANN and STARR, som ved Anvendelse af samme Teknik har fundet nøje tilsvarende Antal af Glomeruli i Kaninnyre. Der synes at være god Grund til at antage, at en Metode, der som denne tillader at iagttage og tælle de hele og udelte Glomeruli, vil vise sig mere paalidelig end en hvilkensomhelst af de anvendte Snitmetoder.

Det relative Antal af Glomeruli i forskellige Dele af en Nyre og i en vis Del af Cortex i forskellige Nyrer er blevet undersøgt af forskellige Forskere (MOORE, GLADSTONE, BOYCOTT, ECKARDT, WASHETKO), idet de fleste af dem har brugt KÜLTZ's Metode: de sammenlignede simpelthen Antallet af Glomeruli, som viser sig i et bestemt Areal i histologiske Snit af samme Tykkelse. Man har ment herved at opnaa en relativ god Tilnærmelse.

## II. Undersøgelsesmetoder.

I mine første Forsøg fremstilledes Snit af et Stykke 20 · 11 · 9 mm) af Cortex af Menneskenyre, som i Forvejen

var injiceret med Berlinerblaat-Gelatine og fikseret i Formaldehyd-Sublimat-Alkohol. Efter Indlejring i Paraffin maalte Blokken  $20 \cdot 10 \cdot 6$  mm, idet Skrumpningen saaledes viste sig stærkest i den ene Dimension. I Nyrevæv er Skrumpningen altid meget ringe i Retningen parallel med Art. interlobulares, et Faktum, som BRODIE burde have taget Hensyn til.

Paraffinblokken blev skaaret i Seriesnit 20 eller  $100\text{ }\mu$  tykke. I hvert Snit taltes alle de Glomeruli, som netop viste Indtrædelsen af vas afferens. I de tykkere Snit fandtes gennemsnitlig uden store Afvigelser 5 Gange saa mange som i de tyndere. Tællingen udførtes for to Nyrer og gav i begge Tilfælde 9 Glomeruli pr. cmm. frisk Cortex svarende til omrent 1 Million Glomeruli for hver Nyre.

I et andet Forsøg opbevaredes den injicerede og fikserede Nyre i 70 % Alkohol. For at undgaa at skære Glomeruli, fremstilles Plukpræparater, som opklaredes i Glycerin eller i Diaphanol. Resultatet af Tællingen var som i det foregaaende Tilfælde.

Imidlertid er saadanne Metoder meget langsomme, og det vilde næppe være muligt at udføre en Tælling af samtlige Glomeruli paa denne Maade. Desværre kan Janusgrønt Metoden med vital Farvning ikke anvendes paa Menneskemateriale, og medens det er en forholdsvis simpel Operation at fremstille vitalfarvede Præparater af mindre Nyrer, f. Eks. af Kaniner, Marsvin og Rotter, viser der sig Vanskeligheder, naar Nyren er større. Disse beror sandsynligvis tildels paa, at vasa afferentia f. Eks. i Hunde- og Kattenyre saa vel som i Opossum kontraherer sig, saaledes at talrige Glomeruli ikke bliver injicerede. Efter forskellige Forsøg paa at finde en Metode, som kunde gøre Glomeruli let iagttagelige uden at ødelægge deres naturlige Form,

anvendtes den følgende Fremgangsmaade (næsten samme Metode er anvendt af TRAUT).

Ved Udtagelsen af Nyren undgaar man omhyggelig enhver Læsion af dens Kar. En sammensat Opløsning bestaaende af lige Dele af  $1\frac{1}{2}\%$  vandig Opløsning af Ferriammonium-citrat og  $1\frac{1}{2}\%$  vandig Opl. af Kaliumferrocyanid injiceres gennem Art. renalis. Nyren skæres i Skiver paa 1 cm Tykkelse (mindre Nyrer af Hunde og Katte f. Eks. flækkes) og anbringes i 20 % Saltsyre i 15—24 Timer. Under Indvirkning af Saltsyren danner det injicerede Farvestof uoplösligt Berlinerblaat, og Vævet macerereres samtidig. For at opnaa en fuldstændig Injektion kræves for Nyren af Hund et Vandtryk paa 5 Fod, for Katten er det nødvendigt at anvende et temmelig højt Tryk i kort Tid, sandsynligvis fordi de relativt store subkapsulære Vener tillader et rigeligt Afløb fra visse Arealer, som er tilstrækkeligt til at optage al den Vædske, der injiceres, naar der kun anvendes et ringe Tryk.

Efter at Macerationen er indtraadt, skylles Nyren i Vand, Cortex fjernes omhyggelig fra Medulla, og hver Del vejes og opbevares i Glas, som indeholder Glycerin og 10 % Chloralhydrat i Forholdet 3:1. Samtidig udtages smaa Partier af nøjagtig bestemt Vægt til foreløbig Tælling. Dette bør gøres, fordi Vægten af Cortex forandres under Opbevaringen. Selve Præparaterne fremstilles ved, at man overfører et lille Stykke Cortex i en Draabe Glycerin paa Objektglasset, hvorpaa Dækglasset lægges paa uden Tryk. Glycerin-Cortex Emulsionen vil brede sig ud over Objektglasset netop til Randene af Dækglasset, og ved at bruge netop en passende Masse af Glycerin og Cortex, vil man faa et Præparat, i hvilket alle Glomeruli let kan iagttages med deres karakteristiske Bygning, visende alle Kapillærer velinjicerede og

omgivne af BOWMAN'S Kapsel. Dette er af den største Bedtydning, naar man skal bedømme denne Metodes Værdi i Sammenligning med andre Metoders. Det er muligt at tælle Glomeruli ved Hjælp af svage Linser og at studere Enkelt-heder i deres Bygning med stærke Linser. Objektglassene er kvadrerede. Selve Tællingen er meget simpel. I et Til-fælde havde jeg Hjælp af nogle af Prof. BENSLEY's Studenter, og det viste sig, at de efter 2 Timers Øvelse allesammen paa 2 nær fandt fuldstændig paalidelige Tal.

I Præparatet viser tubuli sig ufarvede og kun med An-vendelse af lille Irisblænder ses deres Konturer. Hele Præ-paratet er meget klart og skulde næppe kunne give Anled-ning til Tviyl eller Fejltagelse. I Almindelighed er alle Glomeruli injicerede. I adskillige Præparater med ialt mere end 20,000 Glomeruli, som blev specielt undersøgte med Hensyn til dette Punkt, fandtes mindre end 2 %, i hvilke kun en enkelt Glomerulusslyng var injiceret. I Tællinger, som udføres af øvede Histologer, skulde der næppe kunne opstaa Fejl paa Grund af ufuldständig Injektion. Nogle Glomeruli kan gaa tabt under Fremstillingen af Præparatet. De kan imidlertid højest være meget faa i Tal og er derfor uden Betydning. Naar Objektglassene er inddelte, eller naar der anvendes et godt, forskydeligt Objektbord, er der kun ringe Mulighed for at tælle samme Glomerulus mere end én Gang.

Den største Fejlkilde ligger i en unøjagtig Bestemmelse af Vægten af hele Cortex og af den Del, hvis Glomeruli tælles. Som ovenfor nævnt forandrer Vægten af Cortex sig i de første Dage efter Overførelsen i Glycerinblanding. Efter Forløbet af en Uge holder Vægten sig imidlertid kon-stant, men i de Tilfælde, hvor der kun er udført partiell Tælling, har jeg afvejet smaa Partier af Cortex og bestemt

hele Cortex' Vægt straks efter Macerationen. Saavidt muligt er alle Prøver taget fra forskellige Partier af Cortex, men naturligvis kan nogle Partier indeholde lidt mere Medulla end andre.

### III. Antallet af Glomeruli i Nyren af Katte.

A. Kat 3 Aar gammel, Vægt 3 kg. Højre Nyre vejer i frisk Tilstand 12 gr. Injektion med Berlinerblaatkomponenterne (under Injektionen fjernes Kapselen). Maceration i 15 Timer i 20 % Saltsyre. Efter Macerationen vejer Cortex 14,54 gr.<sup>1</sup> I 0,50 gr Cortex taltes 5586 Glomeruli; beregnet for hele Nyren 171,165 Glomeruli.

B. Venstre Nyre af samme Kat. Frisk Vægt 12 gr. Injektion med Berlinerblaatkomponenterne. Maceration 15 Timer. Den macererede Cortex vejer 11,65 gr. I 0,50 gr Cortex taltes 7342 Glomeruli, beregnet for hele Nyren 173,805 Glomeruli.

For at verificere disse Resultater og undersøge Nøjagtigheden af Beregningen udførtes en Tælling af samtlige Glomeruli i en Nyre af en Kat.

C. Kat 3 Aar gl. 2,8 kg. Intet Fedt i Mesenteriet. Injektion som sædvanlig og Maceration i 20 Timer i 20 % Saltsyre. Efter Macerationen fjernes Medulla, Cortex vejer i alt 7,72 gr Medulla 5,24 gr. Til foreløbig Tælling og Beregning afvejes 5 Portioner à  $\frac{1}{2}$  gr Cortex, Resten af Cortex saavel som Medulla opbevares hver for sig i Chloralhydrat-glycerin.

<sup>1</sup> De angivne Vægte for macereret Cortex afhænger for en stor Del af Indholdet af Vand, Glycerin, etc. og giver derfor ingen Oplysning om Vægten af den friske Nyre.

Tælling. Foreløbig Bestemmelse.

0,5 gr	Cortex indeholder	8,864	Glomeruli
0,5 -	-	10,194	-
0,5 -	-	8,614	-
0,5 -	-	7,714	-
0,5 -	-	8,514	-

2,5 gr Cortex indeholder 43,900 Glomeruli;

pr. gr 17,560. Beregnet for hele Cortex 188,243 Glomeruli.

Resten af Cortex har nu en Vægt af 12,66 gr. Ved Tælling af Glomeruli fandtes følgende:

0,50 gr	Cortex indeholder	5,906	Glomeruli gennemsn. pr. gr	11812
1,00 -	-	12,580	-	- - - 12,580
0,65 -	-	7,959	-	- - - 12,245
0,70 -	-	9,632	-	- - - 13,760
0,67 -	-	8,370	-	- - - 12,493
0,75 -	-	8,607	-	- - - 11,476
0,70 -	-	8,934	-	- - - 12,763
0,75 -	-	9,744	-	- - - 12,992
0,76 -	-	9,120	-	- - - 12,160
0,78 -	-	9,904	-	- - - 12,697
0,70 -	-	9,217	-	- - - 13,167
0,87 -	-	11,310	-	- - - 13,000
0,80 -	-	9,384	-	- - - 11,730
0,90 -	-	10,938	-	- - - 12,153
0,60 -	-	7,618	-	- - - 12,697
0,60 -	-	6,644	-	- - - 11,073
0,94 -	-	10,104	-	- - - 10,749

12,66 gr Cortex indeholder 155,971

I Medulla fandtes 2,942 Glomeruli.

Hele Tællingen giver saaledes:

Cortex . . . . .	43,900
	155,971
	199,871
Medulla . . . . .	2,942
Ialt . . . . .	202,813

#### IV. Antal af Glomeruli i Nyren af hvid Rotte (*Mus norvegicus albinus*).

Hvid Rotte; Legemsvegt 205 gr; Legemslængde 20,5 cm.  
 Højre Nyre: frisk Vægt 1,05 gr. Venstre Nyre, næsten samme  
 Størrelse; injiceres som sædvanlig; Vægt efter Maceration  
 1,29 gr. I 0,28 gr taltes 7132 Glomeruli.

Beregnet for hele Nyren: 32,868. Tælling af samtlige  
 Glomeruli i hele Nyren blev nu udført, og herved fandtes  
 33,826 Glomeruli.

#### V. Antal af Glomeruli i Nyren af Hund.

Hund, voksen 12 kg. Højre Nyre vejede: 38 gr. Efter  
 Maceration: Cortex 30,91 gr, Medulla 13,72 gr.

Gram	Antal af	Gennemsn.
Cortex	Glomeruli	pr. gr Cortex
0,30	4,890	16,300
0,35	5,274	15,070
0,30	4,827	16,090
0,27	4,570	16,926
0,40	6,940	17,350
0,50	8,335	16,670
2,12	34,836	16,670

Beregnet for hele Cortex: 507,913 Glomeruli. Beregnet  
 pr. gr frisk Nyrevæv: 13,366 Glomeruli.

Hund 8 kg. Vægt af højre Nyre frisk: 29 gr. Vægt af  
 Cortex efter Maceration: 15,10 gr.

Gram	Antal af	Gennemsn. pr. gr
Cortex	Glomeruli	macereret Cortex
0,42	11,422	27,142
0,52	13,807	26,937
0,41	11,636	28,356
0,92	25,663	27,895
0,40	11,657	29,142
2,67	74,185	27,784

En Maaned senere vejede Resten af den i Glycerin opbevarede Cortex 16,5 gr. Ved yderligere Tælling blev fundet:

Gram Cortex	Antal af Glomeruli	Gennemsn. pr. gr macereret Cortex
0,18	3,722	20,677
0,67	14,250	21,270
0,35	6,200	17,715
0,58	11,253	19,400
0,83	17,246	20,778
2,61	52,691	20,180

Beregning: 16,5 gr à 20,180 giver 332,970. Af denne Nyre blev saaledes talt 126,856 Glomeruli, og den samlede Beregning giver ialt 332,970 plus 74,185 = 407,155 Glomeruli. Beregnet pr. gr frisk Nyrevæv 14,040. Tallene er mere end 3 Gange saa store som de af BRODIE og Miss THACKRAH fundne.

I mine Tællinger er der meget ringe Mulighed for Fejl, særlig i Hundeforsøgene, hvor Glomeruli lader sig injicere paa den smukkeste Maade, og den omgivende Kapsel ligesom Tubuli med Lethed iagttagtes.

## VI. Antallet af Glomeruli i Menneskenyre.

Vægt af mac. Cortex	gr af Cortex	Antal af talte Gl.	Gennemsn. pr. gr mac. Cortex	Beregnet Totalsum
Barn. 1 Aar	29,72	6,927	25,655	
		0,27		
		0,30	7,552	25,173
		0,65	16,295	25,069
(polus renis)	0,60	21,297	35,495	
--	—	0,57	19,210	33,702
		2,39	71,281	29,825
				887,399

	Vægt af mac. Cortex	gr af Cortex	Antal af talte Gl.	Gennemsn. pr. gr mac. Cortex	Beregnet Totalsum
Voksen. Neger..	124,01	0,855	5,995	7,012	
(Col. Bertini).....		0,855	5,585	6,532	
— — .....		0,855	5,414	6,332	
(polus renis).....		0,88	6,551	7,444	
(mest perifer c.) .....		0,665	5,470	8,226	
(Del af Cortex nær- } mest Pyramiderne } (Gennemsn. Cortex) ..	0,655	3,796	5,708		
	0,655	3,900	5,898		
	0,655	4,642	6,980		
	0,655	4,076	6,130		
	0,60	4,136	6,890		
	7,37	49,565	6,725		833,992

Vægt af frisk Nyre	mac. Cortex	gr af Cortex	Antal af talte Gl.	Gennemsn. pr. gr	Totalsum for hele Cortex
Voksen, 143 gr	64,50 gr	0,90	13,984	15,367	
		1,09	16,390	15,004	
		2,00	30,374	15,187	867,177
Voksen, 165 gr	57,10 gr	0,31	5,184		
		0,54	12,492		
		0,92	17,782		
		0,33	7,320		
		0,43	8,338		
		0,11	2,801		
		0,22	6,146		
		0,31	8,226		
		0,22	4,787		
		3,39	73,176	21,600	1,233,360

Denne sidste Nyre var usædvanlig stor; Middelvægt af Menneskenyre findes angivet i VIERORDT's Tabeller som 152 gr; under mit Arbejde som Prosector pathologiæ har jeg fundet dette som omtrentlig Middelvægt af normale Nyrer, medens mange Nyrer er mindre (Nefritis, Afmagring, etc.)

For at faa det rette Indtryk af Antallet af Glomeruli i Menneskenyren har jeg foretaget en Totaltælling. Samtidig blev Nøjagtigheden af Metoden bevist.

Barn, 3 Aar gammelt. Højre Nyre vejer efter Maceration: 30,72 gr. (I dette Tilfælde blev Cortex og Medulla ikke adskilt; hele Nyren blev opbevaret i Glycerin med en 10 % Opløsning af Chloralhydrat 3:1.

Gram Nyre talt	Antal af Glomeruli	Gennemsnit pr. gr
2,51	83,850	33,406
2,98	94,991	31,809
2,75	73,037	26,559
2,80	86,686	30,959
2,69	81,582	30,324
2,26	77,573	34,324
2,60	84,908	32,888
2,37	76,170	32,129
1,89	57,852	30,615
2,66	81,595	30,675
1,75	52,761	30,146
2,64	76,629	29,026
0,80	27,607	33,733
30,72	955,251	31,030

Nyren hos et 3 Aar gammelt Barn indeholder samme Antal, som den vilde indeholde hos den voksne, hvis man formoder, at Tabet af Malpighi'ske Legemer er relativt forsvindende. Ifølge TOLDT og FELIX fortsættes Nydannelsen af Malpighi'ske Legemer i de første 8—10 Dage efter Fødslen, medens ECKARDT, HEERING og STOERCK fastholder, at Dannelsen ophører i det menneskelige Foster i Løbet af den 8. eller 9. Fostermaaned. CAMPOS undersøgte Nyrerne hos 43 fuldbårne Børn og meddeler, at der i intet Tilfælde fandtes Nydannelse af Glomeruli.

Kort sammenfattet gav alle Tællinger følgende Resultat:

Art	Vægt af Nyren	Antal af talte Gl.	Total Antal Gl. pr. Nyre	
Menneske Barn . . . . .		71,281	900,000	Beregning
— — — . . . . .		955,251	955,251	Tælling
— voksen . . . . .	124 gr	49,565	834,000	Beregning
— — — . . . . .	143 -	30,374	980,000	—
— — — . . . . .	165 -	73,176	1233,000	—
Kat. . . . .	12 -	5,586	171,150	—
— . . . . .	12 -	7,342	173,800	—
— . . . . .		202,813	202,813	Tælling
Hund 8 kg . . . . .	29 -	126,856	407,150	Beregning
— 12 - . . . . .	38 -	34,836	507,900	—
Rotte, voksen . . . . .	1,05 gr	33,826	33,826	Tælling

Total Sum af talte Glomeruli: 1,590,906

Mine Resultater stemmer ret nøje overens med KITTELSOONS og ARATAKI's med Hensyn til Rottens Nyre og med KITTELSOONS ogsaa med Hensyn til Menneskets Nyre. NELSONS og HAYMANN og STARR's Tal for Kaninnyren stemmer ret godt med mine Tal for Kattenyre, PÜTTERS Tal afgiver fra mine for Katte-nyre og fra NELSONS for Kaninnyre.

Der synes at være en tydelig Tiltagen i Antallet af Glomeruli jævnsides med den større Vægt af Nyren. Sand-synligvis eksisterer der for hvert Art et gennemsnitligt Forhold mellem Massen af Cortex og Antallet (eller mere konkist: Overfladearealet) af Glomeruli. I Tilfælde af unilateral Udvikling af Nyren har adskillige Forskere bemærket, at Antallet af Glomeruli er større end normalt, medens Glomerulis Størrelse nærmest er uforandret.

Forholdet mellem Medulla og Cortex varierer hos forskellige Dyr. SCHWEIGGER-SEIDL fandt hos Svinet: 102 gr Cortex og 18,5 gr Medulla.

I frisk Nyre af Mennesket fandt jeg: Pelvis og de større Kar med omgivende Fedt 7 gr; Medulla (de Malpighi'ske Pyramider) 27,5 gr; Cortex 108 gr. Dette giver Forholdet 1 : 3,

da Cortex, som vi ønsker at bestemme, er  $\frac{3}{4}$  af hele Nyrens Vægt.

I frisk Nyre af Kat fandt jeg: Medulla 3,5 gr Cortex 17,8 gr Forholdet er 1:3,34.

MILLER and CARLTON fandt i frisk Nyre af Kat Forholdet 1:2,3; efter Fiksering fandt de Forholdet 1:2. Andre Forfattere, som paa fikserede Nyrer har bestemt Forholdet mellem Medulla og Cortex, angiver følgende Tal: Forholdet Medulla: Cortex bestemt

		efter Volumen	efter Vægt
HOLLATZ:	Kanin .....	1:1,85	1:1,30
—	Hest .....	1:1,61	- —
—	Kat .....	1:2,32	- —
—	Faar .....	1:2,51	1:2,50
—	Menneske...	1:2,34	1:2,24
—	Svin .....	1:6,23	1:6,00
—	Okse .....	1:3,00	ukendt
NELSON:	Kanin .....	1:1,21	
—	Kanin .....	1:1,13	
KITTELSON:	Rotte .....	1:2,87	
—	Menneske...	1:2,16	
ARATAKI:	Rotte .....	1:2,10	

### VIII. Størrelsen og Formen af det Malpighi'ske Legeme.

Talrige Forskere har maalt Størrelsen af det Malpighi'ske Legeme. De fleste af disse Maalinger er udførte paa fikseret Væv og giver derfor noget mindre Værdier end de Værdier, der findes i den friske Nyre. Gennemsnitsmaalene (Diameter udtrykt i Mikron), der af forskellige Iagttagere er fundet i Nyren af Menneske er følgende: BOWMAN: 217; SCHWEIGGER-SEIDL: 200; ECKARDT: 213 og 196; SAPPEY: 2—300; KULTZ: 237; MOORE: 210; PETER: 192 og 159. Hos Katten fandt SCHWEIGGER-SEIDL at Glomeruli maalte 122; PETER: 124; og MILLER og CARLTON: 102.

Hos Kanin fandt PETER Diametrene af de hjerteformede Glomeruli: 116 og 91, medens BOYCOTT angiver 34—40.

KITTELSON angiver for hvid Rotte: 127, og ARATAKI 124.

PETERS Maalinger var udførte paa macererede Nyrer; i ét Tilfælde maalte han Diameteren af Glomeruli i frisk Nyre af Menneske og fandt 229 og 185.

Formen af Glomeruli er mer eller mindre sfærisk. Ifølge PETER er Glomeruli hos Menneske og hos Kanin som Regel let ovoide og i visse Dele af Nyren kan de være noget affladede, et Forhold som ogsaa andre Forfattere har bemærket. I Hundenyren var de i mine macererede Præparater ofte ovoide, HYRTL har beskrevet hjerteformede Glomeruli. I Menneskenyre har jeg ofte iagttaget, at den dilaterede Bowmann'ske Kapsel har Hjerteform, saaledes som det ogsaa er afbildet i SAPPEY'S Anatomi. Glomerulus er i disse Tilfælde ikke sfærisk. Hvis derimod Kapslen fjernes, vil Glomerulus i Almindelighed vise den sfæriske Form.

#### IX. Bygningen af Glomeruli.

Strukturen af Glomerulus har været Emnet for mange Undersøgelser, og siden BOWMAN's første Publikationer har Opmærksomheden særlig været rettet imod Spørgsmaalet om Kapselrummets Beklædning. Gennem talrige omhyggelige Undersøgelser i Løbet af de følgende Decennier paavistes det, at Epitelet fra den Bowman'ske Kapsel fortsættes over paa Glomerulus, og samtidig studeredes Ordningen af Karrene i Glomerulus.

Hovedresultaterne af disse Undersøgelser er af LUDWIG kort sammenfattet saaledes (i Stricker's Manual of Histology Sydenham Edit. London 1872 page 98): »Respecting the arrangement of the vessels within the glomerulus, the following facts only are known. The vas afferens divides, imme-

diateely after it's entrance into the spherical capsule, into from four to eight branches, which widely diverging run towards the neck. In the same manner, each branch ramifies, and these secondary twigs coalesce as it would appear gradually towards the center of the capsule to form the vas efferens. Very frequently the capillaries, proceeding from the primary branches of the arterial vas afferens, reunite into a common veinlet, so that the vas efferens is recomposed in the same manner that the afferent trunk divided. When this occurs, the glomerulus presents several vascular lobules, which are continuous at either end with an artery and a vein».

Angaaende Fordelingen af Karrene finder vi næsten det samme i PH. SAPPEY's *Traité d'anatomie descriptive*, Tome IV. Paris 1879, page 543, hvor der staar: »Efter at have gennemtrængt BOWMAN's Kapsel vas afferens »se partage aussitôt en plusieurs branches qui se divisent et subdivisent à leur tour sans s'anastomoser et qui se résolvent en capillaires flexueux se continuant avec les premières radicules de vas efférent«.

Denne Beskrivelse var baseret paa egne Iagttagelser gennem mikroskopiske Undersøgelser af 65 Nyrer.

Men Opfattelsen har skiftet. Allerede i v. EBNER's Artikel om Nyren i Koelliker's *Handbuch der Gewebelehre* finder vi en ganske anden Beskrivelse, og denne er mere eller mindre accepteret i de fleste moderne Lærebøger i Histologi og Fysiologi. Medens HEIDENHAIN, saavel som DRASCH (1869), havde fundet Rester af Epitel inde imellem de dybere Kapillærer, fremhæver v. EBNER, at der ikke existerer noget virkeligt Glomerulusepitel. I Koelliker Bd. III. Pag. 368. 1902 hævder han paa Basis af sine egnæ Undersøgelser, at de

smaa epitellignende Membraner, der undertiden kan løsnes fra Overfladen af Glomeruluskapillærer »Nur als oberflächlichen Theil eines zusammenhängendes Syncytium, das die Gefäßschlingen rings umhüllt, auch die Zwischenräume der Schlingen ausfüllt, und nur in den Spalten zwischen den Läppchen fehlt«.

Opfattelsen af Glomeruluskarrenes Anordning ændredes stærkt efter Offentliggørelsen af en Rekonstruktion af en Glomerulus, som JOHNSTON havde fremstillet 1902, og ved Iagttagelser af DISSE (Bardelebens Hdb. d. Anat. 1902), samt ved den af ROOST 1912 offentligjorte Tegning af Glomerulus af en Hund. De nævnte 3 Forfattere angiver alle, at Glomeruluskarrene har talrige Anastomoser.

I de moderne Lærebøger i Histologi nævnes det almindeligvis, at Glomerulus er lobulær, ofte beskrives Anastomoser mellem de kapillære Slynger (PRENANT and BOUIN, JORDAN, SZYMONOWICZ, STÖHR, CUSHNY og andre), og i mange Tilfælde er det specielt fremhævet, at Kapillærerne holdes sammen af Bindevæv (SCHÄFER, JORDAN, BAILEY).

Undersøgelsen af Glomerulus' Bygning kræver Anvendelsen af forskellige Metoder. Det er af største Betydning, at Blodkarrene er lette at skelne, derfor bruges i de fleste Tilfælde injiceret Materiale, og det vil nu være af en vis Interesse at studere de ufuldstændige Injektioner. Man finder ofte her (i Menneskenyre) Glomeruli, i hvilke kun vas afferens og dennes primære Grene er injicerede, der er stor Variation i deres Antal, men i Almindelighed er der 2 eller 4. I mange Tilfælde er baade de primære og secundære Grene af vas afferens injicerede, og man kan da undertiden finde en eller nogle faa af de kapillære Slynger fyldte med Injektionsmassen. I disse Tilfælde ses Kapillærerne som lange slanke Kar, der er mere eller mindre snoede, men

aldrig præsenterer Anastomoser. Ved omhyggelig Undersøgelse af Glomeruli med forskellig Grad af imkomplet Injektion fandtes aldrig noget Spor af Injektionsmassen i vas afferens, med mindre i det mindste en Kapillærslunge var fuldstændig injiceret. Der paavistes aldrig kortsluttede Anastomoser.

I Seriesnit af injiceret Materiale har jeg fulgt Slyngerne af Glomerulus. I mange Tilfælde, hvor man ved det svage Objektiv mente at se Anastomoser, lod det sig ved Hjælp af det stærke Objektiv let afgøre, at det drejede sig om Kar, der krydsede hinanden. Undersøgelsen af injiceret Svinenyre er i denne Henseende meget instruktiv, og har givet mig Nøglen til Løsningen af forskellige Billeder, der kunde forveksles med Anastomoser. Da Karrene er stærkt krøllede og snoede rundt omkring hinanden, kan de være saa indfiltrede imellem hverandre, at det er nødvendigt at anvende binokulært Mikroskop og stærk Forstørrelse for med Sikkerhed at afgøre, at de i Virkeligheden er isolerede. Det synes mig umuligt at opnå paalidelige Billeder ved nogensomhelst af de almindelige Rekonstruktionsmetoder. I intet Tilfælde vilde en Rekonstruktion give et mere objektivt Billede end Forfatterens Beskrivelse, og en Rekonstruktion vilde kun afbilde en enkelt Glomerulus, men ikke angive noget om Variationer. En meget alvorlig Indvending imod en Rekonstruktion er, at denne maa baseres paa Undersøgelsen af tynde Snit, medens Spørgsmaalet, hvorvidt Anastomoser eksisterer eller ikke, bedst løses ved Undersøgelse af tykke Snit, (eller tynde Membraner). Den bedste Metode er at undersøge Glomerulus in toto. Dette er blevet forsøgt paa forskellig Maade.

Af en Nyre, der var injiceret med Berlinerblaat-Gelatine, isoleredes en enkelt Glomerulus. Ved Hjælp af fine Glas-

naale lykkedes det at fjerne den Bowman'ske Kapsel og uden at beskadige Karrene at udpræparere de større Lobuli af Glomerulus svarende til de primære Grene af vas afferens. I nogle Tilfælde isoleredes de enkelte Kapillærerlynger; hver Slynge syntes at forløbe fra Forgreningen af vas afferens til vas efferens, men i mange Bugtninger, ofte fandtes begge Arme af en Slynge snoede rundt om hinanden, mindende om en Spiral. I ét meget heldigt Tilfælde lykkedes det mig at isolere Kapillærerlyngerne helt fri af hverandre, og idet jeg løftede Slyngerne meget forsigtigt ved Hjælp af en Naal, lod de sig lægge ned en for en. Der fandtes ingen Anastomoser.

I de macerererde Præparater af Nyre fra Menneske og forskellige Dyr har jeg haft Lejlighed til at gennemse mere end en Million hele Glomeruli, som paa den mest glimrende Maade viste deres injicerede Kapillærerlynger. Da min Opmærksomhed var specielt rettet mod Spørgsmaalet om, hvorvidt der fandtes virkelige Anastomoser, undersøgte jeg, naar en Glomerulus viste særlig tydelig Bygning, denne særlig omhyggeligt. I intet Tilfælde fandt jeg Anastomoser. Selvfølgelig kan den Mulighed ikke udelukkes, at der i den dybeste Del af en Glomerulus maaske kunde findes Anastomoser, men i talrige Tilfælde har jeg isoleret en enkelt velinjiceret Glomerulus fra det macerererde Væv, fjernet dens Kapsel og studeret Fordelingen af Kapillærerlyngerne fra alle Sider. Men af Anastomoser fandt man ingen.

Det fremgaar saaledes af disse Iagttagelser, som er foretagne paa injiceret og ikke-injiceret Materiale, macereret Væv saavel som almindelig farvede og montererede histologiske Præparater fra Menneske og adskillige Pattedyr, at vas afferens af Glomerulus sædvanligvis (hos Menneske) deler sig i to eller fire, sjælden i flere, men dog indtil 10 pri-

mære Grene, som efter deler sig i secundære Grene. Af disse opstaar Kapillærkar, som efter mange Bugtninger, uden at anastomosere indbyrdes, sluttelig forener sig igen og danner vas efferens.

En Forestilling om Ordningen af Kapillærerne i Glome-

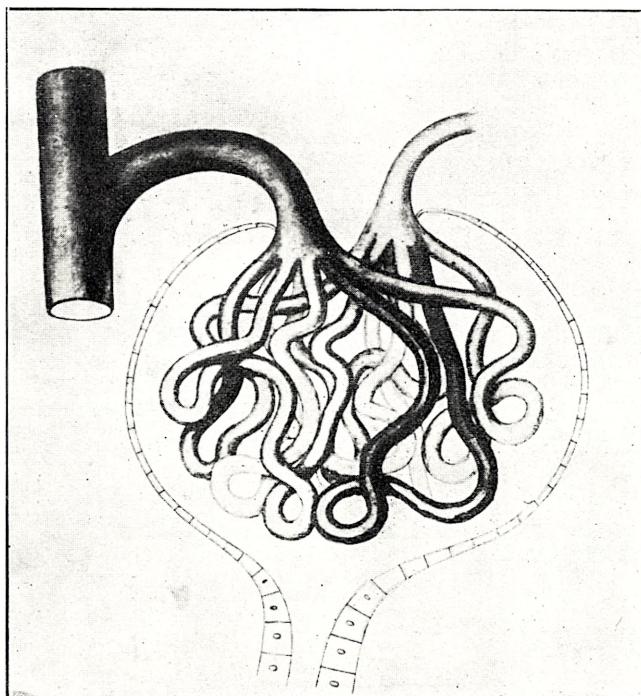


Fig. 1.

rulus kan faas ved Betragtning af Figurerne 1 og 2. Figur 1, som er rent skematisk, viser, hvorledes Slyngerne er bugtede, snoede og blandede mellem hverandre, men stadig adskilte i hele deres Forløb fra vas afferens til vas efferens. Fig. 2 viser halvskematisk de principale Grene af vas afferens og vas efferens, nogle faa Kapillærsllynger, som kunde skelnes i Präparatet, er indtegnete.

Paa Grundlag af talrige Undersøgelser over den epithiale Beklædning af Glomeruli (Arbejder af GERLACH, MÜLLER, LUDWIG, SENG, HEIDENHAIN, DRASCH, KOELLICKER, SCHWEIGER-SEIDL o. a,) giver LUDWIG i 1872 følgende Beskrivelse (STRICKER's Manual of Histology, London 1872 page 99): »Although the glomerulus is never adherent to the membrane

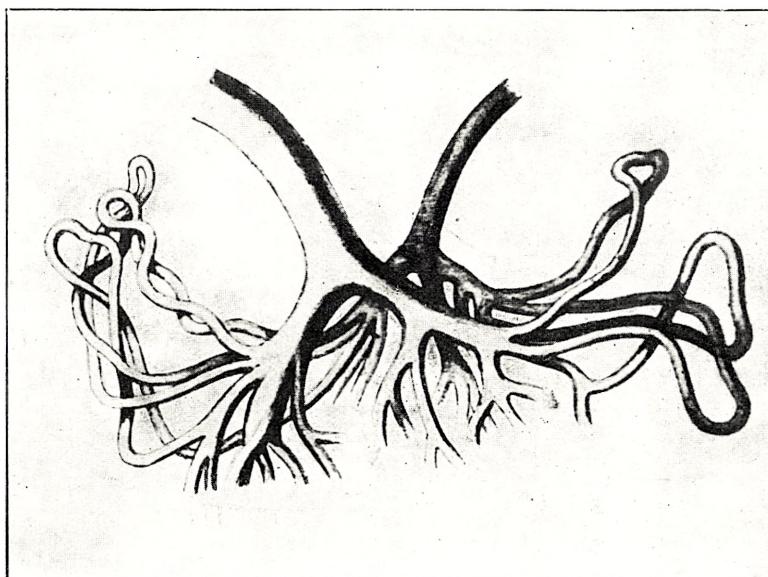


Fig. 2.

of the capsule, the walls of the capillaries are not in immediate contact with its fluid contents, a layer of not very well defined cells with spherical nuclei investing their surface. The exact relations of this investment are still very obscure. It is apparently stretched uniformly over each lobule of which the glomerulus is composed, and consequently binds the several vessels together; on the other hand, it is not extended from lobule to lobule, but if continuous at all, is only so at their roots«.

V. EBNER 1902 gaar med til, at der findes et Epitelium paa Overfladen af Glomerulus, medens han antager, at Størstedelen af de Cellekerner, der ses i den dybere Del af Glomerulus, hører til et Syncytium, som omgiver og forbinder de kapillære Slynger.

I SZYMONOWICZ's Lærebog i Histologi viser et af Billerne meget tydelige og ret regelmæssige Cellegrænsen i Glomerulusepiteliet (fra Nyren af en Abe), og ZIMMERMANN har i 1898 beskrevet og afbildet meget uregelmæssige Grænselinier i Glomerulusepiteliet hos en Kat. Andre Forfattere er det ikke lykkedes at paavise Cellegrænsen i dette Epitel.

Da jeg ganske nylig har offentliggjort mine tidlige Undersøgelser om dette Spørgsmaal, skal her kun fremdrages faa Punkter.

Det paavistes, at Hovedfaktorerne for Dannelsen af Glomeruli er Karrene og det mesoblastiske Epitel. Figurerne 2, 3 og 4 loc. cit., som er tegnede efter Präparater af Nyren af et 6 Maaneders menneskeligt Foster, viser den tidlige Udvikling af BOWMAN's Kapselrum, begrænset af et parietalt kubisk Epitel og et visceralt cylindrisk Epitel, som er stærkt prolifererende og vokser aktivt som solide Masser ind i Mellemrummene mellem de fremspirende kapillære Slynger. Under den videre Udvikling vil Cellerne i disse solide epithiale Strenge differentiere sig. I den centrale Del af Strenge opstaar der spaltelignende frie Rum (Fig. 3 loc. cit.), som staar i aaben Forbindelse med Kapselrummet, medens de perifere Celler af hver Cellesteng lejrer sig direkte op mod de fremvoksende kapillære Karslynger, saaledes at de danner en fuldstændig Beklædning for disse. De nys omtalte Processer, Udvækst af nye Kapillærslynger, og Indvækst af prolifererende Epitel Fig. 4 loc. cit., som

differentierer sig og som et enkelt Lag af Celler beklæder Kapillærerne, fortsættes indtil hele Glomerulus er dannet. Paa denne Maade faar hver Kapillærslunge paa et meget tidligt Tidspunkt sin egen Epitelbeklædning, i nøje Relation til Kapillærvæggen. Bindevævet, som omgiver de spirende Kapillærer, bliver stadig mindre fremtrædende, efterhaanden som Væksten skrider frem, men dog er det muligt, at noget af det holder sig endnu i den voksne Nyre imellem de større Grene af vas afferens. Disse Iagttagelser stemmer godt overens med HERRING's. Med Hensyn til Bindevævet siger han (loc. cit. pag. 476): »The presence of connective tissue in the glomerulus at an early period is quite evident; and from the mode of development, it is not impossible, that some remain when the Malpighian body is fully formed. Its place seems to be taken by capillaries; but there is no reason why some cells should not remain«.

I Snit af Nyre fra voksen Menneske, fikseret i Formaldehyd-Alkohol-Sublimat og farvet med Safranin-Indigo-Karmin-Pikrinsyre ses Glomerulus tydelig lapdelt og den epiteliale Beklædning kan følges som en orangefarvet Protoplasmabräemme med røde Kærner langs Overfladen af Lobulus. I nogle Tilfælde var det let at konstatere, at Lobulus kun indeholdt én Kapillærslunge, som var fuldstændig beklædt af Epitel nærmest som en Finger beklædes af en Handske.

Paa Basis af alle Iagttagelserne fastslaas det, at enhver Lobulus som Regel kun indeholder én enkelt Kapillærslunge. Naar de almindelig brugte Lærebøger angiver, at der er 2—4 indtil 8 Lobuli i en Glomerulus, er disse Lobuli i Virkeligheden Grupper af selvstændige, epitelbeklædte Lobuli, som er mere eller mindre indfiltrede mellem hver andre. Dette maa tages i Betragtning, naar man forsøger

at bestemme den meget stærkt uregelmæssige Overflade af Glomerulus. Med vort nuværende Kendskab er det ikke muligt at angive exacte Tal for Glomerulus' Overflade, højst kan man gøre et Forsøg paa en Beregning, som ikke kan gøre Krav paa nogen synderlig Nøjagtighed.

#### X. Arealet af Glomerulus' Overflade hos Mennesket.

I 1911 offentliggjorde A. PÜTTER sine Beregninger over de »aktive Overflader« af forskellige Organer. Hans Beregninger støtter sig for Størstedelen paa Data, der hidrører fra ældre Anatomers Maalinger eller som er opnaaede ved at udmaale Tekstfigurerne i STÖHR's Lærebog eller KÖLLIKER's Haandbog i mikroskopisk Anatomi. Angaaende Nyren benyttede PÜTTER nogle af PETER angivne Tal samt en Del af sine egne Beregninger. Jeg kan ikke anerkende hans Tals Rigtighed.

Hvis vi antager, at Glomerulus hos Mennesket i det store og hele har Form som en Kugle med en Diameter af omrent 200 Mikron, vil dens Volumen være bestemt ved Formlen:

$$\text{Volumen} = \frac{4}{3}\pi R^3.$$

For  $R = 100$  Mikron faas:

$$\text{Vol.} = \frac{4}{3}\pi \left(\frac{100}{10^3}\right)^3 \text{cmm} = 0,0042 \text{cmm.}$$

Totalvolumen for samtlige Glomeruli (omrent en Million) i en Nyre er da:

$$10^6 \times 0,0042 \text{ cmm} = 4,2 \text{ cbcm.}$$

Antallet at Kapillærlynger i Glomerulus er stærkt varirende, men gennemsnitlig er der ca. 50. Paa Grund af det ofte meget bugtede og snoede Forløb af den enkelte Glomerulus-

slynge er det vanskeligt at give noget exact Maal for dens Længde, men saavidt det kan ses, er Længden af hver Slynge ca. 2—3 Gange Diameteren af Glomerulus, altsaa ca. 500 Mikron eller 0,5 mm. Diameteren af Kapillaererne varierer, men er sandsynligvis (iflg. Maalinger paa moderat blodfyldte Glomeruli) omkring 10 Mikron.

Den samlede Længde af Kapillærerslyngerne i en Glomerulus vil herefter blive  $50 \times 0,5 \text{ mm} = 25 \text{ mm}$ .

Beregnes Kapillærernes Overflade (uden Hensyn til de mange Bugtninger) som en Cylinderflade, vil denne for en Glomerulus blive  $25 \times \pi \frac{10}{10^3} \text{ mm}^2 = 0,78 \text{ mm}^2$ . Den samlede Glomerulusoverflade for en Nyre skulde da andrage  $10^6 \times 0,78 \text{ mm}^2 = 0,78 \text{ qm}$ .

Ved paalidelige anatomiske Undersøgelser, blandt hvilke der især er Grund til at fremhæve Arbejder af C. G. HUBER og af MACCALLUM, hvis Präparater jeg har haft Lejlighed til at undersøge, er det paavist, at der i Nyre af Kanin og Hund ikke eksisterer Arteriolae rectae verae eller andre Veje, ad hvilke Blodet kan passere fra Arterier til Kapillærer i Nyren udenom Glomeruli. Desværre er de i Litteraturen foreliggende Angivelser af Blodstrømmen gennem Nyrerne saa stærkt divergerende, at der ikke paa Grnndlag heraf kan skønnes om Blodstrømmens Hastighed i Kapillærerslyngerne.

Ovenstaaende Arbejde er med Understøttelse af Carlsberg Fondet og The Rockefeller Foundation udført paa Københavns Universitets patologisk-anatomiske Institut (Chef, Professor J. FIBIGER) og paa The Hull Biological Laboratory (Chef, Professor R. R. BENSLEY), University of Chicago.

Den foranstaende i det væsentligste allerede i 1926 af mig offentligjorte Beskrivelse af Glomerulus som et Konvolut af ikke anastomoserede i Kapselrummet hængende Karslynger (loc. cit. p. 367), der hver især helt ind til de primære Forgreninger af vas afferens og vas efferens er beklædte af et kærneholdigt Epitel, afgiver principielt fra ældre Beskrivelser.

Et lige udkommet Arbejde af W. v. MÖLLENDORFF (Einige Beobachtungen über den Aufbau des Nierenglomerulus. Zeitschr. für Zellf. u. mikr. Anat., Bd. 6, Oct. 1927), bekræfter i alle Enkeltheder mine Fund med Hensyn til Bygningen af Glomerulus. Det eneste Punkt, paa hvilket der hersker nogen Divergens mellem v. MÖLLENDORFF's og min Opfatelse angaar Arten af de Celler, der beklæder Glomeruluskapillærerne; medens de paagældende Celler i mit Arbejde (ligesom f. Eks. hos BREMER 1916) er betegnede som Epithelceller, anser v. M. dem for stammende fra Adventitialceller og benævner dem »Deckzellen«.

Naar det i v. M.'s Artikel hedder: »Für das Funktionsverständnis der Niere ist, wie ich glaube, eine nicht unwesentliche Erweiterung der Grundlage gewonnen«, maa det beklages, at der ikke er henvist til min Beskrivelse, som er offentligjort to Aar tidligere.

---

### Bibliographi.

- AMBARD, L. 1920: Physiologie normale et pathologique des reins. 2nd ed. Paris.
- ARATAKI, MINORN. 1926: On the postnatal growth of the kidney with special reference to the number and size of the glomeruli (albino rat). Am. Journ. Anat. Vol. 36, No. 3.
- 1926: Experimental researches on the compensatory enlargement of the surviving kidney after unilateral nephrectomy (albino rat). Am. Journ. Anat. V. 36, No. 3. Jan. 15th. pag. 437—450.
- ASHER, L. and R. G. PEARCE. 1914: Die sekretorische Innervation d. Niere. Zeitschrift f. Biologie. LXIII, 83.
- ASHER, L. 1915: Die Innervation der Niere. Deutsche med. Wochenschrift. XLI. p. 1000.
- BELLIDOS, I. M. 1917: Estudios experimentales sobre las condiciones y el caracter de la inervacion renal. Trab. de la Soc. Biol. Barcelona. p. 304.
- BENSLEY, R. R. 1911: Studies on the Pancreas of the Guinea Pig. Am. Journ. Anat. Vol. 12.
- BERKLEY, H. I. 1893: The intrinsic nerves of the kidney — a histological study. John Hopkins Hosp. Bull. IV. I.
- BOWMANN, W. 1842: On the structure of the Malpighian Bodies of the kidney. Philosoph. Transact. Roy. Soc. London.
- BOYCOTT, A. B. 1911: A case of unilateral aplasia of the kidney in a rabbit. J. Anat. and Physiol. London. Vol. 4. pag. 20.
- BREMER, JOHN L. 1916: The Interrelations of the Mesonephros, Kidney and Placenta in Different Classes of Animals. Am. Journ. Anat. vol. 19, Nr. 2.
- BRODIE, T. G. 1914: A new conception of the glomerular function. Proc. Roy. Soc. London. Vol. 87. B.
- and MACKENZIE, J. J. 1914: On Changes in the Glomeruli and Tubules of the Kidney accompanying Activity. Proc. Roy. Soc. London. Vol. 87. B.
- BRÖDEL, M. 1900: The intrinsic bloodvessels of the Kidney and their significance in nephrectomy. Proc. Assoc. Am. Anat. Washington.
- CALLUM, DANIEL BARTLETT MC. 1926: The arterial blood supply

- of the mammalian Kidney. Am. Journ. Anat. vol. 38. No. 1. Sept. 15th.
- CAMPOS, ERNESTO DE S. 1923: Pathological changes in the Kidney in cong. Syphilis. John Hopkins Hosp. Bull. pag. 253—262.
- CHIEVITZ, J. H. 1897: Beobachtungen u. Bemerkungen über Säugetiernieren. Arch. f. Anat. und Physiologie. Supplement-Band. Anatom. Abth.
- 1898: Om Pattedyrnyrer. Foredrag. Biolog. Selskab. København. Hospitalstidende. Række 4. Bd. VI.
- CUSHNY, ARTHUR R. 1926: The secretion of urine. London.
- DISSE, J. 1902: Article »Harnorgane« in Bardeleben's Hdb. d. Anat. des Menschen. VII. 1.
- DONALDSON, H. H. 1923: On the changes in the relative weights of the viscera and other organs from birth to maturity. Albino rat. Am. Journ. Physiol. Vol. 67. No. 1.
- 1924: The Rat. References tables and data for the albino rat (*Mus norvegicus albinus*) and the Norway rat (*Mus norvegicus*). Memoire of the Wistar Institute of Anatomy and Biology. No. 6. 2nd ed. Philadelphia. Pa. U. S. A.
- EBNER, VICTOR VON. 1902: in Köllikers Hdb. der Gewebelehre des Menschen. Bd. 3. Leipzig.
- ECKARDT, C. T. 1886: Ueber die compensatorische Hypertrophie und das physiologische Wachstum der Niere. Archiv für Path. Anatomie. Bd. 109. p. 217—245.
- EMERY, C. 1883: Recherches embryologiques sur le rein des mammifères. Arch. ital. Biol. T. IV.
- FELIX, W. 1905: Die Entwicklung des Harnapparates. Hertwigs Hdb. d. vergl. III. 1.
- GERARD, M. 1911: Contribution à l'étude du vaisseaux arteriale du rein. Journ. de l'Anat. et Physiol. XLVII. p. 169.
- GERHARDT, U. 1901: Zur Entwicklung der bleibenden Niere. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LVII.
- Beiträge zur Anatomie der Wiederkäuerniere. Diss. Berlin.
- GLADSTONE, R. J. 1924: A note on the postnatal growth of the kidney, thyreoid gland and liver. J. Anat. vol. 58.
- GOLUBEW, A. 1893: Ueber die Blutgefäße der Niere der Säugetiere und des Menschen. Internationale Monatschr. f. Anat. u. Physiologie. Bd. X.
- GRAY, H. 1918: Anatomy of the numan body. 20th edit. by W. H. Lewis.
- GROSS, L. 1917: The Circulation in the kidney. Journ. med. Res. XXXVI. p. 327; ibid., vol. XXXVIII. pag. 379.
- GURWITSCH, A. 1902: Zur Physiologie und Morphologie der Nieren-thätigkeit. Pflüger's Arch. XCII. p. 71.
- HAMBURGER, O. 1890. Ueber die Entwicklung der Säugetierniere. Arch. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. Suppl. Bd.

- HANSEMANN, D. 1887: Zur path. Anatomie der Malpighi'schen Körperchen der Niere. Arch. f. path. Anatomie. Bd. 110.
- HARA, I. 1922: Ueber die Innervation der Niere mit Hilfe des Vergleichs der Harnabsonderung der normalen und entnervten Niere am unversehrten Tier. Zeitschr. f. Biol. LXXV. p. 179.
- HAUCH, E. 1901: Om nyrernes anatomi og deres Udvikling. Diss. København.
- 1903: Ueber die Anatomie und Entwicklung der Nieren. Anat. Hefte H. LXIX. Bd. XXII. H. 2. p. 153—248.
- HAYMANN, I. M. and STARR, I. 1925: Experiments on the glomerular distribution of blood in the mammalian kidney. Journ. Exper. Med. XLII. 641.
- HAYMANN, I. M. and RICHARDS, A. N. 1926: Deposition of dyes, iron and urea in the cells of a renal tubule after their injection into its lumen; glomerular elimination of the same substances. Am. Journ. of Physiology. Vol. 79. No. 1. Decbr. 1926. vide ibid. Vol. 72.
- HECKER, R. 1898: Beiträge z. Histologie und Pathologie der cong. Syphilis sowie zur normalen Anatomie des Foetus und der Neugeborenen. Deutsche Archiv f. klin. Medizin. Bd. LXI.
- HEDINGER, H. 1888: Ueber den Bau der Malpighi'schen Gefäßknäuel der Niere. Diss. Breslau.
- HERRING, PERCY T. 1900. The Development of the Malpighian bodies and its relation to pathological changes which occur in them. Journ. of Pathology and Bacteriology. Vol. 6. London.
- HILL, L. 1921:
- Brit. Journ. Exp. Path. II. pag. 205.
- HEIDENHAIN, R. 1874: Mikroskopische Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Nieren. Archiv f. mikr. Anatomie. Bd. X. p. 2.
- 1883: Die Harnabsonderung. Hermann's Hbd. d. Physiologie. p. 279.
- HENLE, J. 1866: Hdb. d. Eingeweidelehre des Menschen. Braunschweig.
- HIRT, A. 1924: Vergleichend-anatomische Untersuchungen über die Innervation der Niere. Zeitschr. f. Anat. u. Entw. 1924. LXXIII. p. 621.
- HOLLATZ, W. 1922: Das Massenverhältnis von Rinde zu Mark in der Niere des Menschen und einiger Säugetiere und seine Bedeutung für die Nierenformen. Zeitschr. f. d. ges. Anatomie. I. Abt. Bd. 65. 1922. (Berlin). pag. 482—595.
- HUBER, G. Carl, 1905: On the development and shape of uriniferous tubules of certain higher mammals. Am. Journ. of Anatomy. Suppl. to vol. 4.
- 1907: The arteriolae rectae of the mammalian kidney. Am. Journ. of Anatomy. Vol. 6.

- HUBER G. CARL: 1911: A method for isolating the renal tubules of mammals. *Anat. Rec.* Vol. 5.
- 1917: On the morphology of the renal tubules of vertebrates. *Anat. Rec.* Vol. 13.
- HUSCHKE, 1828: Ueber die Textur der Nieren. »Isis«. Bd. XXI. pag. 559. Jena.
- 1844: Lehre von den Eingeweiden. in Sömmering's Hdb. d. Anat. Leipzig.
- HYRTL, J. 1863: Ueber die Injektionen der Wirbelthiernieren und deren Ergebnisse. *Sitz. Ber. K. Akad. Wiss. Wien. Math. nat. Klasse.* XLVII. 1.
- JOHNSTON, W. B. 1899: A Reconstruction of a Glomerulus of the Human Kidney. *Anat. Anz.* Bd. XVI. pag. 260—266.
- JORDAN, H. E. 1926: A Text Book of Histology.
- KEY, AXEL 1865: Om Circulationsförhållanden i Njurarna. Stockholm.
- KITTELSON, J. A. 1917: The postnatal growth of the kidney of the albino rat, with observation on an adult human kidney. *Anat. Rec.* Vol. 13. No. 6.
- KROGH, A. 1922: The Anatomy and Physiology of Capillaries. Yale University Press.
- KÜLTZ, L. 1899: Untersuchungen über das postfoetale Wachstum der menschlichen Niere. Diss. Kiel.
- KÖLLIKER, A. 1861: Entwicklungsgesetze des Menschen u. d. höheren Thiere. 1. u. 2. Aufl. Leipzig. 1861. u. 1879.
- LUDWIG, C. 1872. The Kidneys in Manual of human and comparative Histology. Ed. by S. Stricker. Vol. II. Sydenham Society. London.
- MARSHALL E. K. 1926: The secretion of Urine. *Physiological Reviews.* Vol. VI. No. 3. Baltimore. pag. 440.
- MAUERHOFES, F. 1917: Die sekretorische Innervation d. Niere. *Zeitschr. f. Biol.* LXVIII. p. 31.
- MAYERS, E. B. and WATT, J. M. 1922: Renal blood-flow and glomerular filtration. *Journ. of Physiol.* LVI. p. 120.
- MILLER, W. S. and CARLTON, E. P. 1895: The relation of the cortex of the cat's kidney to the volume of the kidney and an estimation of the number of glomeruli. *Transaction of the Wisconsin Academy of Sciences, Arts and Letters.* Madison. Vol. 10. 1895.
- MOELLENDORFF, W. von 1922: Zur Histophysiologie d. Niere. *Ergebnisse d. Anat. u. Entwickl.* XXIV. 278.
- MOORE, F. C. 1904: The unsymmetrical kidney, its compensatory enlargements. *J. Anat. and Phys.* London Vol. 38.

- MORISON, DUNCAN M. 1926: A study of the renal circulation, with special reference to its finer distribution, Am. Journ. Anat. vol. 37, Nr. 1.
- NELSON, B. T.: The number of glomeruli in the kidney of the adult rabbit. Anat. Rec. Vol. 23. No. 7.
- NUSSBAUM, M. 1886: Ueber den Bau u. Thätigkeit der Drüse. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXVII. pag. 442.
- O'CONNOR, J. & CONWAY, E. J. 1922: The location of excretion in the uriniferous tubule. Journ. of Physiology. Vol. 56.
- PETER, K. 1907: Ueber die Nierenkanälchen des Menschen und einiger Säugetiere. Verhdl. anat. Ges. 21<sup>st</sup> Versammlung. Würzburg.
- 1909: Untersuchungen über Bau e. Entwicklung der Niere. Jena Litt.
- PIERSOL, G. A. 1907: Human anatomy, 2 Vols. J. B. Lippincott Co. Philadelphia.
- PÜTTER, A. 1911: Aktive Oberfläche und Organfunktion. Zeitschr. f. allg. Physiologie. Bd. XII.
- RIBBERT, H. 1880: Ueber die Entwicklung der Glomeruli. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XVII.
- RIEDE, K. 1887: Untersuchungen zur Entwicklung der bleibenden Niere. Diss. München. 1887.
- RIEDEL, E. 1874: Entwicklung der Säugethierniere. Untersuchungen aus dem anat. Institut zu Rostock.
- RICHARDS, A. N. and O. H. PLANT 1922: Urine formation in the perfused kidney. The influence of alteration in renal blood pressure on the amount and composition of urine. Amer. Journ. Physiol. LIX. 144.
- 1922: Influence of adrenaline on the Volumen of the perfused kidney. ibid. p. 184.
- The action of adrenaline and pituitrine on the kidney. ibid. p. 191.
- RICHARDS, A. N. and SCHMIDT, C. F. 1924: A description of the glomerular circulation in the frog's kidney and observations concerning the action of adrenaline and various substances upon it. Amer. Journ. Physiol. LXXI. p. 178.
- WEARN and RICHARDS 1925: ibid. pag. 209. and Journ. Biol. Chem. LXVI. p. 247.
- ROOST, W. 1912: Ueber Nierengefässer unserer Haussäugetiere mit spezieller Berücksichtigung der Nierenglomeruli. Diss. Bern. 1912.
- SAPPEY, C. 1899: Traité d'anatomie descriptive, Tome 4.
- SCHAFFER, J. 1920: Histologie und Histogenese. Leipzig.
- SCHÄFER, E. A. 1912: Text-Book of microscopic Anatomy. Quain's Anatomy. Vol. II. p. 1.
- SCHREINER, K. E. 1902: Ueber die Entwicklung der Amniotenniere. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. LXXI. pag. 1—188.

- SCHWEIGGER-SEIDEL, F. 1865: Die Nieren des Menschen und der Säugetiere in ihrem feineren Bau. Halle.
- 1869: Ein Beitrag zur Lehre von den Malpighischen Körperchen. Sitzungs. Ber. k. k. Akademie. Wiss. Wien. Bd. LIV.
- SENG, W. 1871: Ein Beitrag zur Lehre von den Malpighischen Körperchen der menschlichen Niere. Wiener Sitzungsberichte. math. naturw. Klasse. 64. Bd. Abt. II.
- SMIRNOW, A. E. 1901: Ueber die Nervenendigungen in den Nieren des Säugetieres. Anat. Anz. XIX. 347.
- STANDFUSS, R. 1906: Die Malpighischen Körperchen der Niere der Wirbelthiere. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 71.
- STARLING, 1920: Principles of human Physiology. 3rd Edit.
- STEIGER, R. 1886: Beiträge z. Histologie der Nieren. Arch. f. path. Anat. Bd. 104.
- STEINACH, E. 1885: Studien über den Kreislauf der Niere. Sitz. Ber. K. Akad. Wiss. Abt. 3. Bd. 90. Wien.
- STIEGLITZ EDWARD, J. 1921: Histochemical studies on the Mechanism of renal Secretion. Am. Journ. Anat. Vol. 29. No. 1. May.
- STOERK, O. 1904: Beitrag z. Kenntnis des Aufbaues der menschlichen Niere. Anat. Hefte, Bd. 23.
- STÖHR, PH. 1922: Lehrb. d. Histologie. 19. Aufl. bearbeitet v. W. v. Moellendorff. Jena.
- SZYMONOWICZ, L. 1922: Lehrbuch der Histologie. Leipzig.
- TOLDT, C. 1874: Untersuchungen über das Wachstum der Nieren des Menschen u. der Säugetiere. Sitz. Ber. K. Akad. Wiss. Wien. LIX. 3' Abt.
- TRAUT, A. F. 1923: The structural unit of the human kidney. Contributions to Embryologi. Carnegie Institute. Washington. XV. 302. Publ. No. 332.
- TURCHINI, J. 1922: Contributions à l'étude de l'histophysiologie renale Arch. de Morph. gén. et expér. II.
- VIERORDT, 1906: Daten und Tabellen.
- VIMTRUP, BJ. 1926: Ueber die Malpighischen Körperchen der menschlichen Niere. Physiological papers, dedicated to August Krogh. Copenhagen.
- VIRCHOW, R. 1857: Einige Bemerkungen über die Circulationsverhältnisse in den Nieren. Arch. f. path. Anat. u. Phys. Bd. 12.
- WASCHETKO, N. P. 1914: Zur Frage von dem physiologischen Wachstum der Niere. Centralblatt f. allg. Pathologie. Bd. 25. No. 14.
- WITKOWSKY, G. 1903: Anatom. Studien an Nieren junger und alter Katzen. Diss. Würzburg.
- ZARNIK, B. 1910: Vergleichende Studien über den Bau der Niere von Echidna und der Reptilienniere. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. 46.

## INDHOLD

	Side
I. Indledning .....	3
II. Undersøgelsesmetoder .....	6
III. Antallet af Glomeruli i Nyrerne hos Katten .....	10
IV. Antallet af Glomeruli i Nyrerne hos den hvide Rotte .....	12
V. Antallet af Glomeruli i Nyrerne hos Hunden .....	12
VI. Antallet af Glomeruli i Nyrerne hos Mennesket .....	13
VII. Diskussion af Resultaterne af de udførte Tællinger .....	16
VIII. Størrelsen og Formen af Glomeruli .....	17
IX. Bygningen af Glomeruli .....	18
X. Overfladearealet af Glomeruli .....	27
XI. Bibliografi .....	30

# BIOLOGISKE MEDDELELSER

UDGIVNE AF

## DET KGL. DANSKE VIDENSKABERNES SELSKAB

### 4. BIND (KR. 18,55):

	Kr. Ø.
1. JENSEN, P. BOYSEN: Studien über den genetischen Zusammenhang zwischen der normalen und intramolekularen Atmung der Pflanzen. 1923 .....	1,10
2. MÜLLER, P. E.: Bidrag til de jydske Hedesletters Naturhistorie. Karup Hedeslette og beslægtede Dannelser. En pedologisk Undersøgelse. Med 1 Kort. Avec un résumé en français. 1924 .....	8,25
3. LINDHARD, J.: On the Function of the Motor End-Plates in Skeletal Muscles. 1924 .....	1,00
4. BOAS, J. E. V.: Die verwandtschaftliche Stellung der Gattung <i>Lithodes</i> . (Med 4 Tavler). 1924 .....	2,35
5. BÁRÐARSON, GUÐMUNDUR G.: A Stratigraphical Survey of the Pliocene Deposits at Tjörnes, in Northern Iceland. With two maps. 1925 .....	9.75
6. ANKER, JEAN: Die Vererbung der Haarfarbe beim Dachshunde nebst Bemerkungen über die Vererbung der Haarform. 1925 .....	2.25

### 5. BIND (KR. 19,25):

1. RAUNKIÆR, C.: Eremitageslettens Tjørne. Isoreagentstudier. I. 1925.....	2.50
2. PETERSEN, C. G. JOH.: Hvorledes Hvalerne bærer sig ad med at svømme. 1925.....	0.50
3. BØRGESSEN, F.: Marine Algae from the Canary Islands, especially from Teneriffe and Gran Canaria. I. Chlorophyceæ. 1925....	7.35
4. KRABBE, KNUD H.: L'organe sous-commissural du cerveau chez les mammifères. Avec XVII planches. 1925 .....	5.70
5. RAUNKIÆR, C.: Nitratindholdet hos <i>Anemone nemerosa</i> paa forskellige Standpladser. 1926 .....	1.80
6. BOAS, J. E. V.: Zur Kenntnis symmetrischer Paguriden. 1926 .....	3.40
7. BOAS, J. E. V.: Zur Kenntnis des Einsiedlerkrebses <i>Paguropsis</i> . 1926 .....	1.60
8. SCHMIDT, S.: Om reaktionen mellem toksin og antitoksin (difteri). 1926 .....	1.75
9. MADSEN, TH. og SCHMIDT, S.: Om »Aviditeten« af Difteriserum. 1926 .....	1.10

### 6. BIND (KR. 18,10):

1. LUNDBLAD, O.: Zur Kenntnis der Quellenhydracarinen auf Møens Klint nebst einigen Bemerkungen über die Hydracarinen der dortigen stehenden Gewässer. Mit 7 Tafeln und 5 Textfiguren. 1926 .....	5.00
---	------

	Kr. Ø.
2. BØRGESEN, F.: Marine Algæ from the Canary Islands, especially from Teneriffe and Gran Canaria. II. Phæophyceæ. 1926 ..	6.00
3. OSTENFELD, C. H.: The Flora of Greenland and its Origin. 1926 ..	3.35
4. FIBIGER, JOHANNES and MØLLER, POUL: Investigations upon Immunisation against Metastasis Formation in Experimental Cancer. With 5 plates. 1927 ..	2.75
5. LIND, J.: The Geographical Distribution of some Arctic Micromycetes. 1927 ..	1.50
6. BØRGESEN, F.: Marine Algæ from the Canary Islands, especially from Teneriffe and Gran Canaria. III. Rhodophyceæ. Part 1. Bangiales and Nemalionales. 1927 ..	4.50
7. LINDHARD, J.: Nogle Undersøgelser over den respiratoriske Kvotient under kortvarigt Muskelarbejde. 1927 ..	1.00

7. BIND (under Pressen):

1. RAUNKIÆR, C.: Dominansareal, Artstæthed og Formationsdominanter. 1928 ..	1.75
2. PETERSEN, C. G. JOH.: On some Biological Principles. 1928 ..	2.00
3. VIMTRUP, B.: Undersøgelser over Antal, Form, Bygning og Overflade af Glomeruli i Nyren hos Mennesker og nogle Patte-dyr. 1928 ..	1.30

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab.  
Biologiske Meddelelser. **VII**, 4.

---

UNDERSØGELSER OVER DE  
ROUGET'SKE CELLERS FUNKTION  
OG STRUKTUR

EN METODE TIL ELEKTIV FARVNING AF  
MYOFIBRILLER

AF

R. R. BENSLEY OG BJ. VIMTRUP



KØBENHAVN

HOVEDKOMMISSIONÆR: ANDR. FRED. HØST & SØN, KGL. HOF-BOGHANDEL  
BIANCO LUNOS BOGTRYKKERI

1928

Pris: Kr. 1,00.

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

**Historisk-filologiske Meddelelser,  
Filosofiske Meddelelser,  
Mathematisch-fysiske Meddelelser,  
Biologiske Meddelelser.**

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

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

---

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab.  
Biologiske Meddelelser. **VII**, 4.

---

UNDERSØGELSER OVER DE  
ROUGET'SKE CELLERS FUNKTION  
OG STRUKTUR

EN METODE TIL ELEKTIV FARVNING AF  
MYOFIBRILLER

AF

R. R. BENSLEY OG BJ. VIMTRUP



KØBENHAVN

HOVEDKOMMISSIONÆR: ANDR. FRED. HØST & SØN, KGL. HOF-BOGHANDEL  
BIANCO LUNOS BOGTRYKKERI

1928



Efter Offentliggørelsen af KROGH's Undersøgelser over Kapillærernes Fysiologi har Spørgsmaalet om Naturen af de morphologiske Elementer, der betinger Reguleringen af Blodstrømmen i Kapillærerne, været Emnet for talrige Undersøgelser.

Det er almindelig anerkendt, at medens EBERTH (1871) beskrev perikapillære Celler af ukendt Funktion, var STRICKER (1874) den første, der iagttog og beskrev Kontraktilitet af Kapillærerne. GOLUBEW (1869) og TARCHANOFF (1874) havde beskrevet tenformede Fortykkelser i Kapillærvæggen og iagttaget Forskelligheder i Vidden af Lumen, men deres Opmærksomhed var især rettet mod Strukturen af Væggen. STRICKER talte om »echte Kontraktilität« af Kapillærerne, men beskrev Fænomenet som en Forsnævring alene af Lumen forårsaget ved en Opsvulmning af Endothelet, medens Kapillærrets ydre Diameter forblev uforandret.

Egentlig Kontraktilitet af Kapillærerne i Ordets almindelige Betydning blev iagttaget af STEINACH og KAHN (1902) i Membrana nictitans af Rana temporaria; de fandt, at nogle Kapillærer var mere aktive end andre; i nogle Tilfælde, hvor Kontraktionen var meget udtalt, viste der sig en longitudinal Foldning af Endothelvæggen, et Faktum som i høj Grad styrkede deres Formodning om, at Kontraktionen forårsagedes af kontraktile Elementer lejrede paa den ydre Overflade af det endothiale Rør.

Disse kontraktile Elementer var beskrevet og afbildet

af ROUGET 1873. Han fandt paa Kapillærerne i Membrana hyaloidea af Frøen saavel som i Amnion af Faarefoster visse ovale Kærner ordnede longitudinelt i Forhold til Kapillærrets Akse og omgivne af uregelmæssige Cellelegemer, hvis forgrenede Udløbere strakte sig mere eller mindre cirkulært rundt om Kapillæret. I Membrana hyaloidea af Frøen var disse Celler ret regelmæssig ordnede, og deres Protoplasma-Udløbere løb næsten cirkulært omkring Kapillæret. ROUGET var ikke i Stand til at farve disse Celler; Kærnerne lod sig tingere med Karmin, medens Protoplasmaet blev iagttaget ufarvet eller efter Imprægnering med en ammoniakalsk Sølvopløsning. Ifølge ROUGET skulde disse perivasculære Celler findes regelmæssig paa Kapillærerne i forskellige Organer i Legemet, og han antog, at de var virkelige glatte Muskelceller og fungerede som saadanne.

Ved Hjælp af Injektion af Sølvnitrat i Blodkarrene af Frøen erholdt ZIMMERMANN (1886) i membrana hyaloidea negative Billeder af Rougetcellerne, som holdt sig lyse paa mørk Baggrund. Senere iagttog han i Præparater, der var injicerede med Karmin-Gelatine, farvede perivasculære Rum, hvis Konturer svarede til de tidligere iagttagne Celler.

SIGMUND MAYER (1902) fandt paa Kapillærerne i Muscularis af Tyndtarmen af Mus visse Celler, som i Form og Anordning nøje svarede til de af ROUGET beskrevne. Under visse Omstændigheder var han i Stand til at farve disse Celler elektivt med Methylenblaat, som samtidig farvede de glatte Muskelceller paa Arterierne. Han paaviste, at der med Hensyn til Tal og Anordning fandtes en gradvis Overgang fra de glatte Muskelceller paa Arteriolae til de ROUGET'ske Celler paa Kapillærerne og i Overensstemmelse hermed opfattede han de perikapillære Celler som stærkt forgrenede Muskelceller.

I Aarene 1919—22 undersøgte VIMTRUP i KROGH's Laboratorium Kapillærerne hos levende Frør, Haletudser (Frølarver) og Larver af Triton cristatus. Nøje svarende til KROGH's Resultater fandt han, at Vidden af Kapillærerne vekslede uafhængig af det tilstede værende Blodtryk i de prækapillære Arterier. Forandringerne i Vidden indtraadte spontant eller fremkaldtes ved Applikation af forskellige Stoffer. I Svømmehuden hos Frør saavel som i den overlevende membrana nictitans af *Rana temporaria* kunde Kontraktion af Kapillærerne let fremkaldes ved Irritation med Faradisk Strøm. I Halen af Haletudser og af Larven af Triton cristatus studeredes kun spontane Kontraktioner. Disse indtraadte undertiden hyppig, til andre Tider kun med flere Timers Mellemrum. Varigheden saavel som Intensiteten af de spontane Kontraktioner varierede indenfor vide Grænser. Det lod sig paavise, at paa det Punkt, hvor Kontraktionen begyndte, var Kapillæret altid mere eller mindre fuldstændig omfattet af Protoplasmaudløberne af en Celle, som laa i intim Relation til den ydre Overflade af Kapillærvæggen. Under Kontraktionen iagttoges i Protoplasmaet af en saadan Celle betydelige Forandringer svarende til Kontraktionsgraden, idet Protoplasmaudløberne var meget utsynlige eller næsten usynlige, naar Kapillæret var dilateret, medens de var skarpt definerede, naar Kapillæret var kontraheret; samtidig ændredes Kærnens Form fra at være flad, oval til at være mere rund og prominente udenpaa Kapillæret. Naar Kapillærerne med saadanne Celler blev tegnede og holdt under Observation i adskillige Timer Dag efter Dag iagttoges aldrig Tegn paa Celledeling eller Tendens til Udvandring. Samme Slags Celler blev iagttaget af VIMTRUP i den overlevende Membrana nictitans og i Svømmehuden og Tungens Underflade af levende *Rana*

temporaria. I disse Organer paavistes det, at spontane Kontraktioner altid begyndte paa et vist Punkt og herfra bredte sig efterhaanden, mere eller mindre hurtig, ud langs hele Laengden af Kapillæret. I vellykkede Præparater var det altid muligt at iagttagte en af de beskrevne Celler netop paa det Punkt, hvor Kontraktionen først viser sig. Naar den overlevende membrana nictitans eller den levende Svømmehud irriteredes med Faradisk Strøm fremkaldtes eksperimentelt Kontraktioner, som begyndte paa visse Punkter, hvor Cellen af det beskrevne Udseende var til Stede paa Kapillærvæggen. Under Forsøg paa at farve disse Celler, fandt VIMTRUP de almindelige histologiske Metoder utilfredsstillende. Ved Hjælp af supravital Methylenblaat-Teknik var han imidlertid i Stand til at farve Cellerne elektivt. I nogle særdeles vellykkede Præparater af membrana nictitans var alle Muskelcellerne paa de smaa Arteriolae saavel som de omtalte perikapillære Cellere farvede, medens andre Strukturer var farveløse. I disse Præparater var det muligt at iagttagte, at Muskelcellerne paa Arteriolae henimod Kapillærerne aftog i Antal og skiftede Stilling fra at være lejrede cirkulært til en mere skraa Retning. Samtidig fandtes deres tenformede Protoplasmalegeme spaltet i to eller tre eller flere tyndere Udløbere. Paa de prækapillære Arteriolae var Muskelcellerne tydelig lejrede enkeltvis og Kæren var nærmest transverselt lejret, dog mere eller mindre skraat i Forhold til Karrets Akse, medens Protoplasmaet bredte sig med flere forgrenede Udløbere. Disse Forandringer fortsatte ud paa Kapillærerne, og det var muligt at følge en gradvis Overgang fra de regelmæssige, cirkulære, tenformede Muskelceller paa Arteriolae til de stærkt forgrenede næsten longitudinelt lejrede Cellere paa Kapillærerne.

I nogle fixerede Præparater fra Tungen af Rana lykkedes

det VIMTRUP at farve de perikapillære Celler ved Hjælp af HANSEN's Jærn-Hæmatein Metode saavel som med Safranin-Indigo-Carmin Metoden, men i intet Tilfælde lykkedes det herved at fremstille et Præparat, som med Hensyn til DetAILLER kunde staa Maal med de udmærkede Resultater af Methylenblaat Tekniken.

Paa Grundlag af alle Observationer paa levende saavel som paa farvede Præparater kom VIMTRUP til den Opfattelse, at de paagældende perikapillære Celler var af muskulær Natur og at de foraarsagede Kontraktioner af Kapillærerne i de undersøgte Organer. Undersøgelser paa Hudens af Mennesker (VIMTRUP 1923) gav Holdepunkter, for at samme Slags Celler var til Stede og fungerede paa samme Maade paa de cutane Kapillærer.

I sin Beskrivelse af selve Kontraktionen siger VIMTRUP (1922): »Under Kontraktionen samler Protoplasmaet af den Rouget'ske Celle sig omkring Kærnen, som bliver mere rund og prominente paa Ydersiden af Kapillærvæggen, medens Kærnen under Afslappelsen igen afflades og ligger i nøje Kontrakt med den ydre Flade af Endothelrøret«. Denne Iagttagelse er af særlig Betydning, idet den kan forklare, hvorfor visse Undersøgtere af dette Problem har faaet det Indtryk, at Endothelrøret under Kontraktionen fjerner sig fra Rouget-Cellen.

I 1923 henledte PARKER Opmærksomheden paa det Faktum, at Celler, som ligner de Rouget'ske Celler hos Vertebrater, kunde farves elektivt ved Hjælp af Methylenblaat paa Kapillærerne af Nereis, og erindrede om, at disse Celler allerede var indgaaende undersøgte af RETZIUS (1905). RETZIUS anvendte ogsaa Methylenblaat Teknikken og opfattede de paagældende Celler som Muskelceller, fordi de lod sig farve paa samme Maade og paa samme Tid som

Muskelcellerne, naar Methylenblaat anvendtes supravitalt. Han siger:

»Vor allem aber beweist die Färbungsweise ihre muskuläre Natur. Sie färben sich nämlich zu gleicher Zeit wie die übrigen Muskelzellen z. B. der Parapodien. Es ist dies ein sehr charakteristisches Moment. Es tritt in der Regel etwas nach der Färbung der Nervenfasern ein. Zu jener Zeit färben sich aber keine Bindegewebszellen, welche sich im ganzen fast nie färben; wenn man jedoch solche ausnahmsweise gefärbt bekommt, geschieht es erst viel später, nachdem die Nervenelemente und die Muskelfasern schon entfärbt sind.

Meiner Ansicht nach — und ich habe in der Tat nunmehr ziemlich viel Erfahrung in dieser Beziehung — können die fraglichen Zellen an den Blutgefäßen kaum eine andere Art von Zellen darstellen, als gerade Muskelzellen. Es freut mich, dass R. S. BERGH diese Zellengattung offenbar auch bemerkt hat und sie als muskulärer Natur anzusehen scheint«.

De tidlige Observationer af ZIMMERMANN er allerede nævnte ovenfor. 1923 offentliggjorde han en rigt illustreret Beretning om sine fortsatte paa et uhyre stort Materiale udførte Undersøgelser over de Rouget'ske Celler, som han nu kalder Pericyter. Til Paavisning af disse Celler anvendte ZIMMERMANN KOPSCH's Modification af GOLGI's Sølv-Chromat Metode. Hans Resultater stemte ret godt overens med VIMTRUPS, naar man ser bort fra den større Tæthed af Sølv-saltaflejringerne paa Cellernes Overflade sammenlignet med vitale Farvninger. I nogle Tilfælde fandt han imidlertid »Pericyter«, som strakte sig fra et Kapillær til et andet; denne Jagtagelse syner at antyde, at den anvendte Metode imprægnerer mere end én Slags forgrenede perikapillære

Celler. I Overensstemmelse med VIMTRUP fandt han, at Cellerne gradvis ændrede sig paa de mindre Arterier, saaledes at der i Virkeligheden iagttages en fuldstændig Række af Overgangsformer fra de perikapillære Celler til Muskelcellerne paa Arteriolae, og han var derfor tilbøjelig til at betragte dem som Muskelceller, dog med en noget anden Funktion end efter VIMTRUPS Antagelse. ZIMMERMANN formodede at disse Celler ved deres Kontraktion regulerede den lokale Permeabilitet af Endothelvæggen. I samme Artikel offentligjorde GURWITSCH sine Studier over Pericyter hos Fisk, Reptilier og Fugle. Hans Resultater er i Overensstemmelse med ZIMMERMANNS, og ligesom denne bemærker han i disse Klasser Overgangen mellem de muskulære Elementer paa de smaa Arterier og Pericyterne paa Kapillærerne ligesaavel som en lignende gradvis Overgang til Muskelcellerne paa de smaa Vener. Da der i den senere Tid i Diskussioner om dette Emne synes at herske nogen Tvil om, at ZIMMERMANN betragtede Pericyterne som kontraktile Celler, maa følgende Citat fra hans Artikel være af Interesse. Han siger: »Es steht also ausser allem Zweifel, dass die Pericyten die Vertreter der glatten Muskelfasern an den Capillaren, den präkapillären Arterien, und postkapillären Venen sind«.

TANNENBERG (1925—26) undersøgte Funktionen af Kapillærerne i Mesenteriet og Pancreas af levende Kanin, som han var i Stand til at holde under Observation ved stærk Forstørrelse i adskillige Timer. Han iagttog, at hvor et Kapillær afgaar fra arteriola eller fra et andet Kapillær, viser der sig hyppig en »sporn«-agtig Fremhvælvning ind mod Lumen. Den paagældende Dannelse skyldtes en Celle lejret lige udenpaa Kapillærrets Endothelvæg. Dannelsen af denne »Sporn« fra dens Tilsynekost, til den igen forsvandt,

varede omtrent to Minutter, naar den fremkaldtes ved Applikation af Varme eller Kulde. Konturerne af de dilaterede Kapillærer var uniform og parallelle, medens de kontraherede Kapillærers Væg var uregelmæssig med longitudinel Folding. TANNENBERG formodeede, at Kapillærernes Kontraktion skyldtes Kontraktionen af de adventitielle Celler paa Kapillærvæggen.

SCHALY (1926) har i en omhyggelig anatomisk Studie ledsaget af gode Tekstafbildninger paavist, at Rougetceller findes paa alle Kapillærer i Øjet af Mennesket. De paa-gældende Celler viser sig i Præparater farvede med Anthracenblaat stærkt forgrenede ganske som Rougetceller fra Kapillærer hos Frøen.

Ligesom VIMTRUP paavisser v. SCHALY Forskelligheder i Udseendet af Rougetcellerne paa de kontraherede og paa de dilaterede Kapillærer, saavel som en i farvede Præparater tydelig Forskel paa Rougetceller og Bindevævsceller. Ligesom VIMTRUP, ZIMMERMANN og SIGMUND MAYER har v. SCHALY konstateret en jævn Overgang i Form og Anordning fra de circulære, tenformede Muskelceller paa Arteriolae og Venulae til de stærkt forgrenede Celler paa Kapillærer. Endelig har han bestemt Antallet af Rougetceller paa Kapillærerne i Retina og herved paavist, at deres indbyrdes Afstand er mindst i Nærheden af fovea centralis og herfra tiltager ud til alle Sider.

HEIMBERGER (1925) har i talrige omhyggelige Undersøgelser paa Kapillærerne i Neglefolden hos Mennesket paavist, at efter Irritation af et enkelt Punkt af Væggen af et dilateret Kapillær indtræder der en Constriction af Karret, saaledes at den jævne Strøm af Blod gennem Karrets centrale Lumen ophører, medens der kan iagttages en langsom Strøm af Blodlegemer ad snævre Kanaler nær ved Kapillærrets Periferi.

Ved en detailleret Analyse, som til dels støtter sig til Resultatet af sindrige Eksperimenter, viser HEIMBERGER, at den eneste mulige Forklaring paa dette Fund er en longitudinal Foldning af Kapillærvæggen forårsaget af kontraktile Elementer, som maa ligge paa Kapillærrets ydre Overflade og i Anordning svarer til de Rouget'ske Celler.

Skønt VIMTRUP, ZIMMERMANN, GURWITSCH og andre hævder, at Rouget Cellerne er kontraktile Elementer, mangler det ikke paa andre Forklaringer. MARCHAND (1898 og 1902), havde under Navn af adventitielle Klasmatocyter beskrevet Celler, som omgav Karrene i Omentum. Senere demonstrede HERZOG (1916), at foruden Marchand's adventitielle Celler var der andre Celler interponerede mellem de adventitielle Celler og Kapillærret; disse Celler afveg fra de Marchand'ske ved at besidde glatte, spinkle, tydelige Udløbere og en affladet oval Kærne. Det antages nu almindelig, at Marchand's adventitielle Celler hører til de saakaldte Histiocyter, og allerede HERZOG (loc. cit.) hævdede, at de af ham beskrevne perivasculære Celler kunde blive til Histiocyter. MAXIMOW bemærker 1926 à propos de lige nævnte Iagttagelser af HERZOG: »Ich kann seine Beobachtungen in dieser Beziehung bestätigen. Ebenso können wahrscheinlich aus diesen Zellen unter Umständen Lymphocyten und andere Blutzellen hervorgehen. Im erwachsenen Zustande scheint dies nur selten vorzukommen und die Lymphocyten zum grössten Teil aus dem Blute zu stammen. Beim Neugeborenen ist jedoch die hämatopoëtische Tätigkeit der perivasculären Mesenchymzellen im Netze eine gewöhnliche Erscheinung«,

HERZOG afleder disse Celler i Omentet fra Endothelet, et Synspunkt, som ogsaa er hævdet af MARCHAND i en ny Publication 1923, medens MAXIMOW imidlertid i en om-

hyggelig Undersøgelse over Oprindelsen af Pericyterne i Omentet ikke finder nogen Støtte for Forestillingen om deres endotheliale Afstamning. Ifølge MAXIMOW er Kapillærerne i det geleagtige, cellefattige Oment af et Menneskefoster paa 70 mm Længde ledsagede af Grupper af smaa mesenchymale Celler. Disse er ikke Histiocyter (hvilende Vandreceller eller Marchand's adventitielle Celler), men Grupper af Celler, som formerer sig ved mitotisk Deling, og som senere forlader Karrene og spredes ud overalt i Vævet. Først senere gaar nogle af dem over til at blive Histiocyter. I de senere Stadier af Ontogenesen, siger han, afflades de tilbageværende Mesenchymceller paa den ydre Overflade af Karrenes Endothel.

Lignende Undersøgelser over Afstamningen af de perivasculære Celler var allerede offentliggjort af CLARK and CLARK 1925. Disse Forfattere undersøgte de paagældende Cellers Udvikling i Halen af levende Haletudser. De beskriver tre Typer af ekstra-endotheliale Celler, nemlig forgrenede Chromatophorer, egentlige endotheliale Celler, der er blevet tilbage som Rest af rapid tilbagedannede Kapillærer, og ikke-pigmenterede Celler, som de identificerer som andre Forfatteres Rouget-Celler. Disse sidste, siger de, udvikler sig fra stjerneformede Bindevævsceller, som, efter under deres langsomme Vandring gennem Vævet at have naaet et Kapillær, trækker deres Protoplasmaudløbere ind og afflader sig mod Overfladen af Kapillæret, omtrent paa samme Maade som Fibroblaster i Vævkulturer søger at afflade sig og brede sig ud langs Overfladen og danne Membraner. Senere kan Fibroblasten udsende korte tilspidsede Udløbere, som delvis gribet om Kapillæret.

I en anden Artikel offentliggjort paa samme Tid undersøgte CLARK and CLARK de spontane Variationer i Vidden

af Kapillærerne i Halen af levende Haletudser. De fandt, at der kunde skelnes to Typer af Kapillærkontraktion. En aktiv Type, som indtraadte spontant eller kunde fremkaldes eksperimentelt ved at nedsætte Temperaturen eller ved Hjælp af stærke Chloreton-Opløsninger, og en passiv Type, som fremkaldtes ved temporære Forstyrrelser i Cirkulationen; denne sidste Type synes at afhænge af Elasticiteten af Endothelet, som har en Tendens til at forsnævre Kapillæret, naar det indre Tryk falder. De hævder, at begge Typer af Kontraktion kan indtræde uden Hensyn til Tilstedeværelsen eller Fraværelsen af nogen Slags adventitielle Celler og uafhængig af den specielle Lokalisation af saadanne Celler. Yderligere iagttores Kontraktioner i Karrene, endnu før Rouget-Celler var dannede paa dem. Uden Betenkning udtales de nævnte Forfattere, at det vasculære Endothel i sig selv har en bestemt Tonus og Evne til selvstændig Kontraktion.

STILWELL undersøgte i MAXIMOW's Laboratorium (1926) hvorledes Kapillærerne og det omgivende Væv i Frøens Tunge reagerede overfor intravenøse Injektioner af Opslemning af Tusch. Hun fandt, at Tuschpartiklerne først klæbede fast til den indre Overflade af Endothelcellerne, derpaa trængte igennem deres Substans og sluttelig gik over i Pericyter, som laa i Berøring med Endothelet. De tuschholdige Pericyter mindede i Form og Lejring om VIMTRUPS og ZIMMERMANNS Afbildning af Rougetceller. Tilsidst vandrede de paagældende Celler bort fra de kapillære Kar ud i det omgivende Væv.

Til Rækken af de Forfattere, som ikke accepterer Teorien om de Rouget'ske Cellers Kontraktilitet, maa endnu føjes Navnene KLEMENSIEWICZ (1923), VOLTERRA (1925), FERIO (1926) og FLOREY og CARLETON (1926). I sin nye Artikel

om Blodkarrene i Hudens gennemgang SPALTEHOLZ (1927) Litteraturen og kommer til den Konklusion, at Kapillærerne er kontraktile, men at Kontraktiliteten af de Rouget'ske Celler ikke er bevist.

Det bør i denne Gennemgang af tidligere Undersøgelser bemærkes, at det synes at være et almindeligt Indtryk blandt Forskere, der har beskæftiget sig med dette Emne, at der kun findes een Slags perikapillære Celler. Betegnelserne Rouget-Celler, adventitielle Celler og Pericyter bruges i Flæng ud fra den Forudsætning, at de betegner de samme Strukturer, og Paavisningen af en bestemt Egenskab antages almindeligvis at betyde, at andre Opfattelser af Cellernes Egenskaber ikke kan være rigtige. MAXIMOW for Eksempel hævder vel ikke, at alle perikapillære Celler er udifferentierede Mesenchymceller, der er i Stand til at blive til Histiocyster, men antyder det dog, og CLARK and CLARK antager øjensynligt, at de af dem iagttagne perikapillære Celler er de af VIMTRUP beskrevne Rouget-Celler, dette til Trods for, at de udtrykkelig bemærker, at blandt de Celler som lejer sig paa Overfladen af kapillære Blodkar, er visse Celler Chromatophorer, altsaa tydeligvis ikke Rouget-Celler. Den Mulighed, at de Celler, som indtager den nøje Relation til Endothelet i de kapillære Kar, i Virkeligheden danner en Gruppe af forskellige Elementer, som kan klassificeres paa Basis af positive Resultater af Undersøgelser og Eksperimenter, synes ganske med Urette at være ladt ude af Betragtning. De paagældende Celler omfatter i hvert Fald Grupper som: kontraktile Rouget-Celler, Histiocyster, Fibrocyter, udifferentierede Mesenchymceller og Chromatophorer. Ud fra denne Opfattelse maa Identificationen af de egentlige Rouget-Celler hvile paa den direkte Iagtagelse af Kontraktion eller paa cytologiske Ejendommeligheder, som er

karakteristiske for glatte Muskelceller og som ikke findes hos Celler af de andre nævnte Kategorier. Blandt de Egenskaber, som skulde tjene til at skelne egentlige Rouget-Celler fra Celler hørende til de andre Kategorier kan nævnes følgende: Kontraktioner, spontane eller fremkaldte ved Irritation, iagttaget direkte i det levende Dyr eller i overlevende Væv, som er behandlet paa passende Maade; Paavisning i Rouget-Celler af morfologiske Differentiationer, som er karakteristiske for Muskelceller og ikke for andre mesenchymale Elementer; Paavisning af speciel Nerveforsyning til de paa-gældende Celler.

Det er betegnende under Gennemgang af Litteraturen at bemærke, at i Almindelighed har de Forfattere, som er interesserede i dette Emne, undgaaet det Materiale og de Metoder, som VIMTRUP anvendte i sine originale Undersøgelser over Rouget-Cellernes Kontraktilitet, og har søgt at naa til en Løsning af Spørgsmaalet ved Anvendelse af andet Materiale og gennem deductive Betragtninger af morphologiske Iagttagelser. Det virkelige Spørgsmaal er, hvorvidt disse Cellér virkelig kontraherer sig eller ikke, og ingen nok saa indgaaende Diskussion kan forringe Værdien af VIMTRUPS positive eksperimentelle Iagttagelser. Forfatterne af nærværende Arbejde har i Fællesskab gentaget disse fundamentale Iagttagelser og Eksperimenter. Senere har den ene af os (BENSLEY) gentaget dem alene paa det mere gunstige Materiale, som Sommerfrørerne afgiver.

### Iagttagelser og Metoder.

I Løbet af Efteraaret og Vinteren 1926 har vi indgaaende undersøgt Cirkulationen i Kapillærerne i Tungen og Svømmehuden af levende Frør. Dyret blev paa sædvanlig Maade anbragt paa et Frøbord med Glasvindue, over hvilket Tungen

eller Svømmehuden blev spilet ud. Frøbordet anbringes paa Mikroskopbordet og ved Anvendelse af gennemfaldende Lys er det muligt at benytte en 2,5 mm Vand-Immersions Linse, ved Hjælp af hvilken man i vellykkede Præparater kan iagttage Cirkulationen i Kapillærerne og tillige skelne Rouget-Cellerne. I saadanne Præparater blev Variationer i Vidden af Kapillærerne iagttaget i saa godt som hvert eneste Tilfælde. Hvor Rouget-Cellerne var tydelig synlige, kunde man uden Vanskelighed erkende, at Kontraktionen af Kapillæret begyndte paa det Punkt, hvor en saadan Celle netop fandtes paa Kapillærvæggen, og herfra bredte sig langs Kapillæret. At Kontraktionen maa brede sig ud fra et Punkt er let forstaaeligt, naar man betragter de Afbildninger af Pericyter paa Kapillærer, som ledsager VIMTRUPS og ZIMMERMANNS Arbejder. Det ses, at Rouget-Cellerne udstrækker sig langs Kapillæret paa en betydelig Strækning paa begge Sider af deres Hovedprotoplasmamasse og sender Forlængelser rundt om Kapillæret. Kontraktionen af disse vilde være en tilstrækkelig Forklaring for Formindskelsen af Kapillærets Vidde. Vi har ikke i disse Præparater iagttaget Kontraktion af Kapillæret uafhængig af Rouget-Cellerne, saaledes som det er beskrevet af CLARK and CLARK, men da negative Iagttagelser er af ringe Værdi, vil vi ikke her diskutere deres Resultater. Heller ikke har vi iagttaget, at Kapillæret under Kontraktion trækker sig bort fra Rouget-Cellen, saaledes som CLARK and CLARK angiver. Som det vil fremgaa af Beskrivelsen af det mere gunstige Materiale, som den udskaarne Membrana nictitans afgiver, maa det bemærkes, at naar en Rouget-Celle kontraherer sig, fortykker Protoplasmaet sig rundt omkring Kærnen, som derfor springer mere frem paa Endothelrøret.

Virkningen af elektrisk Irritation blev iagttaget i Karrene

af den overlevende Membrana nictitans hos Frøen. Fremgangsmaaden var meget simpel. Frøen blev dræbt, Membrana nictitans skaaret af og anbragt med den indre Overflade opad i en Draabe fysiologisk Saltopløsning paa et Objektglas, som i Forvejen var forsynet med et Par Staniol-Elektroder forbundne med et Induktionsapparat. Præparatet blev dækket med et Dækglas og undersøgt med apochromatisk Immersionslinse 3 mm N. A. 0,85. Denne Linse giver et stort Synsfelt og god Penetrationsevne, som er nødvendigt for Undersøgelsen af et saa tykt Objekt, og tillader saaledes at se Rouget-Cellen med dens større Protoplasmaudløbere omfattende Kapillærrets Endothelrør. De finere Udløbere kan selvfølgelig ikke ses. Den primære Strøm leveredes af et Tørelement paa  $1\frac{1}{2}$  Volt.

Kapillærnettet i Membrana nictitans ligger nær den indre Overflade af Membranen og kan let ses igennem det tynde Lag af transparent Væv, som dækker det. Kapillærernes Endothel kan tydelig erkendes under Oljeimmersionslinsen, og de perivaskulære Cellers Karakteristika kan tydelig skelnes, ligesom deres større Udløbere let iagttages. I et saadant Præparat findes altid en vis Mængde Blod i Karrene. Efter at Irritationen har varet 12—15 Sek., ser man, at Blodlegemerne begynder at bevæge sig som Følge af Kontraktionen af de større Kar i Præparatet. Hvis Irritationen fortsættes, begynder Blodlegemerne at bevæge sig hurtigere, men paa forskellige Punkter iagttager man nu begyndende Kontraktion af Kapillærerne. Blodstrømmen gennem de snævrere Kapillærer aftager gradvis, indtil der ikke mere findes nogen kontinuerlig Strøm, men moderat deformerede Blodlegemer presses igennem de forsnævredre Partier et for et. I Almindelighed vil man let opdage det stærkest forsnævrede Sted, fordi Passagen af Blodlegemer her er stærkest

hindret, eller, hvis Kontraktionen er fuldt udviklet, fuldkommen blokeret. I Almindelighed findes der paa den ydre Overflade af Endothelrøret en Cellekerne netop paa det mest kontraherede Parti. Ofte ses 2 eller 3 udtalte Konstriktioner med deres tilsvarende Rouget-Celler paa et enkelt Kapillær-Segment, men i Almindelighed vil Kontraktionen, hvis Irritationen fortsættes, i Løbet af faa Sekunder spredte sig til Kapillærrets hele Længde. Naturligvis er ikke alle Kapillærer i et saadant Præparat lige gunstig beliggende for at modtage den irriterende Strøm, som løber tværs igennem Kamret, og nogle Kapillærer reagerer langsommere eller slet ikke, medens andre i samme Præparat svarer prompte og gentagne Gange paa Irritationen. Hyppig finder man imidlertid et Kapillær, som ikke alene ligger gunstig for Irritationen, men ogsaa er stærkt reaktiv, og naar dette er Tilfældet, kan Kontraktionen gentages talrige Gange, idet Rouget-Cellen besvarer enhver Applikation af Strømmen med en Kontraktion, medens Afslappelse følger Strømmens Afbrydelse. Sommerfrører er langt gunstigere for disse Eksperimenter end Vinterfrører, som synes at være mere dvaske i deres Reaktioner. Undertiden vil en Rouget-Celle under sin Kontraktion fange et rødt Blodlegeme og danne Furer i det, som svarer ganske nøje til de tydeligt synlige større Udløbere af Cellen. Ingen, som taalmodigt har undersøgt saadanne Præparater, kan tvivle om, at de Rouget'ske Celler er kontraktile, og det maa beklages, at saa megen Diskussion om dette Spørgsmaal støtter sig paa ikke-eksperimentelle Observationer.

Foruden Forsnævringen af Kapillærrets Diameter ved Kontraktionen af Rouget-Cellen kan der iagttagtes andre Tegn paa Kontraktion. I ekstremt kontraherede Partier af et Kapillær overstiger Kontraktionsgraden Endothelets elas-

stiske Retraktion, og Endothelet foldes derfor longitudinelt. Lige overfor Rouget-Cellen kan man ogsaa hyppig iagttage Indentationer i den modsatte Væg af Kapillærret, svarende til de tydelig synlige, større Udløbere af Rouget-Cellen.

### Rouget-Cellens Struktur.

Da det af det foregaaende fremgaar, at de Rouget'ske Celler er en Slags Muskelceller — om end stærkt modificerede i Sammenligning med de almindelige glatte Muskelceller paa de mindre Arterier, ligger det nær at antage, at de cytologisk skulde frembyde nogle af de strukturelle Ejendommeligheder, som er karakteristiske for Muskelceller. Den mest iøjnefaldende af disse Egenskaber er Besiddelsen af intracellulære Myofibriller. Disse Myofibriller er allerede velbekendte for enhver Forsker, som er fortrolig med Farvningen af Mitochondria, da de farves med de for Differencieringen af Mitochondria anvendte Metoder. I de Präparater, som VIMTRUP fremstillede ved Hjælp af supravital Methylenblaat, blev det bemærket, at naar Membrana nictitans blev behandlet med Methylenblaat, farvedes først Cementlinjerne i Epithelet, dernæst Nerverne og tilsidst Muskelcellerne. I nogle Tilfælde fandt man, at Farvningen af Muskelcellerne ikke var ensartet, men der sporedes en dybere Tone, der kunde svare til Fibriller i Muskelcellerne. Men da Myofibrillerne i Muskelcellerne paa Arterier ligger perifert i Cytoplasmaet, var det ikke let sikkert at afgøre, om de iagttagne Fibre var Myofibriller eller Cementlinjer mellem Muskelfibrene. I sine Undersøgelser over Pancreas fandt BENSLEY (1911), at fortyndet Opløsning af Janusgrønt B perfunderet gennem Blodkarrene farvede Arterievæggene. Denne Metode er senere anvendt af NELSON og af MAC

CALLUM til Studiet af Circulationen i Nyrerne. I Overensstemmelse hermed maatte det anses for rimeligt, at Janusgrønt anvendt paa passende Maade kunde hjælpe til at løse Spørgsmaalet om Eksistensen af Myofibriller i Rouget-Cellerne, en Forventning, som blev fuldt bekræftet ved Resultaterne. Den anvendte Metode var følgende: En Kanyle indførtes i Truncus arteriosus af Frøen, og gennem denne blev Blodet vasket ud af Karrene ved Injektion af 3—6 cm<sup>3</sup> normal Saltopløsning. Umiddelbart derefter injiceredes en Opløsning af Janusgrønt 1—1000 i fysiologisk Saltopløsning. Efter Perfusion med denne Opløsning i omtrent 5 Min. bliver den ene Membrana nictitans taget ud og anbragt under Mikroskopet i en Draabe fysiologisk Saltopløsning. Kapillærerne er nu alle tydelig synlige, idet deres endothiale Væg er farvet blaalig med en svagt mørkere Tone af Kærnerne. Nogle faa Minutter senere farves Nervefibrene langs Kapillærerne distinkt blaa. Hvis man fortsætter Observationen, bemærkes det, at i Løbet af de næste faa Minutter forsvinder Farven fra Endothelet og Nerverne. I nogle Tilfælde farves Endothelets Cementlinjer, men ogsaa disse svinder snart bort. Nu først indtræder Farynningen af Blodkarrenes Muscularis. Paa Arterier og Arteriolæ finder vi først Protoplasmaet af de cirkulære, tenformede Muskelceller farvet blaat. Meget snart forsvinder imidlertid denne diffuse Protoplasmafarge, og inde i Cellen kommer meget tynde, distinkte, tydelig adskilte Fibriller til Syne, farvede med en purpuragtig Tone. Paa Arterierne og de større Arteriolæ løber disse Fibriller næsten cirkulært. Naar man indstiller paa den midterste Del af Muskelcellen, ses Fibrillerne i den periferede Del af Cytoplasmaet, medens de passerer Kærnen; henimod de tilspidsede Ender af Cellen ligger de nærmere sammen, men lader et Rum frit for

Fibriller ved hver Ende af Kærnen. Den rødlige Purpurfarve af disse Fibriller skyldes en delvis Reduktion af Janusgrønt (formentlig Fraspaltung af Dimethyl-Anilin)<sup>1</sup>.

Paa de mindre Arteriolæ er Muskelcellerne mindre talrige og mindre regelmæssig ordnede; i hver Celle kan erkendes flere af samme Slags Fibriller farvede paa samme Maade, men ofte danner Fibrillerne, som hører til en og samme Celle, flere Grupper, som søger at fatte cirkulært om Karret.

Paa de egentlige Kapillærer findes ganske lignende Fibriller, farvet paa samme Maade, men de er her spredt ud paa Kapillærvæggen, som adskillige Grupper, der øjensynlig tilhører en enkelt Celle, og som med deres tilspidsede Ender søger at fatte om Kapillæret. Flere saadanne Grupper af Fibriller svarer til en enkelt Rouget-Celle-Kerne; dette antyder at Cytoplasmaet er spaltet i flere Udløbere, som indeholder Myofibrillerne og griber om Karret. Nogle Kapillærer kan være meget rige paa saadanne Celler og Myofibriller end andre.

Antallet og Anordningen af Cellerne med Myofibriller, der farves med Janusgrønt svarer til Tal og Anordning af de kontraktile Cellere, der er iagttagne direkte i den overlevende Membrana nictitans.

Farvningen af Myofibrillerne i Rouget-Cellerne indtræder paa samme Tid og paa samme Maade som i de glatte Muskelceller paa Arteriolæ, og vi har derfor god Grund til at opfatte dem som værende af samme Natur.

<sup>1</sup> Det anvendte Janusgrønt B er »Diacetyl-safraninazodimethylanilin«. Den tilsvarende Dimethylforbindelse er ubrugelig, baade til Farvning af Myofibriller og til vital Farvning af Mitochondrier. Janusgrønt af den rigtige Sammensætning leveres af »L. A. Metz & Company«, New York og af »Farbwerke vorm. Meister Lucius und Brüning«, Höchst am Main.

Forskellige Prøver af Janusgrønt bærende Navnet »G. Grübler« paa Etiketten har vist sig værdiløse for vort Formaal.

Den ovenfor beskrevne Faryning med Janusgrønt er progressiv, og det er nødvendigt at følge den fremskridende Faryning og Reduktion for at iagttagte Myofibrillerne netop i det gunstigste Øjeblik. Faryningens Styrke paavirkes ikke alene af den Mængde Farvestof, som er indført i den første Faryning, men ogsaa af Tilgangen af atmosfærisk Hlt eller Hlt fra andre Kilder. Perfusion af Karrene med en 5% Oplosning af Ammoniummolybdat standser øjeblikkelig Processen og fixerer den i en hvilkensomhelst Fase af Faryning eller Reduktion. Denne Methode kunde imidlertid ikke anvendes overfor den isolerede Membrana niclitans, hvorfor man brugte Immersion. Saasnart Faryningen, som iagttoget under Mikroskopet, havde naaet en passende Fase, blev Präparatet anbragt i 5% Opløsning af Ammoniummolybdat. Efter Fiksation i 2 eller flere Timer blev Vævet vasket i isafkølet Vand, dehydreret i isafkølet Alkohol, klaret i Xylol og monteret i Balsam. Ved Hjælp af denne Metode kan forholdsvis tilfredsstillende Opbevaringspræparerter af Myofibrillerne i de Rouget'ske Celler erholdes, men den bedste Metode til Undersøgelse er den direkte Iagttagelse af Präparatet, medens Faryningen og Reduktionen foregaar.

I nogle Präparerter farvede Janusgrønt ogsaa Nervefibrillerne, i hvilke Farvestoffet imidlertid vedblev at være blaat, medens Myofibrillerne paa Grund af Farvestoffets Reduktion antog en rødlig Purpurfarve. Fine varikose Nervefibriller kunde iagttages løbende i nøje Relation til Kapillærvæggen, men det lykkedes os ikke at paavise definitivt, at de ender paa de Rouget'ske Celler.

---

## RESUMÉ

Direkte Kontraktion er blevet iagttaget i de perikapillære Rouget'ske Celler paa Kapillærerne i Tungen af den levende Frø og i Kapillærerne af overlevende Membrana nictitans. I disse sidste kontraherer Cellerne sig under direkte Observation efter elektrisk Irritation, og samme Celle kan bringes til at kontrahere sig og afslappes gentagne Gange.

Ved Hjælp af supravital Farvning med Janusgrønt B er Myofibriller paavist i de tenformede Muskelceller paa de mindre Arterier og i Rouget-Cellerne paa Kapillærerne. Myofibrillerne i disse sidste Celler farves paa samme Tid og paa samme Maade som Myofibrillerne i Muskelcellerne paa Arteriolæ.

---

## REFERENCES

- BENNINGHOFF, A., 1926: Ueber die Formenreihen der glatten Muskulatur und die Bedeutung der Rougetschen Zellen an den Capillaren. — Zeitschr. f. Zellforschung u. mikr. Anat. vol. 4.
- BENSLEY, R. R., 1911: Studies on the pancreas of the guinea-pig. Am. J. Anat., Balt., vol. 12, pp. 297—388.
- CLARK, E. R., and CLARK, E. L., 1925: On the development of the adventitial (Rouget) cells on the blood capillaries of amphibian larvae. The relation of Rouget cells to capillary contraction. Am. J. Anat., Phila., vol. 35, pp. 239—82.
- EBERTH, C. J., 1871: In S. Stricker, Handbuch der Lehre von den Geweben des Menschen und der Tiere, Bd. 1, Leipzig.
- FERRIO, C., 1926: Il condotto tessuto reticolare, Considerazioni critiche ed osservazione, Monitore, zool., ital., annee 37.
- FLOREY, H. W., and CARLETON, H. M., 1926: Rouget cells and their function. Proc. Roy. Soc., Series B, vol. 100, pp. 25—31.
- GOLUBEW, A., 1869: Beiträge zur Kenntnis des Baues und der Entwicklungsgeschichte der Capillargefäße des Frosches. Arch. f. mikr. Anat. Berlin, vol. 5, p. 49.
- HERZOG, G., 1923: Ueber die Bedeutung der Gefäßwandzellen in der Pathologie. Klin. Wochenschrift. Jahrgang 2.
- HEIMBERGER, H., 1925: Beiträge zur Physiologie der menschlichen Capillaren. Zeitschr. f. d. ges. Med. vol. 46.
- KAHN, R. H., 1922: Zur Kontraktilität der Capillaren. Pflügers Archiv. Bd. 195.
- KLEMENSIEWICZ, R., 1912: Die Pathologie der Lymphströmung. Krehl, L. und Marchand, Handbuch der allgemeinen Pathologie, Bd. 2, Leipzig.
- 1921: Verfahren und Einrichtungen zur Beobachtung des Blutstromes an Kaltblütern, in E. Abderhalden, Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden. Abth. 5, Teil 4, Heft 1.
- KROGH, A., 1922: The Anatomy and Physiology of Capillaries. Yale University Press, New Haven.
- MACCALLUM, D. B., 1926: The arterial blood supply of the mammalian kidney. Am. Jour. Anat., vol. 38, pp. 153—175.

- MARCHAND, F., 1923: Ueber die Contractilität der Capillaren und die Adventitialzellen. Münch. med. Wochenschr., vol. 70, pp. 385—387.
- MAXIMOW, A. A., 1926: Ueber undifferenzierte Blutzellen und mesenchymatische Keimlager im erwachsenen Organismus. Klin. Wochenschr. Berlin, Jahrg. 5, pp. 1—20.
- MAYER, S., 1902: Die Muskularisierung der capillaren Blutgefässer. Nachweis des anatomischen Substrats ihrer Kontraktilität. Anat. Anz., Jena, Bd. 21,
- NELSON, B. T., 1922: The number of glomeruli in the kidney of the adult rabbit. Anat. Rec., Phila., vol. 23.
- PARKER, G. H., 1923: Are there Rouget cells on the blood vessels of invertebrates? Anat. Rec., Phila., vol. 26, p. 303.
- RETCIUS, G., 1905: Ueber Muskelzellen an den Blutgefässen der Polychaeten. Biolog. Untersuchungen, N. F. 12, Stockholm u. Jena.
- ROUGET, C., 1873: Mémoire sur le développement, la structure et les propriétés physiologiques des capillaires sanguins et lymphatiques. Arch. de physiol. norm. et pathol., Paris, vol. 5.
- 1874: Note sur le développement de la tunique contractile des vaisseaux. Comptes rendues. Acad. d. Sciences, Paris, vol. 79.
- 1879: Sur la contractilité des capillaires sanguins. Comptes rendues. Acad. des Sciences, Paris, vol. 88.
- SCHALY, G. A., 1926: Over het Voorkommen van de Cellen van Rouget op den Wand van de Capillaren in het Oog van den Mensch. Dissertation (Hollandsk), Groningen.
- SPALTEHOLZ, W., 1927: Blutgefässer der Haut. Sonderabdruck aus Handbuch der Haut- und Geschlechtskrankheiten, herausgegeben von J. JADASSOHN, Berlin.
- STEINACH, E., and KAHN, R. H., 1903: Echte Kontraktilität und motorische Innervation der Blutcapillaren. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 97.
- STILWELL, F., 1926: On the phagocytic capacity of the blood vessels of the frog's tongue and its presumed transformation into wandering cells. Fol. haematol., Arch. Bd. 33.
- STRICKER, S., 1865: Studien über Bau und Leben der capillaren Blutgefässer. Sitzungsber. der Wiener Akad. der Wissensch., math. naturwiss. Klasse, Abth. 2, Vol. 72.
- 1876: Untersuchungen über die Contractilität der Capillaren. Ibid. Abth. 3, vol. 74.
- TANNENBERG, J., 1925: Ueber die Kapillartätigkeit. Verh. d. deutsch. path. Gesellsch., Jena.
- TARCHANOFF, J. F., 1874: Beobachtungen über contractile Elemente in den Blut- und Lymphcapillaren. Pflügers Arch. f. die ges. Physiol., vol. 9, pp. 407—16.

26 Nr. 4. R. R. BENSLEY og BJ. VIMTRUP: Undersøgelser over o. s. v.

- VIMTRUP, BJ., 1922: Beiträge zur Anatomie der Capillaren. 1. Ueber contractile Elemente in der Gefässwand der Blutcapillaren. Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsg. Bd. 65, pp. 150—184.
- 1923: Beiträge zur Anatomie der Capillaren. 2. Weitere Untersuchungen über contractile Elemente in der Gefässwand der Blutcapillaren. Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsg. Bd. 68.
- VOLTERRA, MARIO, 1925: A Sulla struttura dei capillari sanguigni e l'anatomia del sistema reticolo-endotheliale. Monitore Zool. Italiano, Anno XXXVI, pag. 49—58.
- 1925 b: Considerazioni sulla struttura dei capillari sanguigni e su una categoria di cellule a carattere emoistioblastico in rapporto all' anatomia-patologica e alla fisiopatologia. La »contrattilità« capillare. Lo Sperimentale, (Archivio di Biologica normale e patologica) Anno LXXIX, pag. 1—24.
- 1925 c: Einige neue Befunde über die Structur der Kapillaren und ihre Beziehungen zur »sogenannten« Kontraktilität derselben. Zentralblatt für inn. Med., pag. 876—881.
- ZIMMERMANN, K. W., 1886: Ueber circumvasale Safrträume der Glaskörpergefässe von Rana Esculenta. Arch. f. mikr. Anat., Berlin, vol. 27.
- 1923: Der feinere Bau der Blutcapillaren. Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsg. vol. 68, pp. 29—109.

# BIOLOGISKE MEDDELELSER

UDGIVNE AF

## DET KGL. DANSKE VIDENSKABERNES SELSKAB

### 4. BIND (KR. 18,55):

Kr. Ø.

1. JENSEN, P. BOYSEN: Studien über den genetischen Zusammenhang zwischen der normalen und intramolekularen Atmung der Pflanzen. 1923 .....	1,10
2. MÜLLER, P. E.: Bidrag til de jydske Hedesletters Naturhistorie. Karup Hedeslette og beslægtede Dannelser. En pedologisk Undersøgelse. Med 1 Kort. Avec un résumé en français. 1924 .....	8,25
3. LINDHARD, J.: On the Function of the Motor End-Plates in Skeletal Muscles. 1924 .....	1,00
4. BOAS, J. E. V.: Die verwandtschaftliche Stellung der Gattung <i>Lithodes</i> . (Med 4 Tavler). 1924 .....	2,35
5. BÁRÐARSON, GUÐMUNDUR G.: A Stratigraphical Survey of the Pliocene Deposits at Tjörnes, in Northern Iceland. With two maps. 1925 .....	9,75
6. ANKER, JEAN: Die Vererbung der Haarfarbe beim Dachshunde nebst Bemerkungen über die Vererbung der Haarform. 1925 .....	2,25

### 5. BIND (KR. 19,25):

1. RAUNKIÆR, C.: Eremitageslettens Tjørne. Isoreagentstudier. I. 1925.....	2.50
2. PETERSEN, C. G. JOH.: Hvorledes Hvalerne bærer sig ad med at svømme. 1925 .....	0.50
3. BØRGESSEN, F.: Marine Algae from the Canary Islands, especially from Teneriffe and Gran Canaria. I. Chlorophyceæ. 1925 .....	7.35
4. KRABBE, KNUD H.: L'organe sous-commissural du cerveau chez les mammifères. Avec XVII planches. 1925 .....	5.70
5. RAUNKIÆR, C.: Nitratindholdet hos <i>Anemone nemerosa</i> paa forskellige Standpladser. 1926 .....	1.80
6. BOAS, J. E. V.: Zur Kenntnis symmetrischer Paguriden. 1926 .....	3.40
7. BOAS, J. E. V.: Zur Kenntnis des Einsiedlerkrebses <i>Paguopsis</i> . 1926 .....	1.60
8. SCHMIDT, S.: Om reaktionen mellem toksin og antitoksin (difteri). 1926 .....	1.75
9. MADSEN, TH. og SCHMIDT, S.: Om »Aviditeten« af Difteriserum. 1926 .....	1.10

### 6. BIND (KR. 18,10):

1. LUNDBLAD, O.: Zur Kenntnis der Quellenhydracarinen auf Møens Klint nebst einigen Bemerkungen über die Hydracarinen der dortigen stehenden Gewässer. Mit 7 Tafeln und 5 Textfiguren. 1926 .....	5.00
---	------

	Kr. Ø.
2. BØRGESEN, F.: Marine Algæ from the Canary Islands, especially from Teneriffe and Gran Canaria. II. Phæophyceæ. 1926 . . . . .	6.00
3. OSTENFELD, C. H.: The Flora of Greenland and its Origin. 1926 . . . . .	3.35
4. FIBIGER, JOHANNES and MØLLER, POUL: Investigations upon Immunisation against Metastasis Formation in Experimental Cancer. With 5 plates. 1927 . . . . .	2.75
5. LIND, J.: The Geographical Distribution of some Arctic Micromycetes. 1927 . . . . .	1.50
6. BØRGESEN, F.: Marine Algæ from the Canary Islands, especially from Teneriffe and Gran Canaria. III. Rhodophyceæ. Part 1. Bangiales and Nemalionales. 1927 . . . . .	4.50
7. LINDHARD, J.: Nogle Undersøgelser over den respiratoriske Kvotient under kortvarigt Muskelarbejde. 1927 . . . . .	1.00

#### 7. BIND (under Pressen):

1. RAUNKIÆR, C.: Dominansareal, Artstæthed og Formationsdominanter. 1928 . . . . .	1.75
2. PETERSEN, C. G. JOH.: On some Biological Principles. 1928 . . . . .	2.00
3. VIMTRUP, BJ.: Undersøgelser over Antal, Form, Bygning og Overflade af Glomeruli i Nyren hos Mennesker og nogle Patte-dyr. 1928 . . . . .	1.30
4. BENSLEY R. R. og VIMTRUP, BJ.: Undersøgelser over de Rouget'ske Cellers Funktion og Struktur. En Metode til elektiv Farvning af Myofibriller. 1928 . . . . .	1.00
5. THOMSEN, OLUF: Die Erblichkeit der vier Blutgruppen des Menschen, beleuchtet durch 275 Nachkommenschaftsindividuen in 100 AB (IV)-Ehen (nebst 78 Kindern, von denen nur der eine (AB)-Elter bekannt ist). 1928 . . . . .	1.00

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab.  
Biologiske Meddelelser **VII**, 5.

---

DIE ERBLICHKEIT DER VIER  
BLUTGRUPPEN DES MENSCHEN,

BELEUCHTET DURCH 275 NACHKOMMENSCHAFTS-  
INDIVIDUEN IN 100 AB (IV)-EHEN (NEBST 78 KINDERN,  
VON DENEN NUR DER EINE (AB)-ELTER BEKANNT IST)

VON

OLUF THOMSEN



KØBENHAVN

HOVEDKOMMISSIONÆR: ANDR. FRED. HØST & SØN, KGL. HOF-BOGHANDEL  
BIANCO LUNOS BOGTRYKKERI

1928

Pris: Kr. 1,00.

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

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

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

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

---

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab.  
Biologiske Meddelelser **VII**, 5.

---

DIE ERBLICHKEIT DER VIER  
BLUTGRUPPEN DES MENSCHEN,  
BELEUCHTET DURCH 275 NACHKOMMENSCHAFTS-  
INDIVIDUEN IN 100 AB (IV)-EHEN (NEBST 78 KINDERN,  
VON DENEN NUR DER EINE (AB)-ELTER BEKANNT IST)

von

OLUF THOMSEN



KØBENHAVN

HOVEDKOMMISSIONÆR: ANDR. FRED. HØST & SØN, KGL. HOF-BOGHANDEL  
BIANCO LUNOS BOGTRYKKERI

1928



AUS DEM UNIVERSITÄTSINSTITUT FÜR ALLGEMEINE  
PATHOLOGIE, COPENHAGEN  
DIREKTOR PROFESSOR DR. OLUF THOMSEN

Das Jahr 1924 bezeichnet den Beginn eines Umschwungs in der Auffassung von der erblichen Grundlage für die LANDSTEINERSchen vier Blutgruppen. In jenem Jahre veröffentlichte der Göttinger Mathematiker BERNSTEIN 2) eine neue Hypothese, derzufolge die den Gruppen zugrunde liegenden Gene nicht in zwei voneinander unabhängigen Paaren (A—a, B—b) zu suchen seien — wie man sich bis dahin vorgestellt hatte, nachdem v. DUNGERN & HIRSCHFELD 1) im Jahre 1910 mit dieser zahlenmässig eigentlich nicht begründeten Anschauung hervorgetreten waren, und der man wohl nur beigetreten war, weil man sich nicht die Mühe gemacht hatte, sich andere Möglichkeiten zu denken. BERNSTEIN 2) wies jedoch auf Grund einer mathematischen Betrachtung des Materials nach, die Hypothese müsse u. a. notwendig zu einem höheren Prozentsatz von AB-Individuen als dem in den bisher untersuchten, verschiedenen Bevölkerungen tatsächlich ermittelten führen. Er setzte nun an die Stelle der alten Hypothese eine neue, die folgendermassen am leichtesten auszudrücken sein mag: Träger der Blutgruppengenen, deren Zahl 3 ist, ist nur ein Chromosomenpaar (im Gegensatz zu den 2 der früheren Hypothese). Da in einem Chromosomenpaar aber nur für zwei allelomorphe<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Allelomorphe (JOHANSEN = allele) sind einander entsprechende Genen, die — nach dem MORGANSchen System — an ganz bestimmten, einander entsprechenden Stellen in den beiden Partnern eines bestimmten Chromosomenpaars liegen müssen. Es kann mehr als zwei allelomorphe Genen geben, und es handelt sich alsdann um ein Alterniren (multiple Allelo-

Genen Raum ist, müssen die vier Gruppen durch alternative Wahl entstehen, so dass wir es in jedem Einzelfalle mit 2 Genen, nämlich vom Vater bezw. von der Mutter stammenden, und jedes in seinem Partner (dem väterlichen bzw. mütterlichen) eines einzelnen Chromosomenpaars vorhandenen zu tun haben. Die Genen nannte BERNSTEIN A, B und R<sup>1</sup>, wo A und B, die hinsichtlich der Dominanz gleichwertig sind, als Genen für die entsprechenden Blutgruppeneigenschaften A und B betrachtet werden, während das rezessive Gen R in homozygoter Repräsentation die Gruppe 0 bildet.

Die Hypothese stimmte mit dem Befunden genau überein, denn das nach derselben theoretisch zu erwartende zahlenmässige Verhältnis zwischen den vier Gruppen wurde tatsächlich festgestellt. Übrigens erklärte sie alle die anderen Verhältnisse ebenso gut wie die Hypothese v. DUNGERN-HIRSCHFELDS.

BERNSTEINS Hypothese vereinfacht die Verhältnisse, wie wir sehen werden, ganz erheblich. So kann Gruppe IV (nach JANSKY's, Gruppe I nach Moss' Nomenklatur) nur in einer Form, nämlich als AB, auftreten, wobei A in dem einen, B in dem anderen Partner des Chromosomenpaars enthalten ist, während nach v. DUNGERN-HIRSCHFELD vier genotypisch verschiedene Gruppen (AABB, AaBB, AABb, AaBb) müssten existiren können.

Die Konsequenzen der beiden Hypothesen in bezug auf die Geno- (und Phäno-)Typen der Nachkommenschaft morphie), sodass jeder der Partner des betreffenden Cromosomenpaars eines der allelomorphen Genen enthält. Unter diesen können einige gleichwertige Dominanz haben, während andere rezessiv sein können.

<sup>1</sup> R ist die Bezeichnung für »Restrasse«; BERNSTEIN geht nämlich von der Voraussetzung aus, die RR-Rasse sei die ursprüngliche, aus der die A- bzw. die B-Rasse sich durch Mutation entwickelt habe. Letzteres braucht, auch wenn BERNSTEINS Hypothese von 3 allelomorphen Genen richtig ist, natürlich nicht richtig zu sein.

müssen die gleichen sein, ausgenommen in Fällen, wo die AB-Gruppe durch die Eltern repräsentiert ist. So wird es unmittelbar einleuchtend, dass ein Kind eines Elternpaars, von denen der eine AB ist, nie zur Gruppe 0 gehören kann, da der Nachkommenschaft von dem AB-Elter ja stets entweder A oder B gegeben werden muss; und da diese beiden Genen dominieren, kann ein Kind der Gruppe 0 (die ja die Formel RR haben muss) nicht entstehen. Ausserdem könnte in einer Ehe AB × O unmöglich ein AB-Kind entstehen, was nach v. DUNGERN & HIRSCHFELDS Hypothese hingegen sehr wohl der Fall sein könnte (z. B. AaBb × aabb = AaBb × Aabb × aaBb × aabb).

BERNSTEIN stützte seine Auffassung hauptsächlich auf eine mathematische Behandlung der tatsächlich ermittelten Verteilung der 4 Gruppen in verschiedenen Bevölkerungen. Dagegen liesse sich nun der Einwand erheben — und das hat HIRSCHFELD 3)<sup>1</sup> auch getan —, eine rein mathematische Behandlung möchte in biologischen Fragen unzulänglich sein, denn die Voraussetzung dafür sei die, dass alle Gruppen die gleiche Fruchtbarkeit, die gleiche Vitalität etc. haben, und dass bei der Eheschliessung zwischen Vertretern gewisser Gruppen keine (unbewusst) grössere Anziehungskraft bestehe als zwischen Vertretern anderer Gruppen. Die Kombinationen müssten nach dem Gesetz des reinen Zufalls stattfinden.

Das oben geschilderte Verhalten, dass — je nachdem das eine oder das andere System richtig ist — eine Ehe zwischen einem AB-Elter<sup>2</sup> und einem Elter einer der anderen Gruppen bei der Nachkommenschaft auch eine andere

<sup>1</sup> L. HIRSCHFELD ist identisch mit L. HIRSZFELD, der die letztere (polnische) Schreibweise in seinen späteren Arbeiten benutzt.

<sup>2</sup> Das Wort »ein bzw. der Elter« wurde Bequemlichkeits halber, im Widerstreit mit dem sprachlich Korrekten, benutzt.

Gruppenverteilung bewirken muss, enthält allerdings ein direkt kontrollirendes Moment. Besonders auffallend ist die Verbindung AB  $\times$  O (RR), die nach BERNSTEIN stets nur A- und B-Kinder ergeben soll, sowie der Umstand, dass diese beiden Kategorien mit je 50 Proz. vertreten sind. Nach v. DUNGERN & HIRSCHFELD hingegen sind für die Nachkommenschaft erheblich mehr Möglichkeiten vorhanden. Die am häufigsten vorkommende Verbindung, nämlich AaBb  $\times$  aabb (O) muss (falls v. DUNGERN-HIRSCHFELDS Hypothese richtig ist) mithin alle vier Gruppen, jede mit einem Viertel repräsentirt, ergeben. AABB  $\times$  aabb kann nur eine Klasse Kinder, alle von der AB-Gruppe, geben. Die beiden anderen Möglichkeiten, AaBB  $\times$  aabb und AABb  $\times$  aabb müssen 50 Proz. B + 50 Proz. AB bzw. 50 Proz. A + 50 Proz. AB-Kinder geben.

Die Untersuchungen der Nachkommenschaft in »AB-Ehen« muss also vortrefflich dazu geeignet sein, die Frage, welche der beiden Hypothesen die richtige sein könne, zu entscheiden<sup>1</sup>. HIRSCHFELD 3) hat zwar angedeutet, die beiden Hypothesen brauchten nicht miteinander im Widerstreit zu stehen, sondern sie ergänzten sich gewissermassen. Diese Behauptung dürfte allerdings kaum aufrechtzuerhalten sein. Wenn die eine Hypothese richtig ist, ist die andere es nicht. Dagegen muss natürlich zugegeben werden, dass, wenn die eine Hypothese auch falsch ist, die andere darum nicht durchaus richtig zu sein braucht.

BERNSTEINS Hypothese wurde anfänglich recht ablehnend aufgenommen, vermutlich, weil die meisten sich nun einmal an die v. DUNGERN-HIRSCHFELDSche »gewöhnt hatten« und daher nicht geneigt waren, etwas Neues anzuerkennen.

<sup>1</sup> In bezug auf theoretische Einzelheiten verweise ich auf frühere Arbeiten u. a. der Verfassers.

In den letzten beiden Jahren hat allerdings ein merkbarer Umschwung stattgefunden und die Zahl derer, die BERNSTEINS Auffassung rückhaltlos beigegetreten sind, hat stetig zugenommen (SCHIFF 5), O. THOMSEN 4), STRENG 6), O. SIEVERS 7), FURUHATA, ICHIDA & KISHI 8), MAYSER 9), P. MORVILLE 10), und vielleicht andere mehr).

Es ist nur natürlich, dass die Untersuchung der Nachkommenschaft in AB-Ehen das wichtigste Argument gebildet hat, und es ist überaus interessant zu beobachten, dass, während Kinder der O-Gruppe als Nachkommenschaft in AB-Ehen und Kinder der AB-Gruppe in  $AB \times O$ -Ehen in der vor BERNSTEINS Arbeit (1924) erschienenen Literatur jedenfalls verhältnismässig häufig gefunden wurden, die späteren Statistiken nur eine verschwindend kleine Anzahl »Abweicher« aufweisen. Dies deutet ja in hohem Grade darauf hin, dass die Untersuchungen nach der Klärung des Problems mit erheblich grösserer Sorgfalt ausgeführt worden sind als früher, wodurch die Annahme, es müsse sich bei den früher ermittelten »Abweichern« auch weniger um »Illegitimität« als vielmehr um Fehlbestimmungen handeln, indirekt unterstützt wird. Übrigens lässt sich die Fehlerquelle, die die illegitime Vaterschaft sonst stets darstellt, für Kinder der O-Gruppe, wo die Mutter AB ist, völlig ausschalten, denn gleichviel welche Gruppe der Vater auch vertritt, so kann — wenn die Hypothese von BERNSTEIN gültig ist — eine AB-Mutter unter keinen Umständen ein Kind der O-Gruppe gebären. Kinder unverehelichter AB-Mütter erlangen dadurch für die Beurteilung auch einen gewissen Wert.

Wenn man in der Literatur nachschlägt, so findet man in den älteren Statistiken (?: vor 1924) stets Zahlen, die mit v. DUNGERN-HIRSCHFELDS Annahme nicht ohne weiteres

in Einklang zu bringen sind (zu wenig O- und zu wenig AB-Kinder); dies hat aber offenbar keine besondere Aufmerksamkeit erregt. Erst nachdem das Interesse grösser geworden ist, sieht man, dass diese — früher auch allzu selten repräsentirten — Gruppen nun fast völlig verschwinden. Selbstverständlich können die »Ausnahmen«, die wirklich ein Ausdruck für »Illegitimität« sind, aber nicht verschwinden.

Da nur etwa 3—5 Proz. der Menschheit in Europa der AB-Gruppe angehört, ist die Herbeischaffung eines grossen Materials natürlich mit nicht geringen Schwierigkeiten, oder vielmehr mit grossen Mühseligkeiten verbunden.

Gegen Ende des Jahres 1926 konnte der Verfasser der vorliegenden Arbeit 35 AB-Ehen mit 115 Kindern, sowie 18 Kinder, von denen nur einer der Eltern (AB) bekannt war, vorlegen. Unter diesen 133 Kindern befand sich kein einziges O-Kind, und in  $AB \times O$ -Ehen wurde auch kein AB-Kind ermittelt, mit Ausnahme eines einzigen, von dem nachgewiesen wurde, dass sein Vater ein anderer als der Ehemann (0) — also mutmasslich zur A- oder B-Gruppe gehörig — war; in Verbindung mit dem übrigen musste dies einzelne abweichende Kind BERNSTEINS Hypothese also in hohem Grade unterstützen.

Im Jahre 1927 erfuhr mein Material an AB-Ehen eine Erweiterung und betrug nunmehr 46 Ehen mit 175 Kindern, ausser 18 Kindern von Eltern, von denen nur der AB-Elter bekannt war (insgesamt also 193 Kinder). Die früheren Befunde wurden durch das Resultat meiner Untersuchung durchaus bestätigt.

Das fortgesetzte Sammeln von Material hat es mir ermöglicht, nunmehr 100 AB-Ehen mit ihrer Nachkommenschaft (von 275 Kindern) vorlegen zu können, ausser 78 Kindern mit je einem AB-Elter (deren zweiter Elter ent-

weder unbekannt oder tot war). Zwischen den 353 Kindern wurde kein einziges O-Kind ermittelt, und in AB  $\times$  O-Ehen (43) nur das eine abweichende Kind (AB), welches sich, wie gesagt, bei näherer Untersuchung von einem anderen Vater als dem O-Ehemann abstammend erwies.

Mein 100 AB-Ehen mit insgesamt 275 Kindern + 78 Kindern von je einem AB-Elter umfassendes Material verteilt sich folgendermassen:

**Übersicht über 275 Kinder von Eltern, von denen wenigstens einer der Gruppe AB angehört.**

Vater $\times$ Mutter	O		A		B		AB	
	Sohn	Tochter	Sohn	Tochter	Sohn	Tochter	Sohn	Tochter
16 AB $\times$ 16 O .	—	—	12	7	20	14	—	—
27 O $\times$ 27 AB	—	—	19	12	15	11	—	(1)
17 AB $\times$ 17 A .	—	—	15	12	5	6	13	8
25 A $\times$ 25 AB	—	—	11	21	7	3	7	5
5 AB $\times$ 5 B .	—	—	3	2	5	5	3	6
8 B $\times$ 8 AB	—	—	2	1	4	6	1	5
2 AB $\times$ 2 AB	—	—	1	2	2	2	—	1
100 AB-Ehen	—	—	63	57	58	47	24	25+(1)

Hierzu kommen noch 78 Kinder von je einem AB-Elter (65), wo der zweite Elter unbekannt ist.

Elter	O		A		B		AB	
	Sohn	Tochter	Sohn	Tochter	Sohn	Tochter	Sohn	Tochter
65 AB $\times$ ?....	—	—	19	16	16	14	5	8
	—		35		30		13	

Wenngleich die Zahlen als solche absolut nicht hoch sind, mag es immerhin Interesse haben, zu sehen, wie sie

mit dem Berechneten übereinstimmen, je nachdem die Hypothese von v. DUNGERN-HIRSCHFELD oder die von BERNSTEIN zugrunde gelegt wird.

Nach ERIK W.JOHANSENS 11) Blutgruppenbestimmungen über 533 »gesunde Individuen« in Dänemark (Kopenhagen) ist die Blutgruppenverteilung in Prozent die folgende:

O	A	B	AB
43.5	41.7	11.8	3.0

Berechnet man hieraus das (p, q und r genannte) Vorkommen der Genen A, B und R von BERNSTEINS Auffassung von der Existenz dreier allelomorpher Genen aus, so erhält man die Werte:

$$p = 26, \quad q = 8, \quad r = 66.$$

Die Häufigkeit von AA wird danach  $p^2 = 676$  oder  $16.5\%$ ,  
 $- - - - - \quad Aa \quad - - - - - \quad 2pr = 3432 \quad - \quad 83.5\%$ ,

und dementsprechend:

Die Häufigkeit von BB =  $q^2 = 64$  oder  $5.7\%$ ,  
 $- - - - - \quad Bb \quad - - - - - \quad 2qr = 1056 \quad - \quad 94.3\%$ .

Hiernach lässt die prozentische Häufigkeit der 4 Gruppen zwischen Nachkommenschaftsindividuen in AB-Ehen sich leicht berechnen:

#### Nachkommenschaft

Ehen	O	A	B	AB
O × AB . . . . .	—	50	50	—
A × AB . . . . .	—	50	20.9	29.1
B × AB . . . . .	—	23.6	50	26.4
AB × AB . . . . .	—	25	25	50

Berechnet man<sup>1</sup> — unter Zugrundelegung der v. DUNGERN-HIRSCHFELDSchen Erbhypothese — die Häufigkeit von AA

<sup>1</sup> Formel siehe W.JOHANSEN: Elemente der exakten Erblichkeitslehre. 3. Auflage 1926, S. 575.

bezw. Aa, so erhält man 15% bzw. 85%; auf dementsprechende Weise erhält man die Häufigkeit von BB = 4% und von Bb = 96%.

Die nach v. DUNGERN-HIRSCHFELD möglichen 4 verschiedenen AB-Gruppen haben alsdann folgende Häufigkeitsprozente:

$$AABB = 0.6\%$$

$$AaBB = 3.4\%$$

$$AABb = 14.5\%$$

$$AaBb = 81.6\%$$

Die Verteilung der Nachkommenschaft in AB-Ehen zeigt danach für die 4 Gruppen die folgende prozentische Häufigkeit:

#### Nachkommenschaft

Ehen	O	A	B	AB
O × AB . . . .	20.4	27.6	22.1	29.9
A × AB . . . .	8.7	39.6	9.3	42.3
B × AB . . . .	9.8	13.3	32.7	44.3
AB × AB . . . .	4.1	18.9	14	63.5

Was mein eigenes Material anbelangt, so muss man von der Voraussetzung ausgehen, dass es aus einer Bevölkerung besteht, die die gleiche Gruppenverteilung hat wie ERIK W. JOHANSENS Material. Danach ist es von grossem Interesse, die zwischen der Nachkommenschaft in AB-Ehen wirklich ermittelte Gruppenverteilung in meinem Material mit der nach v. DUNGERN-HIRSCHFELD bzw. BERNSTEIN berechneten zu vergleichen. Das Ergebnis ist aus Tabelle 2 ersichtlich.

Wie man sieht, steht das Gefundene mit dem nach BERNSTEIN Berechneten in bestem Einklang, wogegen die nach v. DUNGERN-HIRSCHFELD berechneten Zahlen mit dem Ermittelten absolut unvereinbar sind, wenn man nicht eine Anzahl recht subjektiver Hilfshypothesen konstruiren will.

Tabelle 2.

## Die prozentische Verteilung der Nachkommenschaft in AB-Ehen.

	Ehen	Prozent von Kindern			
		O	A	B	AB
Berechnet v. DUNGERN-HIRSCHFELD	O×AB	20.4	27.6	22.1	29.9
— BERNSTEIN .....	»	—	50	50	—
gefunden.....	»	—	45.5	54.5	—
Berechnet v. DUNGERN-HIRSCHFELD	A×AB	8.7	39.6	9.3	42.3
— BERNSTEIN .....	»	—	50	20.9	29.1
gefunden.....	»	—	52.2	18.6	29.2
Berechnet v. DUNGERN-HIRSCHFELD	B×AB	9.8	13.3	32.7	44.3
— BERNSTEIN .....	»	—	23.6	50	26.4
gefunden.....	»	—	18.6	46.5	35
Berechnet v. DUNGERN-HIRSCHFELD	AB×AB	4.1	18.9	14	63.5
— BERNSTEIN .....	»	—	25	25	50
gefunden.....	»	—	(37)	(50)	(12.5)

In Ehen  $AB \times AB$  weicht das Ermittelte von dem nach BERNSTEIN zn Erwartenden zwar auch erheblich ab, da es sich hier aber nur um 8 Kinder handelt, ist die Gruppierung natürlich als ganz zufällig anzusehen.

Besonders auffällig ist ja das gänzliche Fehlen von Kindern des O-Typus und in  $O \times AB$ -Ehen auch von solchen des AB-Typus.

Hiernach erübrigte sich für mich das weitere, mühsame Einsammeln von Material.

HIRSFELD 3), der eine Zusammenstellung der bis zu dem Erscheinen seines grossen Übersichtsartikels in »WEICHARDTS Ergebnisse« (1926) in der Literatur mitgeteilten AB-Ehen sowie der diesen Ehen entstammenden Nachkommenschaft vorgenommen hat, bemerkte dazu (S. 420): »Höchst merkwürdig scheinen uns dagegen die Ergebnisse der Ehen O

mit AB. Wir finden fast zweimal so viel Ehen Vater O, Mutter AB als Vater AB, Mutter O«. Mein Material enthält auch mehr Mütter AB (25) als Väter AB (16); dies ist aber einfach darauf zurückzuführen, dass ein Teil des Materials aus Entbindungsanstalten stammt, wo der Umstand, dass die Mutter AB war, den Anlass ergab, die Blutgruppen der Kinder zu erforschen. Es ist ja möglich, dass es mit einem Teil des von HIRSZFELD aus der Literatur entnommenen Materials eine ähnliche Bewandtnis hat.

HIRSZFELD sagt weiter: »Von 106 Kindern aus den Ehen Vater O, Mutter AB stammen 19 Kinder = 18 Proz. AB-Kinder, während von den 55 Kindern, die aus den Ehen Vater AB, Mutter O stammen, kein einziges die Gruppe AB enthält«. Und ferner: »Von geburtshilflichem Material haben wir an 750 Kindern nur einmal ein Kind AB bei der Mutter O beobachtet, und zwar handelte es sich um eine Frühgeburt, das Kind wog 1900 g. SCHNEIDER bringt in seiner letzten Arbeit 7 Gruppenbestimmungen, bei welchen er eine Eklampsie feststellte, davon waren viermal Mutter O, Kind AB. OHNESORG gibt auf 250 Fälle 1 Fall Mutter O, Kind AB, RECH und WÖHLISCH 2 Fälle ohne nähere klinische Angaben. Man gewinnt daher den Eindruck, dass die Austragung der AB-Früchte in Müttern O erschwert, ja vielleicht nicht ohne pathologische Störungen überhaupt verlaufen kann«.

Hierzu ist zu bemerken, dass für Anhänger der Hypothese von 3 allelomorphen Genen ja nichts Bemerkenswertes darin liegt, dass eine O-Mutter nur sehr selten ein AB-Kind austrägt, da er geneigt sein wird, entweder die Gruppe dieser AB-Kinder oder die O-Gruppe der Mutter als irrtümlich bestimmt zu erachten. Dass aus der Verbindung Vater O × Mutter AB 19 AB-Kinder hervorgegangen sein sollen, wie

berichtet wird, erscheint schon merkwürdiger, es ist hierzu aber zu bemerken, dass 12 dieser Fälle von einem einzelnen Verfasser, LEARMONT, herrühren, der in drei Familien die sämtlichen (12) Kinder als der Gruppe AB angehörig bestimmte. Das ist so auffallend, dass man das Resultat sicher auf mangelhafte Technik oder auf Illegitimität zurückführen muss. Eine eingehende und kritische Bewertung des Materials beseitigt somit im wesentlichen das »höchst Merkwürdige«.

Wenn HIRSZFELDS Hypothese von dem Zugrundegehen der AB-Früchte in Müttern der O-Gruppe Wert haben sollte, war es erforderlich, dass bei solchen Müttern wirklich eine Neigung zu Frühgeburten oder Totgeburten vorhanden war, das ist aber nicht der Fall.

Ich habe in meinem Material sorgfältige Nachfrage nach Früh- oder Totgeburten gehalten, habe aber kein höheres Prozent gefunden als bei Frauen im allgemeinen. Als Kuriosum mag angeführt werden, dass von einer AB-Mutter in der Ehe mit einem Manne der A-Gruppe 14 Kinder geboren wurden (8 A + 6 AB), die alle am Leben sind, nie eine Früh- oder Totgeburt.

Letalfaktoren sind allerdings bekannt, aber einmal pflegen sie nur in homozygotem Zustande töglich zu wirken (und davon kann ja nicht die Rede sein), und zum anderen muss man, wenn die Mutmassung überhaupt Wert haben soll, das Zugrundegehen des Eies in irgendeinem (frühen) Stadium nachweisen, denn eine Hypothese, die nur in dem, was sie beweisen sollte, ihre Stütze findet, ist selbstredend nicht viel wert. Und so verhält es sich eben mit der HIRSZFELDSchen Hypothese.

Ebenso schwach begründet ist HIRSZFELDS Bemerkung auf S. 421: »... auch bei den Kombinationen Vater A, Mutter AB bzw. Mutter A, Vater AB hat man den Ein-

druck, dass die Kinder AB häufiger von der Mutter AB stammen (38.4 Proz.) als von dem Vater AB (23.6 Proz.)». Die Zahlen, um die es sich handelt, sind nicht gross (nämlich 25 AB-Kinder von 65 (38.4 Proz.) bzw. 13 AB-Kinder von 55 (23.6 Proz.)), und der geringe Unterschied beruht höchst wahrscheinlich nur auf Zufall.

In meinem eigenen Material befinden sich zwischen 42 AB  $\times$  A-Ehen 17, wo der Vater AB ist, und hier sind 59 Kinder, von denen 21 der Gruppe AB angehören (35.6 Proz.). Ferner 25 Ehen, wo die Mutter AB ist, und hier gehören 12 von den 54 Kindern (d. h. 22.2 Proz.) zur Gruppe AB. Man beobachtet hier also eine Überlegenheit in entgegengesetzter Richtung, die aber mutmasslich auch auf Zufall beruht.

Eine nüchternere Bewertung der verfügbaren Zahlen, und insbesondere natürlich der in meinem eigenen Material enthaltenen, muss somit ergeben, dass in der Anzahl AB-Kindern, je nachdem die Mutter der einem oder anderen Blutgruppe angehört, keine Verschiebung stattgefunden hat. Was speziell die nach v. DUNGERN-HIRSZFELDS Erbhypothese allzu geringfügige Anzahl AB-Nachkommenschaft anbelangt (in meinem Material erwiesenermassen nur ein ausserehelich geborenes Kind), findet dieselbe ihre natürliche Erklärung darin, dass die Hypothese mit den wirklichen Verhältnissen nicht übereinstimmt, weshalb die wenigen AB-Kinder entweder als ein Ausdruck für Fehlbestimmung oder als Früchte von »Illegitimität« (der Vater in Wirklichkeit nicht zu O, sondern zu einer anderen Gruppe gehörig) zu betrachten sind.

Merkwürdig genug lässt HIRSZFELD den anderen Umstand bei der in der Literatur angegebenen Gruppenverteilung der Nachkommenschaft in AB  $\times$  O-Ehen, nämlich dass Kinder der O-Gruppe auch allzu sparsam vertreten sind, unerwähnt.

Hier kann doch billig nicht die Rede davon sein, dass eine Frau der O-Gruppe ein für die Entwicklung eines Embryos der gleichen Gruppe (O) ungünstiges Milieu sei. Betrachtet man aber HIRSZFELDS zusammenfassende Tabelle (12b, S. 403), so bemerkt man, dass in Ehen Vater O  $\times$  Mutter AB sich 106 Kinder befinden, von denen 11 (10.4 Proz.) zur Gruppe O gehören, und in Ehen Mutter O  $\times$  Vater AB 55 Kinder mit nur einem O-Kind (1.8 Proz.). In meinem eigenen Material von 353 Kindern, welches 100 AB-Ehen mit 275 Kindern, sowie 78 Kinder umfasst, von denen nur die Gruppe des AB-Elters bekannt ist, befindet sich kein einziges O-Kind. Diese Zahlen im Verein mit den in den letzten Jahren von anderen Verfassern (besonders SCHIFF 5), SIEVERS 7), FURUHATA 8), MORVILLE 10) gemachten Untersuchungen lassen nur die eine annehmbare Schlussfolgerung zu, dass O-Kinder als Nachkommenschaft von Verbindungen, deren einer Partner der Gruppe AB angehört, nämlich überhaupt nicht vorkommen. Die wenigen in der Literatur geschilderten, die fast ausnahmslos vor 1924<sup>1</sup> erschienenen Berichten über O-Kinder entnommen sind, sind sicher in erster Linie auf die Verwendung zu schwacher Anti-Sera, eventuell in Verbindung mit geringer Blutempfindlichkeit, zurückzuführen.

SCHIFF 5) führt in seinem auf Veranlassung der »Deutschen Gesellschaft für gerichtliche und soziale Medizin« am 23. September 1926 in Düsseldorf gehaltenen, referirenden

<sup>1</sup> FURUHATA, ICHIDA & KISHI 8) (1927) haben zwar ein Kind der O-Gruppe in einer Ehe O  $\times$  AB. Zwischen den 77 Kindern aus 24 Ehen gehören ausser dem einen O-Kinde 35 übrigens zur Gruppe A, 41 zur Gruppe B, aber keines zur Gruppe AB — was mit der einen Ausnahme also den nach BERNSTEIN zu erwartenden 50 Proz. jeder der beiden Gruppen A und B sehr gut entspricht. In diesem einen abweichenden Falle ist die Mutter allerdings O, der Ehemann AB. Die Illegitimität ist also nicht abzuweisen, was möglich wäre, wenn die Mutter AB gewesen wäre.

Vortrag an, dass die O-Gruppe zwischen 103 in AB  $\times$  O-Ehen erzeugten Kindern mit 2.9 Proz. und die AB-Gruppe mit 1.9 Proz. vertreten war, während der Rest zur A- bzw. zur B-Gruppe gehörte (46.6 bzw. 48.5 Proz.). Soweit aus dem Bericht zu ersehen ist, umfasst SCHIFFS Material nicht nur eigene, sondern auch von anderen Forschern ausgeführte Untersuchungen. Unter allen Umständen tritt er BERNSTEINS Hypothese unbedingt bei, denn er sagt (S. 389): »Die Vererbung der Blutgruppen erfolgt nach den MENDEL-schen Regeln und zwar entsprechend der Erbhypothese von BERNSTEIN. Mit Ausnahmen gegen diese Erbregeln ist bei technisch einwandfreier Untersuchung praktisch nicht zu rechnen. Die Zahl der verfügbaren Beobachtungen ist so gross, dass das Genschema von BERNSTEIN nach dem heutigen Stande der Wissenschaft auch vor Gericht Verwendung finden darf«.

Wenn man in Betracht zieht, dass ausser dem von SCHIFF 5) gesammelten Material auch dass der Japaner FURUHATA, ICHIDA & KISHI 8), ebenso wie SIEVERS' 7), MAYERS 9) und MORVILLES 10) Material in die gleiche Richtung weisen wie das meinige, so erübrigen sich weitere Versuche, die von v. DURGERN & HIRSCHFELD geäusserte Anschauung von zwei voneinander unabhängigen Genenpaaren durch Aufstellung von mehr oder weniger gewagten Hilfshypothesen aufrechtzuerhalten.

FURUHATA, ICHIDA & KISHI 8) wollen ihr erstes Erbschema ohne Kenntnis des BERNSTEINSchen, mit dem es übereinstimmt, ausgearbeitet haben. Ohne auf die Prioritätsfrage näher einzugehen, sei hier nur betont, dass BERNSTEIN sein System Mitte des Jahres 1924 darlegte, wogegen die erste Mitteilung der Japaner vom November 1925 datirt. Zwischen den AB-Ehen befanden sich 24 AB  $\times$  O, 17 AB  $\times$  A,

$20\ AB \times B$  und  $3\ AB \times AB$ . Nach der modifizirten »Classification« der Verfasser gibt es 3 allelomorphe Genen, nämlich ab, Ab und aB, wobei A und B die für das Entstehen der entsprechenden Blutkörperchenrezeptoren dominirenden Genen sind; a bzw. b sind die rezessiven Genen für die Bildung des  $\alpha$ - bzw.  $\beta$ -Agglutinins.

Abgesehen von den (nicht besondere glücklich) gewählten Bezeichnungen a und b (die mit Rücksicht auf die übliche Erblichkeitsterminologie die A und B entsprechenden, allelomorphen rezessiven Genen sein sollten), ist es an und für sich nicht ganz verständlich, warum von 3 allelomorphen Genen, die, wie gesagt, ab, Ab und aB genannt werden, gesprochen wird. Es wäre zweckmässiger, anzunehmen, Agglutininentwicklung und Rezeptorenmangel seien zwei Seiten einer und derselben Sache, deren genotypische Grundlage mit den drei von BERNSTEIN angeführten Genen ausgedrückt sei.

Völlig unverständlich aber wird die Meinung der japanischen Forscher, wenn sie sagen: »But there is possibility of crossing over, where types I ( $\circ$ : O) and IV ( $\circ$ : AB) children would be born of parents of types I and IV. The type IV  $\frac{Ab}{aB}$  is divided into Ab and aB, but if it is divided into AB and ab, then it is possible to have children of  $\frac{AB}{ab}$  and  $\frac{ab}{ab}$  or the types I and IV. What MORGAN observed in Drosophila<sup>1</sup>, could be found in human blood, is the point which presently interests us the most«.

Wenn A und B allelomorph sind, können sie ja nie in demselben Chromosom enthalten sein<sup>2</sup>, und kein crossing

<sup>1</sup> Drosophila melanogaster = Bananenfliege.

<sup>2</sup> Dass ab, Ab und AB übrigens nach Ansicht der Japaner allelomorph sein können, ist wohl nur denkbar dadurch, dass die beiden zusammengehörigen Buchstaben so fest zusammengekoppelte Genen darstellen, dass

over wird dies je bewirken können. Nur wenn A und B nicht allelomorph sind, könnte die Rede davon sein, dass sie sich durch crossing over in dem nämlichen Chromosom-partner zu vereinen vermöchten, in dem Falle würden die neuen Rekombinationen künftig aber gekoppelt sein und müssten als Nachkommenschaft (abgesehen von erneutem crossing over) nur AB- und O-Kinder (durch AB  $\times$  O-Ehen) geben, das steht aber mit der Erfahrung in offnem Widerstreit.

Bezüglich der für die Entscheidung in Paternitätsprozessen sich ergebenden Konsequenzen wurde oben bereits erwähnt, dass beide Hypothesen (v. DUNGERN-HIRSCHFELDS sowohl als auch BERNSTEINS) zu völlig gleichen Schlussfolgerungen in bezug darauf führen müssen, ob ein als Vater bezeichneter Mann der Vater des Kindes einer bestimmten Frau sein könne, wenn die Gruppe AB weder durch die Mutter noch durch den angeblichen Vater repräsentirt ist, d. h. also in allen jenen Fällen, wo die Mutter O, A oder B, und der angebliche Vater O, A oder B ist. Aber auch in Fällen, wo die Gruppe AB entweder bei der Mutter, dem Kinde oder bei dem angeblichen Vater ermittelt wird, wird man in vielen Fällen die gleiche Antwort erhalten, gleichviel welche Erbhypothese man zugrunde legt. Nur wo die Mutter — unabhängig davon, welcher Gruppe sie selbst angehört — ein Kind der Gruppe O gebiert und der Vater sich als »AB« erweist, kommen die beiden Hypothesen in Konflikt, weil ein Kind der O-Gruppe nach v. DUNGERN-HIRSCHFELDS Hypothese wohl einen Elter (also auch einen Vater) der AB-Gruppe haben kann, nach BERNSTEIN aber

sie nie getrennt werden; in dem Falle ist ja aber gar kein Grund vorhanden, sie mit mehr als einem Buchstaben (R, A, B) = BERNSTEIN, zu bezeichnen.

nicht. Das gleiche gilt, wenn das Kind zur Gruppe AB gehört und der angebliche Vater als Gruppe O ermittelt wird, denn nach BERNSTEIN können A und B nicht beide von der Mutter herstammen. Der dementsprechende Fall, dass ein AB-Kind von einer Mutter der O-Gruppe geboren wird (Vater AB), sollte nach BERNSTEIN nicht vorkommen können.

In allen den anderen Fällen unterscheiden die beiden Systeme sich prinzipiell nicht voneinander, sondern — in gewissen Fällen — nur in einer prozentisch verschiedenen Verteilung der Häufigkeit der möglichen Nachkommenschaftsgruppen. Da jeder einzelne Fall ja aber isolirt beurteilt werden muss, ist dies ohne Belang.

Die Zeit dürfte jedoch nicht mehr fern sein, wo die endgültige Entscheidung getroffen werden kann. Dass v. DUNGERN-HIRSCHFELDS Hypothese nicht richtig sein kann, dürfte bereits als erwiesen anzusehen sein. Es liegt in der Natur der Sache, dass es überaus schwierig ist, zu entscheiden, ob BERNSTEINS Formel die entgültige werden wird; es sind aber gewichtige Anhaltspunkte vorhanden, die dafür sprechen, und zwischen den bisherigen, mit der gerichts-medizinischen Entscheidung vor Augen vorgenommenen und deshalb als besonders sorgfältig ausgeführt zu erachtenden Proben befinden sich meines Wissens keine Abweichungen. Dass solche ganz vereinzelt vorkommen mögen, versteht sich von selbst, denn ein »illegitimer« Vater muss der Nachkommenschaft hin und wieder das Gepräge geben.

Ich bin, ebenso wie SCHIFF 5), der Ansicht, dass die BERNSTEINSche Erbformel jetzt schon auch vor Gericht als Grundlage zur Verwendung kommen darf.

---

### Zusammenfassung.

Zweck der Untersuchung war, zur Entscheidung der Frage beizutragen, ob BERNSTEINS Hypothese von der Existenz dreier allelomorpher Blutgruppengenen (A, B, R) richtig ist.

Dazu wurden Blutgruppenbestimmungen bei der Nachkommenschaft aus AB-Ehen benutzt. Das gesammelte Material bestand aus 275 Kindern in 100 AB-Ehen nebst 78 Kindern von AB-Vater oder -Mutter (wo der eine Elter unbekannt war).

Das Resultat war folgendes: Zwischen den insgesamt 353 Kindern wurde kein einziges vom O-Typus gefunden und zwischen 110 Kindern aus 43 AB  $\times$  O-Ehen wurden nur Kinder vom A- und B-Typus gefunden, und zwar annähernd 50 Proz. jeder der beiden Arten (50 und 60).

Das Resultat steht mithin mit dem nach BERNSTEIN theoretisch zu erwartenden vollkommen im Einklang, dagegen ist es mit der Annahme von zwei voneinander unabhängigen Genenpaaren (v. DUNGERN & HIRSCHFELD) völlig unvereinbar.

Es wurde zwischen AB-Müttern keine grössere Häufigkeit von Früh- oder Totgeburten gefunden als zwischen anderen Frauen.

Die jüngst von FURUHATA, ICHIDA & KISHI mitgeteilte »Modifikation« der Hypothese BERNSTEINS vermag nach Ansicht des Verfassers einer ernsthaften Kritik nicht standzuhalten.

---

## LITERATUR

1. v. DUNGERN & HIRSCHFELD, L., Über Nachweis und Vererbung biochemischer Strukturen. Zeitschr. f. Immunitätsforschung u. exp. Therapie. 1910, **4**. S. 551. Ebenda: **6**. S. 284.
2. BERNSTEIN, F., Ergebnisse einer biostatischen zusammenfassenden Betrachtung über die erblichen Blutstrukturen. Wiener klin. Woch. 1924, **33**. S. 1495. — Zeitschr. f. induktive Abstammungs- u. Vererbungslehre. 1925, **37**. S. 237.
3. HIRSFELD, L., Über die Konstitutionsserologie im Zusammenhang mit der Blutgruppenforschung. WEICHARDTS Ergebnisse der Hygiene, Bakteriologie, Immunitätsforschung u. experimentellen Therapie, 1926. Bd. 8, S. 367.
4. THOMSEN, O., Recherches sur l'hérité des types sanguins isoagglutinants (groupes sérologiques). C. r. S. B. 1927, **96**. S. 1469. u. 1928, **98**. S. 1270.  
— Konstitutionseigentümlichkeiten im Blute mit besonderem Hinblick auf die Paternitätsfrage. Deutsche Zeitschr. f. d. ges. gerichtl. Med. 1927, **10**.
5. SCHIFF, Die Blutgruppen und ihre Anwendung vor Gericht. Deutsche Zeitschr. f. d. ges. gerichtl. Med. 1927, **9**. S. 369.
6. STRENG, O., Eine Völkerkarte. Acta soc. med. fennicae »Dodecim« 1926, 8.
7. SIEVERS, O., Studier över isoagglutinationen med särskild hänsyn till blodgruppernas fördeling inom svenska Finland. Bidrag till kännedom om Finlands natur och folk, 1927. H. 81. Nr. 1. 152 Seiten.
8. FURUHATA, ICHIDA & KISHI, The Japan Medical World. 1927. **7**.
9. MAYSER, Deutsche Zeitschr. f. d. gesamte gerichtl. Med. 1927, **10**. S. 638.
10. MORVILLE, P., Undersögelser over Isohämagglutininer hos Mödre og Nyföde. Kopenhagen 1928. Habilitationsschrift, 148 Seiten.
11. JOHANNSEN, ERIK W., A classification of cancer patients according to their blood groups and some investigations concerning isohemagglutination. Acta pathologica et microbiologica Scandinavica 1927, IV. p. 175.

Forelagt paa Model den 27. April 1928.  
Færdig fra Trykkeriet den 30. Juni 1928.

# BIOLOGISKE MEDDELELSER

UDGIVNE AF

## DET KGL. DANSKE VIDENSKABERNES SELSKAB

### 4. BIND (KR. 18,55):

Kr. Ø.

1. JENSEN, P. BOYSEN: Studien über den genetischen Zusammenhang zwischen der normalen und intramolekularen Atmung der Pflanzen. 1923 .....	1.10
2. MÜLLER, P. E.: Bidrag til de jydske Hedesletters Naturhistorie. Karup Hedeslette og beslægtede Dannelser. En pedologisk Undersøgelse. Med 1 Kort. Avec un résumé en français. 1924 .....	8.25
3. LINDHARD, J.: On the Function of the Motor End-Plates in Skeletal Muscles. 1924 .....	1.00
4. BOAS, J. E. V.: Die verwandtschaftliche Stellung der Gattung <i>Lithodes</i> . (Med 4 Tavler). 1924 .....	2.35
5. BÁRÐARSON, GUÐMUNDUR G.: A Stratigraphical Survey of the Pliocene Deposits at Tjörnes, in Northern Iceland. With two maps. 1925 .....	9.75
6. ANKER, JEAN: Die Vererbung der Haarfarbe beim Dachshunde nebst Bemerkungen über die Vererbung der Haarform. 1925 .....	2.25

### 5. BIND (KR. 19,25):

1. RAUNKIÆR, C.: Eremitageslettens Tjørne. Isoreagentstudier. I. 1925.....	2.50
2. PETERSEN, C. G. JOH.: Hvorledes Hvalerne bærer sig ad med at svømme. 1925.....	0.50
3. BØRGESEN, F.: Marine Algæ from the Canary Islands, especially from Teneriffe and Gran Canaria. I. Chlorophyceæ. 1925.....	7.35
4. KRABBE, KNUD H.: L'organe sous-commissural du cerveau chez les mammifères. Avec XVII planches. 1925 .....	5.70
5. RAUNKIÆR, C.: Nitratindholdet hos Anemone nemerosa paa forskellige Standpladser. 1926 .....	1.80
6. BOAS, J. E. V.: Zur Kenntnis symmetrischer Paguriden. 1926 .....	3.40
7. BOAS, J. E. V.: Zur Kenntnis des Einsiedlerkrebses Paguopsis. 1926 .....	1.60
8. SCHMIDT, S.: Om reaktionen mellem toksin og antitoksin (difteri). 1926 .....	1.75
9. MADSEN, TH. og SCHMIDT, S.: Om »Aviditeten« af Difteriserum. 1926 .....	1.10

### 6. BIND (KR. 18,10):

1. LUNDBLAD, O.: Zur Kenntnis der Quellenhydracarinen auf Møens Klint nebst einigen Bemerkungen über die Hydracarinen der dortigen stehenden Gewässer. Mit 7 Tafeln und 5 Textfiguren. 1926 .....	5.00
---	------

	Kr. Ø.
2. BØRGESEN, F.: Marine Algæ from the Canary Islands, especially from Teneriffe and Gran Canaria. II. Phæophyceæ. 1926 ..	6.00
3. OSTENFELD, C. H.: The Flora of Greenland and its Origin. 1926 ..	3.35
4. FIBIGER, JOHANNES and MØLLER, POUL: Investigations upon Immunisation against Metastasis Formation in Experimental Cancer. With 5 plates. 1927 ..	2.75
5. LIND, J.: The Geographical Distribution of some Arctic Micromycetes. 1927 ..	1.50
6. BØRGESEN, F.: Marine Algæ from the Canary Islands, especially from Teneriffe and Gran Canaria. III. Rhodophyceæ. Part 1. Bangiales and Nemalionales. 1927 ..	4.50
7. LINDHARD, J.: Nogle Undersøgelser over den respiratoriske Kvotient under kortvarigt Muskelarbejde. 1927 ..	1.00

7. BIND (under Pressen):

1. RAUNKIÆR, C.: Dominansareal, Artstæthed og Formationsdominanter. 1928 ..	1.75
2. PETERSEN, C. G. JOH.: On some Biological Principles. 1928 ..	2.00
3. VIMTRUP, BJ.: Undersøgelser over Antal, Form, Bygning og Overflade af Glomeruli i Nyren hos Mennesker og nogle Patte-dyr. 1928 ..	1.30
4. BENSLEY R. R. og VIMTRUP, BJ.: Undersøgelser over de Rouget'ske Cellers Funktion og Struktur. En Metode til elektiv Farvning af Myofibriller. 1928 ..	1.00
5. THOMSEN, OLUF: Die Erblichkeit der vier Blutgruppen des Menschen, beleuchtet durch 275 Nachkommenschaftsindividuen in 100 AB (IV)-Ehen (nebst 78 Kindern, von denen nur der eine (AB)-Elter bekannt ist). 1928 ..	1.00

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab.  
Biologiske Meddelelser **VII**, 6.

---

# THE ASSAY OF INSULIN ON RABBITS AND MICE

BY

A. KROGH AND A. M. HEMMINGSEN



KØBENHAVN

HOVEDKOMMISSIONÆR: ANDR. FRED. HØST & SØN, KGL. HOF-BOGHANDEL  
BIANCO LUNOS BOGTRYKKERI

1928

Pris: Kr. 0,70.

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

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

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

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

---

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab.  
Biologiske Meddelelser **VII**, 6.

---

# THE ASSAY OF INSULIN ON RABBITS AND MICE

BY

A. KROGH AND A. M. HEMMINGSEN



KØBENHAVN

HOVEDKOMMISSIONÆR: ANDR. FRED. HØST & SØN, KGL. HOF-BOGHANDEL  
BIANCO LUNOS BOGTRYKKERI

1928



Owing to the almost complete lack of knowledge regarding the chemical composition of the active principle in insulin preparations no means have so far been found of determining the potency of a sample of insulin in terms of a chemical reaction. It is necessary, therefore, to resort to biological methods using as indicators the most marked symptoms following the administration of insulin. The observation that insulin causes a fall in the blood-sugar in normal animals and that collapse or convulsions appear when the blood-sugar has fallen to a certain low level, has led to the development of blood-sugar tests and convulsive dose tests. These criterions also suggest a means of establishing a unit of potency in terms of an animal reaction, but the considerable fluctuations of sensitivity in the animals has made this impossible, and the international unit has therefore been defined in terms of an exact weight of a standard preparation. The blood-sugar tests have been preferred by many workers because of the parallelism existing between the degree of hypoglycæmia in normal animals and the therapeutic effect in diabetic organisms, while the obvious simplicity of using convulsions as an indicator has led others to adopt the convulsive dose tests. We have made use of both kinds of tests and paid special attention to a comparison of their results. Like other workers engaged in insulin standardisation we have been much embarrassed by the wide range of variation in sensitivity shown by different individuals of the same species

and the sudden fluctuations in the average sensitivity which may affect the whole stock of animals at a time. We have spent much time in investigating the cause of the difficulties, but with slight success. Various systems of procedure have been tried in order to overcome the difficulties and at the present time the methods described in the following are considered most adapted to the purpose.

### 1. Rabbit blood-sugar test.

For the estimation of insulin on rabbits we have adopted with some minor modifications the method described by MARKS (1). It depends on the fact, that the hypoglycæmic action of insulin within certain limits is proportional to the dose, when measured as the average fall of the blood-sugar over a period of five hours following the injections. Our essential modification is the use of the average of the first and final values of the blood-sugar as the base-line, instead of the initial value only, as used by MARKS. The other modifications are only slight as it will be evident from the following.

We used rabbits weighing about 2 kilos. They were fed on oats and beet-roots and starved for 24 hours before each experiment. The insulin solutions used for the injections contained, what was assumed to be 2,5 unit per cc, and the dose given subcutaneously was 0,2 cc per kilo body weight ( $\frac{1}{2}$  unit per kilo).

For the purpose of comparing the potency of two insulin preparations each preparation was injected on a group of five rabbits in doses assumed to be equivalent. After an interval of two or three days the experiment was repeated on the same rabbits with reversal of the groups. The number of animals used generally seemed sufficient to se-

cure about the same average sensitivity of the group during the period of assay, and by way of reversal we endeavoured to eliminate the difference of sensitivity in the two groups. If the average sensitivity of the groups shows fluctuations during the period of assay, these generally affect the whole stock of animals in the same way, and consequently they will be eliminated by the reversal. On the other hand in case the sensitivity varies differently in the two groups, this may give rise to errors, which can only be reduced by repetition of the estimation.

For the estimation of the blood-sugar the method of HAGEDORN and NORMAN-JENSEN (2) was used.

A sample of blood for the estimation of the normal fasting blood-sugar was taken half an hour before the injection and further samples every hour subsequently, until six samples had been obtained. At the time of the last sample the blood-sugar has returned to the normal level, and the average of the first and the last sample was considered as the normal blood-sugar. The difference between this average and the average of the other four samples was considered as the effect of the dose injected. The effect of each preparation is evaluated by averaging the effects on each of the five rabbits. The ratio of the effects of the two preparations directly gives the ratio of their potency. In table I. such an experiment and the way of calculating the result is described in detail. As the numerical value of the ratio is the only thing we wish to know, we need not calculate the averages but only sum up the figures as described in the table.

As a trial of the method we instituted a series of comparisons between various amounts of the same preparation and found the results summarized in table II.

Table

Designation of Rabbits	Weight of Rabbits in grs.	cc in- jected	Date of Experi- ment	Pre- $10^3 \times$ percentage		
				$\frac{1}{2}$ hour before injec- tion	$\frac{4}{2}$ hours after injec- tion	$\frac{1}{2}$ hour after injec- tion
No. 1 white; long ears.....	1930	0,385	12/4-26	96	94	92
- 2 white.....	2100	0,42	—	91	92	89
- 3 black.....	1900	0,38	—	89	92	49
- 4 white.....	2320	0,465	—	96	96	71
- 5 grey.....	2150	0,43	—	100	98	89
- 6 white; long ears.....	2100	0,42	15/4-26	94	92	82
- 7 black.....	2160	0,43	—	91	92	60
- 8 greyish brown.....	2225	0,445	—	100	96	60
- 9 white.....	2370	0,475	—	100	96	85
- 10 black.....	1930	0,385	—	100	98	60
				957	946	737
				Sum $\times 2 = 3806$		

Differ-

$$\frac{\text{potency of Preparation 1}}{\text{potency of Preparation 2}} =$$

Table II.

True ratio of doses ..... 1,33 1,50 1,59 1,33 1,00

Ratio found by test ..... 1,35 1,59 1,59 1,30 1,01

It is obvious from the table, that reliable results can be obtained, even when the doses of the two preparations under comparison differ considerably. In other stocks of rabbits however the proportionality of effect to dosage might perhaps be less exact, and it is recommended, therefore, to adjust the doses so as to be as nearly as possible equivalent, and neither of them must exceed  $\frac{3}{4}$  unit per kilo, because with larger doses the effects are no longer proportional to the dose. When the experiment is repeated on another batch of rabbits, generally the same result is obtained, as will

## I.

Preparation 1.			Preparation 2.						
of blood-sugar			Date of Experiment	10 <sup>8</sup> × percentage of blood-sugar					
1½ hours after injection	2½ hours after injection	3½ hours after injection		½ hour before injection	4½ hours after injection	½ hour after injection	1½ hours after injection	2½ hours after injection	3½ hours after injection
82	100	96	15/4-26	100	96	82	85	89	94
85	96	94		—	96	94	71	91	98
60	96	92		—	98	96	46	64	85
78	96	94		—	96	100	78	87	94
100	101	100		—	110	105	100	92	100
82	82	87		12/4-26	89	91	49	64	71
74	78	85		—	103	100	46	56	85
67	85	89		—	101	100	50	53	96
74	89	96		—	100	96	53	64	100
71	94	92		—	92	96	47	64	96
773	917	925		985	974	622	720	885	954
Sum: 3352				Sum 2× = 3918		Sum: 3181			
ence: 454				Difference: 737					

$$\frac{454}{737} = 0,615$$

be seen from table III, where a series of double estimations is presented.

Table III.

1,33	1,21	1,09	1,08	1,09	1,14	1,24	1,08	1,16	1,03	1,17	1,23	1,19
1,30	1,18	1,05	0,97	1,06	0,93	1,22	0,98	0,96	1,02	0,85	1,04	1,12
Diff....	0,03	0,03	0,04	0,11	0,03	0,21	0,02	0,10	0,20	0,01	0,32	0,07

By means of the difference between double estimations we can make out the mean error of a single estimation by the formula  $\mu = \sqrt{\frac{\sum d^2}{2s}}$ , where  $d$  is the difference between a pair of estimations,  $s$  the number of differences. The mean error is found to be 0,099. In the cases presenting very large divergence there has possibly been a different varia-

tion in sensitivity in the two groups of rabbits used for one or both of the estimations.

As a rule we use the average of two estimations for a complete assay, and accordingly 4 experimental days will be required for it.

## 2. Mouse convulsion test.

The mouse test used by us has already been published (3), and we therefore only recapitulate the chief points of it.

The mice are fed on a standard diet and starved  $1\frac{1}{2}$  hour before the test. For the test each mouse, regardless of the weight, is subcutaneously injected with  $\frac{1}{4}$  cc of a suitably diluted solution of the insulin and placed in a cylindrical glass jar (battery jar 16 cm high and 10 cm in diameter) on the shelves of a large incubator with glazed doors so as to allow regular inspection. The air in the incubator is mixed by an electric fan so as to maintain the same temperature (within about  $1^{\circ}$ ) throughout.  $30^{\circ}$  is selected as being high enough to allow the convulsions to develop, while not itself visibly affecting the mice.

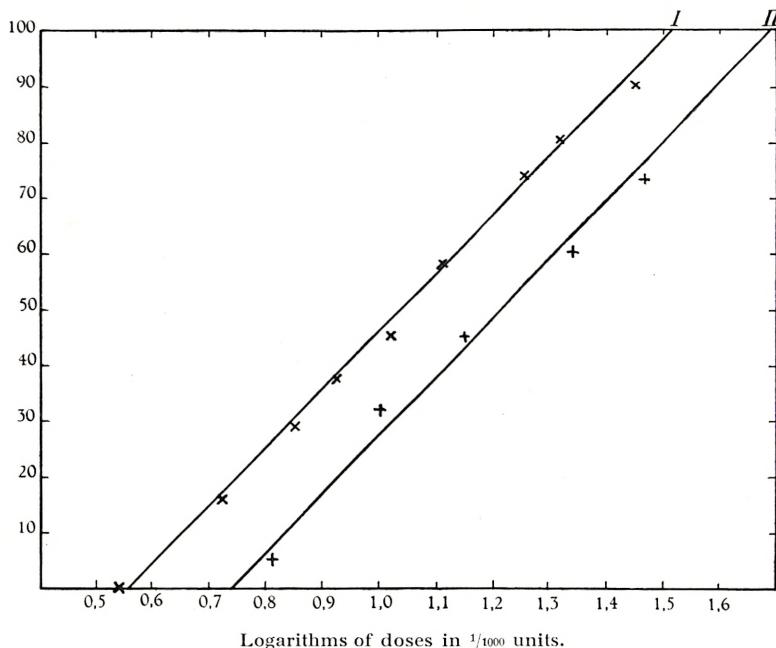
Mice, which are affected (*A*), generally become very quiet, sitting still most of the time with curved back and drooping head. The legs, and especially the hind legs, become slightly paralysed, they slide out from the body on the smooth bottom of the glass jar, and remain for considerable periods in unnatural positions. At this stage the eyes are usually widely open, and some exophthalmus is a frequent symptom. This is usually even more pronounced in the second stage (*AA*), when the mouse is sprawling on the belly with almost completely paralysed hind legs, and often with the tail elevated to a more or less vertical position. This stage may, usually after some re-

missions, pass directly into a stage of collapse (*C<sub>1</sub>*), in which the mouse lies motionless on the belly or on the side, and is unable to raise itself when put on its back, but more often the collapse is broken at intervals or on any provocation (e. g. attempts to move) by violent convulsions (*C<sub>n</sub>*). When a mouse is collapsed or convulsions appear, a subcutaneous injection of  $\frac{1}{2}$  cc 10 per cent glucose is given. By this treatment very few mice are lost, and the same animals can be used for three days in the week over a period of 1 or 2 months.

The assay is carried out by a series of tests, in each of which about 160 mice with a weight dispersion of 4 gr. are used. One half of the number are injected with various doses of the standard preparation, while the other half receive doses supposed to be of the same strength of the substance under assay. These tests are repeated until the accuracy deemed necessary has been obtained. The number of mice showing unmistakable symptoms in each test are noted. Most of these attain the stage of collapse or convulsions, but also those recovering after manifestation of the other unmistakable symptoms are taken into account. The result is obtained as follows. The percentage numbers of mice showing unmistakable symptoms at each concentration employed are worked out and plotted as in the figure with the logarithms of the doses as abscissæ and the percentage of mice affected as ordinates. The relation is seen to be linear. Through the points determined for the standard preparation only one straight line can be drawn, and the points obtained from the unknown sample are very well represented by the straight line given. If the assumption regarding the strength of the preparation under test had been correct, the two lines should be identical. In

the example here given, we have on purpose taken a case, in which the assumption (20 units per mg.) is very far from being correct, and as we must expect a constant proportion between the doses assumed for the unknown preparation

Percentage of mice affected



I, Curve of Standard Preparation. II, Curve of unknown Preparation assumed to be 20 units per mg.

and those giving the identical percentage number of mice affected in the standard line, the same percentage number of mice affected must be represented by a constant logarithmic difference, that is the two straight lines must be parallel.

The horizontal distance between the two lines is  $\log x = 0,175$ , and we obtain the strength of the unknown by subtracting  $\log 20 - \log x = 1,301 - 0,176 = 1,125$ ; Antilog.  $1,125 = 13,34$  units per mg.

The mean error of this result can be made out in the

usual way by measuring the horizontal distance of each point from the corresponding line. When we have the mean error on the standard line  $\epsilon$  and on the line for the preparation under assay  $\epsilon_1$ , the mean error of the result is  $e = \sqrt{\epsilon^2 + \epsilon_1^2}$ . In the case under discussion we have  $\epsilon = 0,006$ ,  $\epsilon_1 = 0,014$  and  $e = 0,015$ . This figure is a logarithm, and we have the number of units per mg for the unknown preparation: Antilog  $1,125 \pm 0,015 = 13,34 \pm 0,46$ , that is a mean error of  $\pm 3,5$  per cent.

Instead of using the graphical method here described, the parallel lines and their horizontal distance can be worked out arithmetically by the method of least squares.

When changes in the sensitivity of the whole stock of mice make their appearance during a determination of this kind, the single tests must be treated separately in a way similar to that described, and the average of these single determinations is calculated. The mean error of a single test usually is about 12 per cent, but varies according to the dispersion of sensitivity, which is graphically expressed by the inclination of the straight line. When the mean error  $\mu$  of the single determinations is varying, allowance must be made for this when calculating the average by giving the determinations a weight  $p$  proportional to  $\frac{1}{\mu^2}$ .

Furthermore the mean error of the average must be calculated from the formula  $\sqrt{\frac{1}{\mu^2}}$  or  $\sqrt{\frac{[p \cdot d^2]}{[p] (n-1)}}$  where  $d$  is the deviation of a single determination from the average. The mean error calculated from the two formulas may differ in the special case, but comparisons from a large series of determinations show, that they are identical on an average.

The demonstration that the relation of frequency of symptoms to dose injected is practically logarithmic, corresponds closely with the middle portion of the dose-mortality curves of rats found by VOEGTLIN (4) and the dose-convulsion curves of mice given by TREVAN and BOOCK (5 and 6). We consider the regions of the ordinate next to 0 and 100 per cent less suitable for the mathematical treatment, and accordingly they have been discarded from our curves. The assertion of TREVAN and BOOCK that the slope of the dose-convulsion curve is constant regardless of the variations of the average sensitivity of the mice is not supported by our experience. The very flat curve published by TREVAN and BOOCK at 29° is not found in our experiments except in cases of very large dispersion.

### 3. Comparison of the methods.

It has been asserted by LAQUEUR and GREVENSTUK (7) that the incidence of convulsions in rabbits depends not only on the insulin concentration, but also on the purity of the preparation, in the sense that impure preparations producing the same lowering of the blood sugar are more liable to produce convulsions. A relation of this kind might conceivably be present also in mice, and be the source of grave systematic errors making the purest preparations relatively too strong, as regards their therapeutic effect on the blood-sugar. We have therefore instituted a series of comparisons between the two methods described in this paper. A preparation which had been compared with the international standard by means of the mouse test, and made to correspond to the international standard with a mean error of  $\pm 5$  per cent, was compared also in five experiments on two to four rabbits each, and found to be

94, 95, 96, 96 and 99 per cent of the international unit, with an average of  $96 \pm 3,5$  per cent. We have, further, compared a pure preparation of 17 units per mg. with the corresponding concentrated extract before final purification and found, that the blood-sugar method on rabbits showed the same relative strength for the extract in proportion to the pure powder as the mouse method. In a final test we have compared the primary extract of the glands with the concentrated and purified extract. In this case the concentrated extract, which contains only a fraction of the impurities of the primary, did show a slightly higher relative concentration according to the blood-sugar method than according to the convulsive-dose method, but the difference was well within the limits of error of the determination. We can safely conclude, therefore, that there is no systematic difference, depending on purity, between the two methods.

In another paper dealing with the destructive action of temperature on insulin solutions, the concordance of the results obtained from the two methods will be demonstrated in a different way (8).

---

## LITERATURE

---

1. Publications of the League of Nations III. Health 1926. III. 7. p. 57.
  2. Biochem. Zeitschr. 135. p. 46 1923 and 137. p. 92. 1923.
  3. Publications of the League of Nations III. Health 1926. III. 7. p. 40.
  4. Public Health Reports, 1924. 39. p. 1935.
  5. Publications of the League of Nations III. Health 1926. III. 7. p. 47.
  6. Proc. Roy. Soc. B. 1927. 101. p. 483.
  7. GREVENSTUK, A. and LAQUEUR, E. "Insulin" p. 171. München, 1925. I. F. BERGMANN.
  8. KROGH and HEMMINGSEN. 1928. Bioch. Journal (in press.).
- 

Forelagt paa Mødet den 2. November 1928.  
Færdig fra Trykkeriet den 3. December 1928.





# BIOLOGISKE MEDDELELSER

UDGIVNE AF

## DET KGL. DANSKE VIDENSKABERNES SELSKAB

### 4. BIND (KR. 18,55):

Kr. Ø.

1. JENSEN, P. BOYSEN: Studien über den genetischen Zusammenhang zwischen der normalen und intramolekularen Atmung der Pflanzen. 1923 .....	1.10
2. MÜLLER, P. E.: Bidrag til de jyske Hedesletters Naturhistorie. Karup Hedeslette og beslægtede Dannelser. En pedoigisk Undersøgelse. Med 1 Kort. Avec un résumé en français. 1924 .....	8.25
3. LINDHARD, J.: On the Function of the Motor End-Plates in Skeletal Muscles. 1924 .....	1.00
4. BOAS, J. E. V.: Die verwandtschaftliche Stellung der Gattung <i>Lithodes</i> . (Med 4 Tavler). 1924 .....	2.35
5. BÁRDARSON, GUÐMUNDUR G.: A Stratigraphical Survey of the Pliocene Deposits at Tjörnes, in Northern Iceland. With two maps. 1925 .....	9.75
6. ANKER, JEAN: Die Vererbung der Haarfarbe beim Dachshunde nebst Bemerkungen über die Vererbung der Haarform. 1925 .....	2.25

### 5. BIND (KR. 19,25):

1. RAUNKLÆR, C.: Eremitageslettens Tjørne. Isoreagentstudier. I. 1925.....	2.50
2. PETERSEN, C. G. JOH.: Hvorledes Hvalerne bærer sig ad med at svømme. 1925.....	0.50
3. BØRGESEN, F.: Marine Algae from the Canary Islands, especially from Teneriffe and Gran Canaria. I. Chlorophyceæ. 1925.....	7.35
4. KRABBE, KNUD H.: L'organe sous-commissural du cerveau chez les mammifères. Avec XVII planches. 1925 .....	5.70
5. RAUNKLÆR, C.: Nitratindholdet hos Anemone nemerosa paa forskellige Standpladser. 1926 .....	1.80
6. BOAS, J. E. V.: Zur Kenntnis symmetrischer Paguriden. 1926 .....	3.40
7. BOAS, J. E. V.: Zur Kenntnis des Einsiedlerkrebses Paguropsis. 1926.....	1.60
8. SCHMIDT, S.: Om reaktionen mellem toksin og antitoksin (difteri). 1926 .....	1.75
9. MADSEN, TH. og SCHMIDT, S.: Om »Aviditeten« af Difteriserum. 1926 .....	1.10

### 6. BIND (KR. 18,10):

1. LUNDBLAD, O.: Zur Kenntnis der Quellenhydracarinen auf Møens Klint nebst einigen Bemerkungen über die Hydracarinen der dortigen stehenden Gewässer. Mit 7 Tafeln und 5 Textfiguren. 1926 .....	5.00
---	------

	Kr. Ø.
2. BØRGESEN, F.: Marine Algæ from the Canary Islands, especially from Teneriffe and Gran Canaria. II. Phæophyceæ. 1926 ..	6.00
3. OSTENFELD, C. H.: The Flora of Greenland and its Origin. 1926 ..	3.35
4. FIBIGER, JOHANNES and MØLLER, POUL: Investigations upon Immunisation against Metastasis Formation in Experimental Cancer. With 5 plates. 1927 ..	2.75
5. LIND, J.: The Geographical Distribution of some Arctic Micromycetes. 1927 ..	1.50
6. BØRGESEN, F.: Marine Algæ from the Canary Islands, especially from Teneriffe and Gran Canaria. III. Rhodophyceæ. Part 1. Bangiales and Nemalionales. 1927 ..	4.50
7. LINDHARD, J.: Nogle Undersøgelser over den respiratoriske Kvotient under kortvarigt Muskelarbejde. 1927 ..	1.00

7. BIND (under Pressen):

1. RAUNKIÆR, C.: Dominansareal, Artstæthed og Formationsdominanter. 1928 ..	1.75
2. PETERSEN, C. G. JOH.: On some Biological Principles. 1928 ..	2.00
3. VIMTRUP, BJ.: Undersøgelser over Antal, Form, Bygning og Overflade af Glomeruli i Nyren hos Mennesker og nogle Patte-dyr. 1928 ..	1.30
4. BENSLEY R. R. og VIMTRUP, BJ.: Undersøgelser over de Rouget'ske Cellers Funktion og Struktur. En Metode til elektiv Farvning af Myofibriller. 1928 ..	1.00
5. THOMSEN, OLUF: Die Erblichkeit der vier Blutgruppen des Menschen, beleuchtet durch 275 Nachkommenschaftsindividuen in 100 AB (IV)-Ehen (nebst 78 Kindern, von denen nur der eine (AB)-Elter bekannt ist). 1928 ..	1.00
6. KROGH, A. and HEMMINGSEN, A. M.: The Assay of Insulin on Rabbits and Mice. 1928 ..	0.70

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab.

Biologiske Meddelelser, **VII**, 7.

---

L'ANATOMIE MANDCHOUE  
ET LES FIGURES DE TH. BARTHOLIN,  
ÉTUDE D'ICONOGRAPHIE COMPARÉE

PAR

J. W. S. JOHNSSON



KØBENHAVN

HOVEDKOMMISSIONÆR: ANDR. FRED. HØST & SØN, KGL. HOF-BOGHANDEL  
BIANCO LUNOS BOGTRYKKERI

1928

Pris : Kr. 2,00.

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

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

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

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

---

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab.  
Biologiske Meddelelser, **VII**, 7.

---

L'ANATOMIE MANDCHOUE  
ET LES FIGURES DE TH. BARTHOLIN,  
ÉTUDE D'ICONOGRAPHIE COMPARÉE

PAR

J. W. S. JOHNSSON



KØBENHAVN

HOVEDKOMMISSIONÆR: ANDR. FRED. HØST & SØN, KGL. HOF-BOGHANDEL  
BIANCO LUNOS BOGTRYKKERI

1928



**S**ous le titre »Anatomie Mandchoue« vient de paraître une édition facsimilé du manuscrit no. II du fonds oriental de la Bibliothèque Royale de Copenhague. Elle contient une série de figures anatomiques accompagnées en partie d'un texte mandchou, traduit par le feu Prof. WILHELM THOMSEN. L'édition avait été préparée par le Dr. A. CLOD-HANSEN, à qui revient l'honneur d'avoir acquis pour le Danemark ce manuscrit précieux, mais qui, frappé par la mort, ne put mener à terme ses recherches. C'est la Bibliothèque Royale qui a pris l'initiative de l'édition, et le bibliothécaire V. MADSEN a écrit une introduction dans laquelle il retrace l'histoire de cette œuvre remarquable qui provient de l'extrême Orient et n'est pas sans relations avec notre patrie.

Aussi renvoyons-nous à cette introduction pour tout ce qui concerne l'historique du manuscrit, nous bornant à rappeler brièvement, qu'au premier abord on croyait se trouver en présence de »l'édition du Grand-Mogol« de l'Anatomie du THOMAS BARTHOLIN, vu l'identité des figures. Pourtant le Prof. E. INGERSLEV démontra qu'il n'en était pas ainsi et que cette collection de figures anatomiques était plutôt un atlas anatomique pour lequel on aurait largement utilisé les figures de Bartholin. Il ne réussit pas à élucider complètement la question, mais émit l'opinion qu'on aurait sans doute des renseignements précis, si l'on pouvait se rendre compte de l'origine de toutes les figures,

quelques-unes étant certainement de Bartholin, d'autres émanant de sources différentes. Ce qui est certain, c'est que l'empereur chinois K'ANG-HI (1662—1722) a eu l'idée de faire composer en chinois un manuel anatomique, basé sur l'anatomie de PIERRE DIONIS de 1690, mais comme il ne trouvait pas les figures de cet auteur très réussies, il désira qu'on les remplaçât par celles de Bartholin. On ignorait alors si toutes les figures provenaient de l'Anatomie danoise, et le Dr. Clod-Hansen se proposait justement de trouver l'origine des figures chinoises. Ce fut au cours de ses recherches qu'il mourut.

Sans doute l'examen des gravures du manuscrit permettra-t-il de répondre aux questions suivantes:

- 1° Existe-t-il dans le manuscrit des images dont Th. Bartholin est l'auteur?
- 2° Quelles sont les sources des autres images?
- 3° Quelles sont les sources de Th. Bartholin?

Les réponses à ces questions permettraient de déterminer les livres dont on s'est servi, lorsque l'empereur K'ang-hi ordonna la rédaction d'une anatomie chinoise sur un modèle européen<sup>1</sup>.

On voit par là que notre tâche se divise en deux parties: 1° comparaison entre les gravures chinoises et celles de Bartholin; 2° iconographie spécialement Bartholinienne. Mais avant de passer à l'examen de chaque dessin en particulier, il sera nécessaire de dire quelques mots des planches de l'atlas chinois, c'est à dire du document lui-même.

Le nombre des planches est de 90, en outre de la cou-

<sup>1</sup> INGERSLEV, E.: Nogle Bemærkninger om Bartholins Anatomi i kinesisk Omklædning. Ugeskrift for Læger 1907, 21. p. 510. BOUVET, J.: Portrait historique de l'empereur de Chine, Paris MDCXCVIII. p. 150.

verture qui porte le titre chinois. La feuille no. 11 qui ne montre aucune gravure, mais se réduit à un texte mandchou, renvoie à la planche no. 10. Des feuilles avec des figures, mais sans texte, sont au nombre de 30. Une double pagination chinoise se remarque sur un certain nombre des planches; sur les planches 1 et 3 il y en a même trois. Les planches ainsi numérotées sont: 5, 9, 15, 17, 25, 39, 47, 53, 54, 55, 57, 61, 67, 71, 76, 77, 79 et 85 (celles dont le chiffre est souligné portent deux paginations, dont l'une habituellement dans le coin supérieur gauche, l'autre à la partie moyenne du bord gauche). D'après Clod-Hansen<sup>1</sup> on trouve en classant les planches suivant la numérotation chinoise, les traces d'une classification qui répond à celle de Bartholin. Nous avons essayé de rétablir l'ordre original des planches, mais sans résultat, car quelques numéros sont douteux et la numérotation a été faite d'après des principes différents. Ce qui est sûr, c'est que la numérotation chinoise montre que les planches contenant des gravures de même système anatomique (les muscles, les vaisseaux, les nerfs, etc.) ont leurs numéros qui se suivent. Il y a incontestablement relation avec l'Anatomie de Bartholin, et cela n'a rien qui nous puisse surprendre.

La numérotation arabe des planches a été faite de nos jours par un personnage peu versé en anatomie et les planches ont été mêlées, quelques-unes sont même tournées sens dessus dessous (no. 28 et 88).

Quant aux planches prises en particulier, on notera:  
1<sup>o</sup> que les planches no. 45 et 46 contiennent chacune la moitié d'une gravure du pancréas (elle se retrouve chez Bartholin à la page 120). La feuille a été doublée et plus tard coupée (cf. l'introduction de M. V. Madsen).

<sup>1</sup> CLOD-HANSEN, A.: Skand. Archiv f. Physiologie, T. 18, 1906, p. 322.

2<sup>o</sup> que certaines gravures ont été répétées. Ainsi on trouve la même figure aux feuilles 22 et 28. Quelques fois la répétition tient à ce qu'on voulait montrer différents détails, des parties d'organes etc. Les figures de l'utérus en fournissent un exemple. Aussi les images portent-elles des signatures en lettres différentes, mais une répétition des figures peut aussi avoir lieu sans cause appréciable<sup>1</sup>. Ainsi les gravures des planches 18 et 19 (tête montrant le corps calleux et le système central nerveux) se retrouvent à la feuille 27.

Sur les feuilles 20 et 21 se trouve la même figure de la moëlle épinière, et la quatrième ventricule existe sur les feuilles 20 et 23. Le fait que ce dernier dessin est retourné semble sans aucune signification. Il faut encore observer que la gravure de Bartholin p. 119, qui représente *tum pancreatis corpus una cum novo Wirsungiano ductu, tum per idem deducta ad lienem vasa* est divisée en deux (feuille 43 en bas, feuille 60 en haut).

Les feuilles 48 et 50 montrent des images identiques des valvules conniventes, mais sur la première feuille le dessin n'est pas seulement tourné de droite à gauche, mais aussi sens dessus dessous.

La feuille 49 présente deux figures — chez Bartholin à la page 157 — de *bovis lien* et de *vasa lymphatica et sanguinea in liene ligata*. La dernière de ces figures est répétée à la feuille 60.

La gravure qui représente les organes thoraciques (Bartholin p. 413) se trouve sur les trois planches 57, 58 et 59.

<sup>1</sup> Le compte rendu de la conférence du Dr. Clod-Hansen dit de ces signatures (p. 321—322) »Die an den chinesischen Figuren angebrachten Zeichen nebst den dazugehörenden Textzeilen entsprechen wörtlich und örtlich genau den Textzeilen in Bartholins Anatomie und den auf seinen Tafeln angezeichneten Stellen«, un fait que nous n'avons pas pu constater.

La première porte des signatures et un texte mandchou, les autres n'en ont pas. Le même dessin un peu altéré (la trachée plus longue) se trouve sur la feuille 61, où il est tourné de droite à gauche. On voit ainsi, que la gravure de Bartholin n'a pas servi de modèle. Le dessin de la feuille 61 est plus petit que les autres, mais tous les dessins sont plus petits que celui de Bartholin, qui a été le modèle des figures des planches 57, 58 et 59.

La feuille 69 montre les vaisseaux rénaux et sur deux autres figures les caroncules et le rein ouvert en section médiane. Ces illustrations se retrouvent à la feuille 70, qui montre encore la vessie, les canaux déférents et les testicules (Bartholin p. 205). La feuille 69 montre aussi la capsule rénale et les figures diffèrent légèrement quant à l'arrangement des vaisseaux et des canaux excréteurs. La feuille 69 répond aux trois dessins supérieurs de Bartholin p. 179; la feuille 70 à Bartholin p. 205 avec les figures II, III, IV, V de la page 179 auxquelles est ajoutée la figure I de la page 199 de Bartholin (la vessie). La feuille 71 répond à la figure 2 de la feuille 70, mais elle porte des signatures et un texte. Il y a une différence, mais négligeable en ce qui concerne la vessie et la prostate.

La figure de la vessie ouverte, qui se trouve à la feuille 70, est répétée avec des signatures et des légères modifications à la feuille 72.

Enfin une figure de l'utérus est répétée deux fois avec des signatures et textes différents (feuille 80 et 81); en outre elle orne la partie supérieure de la feuille 84.

Sur la feuille 28 ont été ajoutés de chiffres arabes modernes 1677 (ou 1627?) et 348, chiffres sans aucun rapport avec les quatre images de cette feuille. Ils ont été tracés

par quelqu'un qui a étudié le manuscrit, et on aurait dû les effacer avant la reproduction.

Beaucoup des figures ont été dessinées dans un format différent de celui de Bartholin ou des autres originaux. Un grand nombre de dessins ont été modifiés par la suppression des organes génitaux, des seins etc., qui souvent sont seulement cachés d'une manière ou d'une autre. Cela provient sans doute de ce qu'on a donné à l'artiste des problèmes spéciaux à résoudre, par exemple de dessiner une partie d'un dessin plus grand; dans ce cas il a encadré son œuvre à son gré. On aurait pu être tenté de corriger l'anatomie de telle façon que les jeunes âmes puissent la voir sans être corrompus, mais on ne l'a pas fait. C'est ce qui apparaît clairement dans les paroles citées par Ingerslev<sup>1</sup> de l'empereur à PARENIN, paroles qui montrent la délicatesse rare de son âme: »Je vois bien, qu'il y aura à traiter des matières peu honnêtes, et qu'étant Religieux vous pourriez les omettre, ou n'en parler qu'en termes impropres, et dès-lors inutiles; c'est pour cela que je vous ai associé deux Médecins habiles, qui traiteront les matières que vous trouverez être moins convenables à votre profession: car je prétends, que l'on n'omette rien: outre que nous ne manquons pas d'expressions modestes, c'est que le public doit retirer un grand avantage de ce livre, et qu'il doit contribuer à sauver, ou du moins à prolonger la vie: ce n'est pas un livre à être montré aux jeunes gens: ainsi les figures ne doivent être vues que de ceux qui partageront avec vous le travail«.

Une foule de gravures de l'anatomie des organes génito-urinaires masculins et féminins montrent que les vœux de l'empereur furent exaucés.

<sup>1</sup> Ingerslev, I. c. p. 512. Lettres édifiantes et curieuses, écrites des missions étrangères, XVII recueil. Paris MDCCXXVI, p. 350. (Lettre du P. PARENIN, missionnaire de la compagnie de Jésus).

Les propres paroles de l'empereur nous donnent aussi l'explication des répétitions si fréquentes: »Je trouve un défaut dans vos livres qu'il faut éviter, c'est qu'ils placent les figures à la fin des chapitres, et quelque fois même à la fin du livre..... Je veux voir à chaque leçon la figure peinte, qui exprime les principes qu'on y enseigne, et s'il en faut encore parler dans la suite, il n'y aura qu'à renouveler la même figure«.

Il est extrêmement rare que les modèles aient été mal compris ou mal interprétés par les artistes chinois. Leur travail est d'habitude très précis, et ce n'est que sur la feuille 13 qu'on trouve un *f* en souvenir de la figure modèle, Bartholin p. 639.

Dans quelques rares cas les dessins sont placés si près l'un de l'autre qu'il semble qu'il n'y en a qu'un, lorsque on les regarde hâtivement. Telles les feuilles 69 et 28 comparée avec la feuille 22.

Ceux qui se proposeront de rechercher les originaux des figures de l'atlas chinois doivent se dire d'avance que le résultat sera incertain, et ceci pour plusieurs causes. L'atlas a été composé loin du Danemark, et il est impossible d'affirmer que tous les livres, employés jadis en Chine, existent dans notre bibliothèque centrale médicale, si riche que soit celle-ci et si importantes que soient ses collections de médecine ancienne. Personne ne connaît les livres qui ont été employés en Chine. Aussi c'est un peu au hasard qu'on cherche les figures originales. Encore les recherches sont-elles compliquées par ce fait qu'on ne peut pas toujours reconnaître le sujet des dessins chinois; c'est ainsi qu'une figure des planches 22 et 28 reste inexplicable. Aussi les recherches ne peuvent pas être menées à leur fin.

Dans l'édition de 1673 (1674) de l'*Anatomia renovata* Bartholin fait pour la première fois mention de quelques-unes de ses sources. C'est aussi à cette édition que nous nous tiendrons dans nos recherches. En comparant ce livre à l'atlas chinois nous pouvons établir la liste suivante des auteurs communs à l'un et à l'autre:

1. Aquapendente ..... planche 12, fig. 1.
2. Schneider ..... — 28, — 1.
3. Vesling ..... — 31; 48, fig. 3; 73; 74.
4. Casserio ..... — 33; 38: 53; 80; 81; 82.
5. Steno ..... — 35, fig. 2.
6. Meibom ..... — 35, — 3.
7. Blasius ..... — 36, — 1.
8. Pauw ..... — 36, — 2.
9. Bils ..... — 36, — 3.
10. Vésale ..... — 39: 47.
11. Malpighi ..... — 40; 58, figg. 3, 4, 5.
12. Paulli, J. H. ..... — 43.
13. de Graaf ..... — 45; 46; 76; 78.
14. Highmore ..... — 49, fig. 1.
15. Ruysch ..... — 49, fig. 2; 60, fig. 2.
16. Folius ..... — 55.
17. Glisson ..... — 67.
18. Lower ..... — 90, fig. 1.

On voit qu'il y en a dix-huit, mais comme les planches chinoises montrent souvent des images de différents auteurs, il faut examiner les gravures l'une après l'autre. On découvrira ainsi les sources de l'atlas et en même temps on aura une contribution importante à l'iconographie Bartholinienne.

---

No.	Sujet	Bartholin	Source	Notes
1.	Musculature de la partie antérieure du corps.		Dulaurens (= Laurentius, Andr.: <i>Historia anat. hum. corp. MDC</i> , p. 215, fig. 1.)	Trois paginations chinoises. Deux marques de libraire. Texte mandchou. Un linge est figuré autour du bassin. Les figures 1–6 n'existent pas chez Th. Bartholin, non plus chez CASPAR BARTHOLIN: <i>Institutiones anat.</i> , où les figures correspondantes sont empruntées à Vésale.
2.	Musculature de la partie postérieure du corps.		Dulaurens p. 215, fig. 2.	
3.	Muscles vus de côté		Dulaurens p. 243.	Trois paginations chinoises. Le modèle de Dulaurens a été VÉSALE: <i>Fabrica</i> 1543, p. 174, mais la figure est inversée.
4.	Figure à muscles détachés.		Dulaurens p. 245, fig. 1.	
5.	Veines de la peau.		Dulaurens p. 233, fig. 1.	Deux paginations chinoises.
6.	Veines de la peau (côté dorsal).		Dulaurens p. 233, fig. 2.	
7.	Musculature des extrémités inférieures, côté antérieur.		Dionis, P.: <i>L'Anatomie</i> , 1705, planche XIX, p. 638.	Les figures des planches 7 et 8 correspondent exactement aux figures de Dionis, mais celles-ci montrent aussi le thorax et la colonne lombaire.

No.	Sujet	Bartholin	Source	Notes
8.	Musculature des extrémités inférieures, côté dorsal.		Dionis, P.: L'Anatomie, 1705, planche XIX, p. 638.	cf. ci-dessus.
9.	Artères de l'extrémité inférieure.		Vesling: Syn-tagma, 1647, tab. cap. XX, fig. V.	Deux paginations chinoises. Texte mandchou. La figure est inversée et réduite. cf. BLASIUS: Zootomia, 1677, tab. XII, fig. IV.
10.	Système artériel (l'Aorte et ses branches).	Anatomia reformata, 1673 p. 654.	Vesling: Tab. II cap. X, fig. IV, combinée avec tab. cap. XX, fig. II et V.	Texte mandchou. La gravure de Bartholin montre l'embranchement au corps et aux extrémités supérieure et inférieure gauche. Elle est ainsi une combinaison des gravures de Vesling, car tab. II cap. X montre l'embranchement au tronc, l'autre celle des extrémités. Sur la planche 10, les extrémités droites sont copiées symétriquement avec les gauches. Les figures de Vesling se trouvent aussi chez BLASIUS (Zootomia, 1677, tab. XII).
11.				Sans figure; texte mandchou se rapportant à la planche 10.
12.	1. Valvulae venarum, ligato brachio.	p. 597, fig. I, ex Aquapendente.	Fabricius ab Aquapendente: De venarum ostioliis, tab. II fig. I.	Chez Bartholin une figure no. 4 n'existe pas. Le livre d'Aquapendente parut à Padoue en 1603. La gravure peut donc avoir servi de modèle à la fig. I de HARVEY: Exercitatio de

No.	Sujet	Bartholin	Source	Notes
				<i>motu cordis et sanguinis</i> , Francofurti MDCXXVIII.
	2, 3. Valvulae venar. crural.	p. 597, fig. II et III.	Aquapendente tab. II, fig. II.	
	5. Valvulae veneae basilicae.	p. 597, fig. V.	Vesling: Tab. cap. XX, fig. VII.	
	6. Duplices valvulae rami crural.	p. 597, fig. VI.	Vesling: Tab. cap. XX, fig. VIII.	
13.	Vena cava.	p. 639.	Vesling: Tab. II cap. X, fig. I, combinée avec tab. cap. XX, fig. I et IV.	Un <i>f</i> , gardé sur la planche 13, démontre que la figure a été copiée d'après Bartholin. Les figures de Vesling montrent comme la planche 10, l'embranchement au tronc et aux extrémités supérieure et inférieure. Bartholin ne montre que le tronc et les extrémités gauches, tout comme la planche 13; cf. BLASIUS: Zootomia, tab. XI, fig. I.
14.	Medulla spinalis	p. 684.		
15.	Glandula pinealis et ventriculus tertius.	p. 489.	Vesling: Tab. I cap. XIV.	Une pagination chinoise. Comparée avec celle de Vesling (qui n'est pas tout à fait sûre comme original) la figure de Bartholin se montre agrandie et inversée. Le fornix est trop mince sur la feuille 15; cf. BLASIUS: Zootomia, tab. VII, fig. II.

No.	Sujet	Bartholin	Source	Notes
16.	Integumenta cerebri. 1. Partes externae.	p. 461.	Casserio: Tabulae anatomicae. MDCXXVII, lib. X. Tab. I.	Retourné et réduit.
	2. Involucra cerebri.		Vesling: cap. XIV, tab. I, fig. I.	inversé; barbe.
17.	Sinus tertius durae.		Dulaurens p. 264, fig. 2.	Deux paginations chinoises.
18.	Tête montrant le corps calleux entre les hémisphères.		Dulaurens p. 264, fig. III.	Cf. planche 27. La figure se trouve plus grande et inversée dans CASPAR BARTHOLIN: Institutiones anatomicae, 1641, p. 255, fig. 3.
19.	Le système nerveux central.		Vésale III p. 319. Dulaurens p. 235, fig. I.	Cf. planche 27 et CASSERIO, lib. VII, tab. I. La figure de Dulaurens semble être l'original. Le dessin se trouve divisé chez CASPAR BARTHOLIN, l. c. p. 423 et 427.
20.	1. Crura ad cerebellum.	p. 481, fig. I.	Casserio, lib. X, tab. VIII.	Petites modifications. La figure de la planche 20 est inversée; cf. VESLING cap. XIV, tab. III.
	2. Moëlle épinière.		Vésale III p. 331.	Cf. feuille 21.
21.	1. Base du cerveau.		Dulaurens p. 235, fig. II.	Cf. VÉSALE III, 318 et encore CASPAR BARTHOLIN: Institutiones anatomicae, p. 419.
	2. La moëlle épinière.		Vésale III p. 331.	cf. planche 20.

No.	Sujet	Bartholin	Source	Notes
22.	1. ? 2. Cerebrum ovinum evolutum.		Willis: De anima brutorum 1672. Tab. V, p. 49.	Cf. BLANCARD: Anatomia 1675, tab. XVIII, fig. I. La partie supérieure de la figure originale est omise.
23.	1. Crura ad cerebellum. 2. Section à travers le cervelet.	p. 481, fig. I. p. 481, fig. II.	Cassero, lib. X, tab. VIII. Cassero, lib. X, tab. VIII, fig. II.	Cf. planche 20. Le dessin est un peu modifié.
24.	Section à travers la tige de l'hypophyse.		Dulaurens p. 265, fig. XVII.	Cf. Vésale VII, p. 621.
25.	Glandulae corticalis cerebri substantiae.		Bidloo: Anatomia humani corporis, MDCLXXXV, tab. 10, fig. 2.	Deux paginations chinoises. Cf. MANGET: Theatrum anatomic. MDCCXVI, lib. II, tab. XCVI.
26.	Infundibulum et glandula pituitaria.		Bidloo, tab. 9, fig. 2.	
27.	1. Tête montrant le corps calleux entre les deux hémisphères. 2. Système nerveux central.		Dulaurens p. 264, fig. III. Dulaurens p. 235, fig. I.	Cf. planche 18 et VÉSALE VII, p. 607. Modifications de détail. Modifications légères; cf. planche 19 et VÉSALE III, p. 319.
28.	1. Tête vue d'en bas. La muqueuse qui couvre le vomer.	p. 539, fig. I, ex Schneidero.	Schneider: Lib. III de catarrhis MDCLXI, fig. II.	Cf. BLASIUS: Zootomia, tab. XIII, fig. III.

No.	Sujet	Bartholin	Source	Notes
	2. Section frontale de la langue.	p. 548.	Steno: <i>Observationum anatomicae specimen</i> . 1664.	Le dessin orne en haut et à droite la feuille-titre des Observations anatomiques de Sténon. Cf. STENO: <i>Opera</i> ed. VILH. MAAR. I, p. 163.
	3. ?			
	4. Langue.		Vésale II p. 252.	Cf. CASPAR BARTHOLIN: <i>Institutiones anatomicae</i> , p. 309.
29.	Tête montrant le crâne osseux.		Casserio.	Modifié d'après Casserio, tab. I, lib. X fig. I. Les sutures presque comme chez Casserio, mais la figure en question ne montre pas le péricrâne et le périoste. Chez Casserio l'orbite est couvert d'un pan de la peau et le nerf frontal est visible.
30.	1. Os pariétal.		Dionis: <i>L'Anatomie</i> , 1705, tab. III, p. 31.	Les dessins 1—4 sont identiques à ceux de Dionis, mais sur la planche 30 l'ombre de l'os pariétal est omise. Toutes les figures de cette planche sont sens dessus dessous, sans doute intentionnellement, car le texte mandchou est en bas comme à l'ordinaire.
	2. Os frontal.		ibidem.	
	3. Os occipital.		ibidem.	
	4. Os temporal.		ibidem.	
31.	Base du cerveau.	p. 675 ex Veslingio.	Vesling: cap. XIV, tab. III, fig. III.	Agrandi $\frac{1}{2}$ fois.

No.	Sujet	Bartholin	Source	Notes
32.	Os du nez et l'apertura pyriformis.		Casserio: <i>Pentaesthesiaeion</i> , 1609.	La figure semble être modifiée d'après Casserio tab. II <i>organum olfactus</i> fig. II en enlevant la partie cartilagineuse du nez.
33.	Tête aux orbites disséquées.	p. 507 ex Casserio.	Casserio: <i>Pentaesthesiaeion</i> , tab. II <i>organum visus</i> , fig. 2. p. 265.	Le dessin se trouve inversé et réduit dans HORSTIUS: <i>De natura humana</i> , 1612, p. 331, tab. XVII. L'original se trouve dans CASSERIO: <i>Pentaesthesiaeion</i> , Venetiis 1609; cf. Diemerbroeck: <i>Anatome</i> , 1683, tab. XI, fig. II.
34.	1. Œil montrant la sclérotique et la cornée. La gaine du n. optique est ouverte. 2. Rétine. 3. Tunica adnata separata et extra situm posita. 4. Humor aqueus. 5. Tunica vitrea cum filamentis ciliaribus. 6. Humor vitreus.	p. 517, fig. V. p. 517, fig. VII. p. 517, fig. IV. p. 517, fig. X. p. 517, fig. IX. p. 517, fig. XI.	Casserio: <i>Pentaesthesiaeion</i> , tab. V <i>organum visus</i> , fig. IV p. 278. Casserio: <i>Pentaesthesiaeion</i> , tab. V <i>organum visus</i> , fig. IV p. 278. Casseroio: <i>Pentaesthesiaeion</i> , tab. V <i>organum visus</i> , fig. IV p. 278.	Légeres modifications. Cf. Diemerbroeck: tab. XI, fig. XVIII. Cf. Diemerbroeck, tab. XI, fig. XIX. Cf. Diemerbroeck, tab. XI, fig. XII. La figure est inversée. Cf. Diemerbroeck, tab. XI, fig. XV. Cf. Diemerbroeck, tab. XI, fig. XVI.

No.	Sujet	Bartholin	Source	Notes
	7. Tunica crystallina.	p. 517, fig. XII.		Cf. Diemerbroeck, tab. XI, fig. XIII.
	8. Humor crystallinus.	p. 517, fig. XIII.		Cf. Diemerbroeck, tab. XI, fig. XIV.
35.	1. Repli semi-lunaire.			Dans PERRAULT: Mémoires pour servir à l'histoire naturelle des animaux, seconde partie, p. 378 (Mém. de l'Académie royale des sciences Tome III, Paris 1733) on trouve une figure presque identique, mais agrandie. Elle représente »la paupière interne (d'un casuel)«, c. a. d. le repli sémilunaire d'un casoar.
	2. Oculus vituli.	p. 511 ex Stenonio.	Steno: De glandulis oculorum.	STENO: Opera, ed. VILH. MAAR I p. 84. L'article, écrit en 1661 parut en 1662.
	3. Vasa palpebral. nova.	p. 551 ex Heinr. Meibomio.	Meibom: De vasis palpebrarum novis epistola, 1666.	
	4. Section horizontale du bulbe oculaire.		des Cartes: De homine, 1662, p. 44, fig. XV.	Le dessin de DESCARTES est retourné et il montre aussi le cône musculaire. La figure chinoise est mal comprise quant à l'endroit où le nerf optique s'épanouit.
36.	1. Ductus salivalis externus.	p. 545, fig. IV ex Ger. Blasio.	Blasius: Zootomia, 1677, tab. XIII, fig. I.	
	2. Meatus auditorius.	p. 717, fig. IV ex Pavio.	Pauw: De humani corp. ossibus, 1615, p. 55.	

No.	Sujet	Bartholin	Source	Notes
	3. Pars petrosa.	p. 717, fig. I ex Bilsio.	Bils: <i>Auditus organi anatomia</i> , 1655 ( <i>Specimina anatomica</i> , 1656, p. 27).	
	4. Os de l'oreille.			
	5. Labyrinthe et la cochlée.	p. 713, fig. II.	Caecil. Folius: <i>Novae internae auris delineatio</i> , 1645.	Cf. TH. BARTHOLIN: <i>E pistol.</i> cent. I, LXIII.
	6. Cochlea dis- secta.	p. 713, fig. III.	ibidem.	
	7. Os temporal.	p. 713, fig. I.	ibidem.	
37.	Vertebrae. 1 At- las.		Bidloo: Tab. 93, fig. I.	Cf. MANGET: <i>Theatrum anatomicum</i> 1716, lib. I, tab. XXXIII.
	2. Epistro- pheus.		ibidem, fig. 3.	
	3. Epistro- pheus vu d'en bas.		ibidem, fig. 4.	
38.	Musculature du ventre.	p. 49 ex Casserio.	Casserio: <i>Tabulae anatom.</i> , 1627, lib. IV, tab. IX.	Partie d'une figure plus grande. Cf. CASPAR BARTHOLIN: <i>Institutiones anat.</i> p. 29.
39.	Thorax ouvert.	p. 347, ex Vesalio.	Vésale VI p. 560.	Pagination chinoise. Le dessin de la planche 39 (comme chez Bartholin) va jusqu'au diaphragme. Les autres parties sont modifiées ou enlevées. Figure, semblable mais agrandie, se trouve chez CASPAR BARTHOLIN: <i>Institutiones anat.</i> , p. 219.

No.	Sujet	Bartholin	Source	Notes
				La figure de Vésale montre un pendu, la corde au cou. L'artiste chinois a substitué à la tête du modèle celle d'un Chinois et il a omis la corde.
40.	Pulmo. 1 Frustulum.	p. 417 ex Marcello Malpighi.	Marcello Malpighi: <i>Opera omnia</i> 1687. I p. 330. [cit. d'après CHIEVITZ].	La planche manque dans l'exemplaire des <i>Opera omnia</i> de la Bibliothèque universitaire. Aussi nous citons d'après CHIEVITZ: <i>Anatomiens Historie</i> , 1904. Les gravures appartiennent à <i>Epistola II de pulmonibus ad Borellum</i> , datés 1661 et parus à Bologne en 1661. Retournées elles furent réimprimées dans BELLINI: <i>De structura rerum</i> , 1662. Cf. TH. BARTHOLIN: <i>De pulmonum substantia et motu diatribe, accedunt M. MALPIGHI: De pulmonibus observationes anat.</i> Hafniae, 1663. Les gravures de la planche 40 sont retournées et celle de frustum n'est pas tout à fait exacte.
	2. Internae vesiculae.		ibidem.	
41.	Epiplloon et vaisseaux ombilicaux.	p. 63.	Casserio: Tab. III lib. VIII et Vesling, tab. cap. II.	Le dessin de la planche 41 ressemble à la figure de VERHEYEN: <i>Corporis humani anatomia</i> , 1710, mais semble plutôt résulter d'une combinaison des figures de Casserio et de

No.	Sujet	Bartholin	Source	Notes
				Vesling. Chez le premier la veine ombilicale est dépouillée de son pli périctonéal, et elle montre ainsi trois contures. L'embranchement des vaisseaux de l'épiploon n'est pas trop marquée et on remarque d'autres petites différences (la forme du foie). Chez Casserio l'ouraque et les deux artères ombilicales sont complètement séparés, chez Vesling ces organes se trouvent en dedans du ligament vésical. Cette figure se rapproche beaucoup de celle de Bartholin.
42.	Vaisseaux mésentériques.	p. 101.	Casserio: Lib. VIII tab. VII.	Le dessin de Bartholin, au contraire de celui de Casserio, montre le pancréas à sa place. La planche 42 suit Bartholin.
43.	1 Vaisseaux mésentériques. 2. Pancreas dissectum.	p. 605 ex J. H. Paulli. p. 119, fig. 1.	J. H. Paulli: Anatome Anatomiae Bilsianae, 1663, fig. ad. p. 18. Ruysch: Dilucidatio valvularum in vasis lymphaticis, 1727, fig. VI p. 13.	
44.	Veine mésentérique et vaisseaux chylifères.	p. 791.	Joh. Walaeus: Epistola prima de motu chyli et san-	Dans l'édition de 1673 de l'Anatomie de Th. Bartholin, dont nous nous servons ici, la lettre de Walaeus est

No.	Sujet	Bartholin	Source	Notes
			guinis ad Th. Bartholinum. Tab. I.	<p>réimprimée dans sa dixième édition et la figure en question existe à la page 791. L'original est la planche no. I de <i>De lacteis venis d'Aselli</i>, modifiée en ce sens qu'une partie du ventricule est enlevée. Les limites supérieures sont formées par les veines et les artères fundum ventriculi perretans. Une anse intestinale est dessinée, Aselli en a trois. L'omentum est indiqué chez Aselli, mais non chez Walaeus, ni sur la planche 44 où le dessin est tourné de droite à gauche comme chez Bartholin. La planche 44 est ainsi dessinée d'après Walaeus, le dessin de Bartholin ayant probablement servi de modèle.</p> <p>Les lettres de Walaeus ont été publiées pour la première fois dans l'édition de 1641 de l'<i>Anatomie de Bartholin</i>. Cf. Caspar Bartholin: <i>Institutiones anatomicae</i>, 1641, p. 353.</p>
45, 46.	Pancreas.	p. 120 ex Graafio.	Graaf: <i>Tract. anatom.-med. de succi pancreatici natura et usu (Opera omnia, 1705)</i> tab. I p. 388.	<p>La figure est un peu modifiée en haut et à gauche; elle est de même dimension que celle de l'édition de 1673 de l'<i>Anatomie de Bartholin</i>. La feuille de l'<i>Atlas chinois</i> a été coupée; c'est pourquoi cette gravure est divisée en deux (voyez l'introduction de M. V. MADSEN).</p>

No.	Sujet	Bartholin	Source	Notes
47.	Mesenterium.	p. 102 ex Vesalio.	Vésale V, p. 364.	Cf. CASPAR BARTHOLIN: <i>Institutiones anatomicae</i> 1641 p. 74. — Pagination chinoise.
48.	1. Valvulae conniventes. 2. Tunica cum suis plicis. 3. Tunicae. 4. Musculi intestini recti. 5. Intestini portio cum vasis mesaraicis.	p. 95, fig. II. p. 87, fig. III. p. 87, fig. II ex Veslin-gio. p. 87, fig. IV. p. 87, fig. I.	Kerckring: <i>Opera omnia anat.</i> p. 89, tab. XIV. Casserio: Lib. VIII, tab. V. Vesling: Tab. cap. III, fig. V. Vesling: Tab. cap. III, fig. VII. Casserio: Lib. VIII, tab. V.	Toutes les figures de la planche 48 sont tournées et inversées de droite à gauche. Cf. planche 50. Le dessin représente la tunique commune séparée de la tunique moyenne.
49.	1. Bovis lien. 2. Vasa lymphatica et sanguinea in liene.	p. 157 ex High-moro. p. 157 ex Fr. Ruy-schii.	Highmore: <i>Corp. humani disquisitio,</i> 1651, III, tab. VIII fig. 1. Ruysch: <i>Dilucidatio valvularum in vasis lymphaticis,</i> 1727, fig. VI, p. 13.	Cf. planche 60. Cf. planche 60 et fig. 3 (p. 45) de BIDLOO: <i>Notae quaedam in quatuor Fr. Ruyschii praelectoris delineationes.</i>
50.	1. Estomac et intestins.		Verheyen: Tab. 6, fig. 2.	Th. Bartholin a, à la page 83, la même figure, mais avec le sac stomachal ouvert. Petites différences dans l'arrangement des anses intestinales et dans la forme des muscles élévateurs de l'anus.

No.	Sujet	Bartholin	Source	Notes
	2. Partie de l'intestin avec les valvules conniventes.	p. 95, fig. I.	Kerckring: p. 89 fig. I.	
	3. Valvulae conniventes.	p. 95, fig. II.	Kerckring: p. 89 fig. II.	Cf. 48. Position exacte.
	4. ?			Représente le gésier et le ventricule succenturié d'un grand oiseau.
51.	Facies ant. ventriculi.	p. 71.		
52.	Facies post. ventriculi.	p. 71.		
53.	Epiploon et mésentère.	p. 65 ex Casserio.	Casserio: Lib. VIII, tab. VI.	Pagination chinoise. — Partie d'une grande figure.
54.	Thorax ouvert. Position du cœur.	p. 359.	Casserio: De vocis. Tab. XIII, fig. I.	Pagination chinoise.
55.	Pars dextra cordis.	p. 409, fig. I ex Folio.	Folius: Sanguinis via, 1639. p. 180, fig. I.	Deux paginations chinoises.
56.	Ventriculus sin. cordis.	p. 409, fig. II.	Folius: p. 180, fig. 2.	
57.	Cor, pulmones et asperae arteriae facies posterior.	p. 413, fig. III.	Vesling: Tab. cap. X fig. VII.	Cf. planche 58, 59, 61.
58.	1. Cor, pulmones et arteria aspera.	p. 413, fig. III.	Vesling: Tab. cap. X fig. VII.	Cf. planche 57, 59 et 61.
	2. Arteria aspera vituli.	p. 413, fig. IV.	Ruysch: Obs. anat. cap. IV, fig. IX.	Cf. 64 et BIDLOO: Notae quaedam in quatuor Fred. Ruyschii praelectoris delineationes, p. 47, fig. IV.

No.	Sujet	Bartholin	Source	Notes
	3, 4. Vesiculae pulmonis.	p. 417, fig. II ex Marcello Malpighi.	Bartholin cite comme source des figures 3, 4 et 5 ex epistolis de structura et usu pulmonum Marcelli Malpighi.	Cf. planche 40 et CHIEVITZ: Anatomiens Historie p. 219. Le dessin no. 4 de la planche 58 est inversé et moins détaillé que dans l'original.
	5. Rete pulmonum.	p. 417, fig. I ex Marcello Malpighi.		
59.	1. Cordis systole.	p. 373, fig. I.		
	2. Cordis dia-stole.	p. 373, fig. II.		
	3. Cor, pulmo-nes et arteria aspera.	p. 413, fig. III.	Vesling: Tab. cap. X, fig. VII.	Cf. planche 57, 58 et 61.
	4. Cœur avec péricarde.	p. 361.	Steno: Observatio-num anatomo-mic. specimen 1664.	Le dessin orne à gauche la feuille de titre. Les restes d'un rameau de fleur se trouve chez Bartholin et sur le dessin de la planche 59. Ainsi la figure de Bartholin est l'original.
	5. Corpor trans-versum dis-sectum.	p. 389, fig. I.		La planche de Bartholin est inversée.
60.	1. Lien.	p. 119.	Casserio: Lib. VIII tab. IX.	Cf. planche 43. Détail de la figure de Bartholin, représentant le pancréas et la rate.

No.	Sujet	Bartholin	Source	Notes
	2. Vasa lymphatica et sanguinea in liene.	p. 157, fig. II ex Fred. Ruyschio.	Ruysch: Dilucidatio valvularum in vasis lymphaticis, 1727, fig. VI, p. 13.	Cf. planche 49.
61.	1. Cor et pulmones. 2. Organes de respiration.	p. 413, fig. III.	Dionis: XV, p. 440. Dionis: XV, p. 440.	Deux paginations chinoises. — La figure de la planche 61 est inversée; cf. planche 57, 58 et 59. Le larynx est omis.
62.	Trachée et bronches.		Dionis: XV, p. 440.	
63.	1. Cartilage thyroïdien et ses muscles. 2. Os hyoïde et le larynx. 3. Trachée. 4. Larynx vu de face. 5. Larynx vu de côté. 6. Cartilage arytenoïde. 7. Cartilage annulaire.	p. 441, fig. I. p. 441, fig. III. Vésale I p. 151. p. 441, fig. II. p. 441, fig. IV. p. 441, fig. VII. p. 441, fig. VI.	Vesling: Tab. cap. XI, fig. VIII. Casserio de vocis, tab. I, fig. IX. Casserio: De vocis, tab. I, fig. VI. Casserio: De vocis, tab. XIII, fig. IV. Casserio: Lib. X, tab. I, fig. VII. Casserio: Lib. X, tab. I, fig. IIIX.	Le dessin est un peu modifié dans Casserio, lib. X tab. I. Cf. planche 64.

No.	Sujet	Bartholin	Source	Notes
	8. Cartilage thyroïdien.	p. 441, fig. V.	Casserio: Lib. X, tab. I, fig. V.	
64.	1. Vena arteriosa. 2. Organes de la respiration. 3. Vena arteriosa. 4. Arteria aspera vituli. 5. Trachée.		Vésale: III, p. 311. Vésale: I, p. 151. Vésale: III, p. 311. p. 413, fig. IV. Vésale: I, p. 151.	Les figures 1 et 3 sont inversées. DULAURENS: p. 263, fig. III.
65.	Façade inférieure du foie.	p. 125, fig. I.	Casserio: Lib. VIII, tab. VIII, fig. I.	Cf. CASPAR BARTHOLIN: <i>Institutiones anatomicae</i> 1641, p. 81. — La vésicule biliaire est mal comprise sur la planche 65.
66.	Capsule de Glisson.	p. 125, fig. II.	Glisson: <i>Anatomia hepatis</i> 1654, p. 255.	
67.	Sima hepatis.	p. 139, ex Glissonio.	Glisson: <i>Anatomia hepatis</i> 1654, p. 292.	Pagination chinoise.
68.	Voies urinaires.	p. 175.	Casserio: Lib. VIII, tab. XI.	Partie d'une figure plus grande.
69.	1. Renum forma et emulgentia vasa. 2. Ren apertus.	p. 179, fig. I. p. 179, fig. V.	Vesling: Tab. cap. V, fig. 2. Casserio: Lib. X, tab. VIII, fig. V.	Cf. planche 70.

No.	Sujet	Bartholin	Source	Notes
	3. Carunculae.	p. 179, fig. VI.	Casserio: Lib. X, tab. VIII, fig. VI.	Cf. planche 70.
70.	1. Renes, vesica, vasa seminaria.	p. 205.	Vesling: Tab. cap. VI, fig. I.	Les testicules sont partiellement omis.
	2. Ren apertus.	p. 179, fig. V.	Casserio: Lib. X, tab. VIII, fig. V.	Cf. planche 69.
	3. Carunculae.	p. 179, fig. IV.	Casserio: Lib. X, tab. VIII, fig. VI.	Cf. planche 69.
	4. Vasa renis.		Casserio: Lib. X, tab. VIII, fig. III.	
	5. Uretère.		Casserio: Lib. X, tab. VIII, fig. IV.	
	6. Tunicae vesicae.	p. 199, fig. I.	Vesling: Tab. cap. V, fig. VII.	Cf. planche 72. Le dessin n'est pas tout à fait exact quant à la prostate.
71.	Renes, vesica, vasa seminaria.	p. 205.	Vesling: Tab. cap. VI, fig. I.	Cf. planche 70. Les testicules complètement omis. — Pagination chinoise; texte mandchou.
72.	1. Tunicae vesicae.	p. 199, fig. I.	Vesling: Tab. cap. V, fig. VII.	Cf. planche 70, no 6.
	2. Vesica aperta	p. 199, fig. II.	Vesling: Tab. cap. V, fig. VI.	La figure de Bartholin est inversée.
	3. Vesica et vesiculae seminales.	p. 199, fig. III.	Vesling: Tab. cap. VI, fig. V.	Texte mandchou. — Penis omis.

No.	Sujet	Bartholin	Source	Notes
73.	Testium tunicae.	p. 213 ex Veslingio.	Vesling: Tab. cap. VI, fig. II.	Texte mandchou. — La figure de la planche 73 est inversée.
74.	Vaisseaux allant aux testicules et à l'épididyme.	p. 213 ex Veslingio.	Vesling: Tab. cap. VI, figg. III et IV.	Les dessins sont inversés. Légères modifications.
75.	Base du cerveau avec les vaisseaux.		Willis: Cerebri anatome, 1665, p. 15, fig. Ia.	Partie de la figure de Willis. L'artère carotide droite est mal comprise, et l'artère vertébrale médiane est omise.
76.	Penis, prostata et vesica.	p. 241 ex R. de Graaf.	Graaf: De viorum organis generationi inservientibus, 1668, Tab. VIII.	Deux paginations chinoises. Texte mandchou.
77.	Veine cave avec le ventricule droit.	p. 389, fig. II.	Vesling: Tab. cap. X, fig. II.	Deux paginations chinoises. Texte mandchou. La figure de Bartholin est inversée. La figure II de Vesling montre une plus grande partie de la veine artérielle que celle de Bartholin. Cette dernière a donc servi de modèle pour la planche.
	2. Dexter cordis ventriculus apertus.	p. 389, fig. III.	Vesling: Tab. cap. X, fig. IV.	
78.	Corpora cavernosa.	p. 243 ex de Graaf.	Graaf: De viorum... Tab. IX, fig. I—III.	Texte mandchou.
79.	Partes muliebri generationi inservientibus in situ.	p. 251.	Cassero: Lib. VIII, tab. XVIII.	Partie d'une figure plus grande. Quelques inexactitudes. — Deux paginations chinoises.

No.	Sujet	Bartholin	Source	Notes
80.	Uterus cum annexis.	p. 273, fig. II ex Casserio.	Casserio: Lib. VIII, tab. XXI, fig. I.	Cf. planche 81 et 84. Partie de la figure de Casserio. — Texte mandchou.
81.	Uterus cum annexis.	p. 273, ex Casserio.	Casserio: Lib. VIII, tab. XXI, fig. I.	Cf. planche 80 et 84. — Texte mandchou.
82.	Utérus, annexes et vessie.	p. 273 ex Casserio.	Casserio: Lib. VIII, tab. XXI, fig. 2.	Texte mandchou.
83.	1. Foetus cum placenta. 2. Situs foetus in utero.	p. 317, fig. I. p. 299, fig. II.		Texte mandchou.  DIEMERBROECK (Anatomie du corps humain, édition de Londres 1713) dit à tort que cette figure provient de Caspar Bartholin.
84.	1. Uterus cum annexis. 2. Ovum. 3. Ovum. 4. Placenta. 5. Placenta cum foetu.	p. 273, fig. II. Dulaurens p. 259. ibidem. ibidem. ibidem.	Casserio: Lib. VIII, tab. XXI, fig. I. Dulaurens p. 259. ibidem. ibidem. ibidem.	Cf. planche 80 et 81.  Les figures sont modifiées d'après Vésale V p. 382.
85.	Abdomen gravidum.	p. 307.	Spigelius: De formatu foetu 1626, tab. IV.	Deux paginations chinoises. Texte mandchou. — Partie d'une figure plus grande.
86.	1. Capsulae humanae rotundae.	p. 191.	(Caspar Bartholin: Anatomie 1641).	

No.	Sujet	Bartholin	Source	Notes
	2. Capsulae humanae triangulares.	p. 191.	(ibidem).	
	3. Capsulae humanae quadratae et ova-les.	p. 191.	Bartholin: Hist. anat. rarior. 1654. II; Hist. LXXVII, p.307.	Partie de la figure de Bartholin, représentant un rein en fer à cheval.
87.	Ramificationes arteriae verte-bralis.	p. 657.	Blasius: Anato-mie medullae spinalis, 1666, fig. I.	Modifications insignifiantes
88.	Trachea, oeso-phagus et n. recurrens.	p. 435, fig. I.	Cassero: Devo-cis, tab. XV, fig. 2.	Planche 88 inversée. — Marque de libraire chinois.
89.	Cœur et vais-seaux branchiaux et l'origine de l'aorte d'un poisson os-seux.			
90.	1. Papilles de cœur. 2. Vena pulmo-nalis recte ante ingressum cor-dis. 3. Musculature de la pointe de cœur.	p. 391, fig. I ex Lowe-ro.  p. 361.	Lower: Tract. de corde, 1680, tab. 5, fig. 1.  Lower: Tract. de corde, tab. 4, fig. 1.  Steno: Obser-vat. anat. speci-men, 1664.	Figure en haut et au milieu de la feuille de titre du livre de Sténon. La figure de la planche 90 ne provient pas de Lower, dont la planche 3, fig. 8 en présente une de même forme, Sténon ayant probablement servi de modèle.

No.	Sujet	Bartholin	Source	Notes
	4. Fibres musculaires du cœur.		Lower: Tractatus de corde, tab. 3, fig. 7.	
	5. Faisceau musculaire du cœur.	p. 361.	Steno: Observat. anat. specimen, 1664.	Orne à droite la feuille de titre. La figure de la planche 90 est inversée.

Le tableau ci-dessus des planches et des sources des figures montre que c'est à juste titre que le nom de Th. Bartholin est attaché à l'atlas chinois; d'ailleurs 118 dessins sur 175 se remontrent dans l'édition 1673 (1674) de l'Anatomie. Mais le modèle de toutes les figures chinoises n'a pas encore été déterminé. Il manque 20 ou plutôt 19, parce qu'un dessin se trouve en double. Pour 24 dessins nous savons que Bartholin n'en a pas été la source; néanmoins E. Ingerslev a raison de dire que la détermination des originaux des dessins chinois est intimement liée à l'iconographie Bartholinienne.

Nous parlerons plus loin des sources probables des dessins, dont on ne connaît pas l'original, mais déjà la question se pose si les 118 figures sont copiées d'après Bartholin, ou plutôt d'après les originaux de cet auteur, c'est à dire d'après les sources elles-mêmes. Nous savons qu'au temps du missionnaire J. BOUVET, qui revint en Europe en 1697, quelques ouvrages furent mis à la disposition de ceux qui préparaient l'anatomie impériale, mais nous ignorons si c'était seulement pour la rédaction du texte. Il n'est

pas impossible qu'ils aient également servi à choisir les images. Il est vrai qu'en général les illustrations de Bartholin furent substituées à celles de Dionis, mais il est également vrai que cette substitution n'a pas été réalisée complètement; il reste un nombre assez considérable d'illustrations chinoises qui proviennent de l'auteur français. Il faut donc chercher d'autres moyens de répondre à la question posée.

En annotant le tableau précédent nous avons montré pourquoi il est probable que Bartholin a servi de modèle aux gravures chinoises. D'autres preuves sont plus décisives; nous le montrons par quelques exemples. Une preuve certaine est la lettre *f* de la planche 13, qui est une signature de Bartholin, restée par méprise. Il va sans dire que les sources danoises originales ont passé à l'étranger par l'intermédiaire de Bartholin, telle la figure de J. H. PAULLI. Pour ce qui est des gravures de STÉNON le fait pourrait être douteux, si le dessin de l'atlas chinois ne montrait pas un petit rameau — la tige d'une fleur décorative —, qui vient du cœur, copié du titre de *Observationum anatomicalium specimen*. L'atlas ne reproduit de Sténon que les gravures employées par Bartholin. Nous parlerons plus loin des figures des reins et des capsules surrénales, parcequ'elles offrent un intérêt tout spécial, mais parmi les autres il existe une gravure qui est presque décisive, le dessin de SCHNEIDER de la muqueuse de vomer. La gravure chinoise est identique à celle de Bartholin et de même format. L'original se trouve dans le livre des SCHNEIDER: *De catarrhis* en trois grands tomes in 4°. L'original est de grand format, couvrant une page entière. Il semble peu vraisemblable qu'on ait envoyé ce grand volume en Chine pour réduire une figure de grand format en une autre de petite dimension. On a certainement copié la gravure de Bartholin. Tout fait supposer que les

illustrations du savant danois ont servi de modèle, même quand elles ont été empruntées à d'autres auteurs.

Pour avoir d'autres preuves, on pourrait examiner les signatures, mais elles ne donnent pas de résultats probants. Comme elles ne se trouvent point sur toutes les planches, il en restera toujours un certain nombre qui seront douteuses. Ce qui rend encore un pareil examen difficile, c'est que les planches chinoises se servent d'un plus petit nombre de signatures que Bartholin; ainsi la comparaison est toujours difficile, parceque le texte mandchou a perdu beaucoup de son exactitude par la traduction d'abord en Danois, puis en Français.

Il est impossible de dire si l'atlas est complet ou non; pour cela il faudrait comparer le manuscrit de Copenhague avec ceux de Paris et de Léningrade, et nous n'avons pas eu la possibilité de faire cet examen. Il est probablement incomplet; si l'atlas a été destiné à illustrer un manuel d'anatomie, on estimera sans doute que certaines parties sont traités avec parcimonie par comparaison avec d'autres. Il y manque beaucoup de figures qui vers 1700 étaient bien connues, et qui étaient si appréciées qu'on les retrouve dans presque toutes les anatomies du temps, par exemple celles de WHARTON. Les figures de l'atlas semblent aussi avoir été prises un peu au hasard, quelques parties de l'anatomie étant représentées par un très petit nombre de figures, d'autres par un plus grand nombre, surtout celle qui concerne la splanchnologie. Toutefois il faut se souvenir que les manuels de ce temps témoignent souvent d'un intérêt particulier pour certaines parties du corps humain, tandis que d'autres sont plus négligées. Aussi hésite-t-on à attribuer une trop grande valeur aux figures splanchno-

logiques de l'atlas. Le chapitre *De infimo ventre* est celui qui sert d'introduction dans beaucoup de ces manuels, entre autres dans celui de Bartholin; il est traité plus explicitement en raison des grandes découvertes faites dans ce domaine. La splanchnologie a eu de 1600 à 1700 une période de floraison, alorsque l'ostéologie et la myologie furent traitées à un point de vue plutôt physiologique, car on étudiait surtout les fonctions de locomotion et de contraction, témoign les recherches de Sténon sur la structure de la musculature.

Il n'existe aucune trace de ces préoccupations nouvelles dans l'atlas chinois, mais il est possible de nommer un ouvrage qui a pu servir de fil conducteur, alors même qu'il est fort douteux que ce livre ait été connu. C'est le *Syn tagma anatomicum* de J. VESLING avec les commentaires et un appendice de GERARD BLASIUS. L'édition originale date de 1647, et l'édition commentée a été rééditée quatre fois. La première édition parut à Amsterdam en 1659, la seconde en cette même ville en 1666 (celle-ci existe aussi en une réimpression, datée de 1673 et sur le titre gravé de 1669). A la 3<sup>e</sup> édition (Padoue 1677) fut ajoutée une lettre de G. H. WELSCH, et cette édition-ci fut réimprimée à Utrecht en 1696. Le supplément de Blasius concerne les découvertes récentes. Il reproduit avec leurs figures les articles des anatomistes et comme Blasius n'est pas un auteur inconnu aux artistes de l'atlas, un certain intérêt peut s'attacher au fait que quelques figures existent à la fois chez lui, chez Bartholin et dans l'atlas chinois.

En voici la liste:

- |   |                      |
|---|----------------------|
| 1. Vaisseaux mésentériques (J. H. Paulli) | Tab. I, p. 317.      |
| 2. Rate de bœuf (N. Highmore) . . . . .   | — VIII, p. 407, 443. |
| 3. Poumons (M. Malpighi) . . . . .        | — XII, p. 455.       |

4. Muqueuse de vomer (K. V. Schneider) Tab. XV, p. 475.  
 5. Glandes de H. Meibom ..... — XVII, p. 485.  
 6. Vaisseaux lymphatiques et art. aspera — XXV, p. 556.

Ces figures sont en si petit nombre qu'il y a lieu de supposer que ce livre n'a pas été employé; du reste la figure de Schneider est reproduite en grand format.

L'idée de Blasius, de collectionner dans un livre les articles et les thèses les plus réputés, fut réalisée encore une fois par DANIEL LECLERC et JEAN JACQUES MANGET qui publièrent leur *Bibliotheca anatomica* (Genève 1685) en deux tomes. Bien que ce livre contienne des articles de plusieurs auteurs que nous avons rencontrés dans l'atlas chinois, un coup d'œil sur les figures nous montre immédiatement que cette œuvre n'a pas servi de modèle, non plus le *Theatrum anatomicum* de MANGET, Genève 1716; en regardant les figures de ce livre nous nous trouvons devant un art nouveau, devant une période nouvelle de l'illustration anatomique.

Encore quelques mots sur les figures, dont par une raison ou par une autre il a été impossible de trouver l'original. Ce sont les suivantes: planches 14; 22, 1; 28, 3; 34, 3—8; 35, 1; 36, 4; 50, 4; 51; 52; 59, 1, 2, 5; 83, 1—2; 86, 1—2; 89.

La signification de la planche 22, que répète la planche 28, reste incertaine, car on ne peut pas distinguer ce qu'elle représente. La figure no. 4 de la planche 50 montre le gésier et le ventricule succenturié d'un grand oiseau, peut-être d'un cygne, mais elle ne se trouve pas chez Bartholin (*De cygno*). Elle est sans doute tirée d'une de ces anatomies comparées, qui étaient en vogue dans la seconde moitié du XVII<sup>e</sup> siècle. A cette catégorie appartient aussi la figure du cœur etc.

d'un poisson et du repli sémilunaire, dont nous ne connaissons pas l'original.

La planche 14, qui représente la moëlle épinière, semble être basée sur une figure de Vésale, mais celle-ci n'a pas servi directement de modèle. On retrouve le même sur les planches 51 et 52: La figure, qui montre les ramifications du nerf pneumo-gastrique sur la face antérieure et postérieure du sac stomachal se rapporte aux figures de Vésale, — le premier, semble-t-il, qui ait décrit cette distribution — mais il y en a un intermédiaire inconnu. Une autre figure renvoie à Vésale, c'est le no. 5 de la planche 59, montrant le cœur divisé en deux parties par une section transversale. Mais le modèle de cette figure (et des deux autres figures 1. et 2. de la même planche) est inconnu, quoiqu'on la puisse trouver ornant la page de titre de l'*Anatomie de Horstius*.

Quant aux différentes figures de l'œil elles présentent quelque analogie, mais pas d'identité avec celles de Vésale et de Casserio. Au sujet du modèle des osselets de l'oreille (planche 36, 4) bornons-nous à dire qu'il ne se trouve pas dans Duverney: *Traité de l'organe de l'ouïe de 1683*, livre qui est mentionné par Bouvet comme une œuvre ayant servi de base à l'anatomie redigée par lui pour l'empereur chinois.

On ne peut attacher autant d'intérêt aux figures de fœtus qu'aux figures des capsules atrabiliaires de l'homme, car celles-ci sont sans doute de copies des figures originales de Caspar Bartholin. On se souvient que ce savant croyait avoir trouvé dans ces capsules — découvertes par Eustache — une cavité dans laquelle il supposait qu'était sécrétée la bile noire, fluide imaginaire qui jouait un grand rôle dans les spéculations de ce temps, et dont on rapprochait la production d'un état mental triste, la mélancholie<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> GOSCH, p. 12.

Quant à l'iconographie de ces organes, il faut se rappeler que l'édition de 1641 de l'anatomie de Caspar Bartholin (publiée par les soins de Th. Bartholin) était la première comportant des illustrations au sujet desquelles O. WORM écrit: »Memini me apud Parentem tuum piae memoriae vidisse eleganter depictas rararum suarum observationum figuras, quas aeri insculpendas magnopere desiderabat: has si habere et jungere posses, ad operis elegantiam multum faceret, tum quod capsules atrabiliarias aliquae, a Parente tuo inventa eleganter expresserint<sup>1</sup>. Les figures des capsules ne parurent cependant que dans l'édition de 1651, et ce sont les mêmes que celles qu'on trouve copiées dans l'atlas chinois, et dans beaucoup d'anatomies du temps. Un dessin de ces organes existe encore dans Historiarum anat. cent. I, 1654, p. 59 où on trouve le récit d'une autopsie d'un supplicié, mais cette figure est différente; c'est une médiocre gravure sur bois.

Une question très discutée est de savoir si cet atlas appartient au »traité fort ample«, que le missionnaire J. BOUVET commençait à compiler en exécution des ordres de l'empereur, ou s'il est une partie de l'ouvrage analogue, élaboré par les soins de PARENIN. Le lecteur a sans doute trouvé la réponse dans les diverses citations de ce dernier auteur. D'ailleurs on ne sait rien (ou fort peu de chose) sur le travail de Bouvet, qui fut interrompu pendant la maladie de l'empereur, et mis de côté pendant qu'on écrivait 18 ou 20 petits traités sur autant de maladies différentes. Plus tard on s'égara dans des recherches chimiques sur les drogues et les remèdes. En 1697 Bouvet revint en

<sup>1</sup> O. WORMII et ad eum doctorum virorum epistolae I—II, Hauniae 1751. La lettre porte le no DCLVIII, tome II, cf. GOSCH, p. 15.

Europe et l'année suivante Dominique Parennin se rendit en Chine, et ce fut ce savant religieux qui commença encore une fois de compiler une anatomie suivant l'ordre de l'empereur. Mais il faut bien remarquer que Parennin, qui décrit avec détails comment il s'y prit pour préparer une œuvre aussi importante, ne dit pas un mot du travail de son précesseur. Aussi ne peut-on pas dire qu'il ait continué ce travail, mais il reste la possibilité que l'atlas contienne des planches dues au pinceau du peintre de Bouvet, car l'exécution ne semble pas uniforme et on trouve deux sortes de lettres mandchoues sur les planches; mais la chose ne saurait être décidé sans une comparaison avec les manuscrits de Paris et de Léningrade.

Si l'on cherche à se rendre compte de l'époque à laquelle l'atlas fut dessiné, on a deux points de repère: 1698, l'année où Parennin est venu en Chine, et 1722, l'année de la mort de l'empereur K'ang-hi. Il n'est pas à présumer que le travail de la redaction de l'Atlas ait été continué après la mort de l'empereur, qui en avait été l'initiateur et qui en avait suivi la préparation et les progrès avec tant d'interêt. Cependant il est impossible de déterminer avec précision la date; on sait seulement que le travail dura cinq années et que la période postérieure à 1700 ne présente rien d'original. Il semble donc que l'atlas ait été composé dans les toutes dernières années du XVII<sup>e</sup> siècle et dans les premières années du XVIII<sup>e</sup> siècle, peut-être de 1698 à 1703.

## BIBLIOGRAPHIE

(L'année des premières éditions est mise entre parenthèses.)

- ASELLI, G: De lactibus sive lacteis venis quarto vasorum mes-  
araicorum genere dissertatio. Basileae MDCXXIX. [1627].
- BARTHOLIN, CASPAR: Institutiones anatomicae. Wittebergae 1611.
- BARTHOLIN, THOMAS: Anatome renovata, Lugd. Bat. c1610CLXXIII.
- Epistolarum medicinalium centuria I—IV, Hagae Comitum MDCCXL.
  - Historiarum anatomicarum rariorum centuria I et II, Hafniae c1615CLIV.
  - De Cygni anatomie et cantu, Hafniae 1650.
  - De pulmonum substantia et motu diatribe, cui accedit Cl. V. Marcelli Malpighii De Pulmonibus Observationes Anatomiae. Lugd. Bat. 1672.
- BELLINI, LAURENTII: Exercitatio anatomica de structura et vsv  
renum. Patavii 1663 [1662].
- BIDLOO, G.: Anatomia humani corporis. Amstelodami MDCLXXXV.
- Opera omnia anatomico-chirurgica. Lugd. Bat. 1715, qui con-  
tent: Vindiciae quarundam delineationum anatomicarum  
contra ineptas animadversiones Fred. Ruyschii, praelect.  
anat. chirurg. et botan., qui contient: Notae quaedam in  
quatuor Fred. Ruyschii praelectoris delineationes.
- BILS, L. DE: Specimina anatomica, Roterodami c1610CLXI, qui  
contient Auditus organi anatomia, 1655.
- BLANCARDI, STEPH.: Anatomia reformata. Lugd. Bat. 1695.
- BLASIUS, GERARDUS: Anatome medullæ spinalis. Amstelodami 1666.
- Zootomia, Amstelodami 1677.
  - cf. Vesling, Joh.
- CASSERIO, GIULIO: Tabulae anatomicae LXXIIX cum suppl. Danieli  
Bucretii. Venetiis MDCXXVII.
- De vocis auditusque organis. Ferrarae MDC.
  - Pentaestheseion, Venetiis, MDCIX.
- CHIEVITZ, J. H.: Anatomiens Historie, Kjøbenhavn 1904.
- CREMA, LIBERALIS, cf. SPIGELIUS, A.
- DES CARTES, RENATUS: De homine. Lugd. Bat. c1610CLXII.

- DIEMERBROECK ISBRAND: Anatome corporis humani 1683.
- DIONIS, PIERRE: L'anatomie de l'homme, 4<sup>e</sup> édition. Paris MDCCV [1690].
- DULAURENS, A. cf. LAURENTIUS, ANDREAS.
- EUSTACHIO, B. cf. MANGET.
- FABRICIUS, Hieronymus, ab Aquapendente: Opera physica anatomica. Patavii MDCXXV, qui contient De venarum ostiolis, Patavii 1603.
- FOLIUS, CAECILIUS: Sangvinis via a dextro in sinistrum cordis ventriculum defluentis accurata delineatio. Lugd. Bat. 1723 [1639].
- Novae internae auris delineatio, Venetiis 1645.
- GLISSON, FRANCISCUS: Anatomia hepatis, Londini MDCLIV [1654].
- GOSCH, C. C. A: Udsigt over Danmarks zoologiske Litteratur. Kjøbenhavn 1870—75 II, 1.
- GRAAF, REGNIER DE: Opera omnia, Amstelodami cIoCCV, qui contient Tractatus anatomico-medicus de succi pancreatici natura et vsv.
- De virorum organis generationi inservientibus. Lugd. Bat. 1668.
- HARVEY, WILLIAM: Exercitatio anatomica de motu cordis et sanguinis in animalibus. Francofurti MDCXXVIII.
- HIGHMORE, NATHANIEL: Corporis humani disquisitio. Hagae Comitis MDCLI.
- HORSTIUS, G.: De natura humana libri duo. Francofurti ad Moenum MDCXII.
- KERCKRING, TH.: Spicilegium anatomicum. Lugd. Bat MDCCXVII. [1670].
- LANCISI, cf. MANGET, J. D.
- LAURENTIUS, ANDREAS: Historia anatomica humani corporis. Parisis MDC [1595].
- LECLERC, DANIEL, cf. MANGET, J. D.
- LOWER, RICHARD: Tractatus de corde, Londini 1680 [1669].
- MALPIGHI, MARCELLO: Opera omnia. Lugd. Bat. 1687, qui contient Epistolae duae de pulmonibus ad Borellum 1661.
- MANGET, J. D. et LECLERC, D.: Bibliotheca anatomica, Genevae 1685, I—II.
- Theatrum anatomicum, Genevae 1716, I—II. adiectae sunt Barth. Eustachii: Tabulae anatomicae, ed. Lancisio.
- MEIBOM, HEINRICUS: De vasis palpebrarum novis epistolae. [Helmstad, 1666], contenu dans Quatuor loculorum opusculeorum anatomicorum fasciculus. Lugd. Bat. MDCCXXIII.
- PAULLI, J. H.: Anatome Anatomiae Bilsianaæ, Hafniae MDCLXIII.
- PAVIUS (PAUW), P.: De humani corporis ossibus. Lugd. Bat. cIoCXV.

- RUY SCH, FRED.: *Opera omnia anatomico-medico-chirurgica*, Amstelodami MDCCXXXVII, qui continent Dilucidatio valvularum in vasis lymphaticis 1727 et Observationum anatomico-chirurgicarum centuria 1691.
- SCHNEIDER, K. V.: *Libri III de catarrhis*. Wittebergae MDCLXI [1660].
- SPIGELIUS, ADRIAN: *De formato foetu ed. Liberalis Crema*. Patavii MDCXXVI.  
— *De humani corporis fabrica libri decem*. Venetiis. c16CXXVII.
- STENO, NICOLAUS: *Opera philosophica*, ed. Vilh. Maar. (Observationum anatomicarum specimen 1664 et De glandulis oculorum, 1662.)
- VERHEYEN, P.: *Corporis humani anatomia*, Bruxelles 1710.
- VESALIUS, ANDREAS: *Humani corporis fabrica libri septem*. Basileae MDXLIII.
- VESLING, JOANNES: *Syntagma anatomicum*. Patavii c16CXXXVII.  
— *Syntagma anatomicum, commentario atque appendice a Gerardo Blasio. Trajecti ad Rhenum* c16CXCVI.
- WALAEUS, JOANNES: *Epistolae duae de motu chyli et sanguinis ad Th. Bartholinum*. Editio decima c16CLXXIII. Lugd. Bat. 1641.
- WILLIS, TH: *Cerebri anatome*. Amstelodami MDCLXV [1664].  
— *De anima brutorum* Londini 1672.

# BIOLOGISKE MEDDELELSER

UDGIVNE AF

## DET KGL. DANSKE VIDENSKABERNES SELSKAB

### 4. BIND (KR. 18,55):

Kr. ø.

1. JENSEN, P. BOYSEN: Studien über den genetischen Zusammenhang zwischen der normalen und intramolekularen Atmung der Pflanzen. 1923 .....	1.10
2. MÜLLER, P. E.: Bidrag til de jydske Hedesletters Naturhistorie. Karup Hedeslette og beslægtede Dannelser. En pedologisk Undersøgelse. Med 1 Kort. Avec un résumé en français. 1924 .....	8.25
3. LINDHARD, J.: On the Function of the Motor End-Plates in Skeletal Muscles. 1924 .....	1.00
4. BOAS, J. E. V.: Die verwandtschaftliche Stellung der Gattung <i>Lithodes</i> . (Med 4 Tavler). 1924 .....	2.35
5. BÁRÐARSSON, GUÐMUNDUR G.: A Stratigraphical Survey of the Pliocene Deposits at Tjörnes, in Northern Iceland. With two maps. 1925 .....	9.75
6. ANKER, JEAN: Die Vererbung der Haarfarbe beim Dachshunde nebst Bemerkungen über die Vererbung der Haarform. 1925 .....	2.25

### 5. BIND (KR. 19,25):

1. RAUNKLÆR, C.: Eremitageslettens Tjørne. Isoreagentstudier. I. 1925.....	2.50
2. PETERSEN, C. G. JOH.: Hvorledes Hvalerne bærer sig ad med at svømme. 1925.....	0.50
3. BØRGESSEN, F.: Marine Algæ from the Canary Islands, especially from Teneriffe and Gran Canaria. I. Chlorophyceæ. 1925.....	7.35
4. KRABBE, KNUD H.: L'organe sous-commisural du cerveau chez les mammifères. Avec XVII planches. 1925 .....	5.70
5. RAUNKLÆR, C.: Nitratindholdet hos <i>Anemone nemerosa</i> paa forskellige Standpladser. 1926 .....	1.80
6. BOAS, J. E. V.: Zur Kenntnis symmetrischer Paguriden. 1926 .....	3.40
7. BOAS, J. E. V.: Zur Kenntnis des Einsiedlerkrebses <i>Paguropsis</i> . 1926 .....	1.60
8. SCHMIDT, S.: Om reaktionen mellem toksin og antitoksin (difteri). 1926 .....	1.75
9. MADSEN, TH. og SCHMIDT, S.: Om »Aviditeten« af Difteriserum. 1926 .....	1.10

### 6. BIND (KR. 18,10):

1. LUNDBLAD, O.: Zur Kenntnis der Quellenhydracarinen auf Møens Klint nebst einigen Bemerkungen über die Hydracarinen der dortigen stehenden Gewässer. Mit 7 Tafeln und 5 Textfiguren. 1926 .....	5.00
---	------

	Kr. Ø.
2. BØRGESEN, F.: Marine Algæ from the Canary Islands, especially from Teneriffe and Gran Canaria. II. Phæophyceæ. 1926 .	6.00
3. OSTENFELD, C. H.: The Flora of Greenland and its Origin. 1926 .	3.35
4. FIBIGER, JOHANNES and MØLLER, POUL: Investigations upon Immunisation against Metastasis Formation in Experimental Cancer. With 5 plates. 1927 .	2.75
5. LIND, J.: The Geographical Distribution of some Arctic Micromycetes. 1927 .	1.50
6. BØRGESEN, F.: Marine Algæ from the Canary Islands, especially from Teneriffe and Gran Canaria. III. Rhodophyceæ. Part 1. Bangiales and Nemalionales. 1927 .	4.50
7. LINDHARD, J.: Nogle Undersøgelser over den respiratoriske Kvotient under kortvarigt Muskelarbejde. 1927 .	1.00

7. BIND (under Pressen):

1. RAUNKIÆR, C.: Dominansareal, Artstæthed og Formationsdominanter. 1928 .	1.75
2. PETERSEN, C. G. JOH.: On some Biological Principles. 1928 .	2.00
3. VIMTRUP, BJ.: Undersøgelser over Antal, Form, Bygning og Overflade af Glomeruli i Nyren hos Mennesker og nogle Patte-dyr. 1928 .	1.30
4. BENSLEY R. R. og VIMTRUP, BJ.: Undersøgelser over de Rouget'ske Cellers Funktion og Struktur. En Metode til elektiv Faryning af Myofibriller. 1928 .	1.00
5. THOMSEN, OLUF: Die Erblichkeit der vier Blutgruppen des Menschen, beleuchtet durch 275 Nachkommenschaftsindividuen in 100 AB (IV)-Ehen (nebst 78 Kindern, von denen nur der eine (AB)-Elter bekannt ist). 1928 .	1.00
6. KROGH, A. and HEMMINGSEN, A. M.: The Assay of Insulin on Rabbits and Mice. 1928 .	0.70
7. JOHNSSON, J. W. S.: L'Anatomie mandchoue et les Figures de Th. Bartholin, étude d'iconographie comparée. 1928 .	2.00

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab.

Biologiske Meddelelser. **VII**, 8.

---

# OM KROMOSOMERNES FORHOLD I MENNESKETS SOMATISKE CELLER

AF

TAGE KEMP



KØBENHAVN

HOVEDKOMMISSIONÆR: ANDR. FRED. HØST & SØN, KGL. HOF-BOGHANDEL  
BIANCO LUNOS BOGTRYKKERI

1929

Pris: Kr. 1,75.

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

**Historisk-filologiske Meddelelser,  
Filosofiske Meddelelser,  
Mathematiske-fysiske Meddelelser,  
Biologiske Meddelelser.**

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

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

---

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab.

Biologiske Meddelelser. **VII**, 8.

---

# OM KROMOSOMERNES FORHOLD I MENNESKETS SOMATISKE CELLER

A F

TAGE KEMP



KØBENHAVN

HOVEDKOMMISSIONÆR: ANDR. FRED. HØST & SØN, KGL. HOF-BOGHANDEL  
BIANCO LUNOS BOGTRYKKERI

1929



(Fra Universitetets Institut for alm. Patologi. Bestyrer: Professor, Dr. OLUF THOMSEN).

---

**D**et nære Samarbejde mellem Cytologien og den eksperimentelle Arvelighedsforskning har hos Planter og laverestaaende Dyr ført til betydningsfulde Resultater; for højerestaaende Dyr og Menneskets Vedkommende er vort Kendskab til Kromosomernes Antal og Forhold i det hele endnu ringe, og det er forbundet med saa betydelige Vanskeligheder at undersøge Kromosomerne hos det enkelte Individ nøjere, at cytologiske Undersøgelser her endnu ikke har kunnet tjene til Støtte for eksakte Arvelighedsundersøgelser.

Det vilde derfor være ønskeligt, om man kunde udarbejde en Metode, der vilde gøre det muligt paa en overkommelig Maade at undersøge Kromosomerne ikke blot i Kønscellerne, men ogsaa i de somatiske Celler<sup>1</sup> hos højrestaaende Dyr og Mennesker.

Det er Forsøg i den Retning, der skal omtales i det følgende med særligt Henblik paa Resultatet af Undersøgelserne over Kromosomernes Forhold i Menneskets somatiske Celler.

Der foreligger en stor Række Undersøgelser angaaende Antallet af Menneskets Kromosomer, lige fra FLEMMING og HANSEMANN i Slutningen af forrige Aarhundrede naaede til det Resultat, at Tallet sandsynligvis laa omkring 24, indtil

<sup>1</sup> I denne Afhandling forstaas ved somatiske Celler alle Legemets Celler med Undtagelse af Kimbanens Celler.

de sidste Aar. Literaturen angaaende dette Spørgsmaal findes bl. a. udførlig angivet hos HARVEY (1926), PAINTER (1923), og WINIWARTER og OGUMA (1926), og skal derfor ikke gennemgaas udførlig her. De fleste Undersøgelser er udført paa de Mitoser, man ser i Testis under Spermatogenesen, men der foreligger dog ogsaa et ikke helt ringe Antal Undersøgelser af Mitoser i de somatiske Celler.

#### A) Kromosomantallet i de germinale Celler.

Det Kromosomtal, som de forskellige Forfattere er naaet til ved Undersøgelser af Spermatogenesen, varierer meget. Nogle angiver som det diploide Tal 16, en hel Del er enige om 24, nogle angiver 32, og endelig finder man i en Del Arbejder fra de sidste Aar det diploide Tal angivet som 47 eller 48. Den første, der er naaet til det Resultat, er WINIWARTER, der 1912 paa Grundlag af Undersøgelser af Spermatogenesen og Oogenesen angav det diploide Tal som 47 hos Maend og 48 hos Kvinder. Senere er disse Tal blevet bekræftet af KIHARA og OGUMA (1923) og WINIWARTER og OGUMA (1926), medens PAINTER (1923, 1925), EVANS<sup>1</sup> og GUYER<sup>1</sup> finder 48 hos begge Køn. Disse Undersøgere har ialt undersøgt Testes fra 7 hvide Mænd, 2 Negre og 1 Japaner, deres Undersøgelser er udført paa Operationsmateriale, der er blevet hensigtsmæssigt sikseret øjeblikkelig efter Operationen, og i deres Afhandlinger gives der en grundig med Tegninger dokumenteret Beskrivelse af de gjorte Iagttagelser; der er derfor stor Sandsynlighed for, at deres Angivelser er rigtige, selv om tidligere Undersøgere er naaet til andre Tal, i WINIWARTER og OGUMAS (1926) Afhandling gives plausible Forklaringer paa de uoverensstemmende Resultater. WINIWARTER, KIHARA og OGUMA kan hos Manden paavise et ret stort vinkelbojet X-Kromosom foruden 46 Autosomer,

<sup>1</sup> cit. SCHRADER (1928) og PAINTER (1924 b).

men intet Y-Kromosom, medens PAINTER foruden X-Kromosom og Autosomer ogsaa kan paavise et Y-Kromosom, der har Form som en lille Stav, saa kort, at den næsten er kugleformet; der er altsaa her en Uoverensstemmelse mellem de moderne Undersøgelser, og det kan endnu ikke siges at være afgjort, om Manden har et Y-Kromosom eller ej. PAINTER har undersøgt Spermatogenesen hos flere andre Pattedyr og har hos disse særlig undersøgt Heterokromosomernes Forhold og har derfor et særlig godt Materiale til sammenlignende Undersøgler paa dette Punkt; men WINIARTER og OGUMA raader tilsammen over det største Menneskemateriale, og de angiver, at de aldrig har iagttaget noget Y-Kromosom hos Manden, men tilføjer dog, at den sandsynligste Forklaring paa Uoverensstemmelsen er, at nogle mandlige Individer har Y-Kromosom og andre ikke. Paaviselig Forskel paa Kromosomernes Antal og øvrige Forhold hos de forskellige Racer, synes der ikke at være.

#### B) Kromosomantallet i de somatiske Celler.

De Undersøgelser, der er foretaget over Kromosomernes Antal i de somatiske Celler, har ikke ført til Resultater, der stemmer overens med de ovenfor anførte Tal 47 og 48. HANSEMANN (1891) og FLEMMING (1882, 1898) har undersøgt somatiske Celler fra Voksne (Cornea, Endothel o. a.) og mener, at det diploide Tal sandsynligvis er 24. Samme Resultat naar BRANCA til. WIEMAN (1913) har undersøgt de somatiske Mitoser hos et 9 mm langt Foster og mener, det diploide Tal ligger mellem 33 og 38. GROSSER (1921) har til sine Undersøgelser anvendt Mitoser i Amnionhinden fra 3 Fostre (5,5 mm, 5,8 mm og 11 mm lange) og har i en Del Kerneplader talt mellem 45 og 54 Kromosomer, men han mener, at disse Tællinger er foretaget, efter at Kromosomernes Længdespaltning har fundet Sted, og at det diploide

Tal altsaa i Virkeligheden ligger omkring 24. I en Efterskrift tilføjer han, at hans fortsatte Undersøgelser ikke har ført til noget helt sikkert Resultat, og at det diploide Tal sandsynligvis ligger imellem 30 og 36 og i hvert Fald er langt mindre end 48. Endvidere har RAPPEPORT (1922) undersøgt Mitoser i Amnion, Pleura og Peritonæum fra Fostre præpareret paa en særlig Maade og finder derved, at det diploide Tal er 40—42; og SCHACHOW (1926) har i Mitoser i Chorion og Decidua fundet fra 8—48 Kromosomer, men han mener, at 24 er det sandsynligste diploide Tal.

Der foreligger altsaa endnu ikke nogen sikker Afgørelse af Kromosomtallet i Menneskets somatiske Celler, skønt der er foretaget talrige Undersøgelser.

Det kan a priori virke overraskende nok, thi det er ikke vanskeligt at skaffe Materiale, som indeholder talrige Mitoser. Saadanne findes i rigelig Mængde hos Fostre, og i Amnionhinden og andre Hinder kan de iagttages direkte uden forudgaaende Indlejring og Skæring i Snit; endvidere finder man ogsaa hyppig Celler i Deling i Organer fra voksne specielt under forskellige patologiske Forhold som f. Eks. i Tumorer etc.<sup>1</sup>.

Her maa dog bemærkes, at Sektionsmateriale er absolut uegnet til Kromosomundersøgelser (og en Del tidligere Undersøgere har netop benyttet saadant Materiale); WINIWARTER og OGUMA (1926) omtaler bl. a., at det er uegnet, og jeg har selv haft Lejlighed til at konstatere det ved Undersøgelser af det af PETRI (1928) offentliggjorte Materiale, der

<sup>1</sup> BELLING (1927) meddeler i en ganske kort Afhandling ( $\frac{1}{2}$  Side), at han har undersøgt Mitoser i et Sarkom fra Menneske ved at farve smaa Tumorstykker in toto og plukke dem i Stykker og knuse dem under et Dækglas og derefter mikroskopere dem direkte; ved denne Metode, der naturligvis giver højst usikre Resultater, har han i en Del Celler fundet mellem 40 og 50 Kromosomer.

stammer fra Sektion af Patienter døde af lymfatisk Leukose; der forekom i Lymfeglanderne fra disse Patienter talrige Mitoser i alle Stadier, men skønt Vævet iøvrigt var særdeles vel fikseret, forekom der dog ingen Æquatorialplader, hvor Kromosomerne kunde tælles; de var tykke, plumpe og dannede større og mindre Konglomerater, og jeg vil antage, at man, hvis man havde forsøgt at tælle dem, havde fundet, at der var ca. 24.

Flere Forfattere bl. a. HANCE (1917) har vist, at det til Kromosomundersøgelse hos Pattedyr er nødvendigt at benytte fuldstændig frisk Materiale, der er fikseret straks efter, at det er fjernet fra det levende Individ eller eventuelt straks efter, at Døden er indtraadt; thi allerede efter faa Minutters Forløb forandrer Kromosomerne fuldstændig Form og klumper sig sammen, og bliver altsaa ganske uegnede til Undersøgelse.

Nu kan man vel lejlighedsvis faa ganske frisk fikseret Menneskevæv til Undersøgelse, hvori der forekommer en Del Mitoser, ikke blot stærkt pathologisk forandret Væv som Tumorvæv, men ogsaa Væv, der kan betragtes som normalt, f. Eks. Endometrium fjernet ved Abrasio mucosae uteri; og i Epithelcellerne i saadant Udskrab ser man da ogsaa af og til meget smukke Mitoser. Endvidere egner — naturligvis foruden germinalt Væv — ogsaa embryonalt Væv sig til saadanne Undersøgelser; WINIVARTER omtaler dog, at de Mitoser, som forekommer i Amnion og andre føtale Hinder, der jo bl. a. er benyttet af GROSSER og RAPPEPORT, er meget smaa og derfor ikke særlig egnede til Kromosomtælling.

Endelig maa det omtales, at det kun er en meget kort Fase i Mitosens Forløb, der egner sig til Tælling, navnlig den sidste Del af Profasen (GROSSER, stade prééquatorial

(WINIWARTER)), og det er derfor nødvendigt, at der i det Materiale, der undersøges, forekommer et meget stort Antal Mitoser, hvis man vil gøre sig Haab om at finde nogle, der egner sig til Tælling.

Naar derfor Spørgsmaalet om Antallet af Kromosomer hos Mennesket i Celler udenfor Kønskirtlerne endnu ikke er løst, er det næppe tilfældigt; ønsker man at tilvejebringe en Løsning paa dette overmaade vigtige Spørgsmaal, er det nødvendigt at finde nye Veje at følge.

Ved Hjælp af Vævsdyrkning in vitro kunde man tænke sig at finde saadan nye Veje. Denne særlige Metode er allerede i stort Omfang blevet benyttet til morfologiske Undersøgelser (se nærmere herom i ALB. FISCHERS (1925) og BISCEGLIE og JUHÀSZ-SCHÄFFERS (1928) Haandbøger) bl. a. ogsaa til Undersøgelser angaaende Celledelingen.

HANCE (1926) har undersøgt Mitoser dels i almindelige Snitpræparater af Hønsefostre og dels i Præparater af Vævkulturer af Hønsefostervæv, og han har fundet, at Mitoserne forholder sig i det væsenligste ens i disse to Slags Præparater specielt ogsaa med Hensyn til Kromosernes Antal og Form. WOLFF og ZONDEK (1925) har dyrket Ovarievæv stammende dels fra et Menneskefoster og dels fra en 35aarig Kvinde, og de omtaler, at man i dette Væv hyppig ser Mitoser, men nogen nøjere Undersøgelse af Mitoserne i Menneskevæv dyrket in vitro foreligger ikke.

### Egne Undersøgelser.

Der er til Undersøgelserne blevet anvendt 4 Menneskefostre, 3 hanlige 11,5 cm, 20,8 cm og 30,5 cm lange og et hunligt Foster 19 cm langt<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> Dette Materiale er velvilligt blevet mig overladt af Overchirurg Dr. Carl Wessel og Overchirurg Dr. H. Abrahamsen ved Bispebjerg Hospital i København.

Fra disse Fostre blev der, straks efter at de var fjernet eller afgaaet pr. vaginam, fra Milt, Lever og Hjerte anlagt Vævs-kulturer paa den sædvanlig anvendte Maade. Som Dyrkningsmedium blev anvendt lige Dele Hønsefosterekstrakt og Menneskeplasma (Heparinplasma efter den af CRACIUN (1926) anvendte Teknik) eller 1 Del Menneskeplasma, 1 Del Hønseplasma og 2 Dele Hønsefosterekstrakt. Fra det explanterede Væv kom rigelig Vækst (nærmere Meddeelse om disse Kulturers Vækstforhold gives andet Sted). Hver 4.—6. Dag blev Kulturerne ført over i et nyt Dyrknings-medium, og efter 1. 2. el. 3. Passage, blev de fikseret, farvet og mikroskopisk undersøgt. Det viste sig da, at der kun forekom overordentlig faa Mitoser i disse Kulturer, i enkelte af dem forekom dog en Del; for at faa flere Mitoser til Undersøgelse, gik man da frem paa følgende Maade: Naar Kulturerne havde staaet i Thermostat v.  $37^{\circ}$  i 4—6 Dage, efter at de var blevet skiftede, blev de taget ud af Thermostaten og henstod ved Stuetemperatur i 1—2 Døgn. Derefter blev de atter stillet i Thermostat i 2—4 Timer, hvorefter de blev fikseret, og det viste sig nu, at der i mange af dem forekom et stort Antal Mitoser, i en enkelt Kultur blev der f. Eks. talt ca. 150, hvoraf dog kun en eller to egnede sig til Kromosomtælling.

Kulturerne blev fikseret og farvet in toto, idet Glimmer-pladen, hvorpaas Kulturen var anbragt i en koaguleret Draabe af Dyrkningsmediet, blev anbragt i Fikserings-vædsken i det Øjeblik, den blev udtaget af Thermostaten. Til Fiksering blev forsøgsvis anvendt Zenker's, Helly's, Flemming's, Bouin's (mod. efter Allen) og Carnoy's Vædske; Hellys Vædske viste sig at være den, der egnede sig bedst, og blev derfor anvendt i de fleste Tilfælde. Fikseringen blev foretaget ved Stuetemperatur, idet Forsøg viste, at

Fiksering ved  $37^{\circ}$  eller  $0^{\circ}$  ikke frembød Fordele. Kulturen forblev i Fikseringsvædsken 2—4 Timer, blev derefter joderet, skyllet i rindende Vand i 24 Timer, farvet, afvandet i Alkohol i stigende Koncentrationer, ført over i Xylol og sluttelig indlejret i Xyloldammarharpix, idet Glimmerpladen blev lagt paa et Objektlglas, saa Kulturen vendte opad, og denne blev dækket med Dækglas.

Til Farvning blev anvendt Heidenhains, stærkt fortyndet Delafields og Mayers Hæmatoxylin. Heidenhains Hæmatoxylin fandtes uegnet til Farvning af disse Totalkulturer; bedst var de stærkt fortyndede Hæmatoxylinopløsninger anvendt i længere Tid (1—24 Timer); Kromosomerne blev ved Hjælp af dem tydelig farvet men forblev dog lidt transparente, saa man fik forholdsvis klare Billeder, ogsaa hvor Kromosomerne krydsede eller delvis dækkede hinanden.

Ialt blev ca. 40 Kulturer behandlet paa denne Maade; der forekom flere Tusinde Mitoser i dem i alle forskellige Stadier. Af de Mitoser, der egnede sig til Kromosomtælling, blev ca. 25 nøjagtig undersøgt under Anvendelse af Abbés Tegneapparat med Papiret paa Bordet, saaledes, at Tegningen blev ca.  $4500 \times$  forstørret; endelig blev de fotograferede (med Zeiss' Phoku). Fotograferingen gav naturligvis kun et noget mangelfuld Billede, da Kromosomerne aldrig selv i heldigste Tilfælde ligger i samme Plan, saa der kommer paa Fotografiet altid til at mangle nogle af dem, ligesom andre kun kommer delvis med. Til Anlæggelse af Kulturerne blev, som omtalt, anvendt Lever, Milt og Hjertevæv, men det var i alle Tilfældene væsentlig kun Fibroblaster, der voksede ud fra disse forskellige Væv, og alle de undersøgte Celledelinger foregik i Fibroblaster.

Til Undersøgelse af Mitoser frembyder Vævskultur forskellige Fordele fremfor Snitpræparater. For det første er

man altid i Vævskultur sikker paa, at man, naar man foretager en Kromosomtaelling, faar alle Kromosomerne med, medens man i Snitpræparerter er utsat for, at Mitosen er ramt af Mikrotomkniven, og at en Del af Kromosomerne enten er gaaet helt tabt eller maa opsøges i et andet Snit; jo tyndere Snittene er, desto større er denne Risiko, og man maa af andre Grunde foretrække Snit, der er saa tynde som muligt. I Vævskulturerne har man endvidere meget ofte Celler liggende i enkelte Lag, saa at man ikke som i Snit er utsat for, at Billedet af Kernedelingen bliver forstyrret af Dele fra over- eller underliggende Celler.

Paa Fig. 1 ses en Tegning af en Mitose fra en Kultur stammende fra Milten af det 19 cm lange hunlige Foster. Mitosen befinder sig endnu ret tidlig i Profasen kort efter, at Kernemembranen er bristet, og Kromosomerne ligger derfor endnu langt fra i eet Plan men er snarere lejrede som indvendig i en Hulkugle, de enkelte Kromosomer er endnu ret lange og mere eller mindre bøjede eller snoede, men de er allerede paa dette Stadium fuldstændig adskilt fra hinanden. Paa Fig. 2 ses Fotografi af samme Mitose, man kan ikke paa dette finde hvert enkelt Kromosom saa tydelig som paa Fig. 1, men naar man sammenligner de to Afbildninger, kan man dog paa Fotografiet genfinde de allerfleste af de paa Tegningen afbildede Kromosomer. Paa Figur 1 tælles 48 Kromosomer.

Fig. 3 stammer ligeledes fra det hunlige Foster, det drejer sig ogsaa her om en Mitose i Profasen, men sandsynligvis paa et lidt senere Stadium end den foregaaende; Kromosomerne ligger mere i eet Plan og er kortere og mindre bøjede. Paa Fig. 4 ses Fotografi af samme Mitose, og man kan her genfinde næsten alle Kromosomerne fra Fig. 3.



Fig. 1. Fra Kultur dyrket fra Milten af 19 cm langt Menneskefoster ♀. 48 Kromosomer. Tegnet med Abbé's Tegneapparat, Zeiss' Apochromat 120 Gange Forstørrelse, Binokular 18 Gange; Papiret paa Bordet ved Siden af Mikroskopet; Forstørrelse 4500 Gange. Alle de følgende Tegninger er udført paa samme Maade.

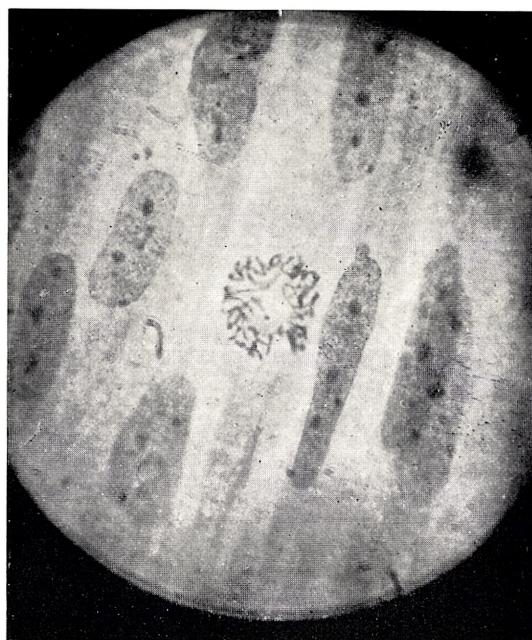


Fig. 2. Samme Mitose som paa Fig. 1. Mikrofotografi.  
Forstørrelse 1000 Gange.

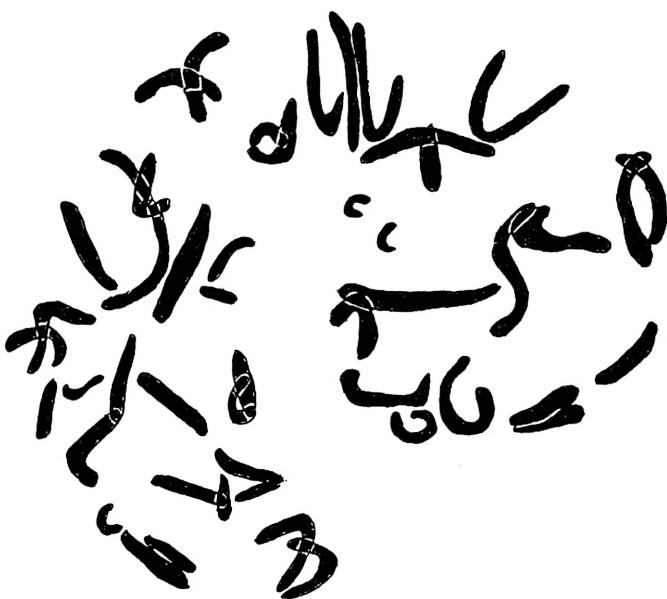


Fig. 3. Fra Kultur dyrket fra Milten af 19 cm langt Menneskefoster ♀.  
48 Kromosomer.



Fig. 4. Samme Mitose som paa Fig. 3. Mikrofotografi.  
Forstørrelse 1000 Gange.

Fig 5 og 6 viser et Stadium senere i Profasen, Kromosomerne er ved at ordne sig mere i et Plan og ligger ikke saa spredt.

Paa Fig. 7, 8 og 9 ser man Mitoserne paa endnu senere Stadier, de befinder sig nu sikkert i Metafasen og er ved at ordne sig i Æquatorialplanet.

Alle de følgende Afbildninger stammer fra Kulturer fra to hanlige Fostre. Paa Fig. 10 befinner Mitosen sig endnu i Profasen omend ret sent i denne, man ser paa enkelte af Kromosomerne tydelig (ogsaa markeret paa Figuren) Tegn til begyndende Længdespaltning.

Paa Fig. 11 og 12 frembyder Kromosomerne et særlig tydeligt Billede; de er nu næsten ordnet i Æquatorialplanet, og man ser dem fra Polen; de ligger i en Ring radiært lejrede, saaledes at der i Midten er et frit Parti, hvori der dog ligger nogle af de mindre Kromosomer. En saadan Lejring er karakteristisk for Kromosomerne paa dette Stadium ikke blot hos Mennesket (ses Fig. 13, 14, 15 og 16), men ogsaa hos mange Pattedyr; og hos Fugle, hvor der findes særlig mange smaa Kromosomer, ser man konstant i Metaphasen, at de store Kromosomer er lejrede som i en Straalekrans, medens de smaa ligger spredt i det fri Parti inden i Kransen (se f. Eks. i AKKERINGA's (1927) Undersøgelser hos Høns, OGUMA's (1927) Undersøgelser hos Duer og mine egne endnu ikke publicerede Undersøgelser hos Høns).

Paa Fig. 13 og 14 genfindes det samme Billede men med noget mindre regelmaessig Lejring af Kromosomerne. Ogsaa paa Fig. 15 og 16 ses samme Lejring, men Ringen af de store Kromosomer er noget mindre, de lægger sig tættere op ad hinanden, inden Længdespaltningen skal finde Sted. Paa Fig. 17 ligger Kromosomerne tættere sammen, og endelig er de paa Fig. 18, 19 og 20 lejret endnu nærmere

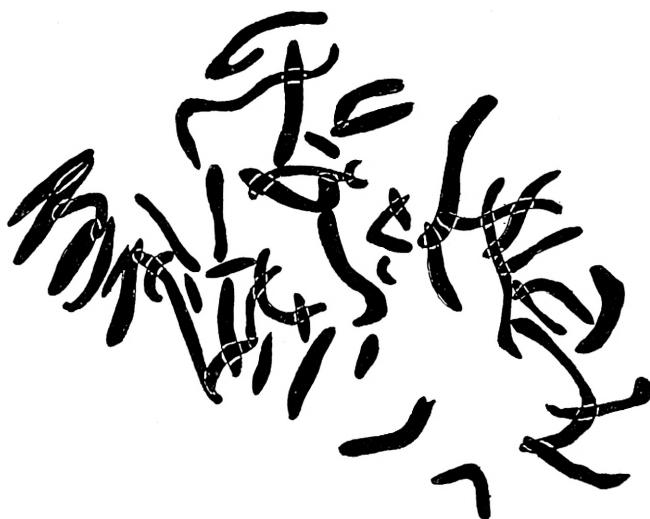


Fig. 5. Fra Kultur dyrket fra Milten af 19 cm langt Menneskefoster ♀.  
48 Kromosomer.



Fig. 6. Samme Mitose som paa Fig. 5. Mikrofotografi.  
Forstørrelse 1000 Gange.



Fig. 7. Fra Kultur dyrket fra Milten af 19 cm langt Menneskefoster ♀.  
48 Kromosomer.



Fig. 8. Samme Mitose som paa Fig. 7. Mikrofotografi.  
Forstørrelse 1000 Gange.



Fig. 9. Fra Kultur dyrket fra Milten af 19 cm langt Menneskefoster ♀.  
47 Kromosomer.



Fig. 10. Fra Kultur dyrket fra Milten af 19 cm langt Menneskefoster ♀.  
48 Kromosomer.

op ad hinanden og er blevet kortere og tykkere, Mitosen befinder sig nu i det Stadium, der gaar forud for Spaltningen og Metakinesis.

Fig. 21 viser en Mitose i Begyndelsen af Diasterstadiet, de spaltede Kromosomer er begyndt at trække sig op imod de 2 Poler. Kromosomerne lader sig desværre ikke med



Fig. 11. Fra Kultur dyrket fra Hjertet af 11,5 cm langt Menneskefoster ♂.  
48 Kromosomer.

Sikkerhed tælle paa dette Stadium (jfr. STIEVE 1921), men det lader sig let konstatere, at der er mere end 24 ved hver Pol; de enkelte Kromosomer er ogsaa langt slankere end de tilsvarende Kromosomer paa Fig. 18, 19 og 20 svarende til, at de nu er spaltet paa langs.

Endelig viser Fig. 22 en Mitose i Metafasen, ikke set fra Polen som de foregaaende, men derimod set fra Siden; man ser naturligvis ikke de enkelte Kromosomer.

Man kunde tænke sig, at de fleste Mitoser, man fik Lejlighed til at se i totale Vævskulturer, vilde vise sig paa denne Maade, thi Cellernes Længdeakse gaar ifølge den Maade, de vokser paa i en Vævskultur, fortrinsvis parallelt med Dækglasses Flade. Dette viser sig imidlertid ikke at

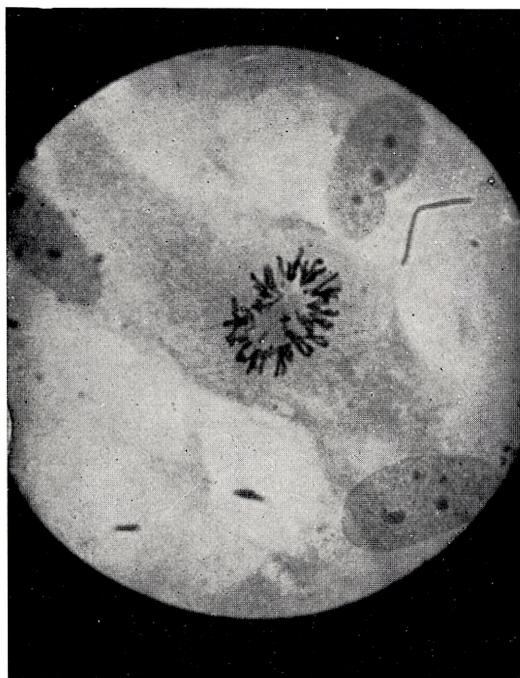


Fig. 12. Samme Mitose som paa Fig. 11. Mikrofotografi.  
Forstørrelse 1000 Gange.

være Tilfældet, man ser Mitoserne dels fra Pol, dels fra Æquator og dels fra Punkter derimellem.

HANCE (1926) anfører, at man aldrig i Vævskultur ser Metafasen lige fra Polen, fordi Kromosomerne, da Cellerne er saa tynde, altid deler sig i et Plan parallelt med Dæk-glassen. Dette bekræftes ikke af mine Undersøgelser, de i Fig. 18—20 afbildede Mitoser befinner sig utvivlsomt i Meta-



Fig. 13. Fra Kultur dyrket fra Hjertet af 11,5 cm langt Menneskefoster ♂.  
48 Kromosomer.



Fig. 14. Samme Mitose som paa Fig. 13. Mikrofotografi.  
Forstørrelse 1000 Gange.



Fig. 15. Fra Kultur dyrket fra Hjertet af 11,5 cm langt Menneskefoster ♂.  
47 Kromosomer.

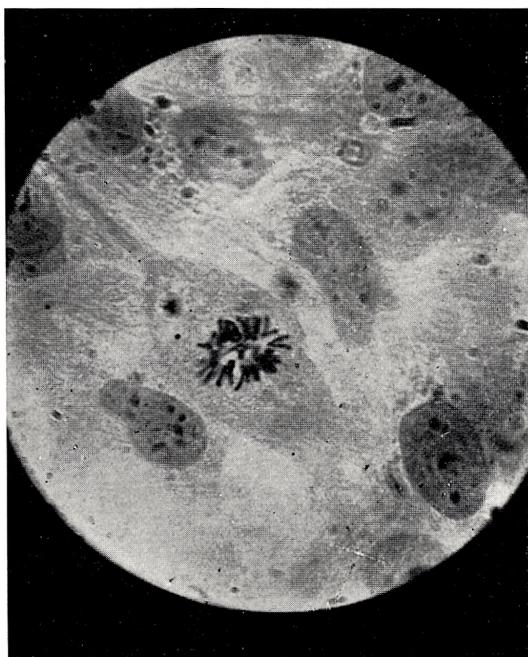


Fig. 16. Samme Mitose som paa Fig. 15. Mikrofotografi.  
Forstørrelse 1000 Gange.



Fig. 17. Fra Kultur dyrket fra Leveren af 30,5 cm langt Menneskefoster. ♂. 48 Kromosomer.

fasen; men man maa ogsaa erindre, at selv om en Del Celler i Vævskulturen ligger i et enkelt Lag, findes der dog ogsaa mange Steder i denne, hvor der ligger flere Lag Celler, og netop der kan man faa Lejlighed til at se Metafasen fra Polen. Derimod bekræfter mine Undersøgelser HANCE's Jagtagelse, at Kromosomerne tidlig i Profasen ligger mere i eet Plan i Vævskultur end i alm. Snitpræparerter, fordi Kærnen i Vævskultur er affladet.

Som det fremgaard af Tegningerne, blev der i alle de afbildede Mitoser talt 48 Kromosomer med Undtagelse af to (Fig. 9 og 15), hvor der blev talt 47.

Det maa imidlertid forstaas en lille Smule cum grano salis,



Fig. 18. Fra Kultur dyrket fra Milten af et 20,8 cm langt Menneskefoster ♂. 48 Kromosomer.

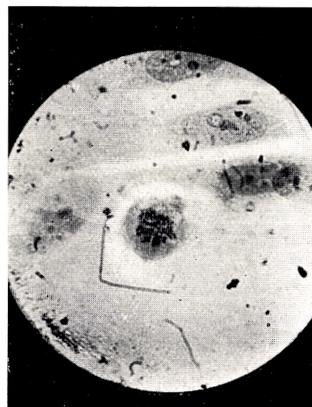


Fig. 19. Samme Mitose som paa Fig. 18. Mikrofotografi. Forstørrelse 550 Gange.

der var i de fleste af de undersøgte Mitoser nogen Tvivl med Hensyn til 1 eller 2 Kromosomer; man kunde f. Eks.

ikke altid med Sikkerhed afgøre, om et vinkelformet Kromosom ikke i Virkeligheden bestod af 2 ved Enderne sammenstødende eller omvendt; eller det kunde være vanskeligt at afgøre, om ikke en særlig tyk Kromosom i Virkeligheden var dannet af to, der laa ganske tæt op ad hinanden. I ganske

Fig. 20. Fra Kultur dyrket fra Milten af 20,8 cm langt Menneskefoster ♂.  
48 Kromosomer.

enkelte Mitoser, f. Eks. de paa Fig. 10 og 11 afbildede, laa Kromosomerne saa tydelig adskilt, at Antallet kunde fikseres med stor Sikkerhed, og i alle de andre undersøgte, var der kun Tvivl med Hensyn til 1 eller 2 Kromosomer.

I et Tilfælde saa det nærmest ud, som om der var 49, og i et, som om der var 50 Kromosomer. Flere Gange lykkedes det kun at tælle 46 eller 47, men der forekom ingen Mitoser, hvor Kromosomerne laa saaledes, at de lod sig tælle med nogenlunde Sikkerhed, hvor man fandt Tal, der fjernede sig mere end 1 eller 2 fra 48.

Men iøvrigt gensandt man ved de her foretagne Undersøgelser ret godt de Former, som tidligere



Fig. 21. Fra Leveren af 30,5 cm langt Menneskefoster ♂. Mikrofotografi. Forstørrelse 550 Gange.

Undersøgere har beskrevet; dels lange mere eller mindre vinkelbøjede Kromosomer, der enten kan have to omrent lige lange Grene (hesteskoformede) eller en lang og en kort (pibeformet), samt stavformede Kromosomer, der enten kan være helt lige eller have en svag Krumning, nogle af ret

betydelig Længde, andre kortere og nogle saa korte, at de næsten er lige saa brede som de er lange. Derimod fandtes ingen helt kugleformede Kromosomer, som forekommer saa almindelig hos forskellige Pattedyr og Fugle.

Kromosomernes Længde varierer mellem 1 og  $8\mu$  og Tværdiameteren mellem 0,5 og  $1\mu$ .

Mit Materiale har været for lille til, at jeg har turdet forsøge, som f. Eks. WINIVARTER og PAINTER har gjort det, at ordne Kromosomerne efter Størrelse og Form; man genfinder vel i de

Fig. 22. Fra Kultur dyrket fra Milten af et 11,5 cm langt Menneskefoster ♂. Mikrofotografi. Forstørrelse 550 Gange. Metafase set fra Siden.

forskellige Mitoser enkelte Kromosomer, der ligner hinanden i høj Grad, men der forekommer dog saa store Uregelmæssigheder, at jeg ikke har set mig i Stand til med Sikkerhed at identificere de enkelte Kromosomer i de forskellige Kerneplader. Den parvise Opræden af lige store og ensformede Kromosomer, som tidligere Forsfattere omtaler, ser man ogsaa mange Eksempler paa i mine Afbildninger, men fuldstændig gennemføres kan Inddelingen i Par ikke.

Nogen Identificering af X- og Y-Kromosom har naturligvis heller ikke været mulig, men den Omstændighed, at der jævnlig er fundet 48 Kromosomer i de mandlige Celler,



tyder dog stærkt paa, at der hos Manden findes ogsaa Y-Kromosom; noget bestemt Bevis er dog vanskeligt at føre herfor, da der netop, som omtalt, i de fleste Tilfælde hersker Usikkerhed i hvert Fald med Hensyn til en enkelt Kromosom.

Det er tidligere i denne Artikel blevet omtalt, hvorledes de sidste Aars Undersøgelser af Kromosomtallet i Menneskets germinale Celler alle har ført til det Resultat, at det diploide Tal er 48 (eventuelt 47 hos Manden). Dette Resultat bekræftes af de her meddelte Undersøgelser ogsaa for de somatiske Cellers Vedkommende.

---

### Resumé.

- 1) Undersøgelser af Kromosomernes Antal i Menneskets somatiske Celler har ikke tidligere ført til noget sikkert Resultat; ingen har i de somatiske Celler fundet det Tal (47 eller 48), som man efter de sidste Aars Undersøgelser over Kromosomernes Antal i de germinale Celler skulde vente at finde.
- 2) Forfatteren har undersøgt Mitoserne i Vævskultur in vitro stammende fra 4 Menneskefoster (3♂♂ og 1♀). Undersøgelserne er foretaget i Fibroblaster, der var vokset ud fra eksplanteret Lever-, Milt- og Hjertevæv.
- 3) Kulturerne blev fikseret, farvet og undersøgt in toto altsaa uden at blive skaaret i Snit; der forekommer talrige Mitoser i disse Präparater, og i en Del af dem lod Kromosomerne sig tælle.
- 4) Ca. 25 saadanne Mitoser blev tegnet og fotograferet

og efter sammenlignende Undersøgelser af Tegning og Fotografi, blev Kromosomerne talt.

5) Der findes herved 48 Kromosomer i de undersøgte Celler; der herskede dog i en Del Tilfælde Usikkerhed med Hensyn til 1 eller 2 Kromosomer, men der fandtes aldrig Tal, der afveg mere end 1 eller 2 fra 48.

---

## LITERATUR

---

- AKKERINGA, L. J. Zeitschr. f. mikroskop. anat. Forsch. p. 325, Bd. 8. 1927.
- BELLING, J. Journ. Americ. med. Association p. 397, Bd. 88. 1927.
- BISCEGLIE, V. u. JUHASZ-SCHÄFFER, A. Die Gewebezüchtung in Vitro. Berlin 1928.
- CRACIUN, E. C. Arch. exp. Zellforsch. p. 295, Bd. 2. 1926.
- FISCHER, ALB. Tissue culture. Copenhagen 1925.
- FLEMMING, H. v. Arch. mikr. Anat. Bd. 20. 1882.  
— Anat. Anz. p. 171, Bd. 14. 1898.
- GROSSER, O. Anat. Anz. Erg. H. p. 181, Bd. 54. 1921.
- HANCE, T. R. Anat. Rec. Bd. 12. 1917.  
— Biol. Bull. p. 155, Bd. 50. 1926.
- HANSEMANN, D. Virch. Arch. p. 356 Bd. 123. 1891.
- HARVEY, E. B. Journ. Morphol. p. 1 Bd. 34. 1920.
- OGUMA, K. Journ. college Agriculture, Hokkaido Imp. Univ. Bd. 16, IV part, 1927.
- OGUMA, K. u. KIHARA, H. Arch. Biol. Bd. 33. 1923.
- PAINTER, T. S. Journ. exp. Zool. p. 291. Bd. 37 1923.  
— Anat. Record. p. 77. Bd. 27 1924(a).  
— Am. Nat. p. 506. Bd. 58. 1924(b).  
— Am. Nat. p. 385. Bd. 59. 1925.
- PETRI, S. Bibliotek for Læger. p. 153. 1928.
- RAPPEPORT, TH. Arch. f. Zellf. Bd. 16. 1922.
- SCACHOW, S. D. Anat. Anz. p. 122. Bd. 62. 1926.
- SCHRADER, F. Die Geschlechtchromosomen. Berlin 1928.
- STIEVE, H. Nachschrift zu O. Grosser Abh. in Anat. Anz. Erg. H. p. 185. Bd. 54. 1921.

- WIEMAN, H. L. Am. Journ. Anat. p. 461. Bd. 14. 1913.  
— ibidem p. 1. Bd. 21. 1917.
- WINIWARTE, H. de Arch. Biol. p. 91. Bd. 27. 1912.  
— C. R. Soc. Biol. Bd. 85. 1921.
- WINIWARTE, H. de et OGUMA, K. Arch. Biol. p. 99. Bd. 36.  
1926.
- WOLFF, E. K. u. ZONDEK, B. Virch. Arch. p. 1. Bd. 254. 1925.

# BIOLOGISKE MEDDELELSER

UDGIVNE AF

DET KGL. DANSKE VIDENSKABERNES SELSKAB

## 4. BIND (KR. 18,55):

	Kr. Ø.
1. JENSEN, P. BOYSEN: Studien über den genetischen Zusammenhang zwischen der normalen und intramolekularen Atmung der Pflanzen. 1923 .....	1.10
2. MÜLLER, P. E.: Bidrag til de jydske Hedesletters Naturhistorie. Karup Hedeslette og beslægtede Dannelser. En pedologisk Undersøgelse. Med 1 Kort. Avec un résumé en français. 1924 .....	8.25
3. LINDHARD, J.: On the Function of the Motor End-Plates in Skeletal Muscles. 1924 .....	1.00
4. BOAS, J. E. V.: Die verwandtschaftliche Stellung der Gattung <i>Lithodes</i> . (Med 4 Tavler). 1924 .....	2.35
5. BÁRÐARSON, GUÐMUNDUR G.: A Stratigraphical Survey of the Pliocene Deposits at Tjörnes, in Northern Iceland. With two maps. 1925 .....	9.75
6. ANKER, JEAN: Die Vererbung der Haarfarbe beim Dachshunde nebst Bemerkungen über die Vererbung der Haarform. 1925 .....	2.25

## 5. BIND (KR. 19,25):

1. RAUNKIÆR, C.: Eremitageslettens Tjørne. Isoreagentstudier. I. 1925.....	2.50
2. PETERSEN, C. G. JOH.: Hvorledes Hvalerne bærer sig ad med at svømme. 1925 .....	0.50
3. BØRGESEN, F.: Marine Algæ from the Canary Islands, especially from Teneriffe and Gran Canaria. I. Chlorophyceæ. 1925.....	7.35
4. KRABBE, KNUD H.: L'organe sous-commisural du cerveau chez les mammifères. Avec XVII planches. 1925 .....	5.70
5. RAUNKIÆR, C.: Nitratindholdet hos <i>Anemone nemerosa</i> paa forskellige Standpladser. 1926 .....	1.80
6. BOAS, J. E. V.: Zur Kenntnis symmetrischer Paguriden. 1926 .....	3.40
7. BOAS, J. E. V.: Zur Kenntnis des Einsiedlerkrebses <i>Paguopsis</i> . 1926 .....	1.60
8. SCHMIDT, S.: Om reaktionen mellem toksin og antitoksin (difteri). 1926 .....	1.75
9. MADSEN, TH. og SCHMIDT, S.: Om »Aviditet« af Difteriserum. 1926 .....	1.10

## 6. BIND (KR. 18,10):

1. LUNDBLAD, O.: Zur Kenntnis der Quellenhydracarinen auf Møens Klint nebst einigen Bemerkungen über die Hydracarinen der dortigen stehenden Gewässer. Mit 7 Tafeln und 5 Textfiguren. 1926 .....	5.00
---	------

	Kr. Ø.
2. BØRGESEN, F.: Marine Algæ from the Canary Islands, especially from Teneriffe and Gran Canaria. II. Phæophyceæ. 1926 ..	6.00
3. OSTENFELD, C. H.: The Flora of Greenland and its Origin. 1926 ..	3.35
4. FIBIGER, JOHANNES and MØLLER, Poul: Investigations upon Immunisation against Metastasis Formation in Experimental Cancer. With 5 plates. 1927 ..	2.75
5. LIND, J.: The Geographical Distribution of some Arctic Micromycetes. 1927 ..	1.50
6. BØRGESEN, F.: Marine Algæ from the Canary Islands, especially from Teneriffe and Gran Canaria. III. Rhodophyceæ. Part 1. Bangiales and Nemalionales. 1927 ..	4.50
7. LINDHARD, J.: Nogle Undersøgelser over den respiratoriske Kvotient under kortvarigt Muskelarbejde. 1927 ..	1.00

#### 7. BIND (under Pressen):

1. RAUNKIÆR, C.: Dominansareal, Artstæthed og Formationsdominanter. 1928 ..	1.75
2. PETERSEN, C. G. JOH.: On some Biological Principles. 1928 ..	2.00
3. VIMTRUP, BJ.: Undersøgelser over Antal, Form, Bygning og Overflade af Glomeruli i Nyren hos Mennesker og nogle Patte-dyr. 1928 ..	1.30
4. BENSLEY R. R. og VIMTRUP, BJ.: Undersøgelser over de Rouget'ske Cellers Funktion og Struktur. En Metode til elektiv Farvning af Myofibriller. 1928 ..	1.00
5. THOMSEN, OLUF: Die Erblichkeit der vier Blutgruppen des Menschen, beleuchtet durch 275 Nachkommenschaftsindividuen in 100 AB (IV)-Ehen (nebst 78 Kindern, von denen nur der eine (AB)-Elter bekannt ist). 1928 ..	1.00
6. KROGH, A. and HEMMINGSEN, A. M.: The Assay of Insulin on Rabbits and Mice. 1928 ..	0.70
7. JOHNSSON, J. W. S.: L'Anatomie mandchoue et les Figures de Th. Bartholin, étude d'iconographie comparée. 1928 ..	2.00
8. TAGE KEMP: Om Kromosomernes Forhold i Menneskets somatiske Celler. 1929 ..	1.75

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab.

Biologiske Meddelelser. **VII**, 9.

---

FYSISKE OG KEMISKE  
UNDERSØGELSER OVER DANSKE  
HEDEJORDER

MED SÆRLIGT HENBLIK PAA DERES INDHOLD AF  
KOLLOIDER OG KVÆLSTOF

(PHYSICAL AND CHEMICAL INVESTIGATIONS ON DANISH  
HEATH SOILS (PODSOLS))

AF

FR. WEIS

WITH A RESUMÉ IN ENGLISH

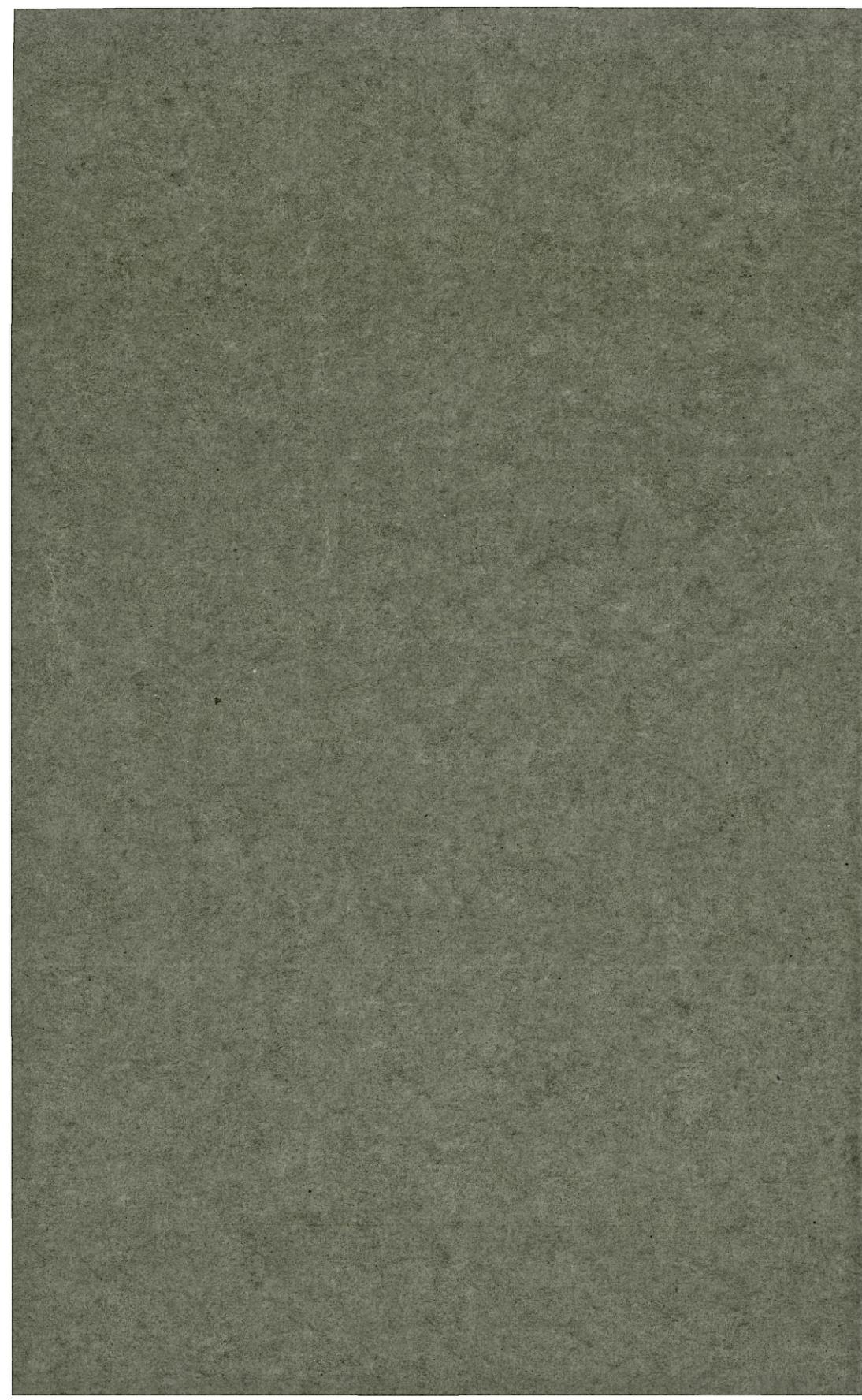


KØBENHAVN

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

1929

Pris: Kr. 8,25



Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab.

Biologiske Meddelelser. **VII**, 9.

---

FYSISKE OG KEMISKE  
UNDERSØGELSER OVER DANSKE  
HEDEJORDER

MED SÆRLIGT HENBLIK PAA DERES INDHOLD AF  
KOLLOIDER OG KVÆLSTOF

(PHYSICAL AND CHEMICAL INVESTIGATIONS ON DANISH  
HEATH SOILS (PODSOLS))

AF

FR. WEIS

WITH A RESUMÉ IN ENGLISH



KØBENHAVN

HOVEDKOMMISSIONÆR: ANDR. FRED. HØST & SØN, KGL. HOF-BOGHANDEL  
BIANCO LUNOS BØGTRYKKERI

1929



## FORORD

---

**S**kønt der i nærværende Arbejde saa at sige udelukkende er anvendt fysiske og kemiske Undersøgelsesmetoder, har Udgangspunktet for det dog været biologiske Problemer, der ogsaa danner Baggrunden for hele Drøftelsen af Analyseresultaterne.

Gennemførelsen af det vilde imidlertid ikke have været mig muligt uden Raadighed over et veludstyret Laboratorium, nødvendige Pengemidler og en Stab af dygtige og interesserede Medarbejdere. Den materielle Støtte er ydet af Den kgl. Veterinær- og Landbohøjskole (Laboratorieudstyr) og af »Dansk Skovforenings og Det danske Hedeselskabs fælles Gødningsforsøg«. Det omfattende og ofte trættende Analysearbejde er for Størstedelen udført af Laboratoriets Assisterter, nemlig cand. polyt. STEVENIUS NIELSEN, Dr. phil. JAKOB BLOM, Dr. phil. DETLEV MÜLLER, Mag. sc. NIELS NIELSEN og Forstkandidaterne JØRGEN ABELL og CECIL TRESCHOW, samt, som ekstraordinære Medhjælpere, af cand. polyt. H. G. MYGIND og Fru INGER HINRICHSEN. Assistent, Forstkandidat JENS HVASS, med hvem de forstlige Problemer ofte er drøftede, har optaget de vedføjede Fotografier, og Landinspektørstuderende A. PALUDAN har tegnet Kort og Kurver. En meget værdifuld Støtte er ydet af Dr. phil. HILMAR ØDUM, hvem Direktøren for Danmarks Geologiske Undersøgelse, Dr. VICTOR MADSEN,

beredvilligt tillod at gøre en Rejse til Hedearealerne og op-  
tage de i Afhandlingen indføjede Beskrivelser af disse.  
Hedeselskabets Bedømmelse af de paagældende Jorder er  
udførte af Assistent VILH. NIELSEN, Mangehøje Plantage,  
og Skovrider JENS HOLT, Skovsende Plantage. Og endelig  
har Docent, Dr. phil. OLOF TAMM, Stockholm, under en  
fælles Rejse til Hedearealerne og senere gennem mundtlige  
og skriftlige Drøftelser samt ved Gennemlæsning af det  
færdige Manuskript paa den elskværdigste Maade ydet  
Bistand. Hver enkelt af de her nævnte beder jeg modtage  
min hjerteligste Tak.

Den kgl. Veterinær- og Landbohøjskoles  
planterefysiologiske Laboratorium.

Septbr. 1928.

FR. WEIS.

## I. Indledning.

For saa vidt et videnskabeligt Arbejde over en Jordbundsform ogsaa henvender sig til en Læsekreds udenfor det Lands Grænser, hvor det er udført, eller hvorfra Materialet er taget, er det naturligt og ønskeligt at forudskikke nogle Bemærkninger om det paagældende Omraades Geologi, Klima og Vegetation, da disse Faktorer er af saa afgørende Betydning for Dannelsen af de naturlige Jordbundstyper, der forefindes her. Dette kan dog gøres ganske kort i dette Tilfælde, da der kan henvises dels til danske, dels til fremmede Arbejder, der udførligt beskriver den særlige Hededannelse, som forekommer i Jylland og som tillige strækker sig i et bredt Bælte ned gennem den sydlige Del af Slesvig over Holsten til Nordvesttyskland og herfra gaar mod Vest ind i Holland og Dele af Belgien.

Disse højst ufrugtbare Strækninger, der har dækket hele det centrale Parti af Jylland, har tidlig tiltrukket sig praktiske Landøkonomers og senere Naturforskernes Opmerksomhed, saa der nu foreligger en meget fyldig Litteratur om deres Naturhistorie. Af danske Arbejder kan der især henvises til J. G. FORCHHAMMERS<sup>1</sup>, E. DALGAS<sup>2</sup>, P. E. MÜL-

<sup>1</sup> J. G. FORCHHAMMER: De jydske Heder. Dansk Maanedsskrift. Bd. I. 1855. Den jydske Hedeslettes physiske og geognostiske Forhold. Tidsskr. f. Landøconomie. III. R. Bd. IX. 1861.

<sup>2</sup> E. DALGAS: Oversigt over Hederne i Jylland. Aarhus 1866. Geographiske Billeder fra Heden. København 1867.

LERS<sup>1</sup> og N. V. USSINGS<sup>2</sup>, af tyske til C. EMEIS'<sup>3</sup>, E. RAMANN's<sup>4</sup>, R. ALBERT's<sup>5</sup> og P. GRAEBNER's<sup>6</sup>, og i disse vil der findes Henvisninger til en Mængde mere specielle Undersøgelser over de paagældende Hededannelser.

Hovedparten af disse Heder udgøres af Sletter, de saakaldte Hedeflader, der i det sidste Afsnit af den nord- og mellemeuropæiske Istid er dannede af vældige Smeltevandsfloder ved Bortsmelting af Isen fra de Gletscher-rande, som da bl. a. strakte sig op gennem den jyske Halvø med en Bue mod Vest omtrent fra Viborg henimod Limfjordens nuværende Udmunding i Nordsøen. Med de mægtige Vandstrømme bredtes Sand og Grus ud fra Isræden i et næsten plant Lag, med en svag Heldning ud mod Flodernes Udløb i Nordsøen, kun gennembrudt af større eller mindre Erosionsdale (ofte i flere Terrasser), hvori der endnu findes mindre Vandløb (Aer og Bække). Men omkring paa disse ensformige Hedesletter hæver der sig dog større eller mindre Partier, de saakaldte Bakkeører, der vel ogsaa i tidligere Afsnit af Istiden har været dækkede af Is og er efterladte af denne som Ende- eller Bundmoræner,

<sup>1</sup> P. E. MÜLLER: Studien über die natürlichen Humusformen und deren Einwirkung auf Vegetation und Boden. Berlin 1887 (tidligere offentliggjort under Titlen: »Studier over Skovjord« i Tidsskrift for Skovbrug III. Bd. 1878 og VII. Bd. 1884).

<sup>2</sup> N. V. USSING: Om Jyllands Hedesletter og Teorierne om deres Dannelse. Oversigt over Det kgl. danske Videnskabernes Selskabs Forhandlinger. 1907. Nr. 4.

<sup>3</sup> C. EMEIS: Waldbauliche Forschungen und Betrachtungen. Berlin 1875.

<sup>4</sup> E. RAMANN: Der Ortstein und ähnliche Secundärbildung in den Diluvial- und Aluvial-Sanden. Jahrb. d. kgl. preuss. geologischen Landesanstalt für 1885. Berlin 1886. Bodenkunde III. Aufl. 1911.

<sup>5</sup> R. ALBERT: Beitrag zur Kenntnis der Ortsteinbildung. Zeitschr. f. Forst- u. Jagdwesen. Bd. 45. 1916. Bodenuntersuchungen im Gebiete der Lüneburger Heide. Ibid. Bd. 44. 1912 og Bd. 45. 1913.

<sup>6</sup> P. GRAEBNER: Die Heide Norddeutschlands. 2. Aufl. Leipzig 1925.

men som paa det Tidspunkt, da Hedefladerne dannedes, var isfrie.

Saavel Hedeflader som Bakkeører har gennem lange Tidsrum under de paagældende Isafsmeltninger været udsatte for en gennemgribende Udvaskning af de Plante-næringsstoffer, der blev frigjorte ved samtidig stedfindende Forvitring, saa Jordbunden som Regel er blevne overordentlig fattig og væsentlig bestaaende af det ufrugtbare Kvartssand, mer eller mindre blandet med Grus eller Sten, som Forvitringen ikke har faaet Bugt med. Men medens Hedefladerne paa denne Maade er blevne temmelig ensartet forarmede, varierer Jordbunden i Bakkeørerne med deres uregelmæssige og ofte stærkt kuperede Overflade langt mere. Ogsaa i disse forekommer der Partier af lige saa ringe Beskaffenhed med Hensyn til Indhold af Plante-næringsstoffer som Hedefladerne, men til Gengæld kan der ogsaa findes bedre, ja ligefrem frugtbare, Dele af Bakkeørerne, i hvilke der bl. a. ofte findes Ler og Mergel, med disse Jordarters naturlige Indblanding af Kali og Fosforsyre i kendelige Mængder.

Paa visse Dele af Bakkeørerne har der tidligere været Skov, og de smaa Egekrat, som endnu eksisterer, kan være Reste af forhen anseelige Egeskove med Indblanding af Bævreasp, Birk, Lind og andre Løvtræer samt af Naaletræer som Enebær og Skovfyr.

Større Partier af Bakkeørerne har dog vist aldrig været skovklædte, og dette gælder sikkert hele Hedefladeområdet, der, efter P. E. MÜLLER<sup>1</sup>, endog skal have ligget hen som Tundraer i en længere Periode efter den sidste Istid

<sup>1</sup> P. E. MÜLLER: Bidrag til de jyske Hedesletters Naturhistorie. Det kgl. Danske Videnskabernes Selskab. Biologiske Meddelelser IV. 2. 1924.

og da først senere være gaaet over til den mere tørre Lynghede, efter at Klimaet var blevet væsentlig varmere.

Skønt der nu af klimatiske Aarsager ikke længere vilde være nogen Hindring for Skovens Indvandring, og denne ogsaa allerede har fundet Sted paa større Omraader af f. Eks. Lüneburger Heide i Tyskland, er Klimaet paa de danske Heder endnu ret ugunstigt for Skovvegetation. Trods en forholdsvis ringe Nedbør (600—800 mm aarlig) hører disse Egne dog til de koldt tempererede, humide Klimaregioner, hvor Omsætningen af de fra Vegetationen efterladte døde organiske Stoffer foregaar meget langsomt og ikke altid kan holde Trit med Produktionen. Dette fører til Tørvedannelser paa den fugtige og Ophobning af anden Raahumus (Mor) paa den mere tørre Bund. Karakteristisk for Klimaet er nemlig en stor relativ Luftfugtighed i alle Aarets Maaneder og en i Regelen vedvarende og meget stærk Blæst, mest fra Vest, der just fra Nordsøen og Atlanterhavet (Golfstrømmen) fører fugtig Luft ind over Landet, som ikke har nogen Bjergkæde eller Højderyg til at bryde Vindene eller forhindre den fugtige Luft fra at stryge hen over Hederne. Disse er ofte meget plagede af Nattefrost i Sommertiden, hvilket jo ogsaa i høj Grad kommer til at influere paa Vegetationen.

Den alt dominerende Plante og den, som giver disse Egne deres særlige Præg, er Hedelyngen (*Calluna vulgaris*), paa fuglige Steder ofte stærkt indblandet med Klokelyng (*Erica Tetralix*), og saa forvrigt isprængt andre smaa Halvbuske som Rævling (*Empetrum nigrum*), Tyttebær (*Vaccinium vitis idaea*), Melbaerris (*Arctostaphylos uva ursi*), Visse (*Genista pilosa* og *anglica*), Gyvel (*Sarothamus scoparius*), endvidere en Række, mest kalkskyende, Urter, Græsser og Halvgræsser som Soldug (*Drosera*), Volverlei

(*Arnica montana*), Benbræk (*Narthecium ossifragum*), Bølget Bunke (*Aira flexuosa*), Faaresvingel (*Festuca ovina*), Blaa-top (*Molinia coerulea*), Katteskæg (*Nardus stricta*), Sandskæg (*Weingärtneria canescens*), Sandstar (*Carex arenaria*), samt Ulvefod (*Lycopodium*), Mosser som forskellige *Polytrichum*-arter, Lavarter som Rensdyrlav (*Cladonia rangiferina*) m. fl. Men Hedelyngen er som sagt den, der stiller alle de andre i Skygge, og den findes saavel paa den fattige som paa den bedre Jordbund, hvor den har faaet Lov at vandre ind. Den vokser nemlig ogsaa udmarket paa den gode Jord og indfinder sig f. Eks. gerne, hvor Skoven af en eller anden Grund forsvinder. Men naar den saa har faaet Magten, sætter den et saa kraftigt Stempel paa Jordbunden, at denne almindelig kaldes Hede, selv om den lige saa godt kunde bære en helt anden Vegetationsform. Og netop dette gør, at Hedejorden, trods en ensformig Vegetation, kan omfatte Jordbundstyper af højst forskellig Beskaffenhed og af højst forskellig Værdi til Opdyrkning.

Den jyske Hede er i vore Dage for Størstedelen taget ind til Agerbrug eller Beplantning med Skovtræer, selv om der er anseelige udyrkede Arealer tilbage. Men det hænder ogsaa, at Dyrkningen af Hedejord opgives, og at denne da igen »springer i Lyng« og vender tilbage til sin oprindelige, naturlige Vegetationsform. I det hele taget frembyder Opdyrkningen af de rigtig fattige Hedejorder saa store Vanskeligheder, at der endnu findes en hel Del uløste Problemer baade for Praksis og for den videnskabelige Forskning, der jo ogsaa gaar ud paa at komme den praktiske Hededyrkning til Hjælp.

Efter at saa store Dele af den jyske Hede er blevet beplantet med Rødgran, at denne er blevet Hovedtræet i disse Egne, er ogsaa store økonomiske Interesser knyttede

til denne Traeart. Men medens den paa visse Lokaliteter vokser særdeles tilfredsstillende, er dens Dyrkning paa andre saa vanskelig, og dens Produktion saa ringe, at man ofte har rejst det Spørgsmaal, om det her vil være økonomisk forsvarligt at anlægge de forholdsvis dyre Kulturer af den. Og navnlig har man spurgt, om dens daarlige Vækst ikke fortrinsvis skyldes Bundens Fattigdom, og om der i det hele taget findes Hedebund af saa ringe Beskaffenhed, at man burde undlade at dyrke Rødgran paa den.

At Hedebunden selv under et tilsyneladende ensformigt Lyngdække, med Forekomsten af Blegsand og allignende Dannelser, dog kan frembryde meget store Forskelligheder, ved enhver erfaren Hededyrker. Men hvori disse Forskelligheder egentlig bestaar, ved vi meget lidt om.

Det var Betragtninger af den Art, der foranledigede P. E. MÜLLER til — i Samarbejde med K. RØRDAM, JOHS. HELMS, E. H. WØLDIKE<sup>1</sup>, o. a. — i 1905 at faa iværksat en omfattende Undersøgelse over de formentlige Aarsager til Rødgranens forskellige Trivsel paa forskellige Lokalitter i den midtjyske Hede. Og hans ledende Tanke ved disse Undersøgelser var, om der kunde paavises en lignende Sammenhæng mellem Granens Vækst og Bundens Indhold af mineralske Plantestoffer, som W. SCHÜTZE<sup>2</sup> i sin Tid mente at have paavist for Skovfyrrens Vedkommende i den nordtyske Hede, paa diluvialt Sand af omtrent samme Beskaffenhed som den jyske Hedebund.

MÜLLER udvalgte til disse Undersøgelser Jordbunden i

<sup>1</sup> P. E. MÜLLER, K. RØRDAM, JOHS. HELMS, E. H. WØLDIKE: Bidrag til Kundskaben om Rødgranens Vækstforhold paa midtjydsk Hedebund. Det forstlige Forsøgsvæsen i Danmark III. Bd. S. 1—270 (1910).

<sup>2</sup> W. SCHÜTZE: Beziehungen zwischen der chemischen Zusammensetzung und Ertragsfähigkeit des Walbodens. Zeitschr. f. Forst- u. Jagdwesen. Bd. I (1869) und Bd. III (1871).

3 forskellige Bonitetsklasser af ældre Granbevoksninger paa Hedeslette (Karup-Fladen), men lod som Supplement her til ogsaa foretage spredte Undersøgelser af Jordbunden paa en Bakkeølokalitet (i Birkebæk-Høgildgaard Plantagerne paa Skovbjerg Bakkeø), der i Almindelighed anses for en bedre Plantebund. Men ud fra den Betragtning, at de øverste Jordlag under Paavirkning af fysiske og biologiske Faktorer saa let undergaar Forandringer, der ændrer deres Karakter som Kulturbund for Skovdyrkning, lod han Undersøgelserne anstille i det øverste Lag af Undergrunden, der maa anses for Moderlaget for Overfladedannelserne, men ikke er blevet draget ind i disses Omdannelser. Og Hensigten med Arbejdet var da om muligt at finde en Boniteringsmetode for Hedejordens Værdi som Plantebund, med specielt Henblik paa Rødgranen.

De paagældende Undersøgelser blev offentliggjorte i den nævnte omfangsrige Afhandling i 1910, men MÜLLER og hans Medarbejdere kom imidlertid til det Resultat, at »den kemiske Jordanalyse, saa vidt man tør slutte af de udførte Arbejder, næppe egner sig til Bonitering af Hedebundens Evne til at frembringe økonomisk forsvarlig Granvækst«<sup>1</sup>.

Der var nemlig ingen lovmæssig Forskel mellem Jordbundens Indhold af mineralske Plantenæringsstoffer, som kunde stilles i Forbindelse med Granens bedre eller daarrigere Vækst, og Analyserne af Bakkeøbunden gav samme Udtryk for den yderste Fattigdom som Analyserne af Hedefladebunden. Derimod gav Undersøgelsen en Mængde andre overordentlig vigtige Resultater, der bl. a. pegede hen imod de fysiske og biologiske Faktorers store Betyd-

<sup>1</sup> 1. c. S. 266. Udhævelserne foretagne her.

ning, saa det paagældende Arbejde baade ved sine negative og positive Fund dog blev af den største Interesse.

Da Spørgsmalet om den kemiske Analyse som Hjælpe-middel til at bestemme en Jordbunds Frugtbarhed, oprindelig paa LIEBIGS Initiativ, af talrige Agrikulturkemikere er bleven gennemarbejdet for Agerjordens Vedkommende, men ogsaa her kun har beredt Skuffelser, har man i Land-bruget i Almindelighed opgivet denne Metode og er gaaet over til andre, væsentligst biologiske, Metoder, bl. a. til gennem Dyrkningsforsøg at spørge selve Planterne om Jordbundens Værdi for dem, idet man i Forbindelse hermed ofte anstiller Iagttagelser over dens naturlige Vegetation, udfører Reaktions- (og Kalktrangs)bestemmelser samt mikrobiologiske Analyser. Men et Dyrkningsforsøg er jo en langvarig Metode, der end ikke altid giver Svar efter en enkelt Vegetationsperiode og tillige rummer saa mange Fejlkilder, at den langtfra i alle Tilfælde kan betragtes som sikker og eksakt. Og hvor det gælder Bedømmelsen af en Jord som Plantningsbund for Træer, vil den i Praksis være ganske uanvendelig.

Imidlertid har de sidste Aars Forskning afsløret saa mange, hidtil ukendte, Egenskaber ved Jordbunden, der har Betydning som Vækstfaktorer for Planterne, at man endnu ikke bør opgive at finde videnskabelige Metoder, der er anvendelige ved den praktiske Bedømmelse af en Jordbunds Værdi som Plantebund. Utvivlsomt spiller saaledes Jordbundens Reaktion og Stødpudeindhold, der er nøje forbundne med dens Indhold af eller Mangel paa basiske Stoffer, særlig Kalciumkarbonat, og dens Indhold af Elektrolyter i Almindelighed en overordentlig vigtig Rolle, fordi disse Egenskaber igen bestemmer Jordens Mikroflora og Mikrofauna, og f. Eks. en udpræget sur Reaktion i Regelen

udelukker Trivselen af de Bakterier, der besørger de organiske Stoffers Mineralisering og ikke mindst holder Kvælstoffets Kredsløb i Gang. Tillige forsvinder saa vigtige Dyr som Regnormene, naar Jorden er for sur, men de vender straks tilbage, naar Surheden formindskes ved Kalkning. I de varme, aride Egne af Jordkloden kan paa tilsvarende Maade stærk basisk Reaktion og Ophobning af visse Salte i Jorden virke i høj Grad skadelig paa Plantelivet. Den med Tilstedeværelsen af visse Mikroorganismer forbundne Nitrifikationsevne hos en Jord er ofte Kriteriet paa dennes Evne til at opretholde optimal Vækst hos mange Planter, bl. a. flere Træer, men denne Nitrifikationsevne staar ikke altid i ligefremt Forhold til Reaktionen, er endogsaa undertiden meget kraftig, hvor denne ligger ved en  $P_H$ -Værdi omkring 4, og kan være yderst svag eller helt mangle ved  $P_H$ -Værdier lige under eller over 7<sup>1</sup>. Og i det hele taget vil Jordbundens fysiske Tilstand og dens Indhold af Mikroorganismer være Faktorer, der i Almindelighed er vigtigere end dens absolute Indhold af Plantenaeringsstoffer. Men de enkelte Vækstfaktorer er ofte indbyrdes saa nøje forbundne eller gensidigt betingede af hinanden, at det sjælden er en enkelt Faktor, der bliver den dominerende gennem længere Tidsrum. Mere end de absolute Mængder af nødvendige Næringsstoffer betyder det f. Eks. ofte, at der findes andre Stoffer af saadan Beskaffenhed, at Frigørelsen og Omdannelsen af det Materiale, der leverer de egentlige Plantenaeringsstoffer, kan komme i Stand, eller at disse ikke for hurtig udvaskes, men holdes tilbage ved Adsorp-

<sup>1</sup> FR. WEIS: Undersøgelser over Jordbundens Reaktion og Nitrifikationsevne i typiske danske Bøgeskove. Meddelelser fra Dansk Skovforenings Gødningsforsøg. IV (S. 81—232). Dansk Skovforenings Tidsskrift. 1924. Nogle Undersøgelser om Askens Krav til Jordbunden. Ibidem. VI (S. 235—322). 1927.

tion eller Absorption, under hvilke Processer Udvekslingen af Anioner og Kationer, Hydratationer, Vandadsorption m. m. spiller en overmaadig vigtig Rolle.

Nu har det imidlertid vist sig, at disse Egenskaber ved Jorden i fremtrædende Grad er knyttede til saadanne kolloidale Stoffer, der i sig selv hverken er Næringsstoffer eller det Raamateriale, hvoraf Næringsstoffer dannes, nemlig fortrinsvis til kolloidal Aluminium- og Jernhydroksyd, Kiselsyre og forskellige Humusstoffer. Thi naar disse Kolloider kommer i Berøring med Elektrolytopløsninger, f. Eks. saadanne, der frigøres under Forvitringsprocesserne eller tilføres Jorden i Form af Kalkalte og Kunstdødning, viser de en udpræget Evne til Udveksling med de paagældende Saltes Baser, idet de netop repræsenterer Jordbundens Kompleks af absorberende Stoffer.

For disse Processer er der gjort udførligt Rede i en Række paa Russisk i Aarene 1912—1925 publicerede Arbejder af den fremragende Jordbundsforsker K. K. GEDROIZ, der først blev bekendt for den ikke-russiske Verden gennem en af den russiske Amerikaner S. A. WAKSMAN foretagen engelsk Oversættelse. Denne fremkom dog ikke offentlig, men blev uddelt i et begrænset Antal Eksemplarer til visse Instituter og Privatpersoner. Et kort Resumé af GEDROIZ's Arbejder er imidlertid givet af Englænderen H. J. PAGE<sup>1</sup>, og forøvrigt har en Række andre Forskere uafhængig af GEDROIZ arbejdet med de samme Problemer, som Hollænderen D. J. HISSINK<sup>2</sup>, Ungareren A. J. v. SIGMOND, Tyskeren

<sup>1</sup> H. J. PAGE: The investigation of K. K. GEDROIZ on Base exchange and absorption. Transactions of the second Commission of the International Society of Soil Science. Groningen. 1926.

<sup>2</sup> D. J. HISSINK: Beitrag zur Kenntnis der Adsorptionsvorgänge im Boden. Internationale Mitteilungen für Bodenkunde. Bd. XII. S. 81—112. 1922. Base Exchange in Soils. Transactions of the Faraday Society. Bd. XX. no. 60, part 3. 1925.

GEORG WIEGNER<sup>1</sup>, Engländeren G. W. ROBINSON m. fl., saa der nu allerede foreligger en meget udførlig Litteratur om disse Spørgsmaal. Og da der saa tillige forelaa en af Svenskeren OLOF TAMM<sup>2</sup> udarbejdet Metode til kvantitativ Bestemmelse af det uorganiske Gelkompleks i Jorden, som senere har vist sig brugbar til Karakteristik og Bestemmelse af Degenerationsgraden ved begyndende Podsolering<sup>3</sup> af Jordbunden i sydsvenske Bøgeskove, sammenlignede med nogle typiske Jorder fra det nordlige Sverige<sup>4</sup>, tog jeg mig for at prøve, om denne Metode ikke ogsaa kunde anvendes til Karakteristik og Bedømmelse af danske Hedejorder (der ogsaa kan være podsolerede i ret forskellig Grad), med specielt Henblik paa deres Værdi som Plantebund for Træer. Resultaterne viste senere, at saadanne Undersøgelser har ligesaa stor Interesse for Agerbruget som for Skovbruget.

De i det følgende meddelte Resultater vil dog vise, at Opklaringen af dette Spørgsmaal ikke var den eneste Oppgave for den her foreliggende Undersøgelse, men at denne i Almindelighed gik ud paa, ved videnskabelige Metoder

<sup>1</sup> GEORG WIEGNER: Boden und Bodenbildung in kolloidchemischer Betrachtung. Dresden und Leipzig. 1924. Se ogsaa: K. K. GEDROIZ: Chemische Bodenanalyse. Berlin. 1926.

<sup>2</sup> OLOF TAMM: Eine Methode zur Bestimmung der anorganischen Komponente des Gelkomplexes im Boden. Vorläufige Mitteilung. Meddelanden från Statens Skogsforsöksanstalt. Häfte Nr. 4. Stockholm, 1922. Bodenstudien in der nordschwedischen Nadelwaldregion. Ibidem. Häfte 17, 1920. Ueber die Einwirkung des festen Gesteins auf den Waldboden. Ibidem. Häfte 18, 1920.

<sup>3</sup> En Udredning af Podsoleringsbegrebet og af Benævnelsen af de forskellige Horizonter i en Podsoljordprofil har P. E. MÜLLER givet i »Bidrag til de jyske Hedesletters Naturhistorie« S. 47—60 og S. 62—69.

<sup>4</sup> KARL LUNDBLAD: Beitrag zur Kenntnis der Eigenschaften und der Degeneration der Bodenarten vom Braunerdetypus im südlichen Schweden. Meddelanden från Statens Skogsforsöksanstalt. Häfte 21, Nr. 1. Stockholm. 1924.

om muligt at finde Hjælpemidler til at klassificere og bedømme de Jordbundstyper, som blev tagne i Arbejde.

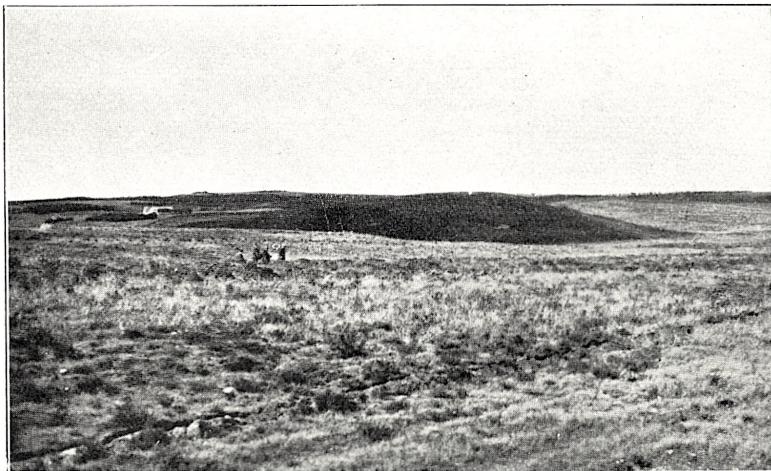
## II. Beskrivelse af de undersøgte Hedejorder og de i dem aabnede Profiler.

Den ydre Foranledning til, at disse Undersøgelser blev tagne op, var følgende:

I 1924 blev der etableret et nærmere Samarbejde mellem Det danske Hedeselskab og Dansk Skovforenings Gødningsforsøg med det Formaal at anstille fælles Hedeplantningsforsøg under Ledelse af Hr. Kommitteret CHR. DALGAS og Forfatteren. Blandt forskellige andre Opgaver valgtes ogsaa den at anstille Forsøg over Dyrkning af andre Træarter paa Heden end de sædvanlig benyttede (Rødgran og Bjergfyr), som de europæiske Skovfyrrace, østerrigsk og korsikansk Fyr, Ædelgran og Lærk, forskellige amerikanske og asiatiske Naaletraer og en Række forskellige Løvtræer, navnlig Bøg, Eg, Birk, m. fl. Det gjaldt nu at undersøge disses Vækst paa forskellige Typer af Hedejord, efter forskellig Jordbundsbearbejdning, Kalkning og Gødning, med og uden Anvendelse af Ammetræer o. s. v. Og for Sammenligningens Skyld skulde da de samme Træarter dyrkes under de forskellige Vækstbetingelser.

For disse Forsøg stillede Hedeselskabet bl. a. 2 uboplantede Hedearealer af ret forskellig Beskaffenhed til Disposition, det ene beliggende 10 km nordvest for Holstebro, c. 10 km syd for Limfjorden og c. 20 km øst for Nordsøen paa Limfjords-Bakkeøpartiet, som en Del af den under Selskabet hørende Mangehøje Plantage, det andet beliggende i Jyllands Hjerte paa Sønder-Omme Hedefladen,

c. 12 km nord for Grindsted, som en Del af Skovsende Plantage. (Se Fotografierne Fig. 1--6). Paa det første Areal er Vinden muligvis noget haardere og Luftfugtigheden noget større paa Grund af Havets Nærhed end paa det sidste, der til Gengæld har noget større aarlig Nedbør (Mangehøje c. 650—700 mm, Skovsende over 750 mm Ned-



Jens Hvass fot. 28. 9. 1927.

**Mangehøje Plantage (Plantation).**

Bakkeø. Hill island.

(Se ogsaa Kortet Fig. 7. See also map, fig. 7).

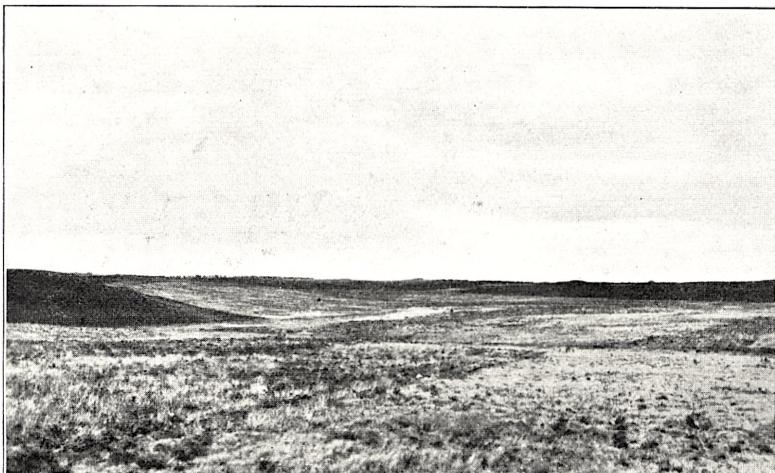
Fig. 1. En Del af Forsøgsarealet. I Forgrunden Afd. 28. I Midten i Baggrundsen en lyngbevokset Bakke udenfor Forsøgsarealet. Det lyse Parti tilhøje derfor er den nordvestlige Ende af Afd. 26.

Part of the experiment area. In the foreground, division 28. In the middle background, a heather covered hill outside the experiment area. The light part to the right of this is the north western end of division 26.

bør aarlig). De til Forsøg indtagne Arealer er i Mangehøje c. 20<sup>1</sup>, i Skovsende c. 10 ha., men medens det sidste i

<sup>1</sup> Hele Arealet i Mangehøje Plantage var c. 30 Hektarer stort. Men det besluttedes straks at inddale det i Bælter paa henholdsvis 18 og 36 m Bredde, hvoraf de første udgik af det egentlige Forsøgsareal ved straks at tilplantes med Blanding af Rødgran og Bjergfyr som Læbælte. Disse er paa Kortet angivne ved Skravering paa langs, uden Signatur for de ved den praktiske Bedømmelse opførte Bonitetsklasser.

Kraft af sin plane Beskaffenhed (som Hedeflade) er forholdsvis ensartet, er det første Areal (som en Del af en Bakkeø) ret kuperet og meget afvekslende med Hensyn til Jordbundens Beskaffenhed, hvilket bl. a. umiddelbart gav sig til Kende ved den Vegetation, som her var indblandet mellem Lyngen, eller endnu mere ved Gravning i Jorden,



Jens Hvass fot. 28. 9. 1927.

**Mangehøje Plantage (Plantation).**

Bakkeø. Hill island.

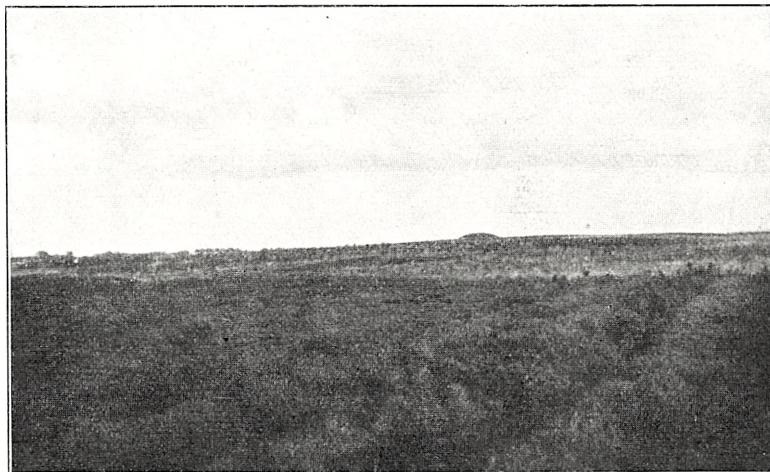
(Se ogsaa Kortet Fig. 7. See also map, fig. 7).

Fig. 2. Billedet taget fra samme Sted som foregaaende (en Kæmpehøj i Afd. 28 omrent ved Profil Nr. 9), men Kameraet drejet saaledes, at kun en Del af Lyngbakken er kommen med. Derimod ses hele Afdeling 26 (i Baggrunden), østlige Ende af Afd. 28 og vestlige Del af Afd. 25 (i Forgrundhenholdsvis tilvenstre og tilhøje).

Photograph taken from the same place as the preceding (a viking grave in division 28, near profile No. 9), but the camera is turned so that only part of the heather covered hill is included. All of division 26 is visible in the background. The eastern side of division 28 and the western side of division 25 appear in the foreground on the left and on the right.

hvor der snart var et eller flere Lag Al, snart kun Rødjord og snart kun en meget svag Podsolering, saa Jordbundstypen nærmede sig Muld.

Begge Arealer havde indtil for kort Tid siden været bevoksede med Hedelyng og ikke tidligere været dyrkede; de repræsenterede altsaa den naturlige, jomfruelige Hede. Men efter at de var indtagne til Beplantning, blev de inddelte, som de vedføjede Kortskitser viser (Fig. 7 og 8), og stykkevis forberedte til Beplantning gennem Pløjning, Kalk-



Jens Hyass fot. 10. 10. 1928.

**Mangehøje Plantage (Plantation).****Bakkeø. Hill island.**

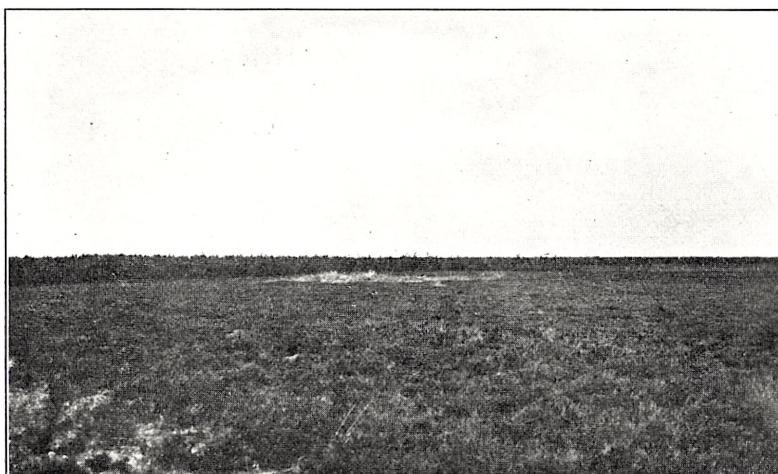
(Se ogsaa Kortet Fig. 7. See also map, fig. 7).

Fig. 3. Billedet taget fra den raa, lyngbevoksede Hede (med Bjergfyr-plantning) mellem Afd. 28 og 30, med Kameraet vendt mod Syd mod den beplantede Del af Afd. 30, der ses i Baggrunden. Her ses tydelig vellykkede Forkulturer af Hvidel (*Alnus incana*). Kæmpehejen ligger ubetydelig tilvenstre for det Sted, hvor Jordbundshul 11 er gravet.

Photograph from the virgin heather covered heath with plantation of *Pinus montana*, between division 28 and 30, with the camera turned to the south, toward the planted section of division 30, which is seen in the background. Successful pre-growths of *Alnus incana* are plainly seen. The viking grave is located slightly to the left of the place where profile no. 11 is dug.

ning og tildels Dyrkning med Landbrugsplanter for hurtig at faa Lyngskjolden omsat. De første Skrælpløjninger paa Afdelingerne i Mangehøje er foretagne i Aarene 1914—17,

i Skovsende i Aarene 1916—17. Derefter er der fulgt flere Ompløjninger i de følgende Aar, hvorved Lyngskjolden og Blegsandslaget er blevne blandede, men Dybdepløjning er først foretaget i de forskellige Parceller umiddelbart før Beplantningen. Hele Mangehøje-Arealet var, da det blev overladt til Forsøg, kalket med 9000 kg raa Kalk (fra det nærmeste



Jens Hvass fot. 17. 7. 1928.

**Skovsende Plantage (Plantation).**

Hedeflade. Heath plain.

(Se ogsaa Kortet Fig. 8. See also map, fig. 8).

Fig. 4. Raa, lyngbevokset Hede, udenfor Forsøgsarealet (Profilerne 1 og 2). Virgin heath covered with heather, outside the experiment area (profiles 1 and 2).

liggende Kalkleje ved Hjerm) pr. Hektar. Af Skovsende-Arealet var Afd. 1 kalket med 40000 kg Klaaby-Mergel (Kalkindhold c. 45 %) eller c. 17000 kg Kalk pr. Hektar, medens Afd. 2 var ukalket. Detaillerne i de enkelte Afdelingers øvrige Behandling er der dog ingen Grund til at ansøre her, da den næppe har influeret kendeligt paa Resultatet af de Undersøgelser, som blev udførte. Og hvor det gjaldt om en Kontrol paa den oprindelige, ganske uberørte,

Hedejords Beskaffenhed, er Jordbundshuller gravede og Prøver udtagne i endnu lyngbevoksede Striber mellem Afdelingerne eller umiddelbart udenfor det egentlige Forsøgsareal.

For nu at skaffe sig nogenlunde faste Holdepunkter for en senere Sammenligning af de planlagte Plantningsforsøg



Jens Hvass fot. 17. 7. 1928.

**Skovsende Plantage (Plantation).**

Hedeflade. Heath plain.

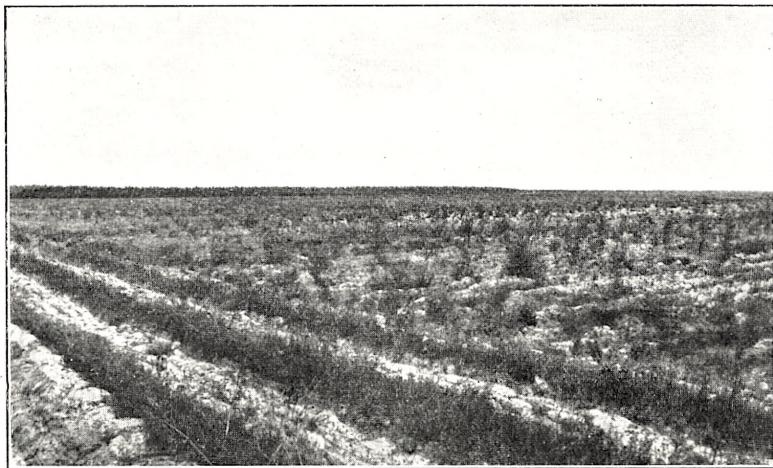
(Se ogsaa Kortet Fig. 8. See also map, fig. 8).

Fig. 5. Bearbejdet og dyrket Hede med Gederams (*Chamaenerium angustifolium*) i Forgrunden. Den nordlige Del af Forsøgsarealet omkring Profil 7. Treated and cultivated heath with *Chamaenerium angustifolium* in the foreground. Northern section of the experiment area, near profile 7.

gjaldt det om at faa en Karakteristik af Jordbundsforrkellighederne. En saadan foreløbig Vurdering var endvidere af Betydning for Valget af de Træarter, man vilde prøve paa forskellige Steder af Forsøgsarealerne.

Ogsaa den praktiske Hededyrker foretager ofte en saadan Bedømmelse, væsentligst efter visse Skøn. Denne Vurdering er naturligvis ikke altid lige grundig, men de Karakterer, der tages Hensyn til ved en mere omhyggelig Be-

dømmelse, er bl. a. følgende (eller nogle af disse) Træk: 1) Lyngskjoldens, Blegsandets, Rødjordens eller Alens og Undergrundens Tykkelse, Dybde, Farve, Konsistens og Lejring (med andre Ord Podsoleringsgraden); 2) Indholdet af større eller mindre Sten og Arten af disse (Kvarts, Kvartsiter, Flint, Granit, Porfyr, Gnejs o. s. v.), af Grus, af



Jens Hvass fot. 17. 7. 1928.

**Skovsende Plantage (Plantation).**

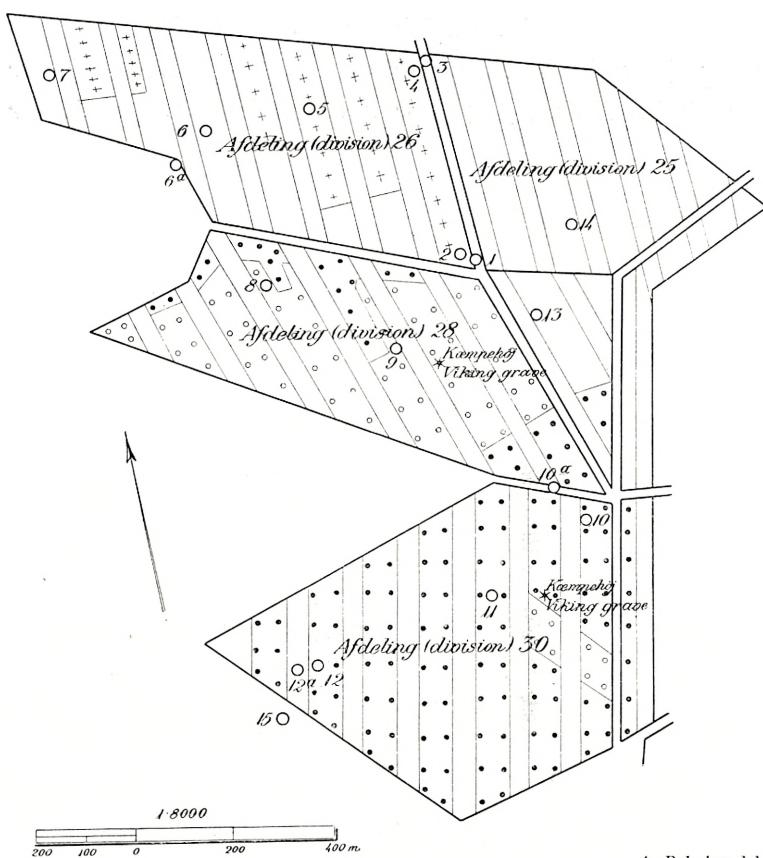
Hedeflade. Heath plain.

(Se ogsaa Kortet Fig. 8. See also map, fig. 8).

Fig. 6. Det sydøstlige Hjørne af Forsøgsarealet, i Nærheden af Profil 3. I Forgrunden ses nogle Bøgerillekulturer, dækkede med Bjergfyrris. Bag ved disse Forkulturer af Hvidel (*Alnus incana*) og Birk (*Betula pubescens*) samt nogle Rækker af Skovfyr (*Pinus silvestris*) og Sitkagran (*Picea sitchensis*).

The south eastern corner of the experiment area, near profile 3. In the foreground young beech plants in drills covered by scrub pine twigs. Behind these, pre-growth of *Alnus incana* and *Betula pubescens* and a few rows of *Pinus silvestris* and *Picea sitchensis*.

grovere eller finere Sand (og dettes Farve), af eventuel Indblanding af Ler og af Kalkkorn og Mergel (hvilken ofte forekommer i Bakkeøer) o. s. v.; 3) den naturlige Vegetations Beskaffenhed, om Lyngen er mer eller mindre kraftig,



A. Paludan del.

Fig. 7. Forsøgsarealet i Mangehøje Plantage. ○ med tilføjet Numer angiver de Steder (Profiler), hvor Jordprøverne er udtagne. Signaturerne indenfor Forsøgsarealerne angiver de 4 forskellige Bonitetsklasser, som Hedeselskabet havde opstillet ved en praktisk Bedømmelse.

Experiment area in Mangehøje Plantation. ○ with number added indicates places (profiles) where soil samples have been drawn. The signs in the experiment area indicate the 4 different classifications (qualities), which The Danish Heath Society made in appraising the soil.

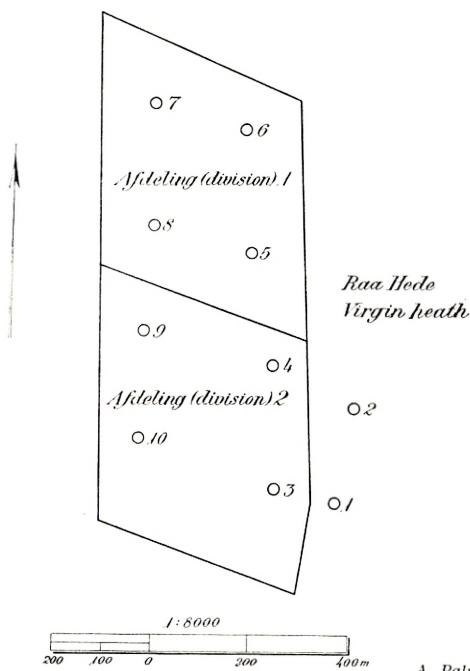
Signaturer, signs:

- |                |                 |                 |
|----------------|-----------------|-----------------|
| • • I. Bonitet | ○ ○ II. Bonitet | ++ III. Bonitet |
| • • I. Quality | ○ ○ II. Quality | ++ III. Quality |

Uden Signatur IV. Bonitet

Without signs IV. Quality

om den er indblandet med Enebær eller forskellige Bælgplanter (navnlig Genistaarter og Sarothamnus), om der ogsaa findes Klokkelingy eller andre Ericaceer, om der er



A. Paludan del.

Fig. 8. Forsøgsarealet i Skovsende Plantage. Her er ikke foretaget nogen Inddeling i Bonitetsklasser, men hele Arealet svarer nærmest til III. Bonitet i Mangehøje. Uden om Forsøgsarealet ligger raa, ubearbejdet, lyngbevokset Hede.

Experiment area in Skovsende Plantation. No classification is made here, but the entire area is approximately III. quality in Mangehøje. Outside the experiment area is virgin, untreated, heather covered heath.

mer eller mindre Rensdyrlav eller andre Lavarter eller Mosser, om der findes Skovreliktplanter som Trientalis eller Bregner o. s. v. Og endelig noteres 4) Fugtighedsforholdene (Grundvandets Dybde paa forskellige Aarstider),

Niveauforholdene, og hvad der ellers kan iagttages med det blotte Øje.

En saadan praktisk Bedømmelse var allerede foretaget af Hedeselskabet i Mangehøje-Arealet, hvor man havde vurderet Jordbunden i 4 Bonitetsklasser, der dog ikke faldt sammen med Grænserne for de 4 Afdelinger (se Fig. 7). Det havde derfor sin store Interesse at se, hvorledes denne praktiske Bedømmelse faldt sammen med den videnskabelige Undersøgelse af Jordbunden, og herfor vil der senere blive gjort Rede. I Skovsende var en saadan Bedømmelse ikke optagen, men her, paa Fladen, regnede man jo heller ikke med større indbyrdes Forskelligheder, skønt saadanne ogsaa forekommer paa et tilsyneladende ensartet Areal.

I Slutningen af Oktober 1924 lod jeg da grave en Række Jordbundshuller, spredte over de to Forsøgsarealer, samtidig med at jeg optog en Beskrivelse af Profilerne og ud tog Jordprøver i forskellige Dybder til nærmere Undersøgelse i mit Laboratorium. Og efter at disse Undersøgelser for Størstedelen var ført til Ende, fik jeg ved velvillig Imødekommen fra Direktøren for Danmarks geologiske Undersøgelse, Hr. Dr. VICTOR MADSEN, en af hans Assisterter, Hr. Dr. phil. HILMAR ØDUM, til at rejse over til Jylland i Novbr. 1926 og uafhængig af mine Optegnelser at optage en ny Beskrivelse af næsten alle de samme Profiler, suppleret med enkelte nye, der i den følgende Beretning er betegnet med Bogstavet *a* efter det Numer, jeg havde givet mine Profiler.

Dr. ØDUMS og mine Optegnelser faldt i alle Hovedtræk udmærket sammen, men da han har set med den øvede Geologs Øjne, og hans Optegnelser var noget udførligere end mine, skal jeg, under Henvisning til Afmærkningen af

Jordbundshullernes Beliggenhed paa de anførte Kortskitser, her, med Dr. ØDUMS Tilladelse, indskrænke mig til at anføre hans Optegnelser, der for begge Arealers Vedkommende indledes med en kort geologisk Karakteristik, idet jeg dog hertil føjer mine Profilbeskrivelser fra de Jordbundshuller, som Dr. ØDUM ikke har medtaget, nemlig Mangehøje Nr. 2, 4, 6 og 12, fra hvilke der ogsaa er udtaget Jordprøver til Analyse.

### Mangehøje Plantage.

#### Almindelig Oversigt.

Forsøgsplantagen ligger paa en »Bakkeø«, umiddelbart udenfor USSINGS Isrand NV. f. Holstebro.

Terrænet er bølget, saa Prøvegravningerne dels ligger paa jævnere, højt Terræn (Nr. 1—5, 13—14), dels paa Skraaninger, 6 og 6a ligger i en Lavning Ø. f. en høj Banke, 7 ligger paa en ret stejl Østskraaning.

Undergrunden bestaar overalt af lidet stenet Diluvialsand, som dog ikke fremtræder tydelig lagdelt i Profilerne. Terrænets Overflade er mere eller mindre stenet, oftest bestaar Stenbestrøningen næsten udelukkende af Flint (Smaasten som Følge af Sprængning), iblandet Kvartsiter og en Del Gnejs, endnu sjældnere træffes Graniter, en Del Rhombeporfyr og Larvikit saas (norsk). Hvor Undergrundspløjning har fundet Sted, er der flere Eruptiver paa Marken, men baade disse og alle uforstyrrede Overfladesten er meget stærkt forvitrede. De feldspatførende Stens Underlegenhed er sikkert en Følge af, at Terrænet gennem lange Tider har ligget utsat for Forvitringsprocesserne. Vindblæste Sten er meget almindelige.

Ofte — særlig omkring Punkt 1—5 og 13—14 — er Overfladen meget lidt stenet, og heller ikke de øvre Sand-

lag paa disse Steder viser Sten i Profilerne, her optræder derimod i nogen Dybde Horizonter med vindblæste Sten, som dels har paaført Sand (omkring Punkterne 1—5 og 13—14 samt især Punkt 7), dels bortført Sand, saa Overfladen viser sig beriget paa Sten (f. Eks. omkring 6—6 a og 12—12 a).

Hele Arealet har været lyngklædt<sup>1</sup> indtil Anlægget af Plantagen. Indenfor Forsøgsarealet er Podsoleringen ret stærkt vekslende i Intensitet, saaledes som det vil fremgaa af de følgende Profilbeskrivelser. I det store og hele er Podsoleringen af yngre Dato end Sandflugten, selv om begge Processer kan gaa langt tilbage i Tiden.

### Jordbundsprofiler.

- Nr. 1) Fladt bølget Terræn, lyngklædt.
- a. 0—8 cm. Sandet Mor (Lyngskjold).
- b. 8—17 cm. Graat Blegsand (Blysand).
- c. 17—23 cm. Sort lidt sejt, men blødt, meget humøst Lag, Sandkorn klare, affarvede, »Tørveal«.
- d. 23—43 cm. Sortebrun Alzone, ikke særlig stærkt udviklet, selv om Laget er nogenlunde fast, Sandkorn rustfarvede. Øverst indeholder den sortebrune Al lysere gule Pletter, nedad aftager Farven jævnt til lidt lysere mørkebrunt. Paa Lagets Overgrænse imod c findes smaa konkretionsagtige Knolde, omgivet af Rodfilt. Grænsen nedad udgøres af en sort, 8 mm tyk, uregelmæssig forløbende Gleistribe, Grundvandsal; lignende Gleistriber gennemsætter med et horizontalt-bølget Forløb baade dette Lag og de underliggende Lag indtil 70 cm Dybde.
- e. 43—65 cm. Gulbrunt Sand.
- f. 65—90 cm. Lysegult Sand.

Sandet er stenfrit, Overfladen dog lidt stenet. Rødder findes indtil 25 cm Dybde.

<sup>1</sup> Jeg har desuden noteret følgende: »Aarsagen til den ringe Mængde Lyngskjold og Muld maa bl. a. søges i, at Heden flere Gange har været brændt af, og i, at der før Krigen tillige er borttaget Lyngtørv paa store Arealer.«

Fr. W.

Nr. 2) Pløjet, tidligere dyrket Areal. Profilet aabnet ganske nær ved Nr. 1.

- a + b. 0—20 cm. Lyngmor og Blegsand blandet, det sidste overvejende.
- c + d. 20—50 cm. Al i sammenhængende Lag, tættest, haardest og mørkest foroven.
- e + f. 50—70 cm. Brungult, ret fint Sand og heri flere c. 1, cm tykke, horizontale Gleistriber helt ned til 70 cm Dybde, desuden nogle skraat løbende Striber af samme Art.

Nr. 3) Terræn og Vegetation som Nr. 1.

- a. 0—9 cm. Sandet Mor.
- b. 9—17 cm. Graat Blegsand.
- c. 17—24 cm. Sort, blød, humøs Tørveal, Sandkorn klare, affarvede.
- d. 24—35 cm. Mørkebrun Alzone, noget fastere, ikke saa stærkt udviklet som i Nr. 5. Laget er gulspættet og sortaaret (af Gleistriber?). Gaar jævnt over i
- e. 35—45 cm. Brunt, sortaaret Sand.
- f. 45—90 cm. Gult Sand med svage, mørkere, horizontale Streger, Overgrænsen af Laget udgøres af en uregelmæssig, forgrenet, 5—10 mm tyk Gleistribe.  
Sten saas ikke i Profilet, men i nogen Grad paa Overfladen. Sandet er fint, Rødder indtil 25 cm Dybde.

Nr. 4) Pløjet, tidligere dyrket Areal. Profilet aabnet ganske nær ved Nr. 3.

- a + b. 0—15 cm. Lyngmor og Blegsand.
- c + d. 15—30 cm. Fast sammenhængende, foroven sort og temmelig haard Al.
- e + f. 30—60 cm. Lysegult, ret grovt Sand med horizontale Gleistriber til 60 cm Dybde.

Nr. 5) Fladt, bølget Terræn, pløjet.

- a. 0—13 cm. Graat Sand (Blegsand + Mor).
- b. 13—19 cm. Sort, blød Tørveal af en lagdelt, knoldet Struktur. Sandkorn klare, affarvede.
- c. 19—30 cm. Brun, fastere Al, Sandkorn overtrukne. Laget er spættet af lysere eller mørkere gule Sandpletter, som dog ikke er sammenflydende. Overgrænsen er skarp, Undergrænsen udgøres af en uregelmæssig forløbende, 5 mm tyk, sort Gleistribe.

- d. 30—44 cm. Gult Sand, fremtrædende i Profil som sammenflydende Pletter med indvævede mørkere, gulbrune Partier, Laget er ikke fast som c. Undergrænsen udgøres atter af en meget uregelmæssig, tynd, mørkebrun Gleistribe.
- e. 44—90 cm. Meget lyst, hvidgult Sand. Laget er spættet af en udflydende horizontalt orienteret Gulfaryning, samt gennemsat af lysere eller mørkere brune, faa mm tykke, korte, uskarpt begrænsede Gleistriber og Aarer.  
Sandet er fint, stenfrit, Rødder gaar ned i c.

Nr. 6) Pløjet, men ikke tidligere dyrket Areal. Ligger nær ved Nr. 6 a.

- a + b. 0—20 cm. Lyngmor og Blegsand.
- c + d. 20—35 cm. Sort, ret fast, noget stenet Al, der foroven er homogen, forneden blandet med lyst Sand.
- e + f. 35—60 cm. Lysegult, noget mindre fint Sand (end i Nr. 5), hvori der med c. 10 cm Mellemrum findes c.  $\frac{1}{2}$  cm tykke horizontale Gleistriber i indtil 60 cm Dybde (og muligvis dybere).

Nr. 6 a) Flad Lavning mellem Bakkerne, formodentlig til Tider noget fugtig, Overfladen noget stenet. Vegetationen Lyng med Lichener.

- a. 0—5 cm. Fast Lyngmor.
- b. 5—23 cm. Graat Blegsand.
- c. 23—31 cm. Sort Tørveal, øverst blød, nedad noget haardere, Sandkorn klare, affarvede. Opad gaar Laget jævnt over i b, tynde Lag af Rodfilt findes dels paa Undergrænsen mod d, dels omkring Smaasten.
- d. 31—43 cm. Brun Al, meget fast og haard, Sandkorn og Sten overtrukne, Faryningen er meget skjoldet, og iøvrigt indeholder Laget Pletter af løst, gulbrunt Sand. Grænsen mod c er skarp, nedad gaar Laget jævnt over i
- e. 43—60 cm. Mørkebrunt Sand, noget hærdnet, skjoldet og plettet i Farven, danner Overgang mellem d og f.
- f. 60—85 cm, Lysere gulbrunt Sand, løst, skarpt, uden iøjnefaldende Lagdeling.  
Rødder indtil 32 cm Dybde.

Nr. 7) Ret stejl Skraaning, sikkert Flyvesand. Stedet er pløjet.

a. 0—15 cm Graat Sand (Blegsand + Mor?).

b. 15—25 cm. Graat Blegsand.

- c. 25—35 cm. Sort Tørveal, Sandkorn klare, affarvede.
- d. 35—43 cm. Brun Al, Sandkorn overtrukne.
- e. 43—55 cm. Brunt Sand, lidt skarpere og grovere end de overliggende Lag, den øvre Del af Laget er plettet af lysere gult Sand, som tiltager i Mængde nedad og efterhaanden bliver eneraadende.  
Sandet er stenfrit, Rødder indtil 35 cm Dybde.

Nr. 8) Jævn Skraaning, Overfladen stenet, Stedet er pløjet.

- a. 0—17 cm. Graat Sand (Blegsand + Mor).
- b. 17—21 cm. Sort humøs Tørveal, blød, lidt »fed« at føle paa, Sandkorn klare, affarvede.
- c. 21—30 cm. Svagt udviklet Alzone, mørkebrunt Sand, hvis Korn er lidt overtrukne, Laget er kun en lille Smule fastere end c, lidt »fedt«, skørt, spættet af lysere Sand i flere gule Nuancer, hvis Korn er mere normalt farvet.
- d. 30—60 cm. Gulbrunt Sand, uden skarp Grænse mod c, det er kun svagt skjoldet, omrent ensartet i Farven, med normalt farvede Sandkorn, svagt leret. Nedadgaard det jævnt over e. 60—85 cm. Gult, skarpt Sand.

Lag d indeholder en Del uregelmæssig, delvis vertikalt forløbende Gange af sort, humøst Sand, hvis Sandkorn er klare og affarvede, meget mindende om Lag b i Konsistens. Udprægede Gleidannelser af samme Art som i de foregaaende Gravninger ses derimod ikke. I Profilet fremträder Sandet uden Sten. Røddergaard ned til en Dybde af 25 cm.

Nr. 9) Jævnt Terræn, smaastenet paa Overfladen. Stedet pløjet.

- a. 0—13 cm. Graat Sand (Blegsand + Mor).
- b. 13—17 cm. Sort Tørveal, meget humøs, blød og fed, Sandkorn affarvede.
- c. 17—23 cm. Brun Al, ret skør, kun meget løst sammenkittet, Sandkorn og Smaasten med brunt Overtræk. Laget er plettet af lysere Sandpletter af 1—et Par cm Diameter, lige under Lagets Overgrænse er disse Pletter gulbrune, nederst lysere af samme Farve som Lag d. Lagets Undergrænse er bølget, ujævn og uskarp og kan sænke sig helt ned til 30 cm.
- d. 23—60 cm. Brungult Sand, skarpt, skørt, Sten normalt farvede. Laget er noget skjoldet i Farven og indeholder hist og her mørkere humøse (?) Pletter. Nederst paa Undergrænsen opträder stedvis haard, sort Glei.

e. 60—85 cm. Hvidt Sand, horizontal lagdelt, det indeholder hist og her ca. 2 mm tykke, bølgede, sorte Gleistriber.  
Rødder gaar ned i (ikke igennem) Lag c.

Nr. 10) Jævn Bakkeoverflade. Stedet pløjet. Overfladen stenet.  
a. 0—18 cm. Forstyrret Overjord (Tørveal + Blegsand + Mor).  
b. 18—45 cm. Sortebrun Alzone, skør, plettet af øverst mørkebrune, nederst gule Sandpletter, mer eller mindre sammenflydende.  
c. 45—85 cm. Gult Sand, ingen Gleidannelse.

Nr. 10 a) Jævn Bakkeoverflade, lidet stenet. Vegetation Lyng.  
a. 0—15 cm. Sandet Mor.  
b. 15—23 cm. Graat Blegsand.  
c. 23—30 cm. Sort, blød Tørveal, Sandkorn affarvede, Grænsen nedad uskarp.  
d. 30—40 cm. Diffus Zone af mørk, brunsort Al, uden skarp Begränsning. Laget er ikke særlig udpræget, løst og skort, ikke sammenkittet, det er stærkt spættet af lysere brune Sandpletter, hvori Kornene er mere normalt farvede, mens Sandkornene i det mørke Sand, der fremtræder som en flammet, netformet Baggrund for Pletterne, er svagt overtrukne.  
e. 40—65 cm. Sand, øverst endnu mørkflammet, men nedad rent gulbrunt. Sandet er lidet stenet, naar undtages en stærk stenet Zone i 30—50 cm Dybde; Stenene heri, overvejende Kvartsiter, er stærkt vindblæste. Rødder indtil 35 cm.

Nr. 11) Jævn Bakkeoverflade, noget stenet. Stedet pløjet.  
a. 0—10 cm. Graat Sand (Blegsand + Mor).  
b. 10—12 cm. Sort, humøst, fedt Sand, Sandkorn klare, affarvede.  
c. 12—30 cm. Mørkere brunt Sand, Alzone. Det begynder øverst som brune Sandpletter i det sorte Lag (b), der stadig er tilstede som et Netværk imellem Pletterne, men Sandet tager hurtig Overhaand nedad, det er lidt mere sammenhængende end Lag d, Laget indeholder spredte Smaasten, hvilke — ligesom Sandkornene — kun er svagt overtrukne. I 25—30 cm Dybde findes flere normalt farvede Sten paa indtil Ægstørrelse.  
d. 30—85 cm. Lysegult Sand, skarpt, løst, gruset og smaastenet med normalt farvede Korn.  
Gleidannelser findes ikke, Rødder til ca. 20 cm Dybde.

Nr. 12) Pløjet, men ikke dyrket, jævn Skraaning.  
a + b. 0—20 cm. Muldaglig Jordbund, saa at sige intet Blegsand.

c + d. 20—30 cm. Ingen Al, men stenet brungult Sand under det muldagtige Lag.

e + f. 30—70 cm. Lidt haardere, sammenkittet, lysegult Sand, iblandet enkelte Sten.

Nr. 12 a) Jævn Skraaning. Stedet pløjet. Profilenaabnet ganske nær ved Nr. 12.

- a. 0—19 cm. Sortegraat Sand (Blegsand + Mor), de nederste faa cm er lidt lysere, maaske urørte.
- b. 19—25. Sort humøs Sand ikke fast, men lidt fedagtig sammenhængende, Sandkorn klare og affarvede. Laget indeholder stedvis lysere graa Pletter.
- c. 25—35 cm. Brunsort Alzone, indeholdende mange gule eller graa-gule Sandpletter, tiltagende nedad, hvor de flyder sammen. Laget gaar jævnt over i
- d. 35—75 cm. Lysegult Sand, indeholdende et flammet Netværk af gulbrun Farve, hvori Sandet er mere sammenkittet (stedvis), mens det gule Sand er løst.
- e. 75—90 cm. Lysegult Sand, kun indeholdende enkelte uregelmæssige Jernudskillelser.

Nr. 13) Jævnt bølget Terræn, Overfladen omrent stenfri. Stedet pløjet.

a. 0—13 cm. Graat Sand (Blegsand + Mor).

b. 13—18 cm. Sort blød Tørveal, Sandkorn klare, affarvede.

c. 18—40 cm. Diffus Alzone, mørkebrun, Sandkorn svagt overtrukne, Laget er stærkt spættet af lysere gulbrunt Sand med mere normalt farvede Korn. Sandet er ret skørt, ikke sammenkittet og i det hele ikke stærkt udpræget som Al betragtet, det ligner ganske det tilsvarende Lag i Nr. 10 a.

d. 40—65 cm. Ensfarvet, gulbrunt Sand.

Mens Sandet ellers er stenfrit, optræder der imellem 20 og 35 cm Dybde en stærkt stenet Horisont, i hvilken Stenene er stærkt forvitrede og vindblæste.

Nr. 14) Jævnt bølget Terræn, Overfladen lidt stenet. Stedet pløjet.

a. 0—16 cm. Graat Sand (Blegsand + Mor).

b. 16—20 cm. Sort, blød, humøs Tørveal, Sandkorn klare, affarvede.

c. 20—30 cm. Brunsort Al, fast sammenkittet, Sandkornene overtrukne, Laget indeholder lysere Pletter, som nedad tiltager i Antal.

- d. 30—50 cm. Overgangslag, hovedsagelig gulbrunt Sand, indeholdende lysere Pletter samt sortebrune Flammer.  
 e. 50—80 cm. Gult Sand, nedad bliver det lysere og efterhaanden helt hvidt.  
 Sandet i Profilet er noget stenet.

Nr. 15) Svagt skraanende Terræn. Vegetation Calluna + Arcostaphylos. Stedet har vistnok aldrig været plojet, men det ligger tæt ved Siden af gamle Hulveje, saa der har maaske været nogen Færdsel hen over det. Overfladen stenet.

- a. 0—5 cm. Fast Mor.  
 b. 5—8 cm. Graasort, humøst Sand.  
 c. 8—13 cm. Sort, meget humøst Sand.  
 d. 13—26 cm. Sort Sand, humøst, med udflydende, mere graalige Partier, i det hele er Lagene b—d vanskelige at afgrænse, da de er meget udflydende. Af Konsistens er det noget sammenhængende, sejt, Sandkorn og enkelte (indtil nøddestore) Sten er klare, affarvede. Der har fundet uregelmæssig intermitterende Paafygning af Sand Sted fra Hulvejene.  
 e. 26—46 cm. Brunsort Al, fastere sammenkittet Sand med overtrukne Korn, uden skarp Begrensning, med lysere Pletter af gulbrunt Sand.  
 f. 46—85 cm. Gulbrunt Sand. Laget sender uregelmæssige Flammer ned indtil 60 cm Dybde, men dette er dog underordnet, Sandet er ellers mere ensfarvet, løsere end e. Fra 60 cm Dybde og nedefter findes enkelte uregelmæssigt horizontalt forløbende 2—3 mm tykke Striber af haard, mørk Gle, og ogsaa Sandet i Nærheden af disse Striber er stærkere sammenkittet, uden at dog Farven er væsentlig mørkere end hos Omgiveleserne. Enkelte Rødder gaar ned til 40 cm Dybde.

### Skovsende Plantage.

#### Almindelig Oversigt.

Forsøgsplantagen ligger paa Hedesletten, paa meget svagt og fladt bølget Terræn, der efter Stenbestrøningen at dømme er noget oprindeligt. Sandflugt har fundet Sted i nogen Udstrækning, og Overfladestenene er vindblæste, men dette har næppe haft større Betydning for Terraenet, kun i det nordvestlige Hjørne af Forsøgsarealet findes noget Flyvesand af Betydning.

Blandt Overfladestenene findes Flint i stor Udstrekning, men denne bliver dog mere iøjnefaldende for en overfladisk Betragtning, end dens Mængde berettiger til, idet den — som altid paa saadant Terræn — er stærkt sønder sprængt. Feldspatførende Eruptiver er rigelig tilstede og er kun i ringere Grad forvitrede; der saas 1 Påskallavikporfyr (baltisk).

Arealet har indtil for nylig været lyngklædt.

Sandflugten synes i hvert Fald delvis at være yngre end Podsoleringen.

#### Jordbundsprofiler.

Nr. 1) Raa Hede Vegetation: Calluna + Lichener.

- a. 0—7 cm. Brunsort Lyngmor.
- b. 7—15 cm. Graat Blegsand, nederst med et svagt rødlige Skær.
- c. 15—22 cm. Sort Tørveal, meget humøs, Sandkorn klare, affarvede, er en lille Smule sejt sammenhængende, indeholder en Del Rødder.
- d. 22—29 cm. Rødbrun, sandet Al, ret skør, ikke hærdnet, Sandkorn overtrukne, Grænsen mod c er nok nogenlunde skarp, men ujævnt forløbende, idet c sender tætliggende, forgrenede Tunger 4—5 cm ned i d.
- e. 29—55 cm. Graabrun Sand, skarpt, stenet (indtil Haandstørrelse), Sandkorn og Sten omtrent normalt farvede, desuden findes Pletter af lysere, graagulligt Sand paa nogle cm Diameter. Laget er gennemsat af et sort Netværk (Glei), naaende op til Lagets Overkant og op i d, men skillende sig tydelig ud fra baade d's og e's røde Farvetone, Sandkornene i disse Gleiarer er stærkt sortfarvede, og Aarerne er fastere sammenhængende end det omgivende Sand uden dog at være egentlig haarde. Laget er iøvrigt stærkt stenet.
- f. 55—70 cm. Samme graabrunne Sand som e, men uden Glei.
- g. 70—85 cm. Lysere gulligt Sand, jævn Overgang fra f. Rødder gaar ned til 40 cm Dybde, særlig i Gleistriberne.

Nr. 2) Terræn som ved Nr. 1.

- a. 0—10 cm. Lyngmor, sort, sej.
- b. 10—18 cm. Graat Blegsand.

- c. 18—24 cm. Sort Tørveal, blød og lidt sez, Sandkorn klare, af-farvede.
- d. 24—30 cm. Brunrød, skør Al, Sandkorn overtrukne.
- e. 30—55 cm. Graagult Sand, Sandet optræder nærmest som sammenflydende Pletter paa Baggrund af et flammet, mørkt brun-sort Netværk (Glei?), der gaar gennem hele dette og det over-liggende Lag d, Sandkornene i det gulgraa Sand er normalt farvede, i det sorte Netværk derimod overtrukne med en mørk Hinde, ikke røde som i Lag d, det sorte Net er fastere, mere sammenhængende end omgivende Sand, men ikke egent-lig haardt. Lagets Grænse mod d er udflydende, ikke skarp, og nedad gaar det ligesaa jævnt over i
- f. 55—85 cm. Skarpt, graagult Sand.

Rødder gaar ned til 60 cm.

#### Nr. 3) Stedet pløjet.

- a. 0—22 cm. Graat Sand (Blegsand + Mor).
- b. 22—27 cm. Sort blød Tørveal, Sandkorn affarvede, klare, paa Undergrænsen er Laget udviklet som smaa knoldede Konkre-tioner, omgivne af Rodfilt.
- c. 27—35 cm. Rødblun skør Al, Sandkorn overtrukne.
- d. 35—50 cm. Mørkere, brungraat Sand, Sandkorn normale.
- e. 50—85 cm. Lyst gulgraat Sand.

Lagene c og d er stærkt sortskjoldede, stærkest foroven, af-tagende jævnt nedad.

#### Nr. 4) Stedet pløjet.

- a. 0—16 cm. Graat Sand (Blegsand + Mor).
- b. 16—21 cm. Sort, blød Tørveal, noget sez sammenhængende paa Grund af et ret stort Indhold af fine Rødder, Sandkorn af-farvede.
- c. 21—27 cm. Rødblun, skør Al, ikke sez, kun lidet fastere end det underliggende Sand. Lagets Overgrænse er bølget, nedad er det uden skarp Grænse. Sandkorn overtrukne.
- d. 27—80 cm. Gult, løst Sand, Sandkorn normalt farvede, under 80 cm bliver det endnu lysere.

Fra 55 cm og opefter strækker sig et Net af brunsorte Gleistriber. De begynder nederst som skarpt begrænsede, uregel-mæssigt bugtede, tynde Linier, øverst i d bredere, indtil 2 cm tykke, udflydende, saa det lyse Sand her nærmest optræder som Pletter paa den mørke Baggrund; de gaar helt op i c

men viser atter her Tendens til at koncentrere sig i tynde Linier med horizontalt Forløb, dog er hele Lag e mørkt skjoldet.

Alle Lag er stenede (indtil Haandstørrelse), Rødder indtil 40 cm.

Nr. 5) Stedet pløjet. Dyrket.

- a. 0—15 cm. Graat Sand (Blegsand + Mor).
- b. 15—20 cm. Sort, blød Tørveal, ret skør, Sandkorn affarvede.
- c. 20—30 cm. Mørkebrun Al, skør, kun lidt fastere sammenhængende end det underliggende Sand, til hvilket der er jævn Overgang.
- d. 30—50 cm. Graabrunnt Sand.
- e. 50—90 cm. Gulhvidt Sand.

Lag d er stærkt sortspraglet, hvilket med aftagende Styrke strækker sig gennem d og nogle cm ned i e.

Nr. 6) Stedet pløjet. Dyrket.

- a. 0—20 cm. Graat Sand (Blegsand + Mor).
- b. 20—25 cm. Sort Tørveal (Overgrænsen er forstyrret), Sandkorn affarvede.
- c. 25—35 cm. Mørkebrun Alzone, løs og skør, meget lidt udpræget, Sandkorn overtrukne.
- d. 35—80 cm. Rødgult, skarpt, løst Sand, Sandkorn mindre stærkt farvede. Indtil 60 cm Dybde er Laget noget, men ikke meget sortpletteret.

Nr. 7) Flyvesand. Stedet pløjet. Dyrket.

- a. 0—25 cm. Graasort Sand (ompløjet, blandet med Mor eller Muld).
- b. 25—85 cm. Ensartet graat Sand, horizontalt lagdelt, ingen Pod-solering. Sandet har et rødlig-violet Skær, der tyder paa, at det er dannet af afblæst Blegsand.  
I Dybden 45—85 saas en stor, sortfarvet, haard Plet i Sandet, aabenbart en Gleidannelse, den var 2—3 cm i Gennemsnit, men udflydende i sin Begränsning; den indeholder et Par gule, Sandpletter.

Nr. 8) Stedet pløjet. Dyrket.

- a. 0—20 cm. Graat Sand (Blegsand + Mor).
- b. 20—27 cm. Sort, blød Tørveal, skarpt begrænset, Sandkorn affarvede.

- c. 27—45 cm. Brun Al, haardere, sammenhængende, Sandkorn stærkt overtrukne. Laget er stærkt stenet indtil Haandstørrelse.  
Laget er sortspraglet.
- d. 45—80 cm. Lysebrunt, løst, stærkt stenet Sand.

Nr. 9) Stedet pløjet.

- a. 0—20 cm. Graat Sand (Blegsand + Mor).
- b. 20—29 cm. Sort, blød Tørveal, Sandkorn affarvede.
- c. 26—35 cm. Mørkebrun, mere sammenhængende Al, Sandkornene er overtrukne og sammenkittede, Grænsen opad er skarp.  
Laget indeholder sorte Flammer og Striber med horizontal Tendens, endnu haardere, strækende sig ned i det underliggende.
- d. 35—80 cm. Rødgult, løst Sand, svagt mørkskjoldet, stenet med indtil haandstore Sten.

Nr. 10) Stedet pløjet.

- a. 0—25 cm. Graat Sand (Blegsand + Mor).
- b. 25—31 cm. Sort, blød Tørveal, Sandkorn affarvede.
- c. 31—41 cm. Mørkebrun Al, lidt mere sammenhængende, men ikke egentlig hærdnet, Sandkorn overtrukne. Laget er mørkpletet, men særlig paa Undergrænsen.
- d. 41—75 cm. Løsere, graabrunt Sand, stærkt stenet (indtil Haandstørrelse). Laget indeholder dels lysere gule Pletter, dels mørkere Skjolder, omkring 60 cm ligger et 5—8 cm tykt, horizontalt bugtet, haardt Lag Glei.

### III. De ved Laboratorieundersøgelse af Jordprøverne anvendte Metoder.

I Efteraaret 1924 udtores i de før beskrevne Jordbundshuller Prøver af de forskellige Horizonter, i Regelen 4 fra hvert Hul, dog i enkelte Tilfælde (med ganske svag Podsol-dannelse) kun 3. Senere (1926) udtoeg ogsaa Dr. ØDUM Prøver fra de samme Profiler til lejlighedsvis Kontrol paa de allerede i Hovedsagen undersøgte og saa desuden Prøver fra 3 Jordbundshuller i uberørt Hede fra 5 forskellige Horizonter, som blev anvendte til Bausch-Analyserne, navn-

lig med Henblik paa en mere detailleret Bestemmelse af Humus- og Jernindholdet i disse Horizonter, i Lyngmoren, Blegsandet, den sorte Tørveal, den brune Al og den uforvitrede Undergrund.

Prøverne blev ved Ankomsten til Laboratoriet tørrede i Luften ved at udbredes i tynde Lag paa rent, glat Papir. Herunder smuldrede i Regelen selv de haarde Alklumper, og fandtes der endnu Aggregater af Al, kunde disse let knuses ved et Tryk med Fingeren eller en Gummipistil. Prøverne blev derefter opbevarede til videre Undersøgelse i Pulverglas med sleben Glasprop, og et Sæt af alle Prøver opbevares i mindre Prøveglas fremdeles i Den kgl. Veterinær og Landbohøjskoles plantefysiologiske Laboratorium, hvor hele Analysearbejdet er udført. Hvilke Bestemmelser der udførtes, fremgaar af Tabellerne I—VII (se Bilagene).

### Den mekaniske Analyse

udførtes dels ved Sigtning, dels ved Slemning.

Til Sigtning af det lufttørre Materiale anvendtes det Sæt af Sigter, med runde Huller, leverede af R. Muencke, som er beskrevne og afbildede i WAHNSCHAFFE und SCHUCHT: Wissenschaftliche Bodenuntersuchungen. IV. Aufl. (1924) S. 17—18, og herved bestemtes Partiklerne af følgende 3 Størrelsesklasser: 1) over 2 mm, 2) fra 2—1 mm og 3) fra 1—0,5 mm Diameter.

Til Slemningen anvendtes KOPECKY's Apparat med den Fremgangsmaade, som er angivet i WAHNSCHAFFE und SCHUCHT: Bodenuntersuchungen, S. 20 og 48<sup>1</sup>. Paa det

<sup>1</sup> Se ogsaa: J. KOPECKY: Ein Beitrag zur Frage der neuen Einteilung der Körnungsprodukte bei den mechanischen Analysen. Internationale Mitteilungen für Bodenkunde. IV. Bd. 1914. S. 199.

Tidspunkt, da disse Bestemmelser blev udførte, var man endnu ikke enedes om en fælles international Metode for mekaniske Analyser<sup>1</sup>. Til hver Analyse afvejedes 100 gr lufttørret Jord, som i en stor Porcellænsskaal kogtes med 500 cc destilleret Vand i 15 Minuter. Opslemningen blev derefter omhyggelig skyllet ned i det første Kopecky-Rør, Skaalen skyllet efter med Vand. Der sendtes en langsom Vandstrøm gennem Apparatet, indtil alle Rørene var fyldte. Derefter blev Vandstrømmen ved Hjælp af Stoppeur og Piezometer maalt og justeret. Slemningen foretages med Vand fra Vandværket. Naar den havde varet saa længe, at der ikke mere førtes Partikler fra den ene Beholder til den anden, blev den afbrudt. Indholdet af de tre Rør blev hældt i hver sit Cylinderglas, og Rørene blev omhyggelig skyllede efter. Efter Bundfældningen af Partiklerne blev den ovenstaaende Væske fjernet ved Hjælp af en Hævert, idet der sorgedes for, at ingen af Partiklerne blev reven med. Indholdet af Cylinderglassene blev derefter ved Hjælp af en ringe Mængde Vand skyllet ud i Porcellænsskaale og inddampet til Tørhed. Derefter blev de 3 Fraktioner vejede og den fjerde Fraktion (de fineste Partikler) bestemt ved Subtraktion. Ved denne Metode bestemtes Mængden af Partikler indenfor følgende Størrelsesgrupper (sml. overfor): 4) fra 0,5—0,1 mm, 5) fra 0,1—0,05 mm, 6) fra 0,05—0,01 mm og 7) mindre end 0,01 mm.

### Maaling af Brintionkoncentrationen

udførtes ved Hjælp af BIILMANNS Kinhydronelektrøde.

Af den lufttørre Jord udtoges c. 10 gr, der overhældtes med 20 cc destilleret Vand. Denne Blanding af Jord og

<sup>1</sup> Se B. A. KEEN: Mechanical Analysis: National and International. Soil Research. Supplement to the Proceedings of The International Society of Soil Science. Vol. I, p. 43. 1928.

Vand omrystedes omhyggelig, og efter 1—2 Timers Forløb maaltes Brintionkoncentrationen i Opslemningen. Der tilsattes derunder en lille Spatelfuld Kinhydron (Præparation efter BIILMANN), og der omrystedes, idet Elektrode og KCl-Agarrør neddyppedes i Væsken. Der maaltes med blanke Platinelektroder mod VEIBELS Elektrode og med Kaliumklorid-Agar-Bro. Til Maalingen benyttedes Potentiometer og Spejlgalvanometer.

### De kemiske Analyser.

De Jordprøver, der skulde underkastes kemisk Analyse, lufttørredes ved Stuetemperatur, hvorefter de sigtedes paa en Sigte med 2 mm Masker. Grovere Partikler blev knuste i en Agatmorter og derpaa sigtede igen. Eventuelt indblandede Planterester blev skilte fra. Af den saaledes behandlede Jordprøve udtoges mindre Portioner til kemisk Analyse, som altsaa foretages paa lufttør Substans. Men naturligvis blev der samtidig gjort Tørstofbestemmelser og alle de anførte Analyseresultater er udregnede paa Tørstof.

Hygroskopisk Vand bestemtes ved Tørring til konstant Vægt af 15 gr Jord ved 110°.

»Humus«<sup>1</sup> er bestemt ved »vaad« Forbraænding efter KNOPS Metode<sup>2</sup> (med Indskud af et Kvartsrør med CuO og Blykromat til fuldstændig Itning). 3—10 tør Jord (ved de humusrige Jorde 3 gr, ved de andre 10 gr) afvejedes og bragtes over i en 200 cc Kjeldahl-Kolbe, derefter tilsattes 30 cc destilleret Vand og 40 cc koncentreret Svolesyre. Den herved frigjorte Kulsyre fjernes ved Gennemledning af Luft. Efter at Kulsyren var fjernet, tilsattes

<sup>1</sup> Ved »Humus« forstaaes her Kulstof i organiske Forbindelser.

<sup>2</sup> Se f. Eks. WAHNSCHAFFE-SCHUCHT: Wissenschaftliche Bodenuntersuchungen. IV. Aufl. 1924. pag. 66.

c. 15 gr pulveriseret Kaliumbikromat + 1 Spatelfuld Merkurisulfat til Kolben, og den opvarmedes forsigtig, senere stærkere. Der sugedes da paany Luft gennem Kolben. Denne Luft lededes først gennem en Vaskeflaske med Natriumhydroksyd (for at fjerne Luftens Kulsyre), derefter gennem Kjeldahl-Kolben, hvor den dannede Kulsyre opsamledes, og derefter gennem et U-rør med konc. Svolvsyre og Glasperler. Her passerede den et Kvartsrør, der først indeholdt Kobberilte og længere henne Blykromat, og som opvarmedes til Glødning. Efter at have passeret Kvartsrøret førtes Lufsten gennem et andet U-rør fyldt med Pimpsten, som var vædet med Kobbersulfat. Endelig passerede den to U-rør med Kalciumklorid og tre U-rør fyldte med Natronkalk til Opsamling af Kulsyren, det sidste af disse Rør var i den ene Gren fyldt med Kalciumklorid. Disse tre U-rør vejedes paa Analysevægt før og efter Luftgennemledningen. Hele Analysen tog c. 3 Timer. »Humus«-indholdet beregnedes da ved Multiplikation af Kulsyremængden med Faktoren 0,471.

De uorganiske Kolloider ( $\text{SiO}_2$ ,  $\text{Al}_2\text{O}_3$ ,  $\text{Fe}_2\text{O}_3$ ) er bestemte efter den af OLOF TAMM<sup>1</sup> angivne Metode, hvorved det uorganiske Gelkompleks udtrækkes ved en Opløsning af surt Ammoniumoksalat. 6 gr lufttørret Jord udrystedes i 1 Time med 200 cc af TAMMS sure Ammoniumoksalat-Opløsning (12. 608 gr Oksalsyre + 24. 840 gr Ammoniumoksalat, begge Mercks »garanteret rene Reagenser«, pr. Liter destilleret Vand). Efter Udrystningen dekanteredes Væsken fra Jorden gennem et Filter, og Jorden vaskedes et Par Gange med destilleret Vand ved Dekantering. Den paa

<sup>1</sup> OLOF TAMM: Meddelanden från Statens Skogsforsöksanstalt. Häfte 19. No. 4 p. 385. Stockholm 1922. Se ogsaa: KARL LUNDBLAD: ibidem. Häfte 21. No. 1, p. 1. Stockholm 1924.

Filtret værende ringe Mængde Jord sprojtedes med Oksalatopløsning tilbage i Udrystningskolben, hvorefter der igen udrystedes 1 Time med 200 cc Oksalatopløsning. Derpaa dekanteredes igen paa samme Filter, hvorefter hele Jordmassen bragtes paa Filter og udvaskedes med destilleret Vand. Den samlede Mængde Filtrat og Vaskevand inddampedes i Platinskaal paa Vandbad til Tørhed, hvorpaa Ammoniumsaltene blev afrøgne, og hele Massen glødet, til alt Kulstof var forbrændt. Glødningsresten blandedes med vandfri Soda og smeltesedes paa Blæser i c. 20 Minuter. Derpaa opløstes Smeltemassen i Overskud af Saltsyre og behandles iøvrigt som den sædvanlige Silikatanalyse<sup>1</sup>.

I Filtratet fra Kiselsyren fældedes Jern og Aluminium (efter at Overskud af Fosforsyre var tilsat) som Fosfater med Ammoniakvand i Overensstemmelse med GLASER-JONES Metode<sup>2</sup>, som har vist sig at være fordelagtig ved de foreliggende Analyser, hvor Opløsningerne praktisk talt ikke indeholdt  $\text{Ca}^{++}$ . Summen af  $\text{Al PO}_4$  og  $\text{Fe PO}_4$  faaes ved Glødning til konstant Vægt og Vejning af det med Ammoniak fældede Bundfald.

Efter sidste Vejning opløstes de glødede Fosfater i conc. Saltsyre, og Mængden af Fe bestemtes jodometrisk efter MOHR's Metode. Al beregnedes som Differens.

<sup>1</sup> Dr. TAMM har senere i et Brev oplyst mig om, at der foreligger en Mulighed, om end ikke nogen Sandsynlighed, for, at der efter Oksalatbehandlingen findes en Rest af kolloidal Kiselsyre, som ikke gaar i Oplosning. Dette har nu hverken han eller jeg faaet Tid til nærmere at undersøge. De fundne Mængder af kolloidal Kiselsyre vil da imidlertid repræsentere Minimumsværdier. Skulde der kunne paavises endnu mere, vil dette derfor kun betegne et yderligere Plus til Hedejordens værdifulde Bestanddele. — Samtidig meddeler Dr. Tamm, at alle hans Analyser er udførte paa i flere Aar lufttørt Materiale, og at denne Luftperring ikke har nogen Indflydelse paa Analysemетодens Nøjagtighed.

<sup>2</sup> EUGEN GLASER: Zeitschr. f. angewandte Chemie. 1889, p. 636.  
JONES: ibidem. 1893, p. 3.

I enkelte af Analyserne kunde Mangan og Titan paa-vises kvalitativt, men Mængderne var saa smaa, at en kvantitativ Bestemmelse ikke kunde lønne sig. Til Kontrol foretages nogle Dobbeltanalyser, som her skal anføres:

Duplicate determination of colloids.

Prøve Nr. .... Sample No.	9		37		38		59		68		79	
	a	b	a	b	a	b	a	b	a	b	a	b
% koll. SiO <sub>2</sub> ..	0,05	0,04	0,05	0,05	0,16	0,12	0,15	0,13	0,08	0,08	0,27	0,25
% koll. Fe <sub>2</sub> O <sub>3</sub> ..	0,06	0,07	0,18	0,17	0,62	0,64	0,23	0,20	0,12	0,11	0,20	0,22
% koll. Al <sub>2</sub> O <sub>3</sub> ..	0,05	0,05	0,10	0,09	0,50	0,51	0,29	0,30	0,16	0,14	0,70	0,66

Disse Overensstemmelser maa formentlig siges at være tilfredsstillende<sup>1</sup>.

Total-Kvælstof bestemtes efter KJELDAHLS Metode.

Ammoniak- og Nitratkvælstof bestemtes paa følgende Maade: Til 100 gr Jord sattes 100 cc destill. Vand og en Blanding af  $\frac{2}{3}$  CaCO<sub>3</sub> og  $\frac{1}{3}$  KAlSO<sub>4</sub>, 12 aq i en Kolbe, som tilproppedes og henstillede 1 Time under jævnlig Omrystning. Derpaa filtreredes, og Jorden paa Filtret udvaskedes med Vand. — I den saaledes fremstillede Jordekstrakt bestemtes NH<sub>3</sub> og HNO<sub>3</sub> efter de af FRODE HANSEN<sup>2</sup> gennemprøvede Metoder, idet Ammoniaken destilleredes af, efter at Væsken var gjort alkalisk. Derpaa reduceredes med DEWARDAS Legering og destilleredes paany.

<sup>1</sup> Om en Begrensning af Oxalatmetodens Anvendelighed ved Bestemmelsen af det uorganiske Gelkompleks i Jorder har Dr. TAMM tilskrevet mig følgende: »Man kan ikke anvende Oksalatmetoden paa virkelig lerholdige Jorder. Naar de sædvanlige Silikatmineralier er findfordele til en Grad af  $\frac{1}{2}$ —1  $\mu$ , reagerer de med Oksalatopløsningen, hvorved Al, Si m. m. gaar i Opløsning. Dette Forhold burde dog ikke spille nogen Rolle paa Jyllands Sandjorder, medens der allerede i vore normale Morænejorder opstaar en Fejl paa 0,1—0,2 % i Summen af Kolloiderne.«

<sup>2</sup> FRODE HANSEN: Om Bestemmelse af Nitratkvælstof i Regnvand, Drænvand og Jord. Tidsskrift for Landbrugets Planteavl. Bd. 32. 1926, p. 69.

— Til Titreringerne anvendtes n/70  $H_2SO_4$  og n/70 NaOH samt Metylrodt som Indikator. Da der anvendtes Glaskolber og Glasforlag, foretages Blindforsøg med rent Vand, hvorefter de fundne Tal korrigeredes.

**Bausch-Analyser.** Foruden Bestemmelser af »Humus« og hygroskopisk Vand, som sædvanlig indgaar i en Bausch-Analyse, og hvorom der er berettet ovenfor, er der i Jord-prøver fra 3 Lokaliteter udført 5 fuldstændige Analyser i hver, altsaa ialt 15 Bausch-Analyser, omfattende »kemisk bundet« Vand,  $SiO_2$ ,  $TiO_2$ ,  $Al_2O_3$ ,  $Fe_2O_3$ , CaO, MgO,  $Na_2O$ ,  $K_2O$ ,  $P_2O_5$ ,  $SO_3$  og  $CO_2$  (og i de samme Prøver tilige Bestemmelser af kolloidal Kiselsyre, Jern- og Aluminiumhydroksyd).

»Kemisk bundet« Vand er beregnet som Differensen mellem »Glødetabet« og hygroskopisk bundet Vand + »Humus«.

Til Bestemmelse af  $SiO_2$ ,  $TiO_2$ ,  $Al_2O_3$ ,  $Fe_2O_3$ , CaO og MgO oplukkedes 1 gr af den finpulveriserede Jord ved Smeltning med vandfri Soda. Smeltemassen behandles med Saltsyre, og Kiselsyre udskiltes paa sædvanlig Maade ved 2 Inddampninger<sup>1</sup>, frafiltreres, udvaskedes og glødes paa Blæser til konstant Vægt. I det samlede Filtrat fra Kiselsyren fældedes Al, Fe og Ti ved Acetathydrolyse<sup>2</sup>. Det udvaskede Bundfald glødes til konstant Vægt som  $Al_2O_3 + Fe_2O_3 + TiO_2$ . Efter Vejningen bragtes Glødningsresten i Opløsning ved Smeltning med  $KHSO_4$ . Derpaa reduceredes med  $SO_2$ , og efter Bortkogning af Overskuddet under Tilledning af  $CO_2$  bestemtes  $Fe_2O_3$  med  $KMnO_4$ . I den titrerede Opløsning bestemtes Titanet kolorimetrisk

<sup>1</sup> Se W. F. HILLEBRAND: The analysis of silicate and carbonate rocks. U. S. Geol. Survey. Bull. 422. 1910, pag. 91.

<sup>2</sup> Se W. F. HILLEBRAND: l. c. p. 100.

efter Tilsætning af  $H_2O_2$ , idet der anvendtes et Krüss-Kolorimeter og en Opløsning af Titansulfat med kendt Indhold af  $TiO_2$  som Standard.  $Al_2O_3$  bestemtes da som Differensen mellem den vejede Sum af Oksyderne og de to sidste Resultater.

I Filtratet fra Al-, Fe- og Ti-bundfaldet fældedes Ca paa sædvanlig Maade som Oksalat, frafiltreredes, glødedes og vejedes som  $CaO$ .

I Filtratet fra Calciumoksalatet fældedes Magnesium som  $MgNH_4PO_4$  og vejedes efter Glødning som  $Mg_2P_2O_7$ .

$Mn_3O_4$  bestemtes i en særlig forberedt Prøve, idet Kiselsyre bortskaffedes af 1 gr fint pulveriseret Jord som beskrevet af HILLEBRAND<sup>1</sup>. Manganet bragtes i Opløsning i Salpetersyre og iltedes ved Hjælp af  $(NH_4)_2S_2O_8$  til Permanganat, som derpaa bestemtes kolorimetrisk, idet der som Standard anvendtes en kendt Opløsning af  $KMnO_4$ .<sup>2</sup>

$Na_2O$  og  $K_2O$  bestemtes efter LAWRENCE SMITH's Metode<sup>3</sup>, idet først Summen af Alkalikloriderne bestemtes, derefter Kalium som Perklorat og Natrium som Differens. Der foretages Blindforsøg med de anvendte Reagenser, og Resultaterne heraf fradroges de fundne Resultater.

$P_2O_5$  fældedes i salpetersurt Udtræk af Jorden som Ammoniumfosformolybdat og vejedes som 24  $MoO_3$ ,  $P_2O_5$ , efter MITSCHERLICH'S Metode<sup>4</sup>.

For Svo vlsyre prøvedes i salpetersurt Udtræk af Jorden med en Opløsning af  $BaCl_2$ .  $BaSO_4$  fældedes ikke i vejelige Mængder ved nogen af de foreliggende Analyser.

$CO_2$  bestemtes ved direkte Vejning<sup>5</sup>.

<sup>1</sup> l. c. p. 128.

<sup>2</sup> Se HILLEBRAND: l. c. p. 117.

<sup>3</sup> Se f. Eks. HILLEBRAND: l. c. 171.

<sup>4</sup> Se WAHNSCHAFFE-SCHUCHT: l. c. pag. 131.

<sup>5</sup> Se WAHNSCHAFFE-SCHUCHT: l. c. pag. 57.

#### IV. Analyseresultaterne.

I den som Bilag efter Teksten følgende Opstilling er Resultaterne grupperede i Hovedtabeller (I—IV), der omfatter de oprindeligt planlagte Analyser, og Specialtabeller (V—VII) over mere detaillerede Undersøgelser (Bausch-Analyser) paa enkelte typiske Lokaliteter angaaende Spørgsmaalet, som rejste sig i Løbet af Undersøgelserne. Af disse Tabeller er der saa senere uddraget og sammenstillet Tal, der ved nærmere Bearbejdning viste sig at kunne belyse visse vigtige Resultater af Undersøgelsen i Almindelighed.

Ud fra dennes ledende Tanke, nemlig Spørgsmaalet om Kolloidernes Fordeling i Horizonterne fra forskellige Profiler, til Belysning af særlig karakteristiske Egenskaber ved de paagældende Jorder, der i overraskende Grad har fundet Bekræftelse og givet et slaaende Udtryk for Podsoleringsgraden gennem de fundne Tal, er Hovedtabellerne spaltede i 3 Grupper for Bakkeølokaliteten (Mangehøje) og 1 for Hedefladelokaliteten (Skovsende). Der kunde i Analyseresultaterne derimod ikke findes Holdepunkter for en Inddeling i de 4 Bonitetsklasser, som den praktiske Bedømmelse af Jordbunden i Mangehøje havde opstillet, men ved denne har det jo ogsaa kun drejet sig om Gradsforskelligheder.

Til foreløbig Karakterisering af de Jordbundstyper, der er opførte i hver sin Hovedtabel, skal her uddrages nogle fælles Træk fra den almindelige Beskrivelse af dem, som er givet foran (i II. Afsnit), sammenholdt med nogle af de mest iøjnefaldende Analyseresultater.

##### **Mangehøje. Bakkeø.**

I. Bonitetskasse. Profilerne Nr. 10, 11 og 12. Tabel I. Prøverne er vel her tagne fra en typisk Lynghede, men

denne er dog aabenbart en ret ung Dannelse, og den har sandsynligvis indtil for relativ kort Tid siden baaret Skov eller Egekrat, da der findes Relikter af Skovurter (som Trientalis) her, og Jordbunden nærmer sig Muld- eller Brunjordstypen. Det er nok en tydelig, men dog kun svagt podsoleret Bund med ringe Blegsandsdannelse og en blød, diffus Al- eller Rødjordszone, uden skarpe Grænser opad eller nedad, idet de farvede Partier ofte kun opträder pletvis eller netformig. Selv om der er nogen Ophobning af nedslemmede »Humus«partikler (Tørveal) i denne Zone, er det dog ikke kommet til den Sammenkitning af Partiklerne ved nedsivede Kolloider, som er karakteristisk for den ægte Al. Grundvandsal (Gleistriber) forekommer ikke.

### II. Bonitetsklasse. Profilerne Nr. 8 og 9. Tabel II.

Denne viser tydeligere og stærkere Podsolering end foregaaende, men Alen er dog, omend skarpere afgrænset opad og nedad, endnu temmelig blød, navnlig i dens øverste, humøse Parti (af Tørveal), derunder findes en lidt fastere smal Zone i B-Horizonten af lysere, ægte Al (ofte dog med uskarpe Grænser nedad), og der findes herunder en Del uregelmæssige, delvis vertikalt forløbende, Gange af sort, humøst Sand, hvis Korn er klare og affarvede. Hist og her i større Dybder (60—85) findes 2 mm tykke, bølgede, sorte, svage Gleistriber.

### III. Bonitetsklasse. Profilerne Nr. 13, 14, 2, 4, 5, 6 og 7. Tabel III.

Bunden er her stærkt podsoleret med kraftige Blegsands- og Aldannelser. De sidste forekommer ikke allevegne lige udprægede og sammenhængende, men de er i Reglen skarpt afgrænsede, foroven bestaaende af typisk Tørveal, forneden af brun, tæt sammenkittet, ægte Al, tit med kraftige vertikale Flammer ned i det underliggende Sand og ofte af en

saa haard Konsistens, at Alens Gennembrydning med dybt-gaaende Plov vil være en nødvendig Betingelse for at sikre en god Plantningsbund. I denne Type findes hyppig flere horizontale, op mod 1 cm tykke, faste Gleistriber. Næsten hele det paagældende Omraade af Forsøgsarealet (Afdelingerne 25 og 26) med Undtagelse af det lavere Parti, hvor Profil Nr. 6 er aabnet, har været utsat for Sandflugt, saa der er ophobet et ret tykt Lag af Flyvesand, hvilket ogsaa giver sig til Kende ved de mekaniske Analyser. Men denne Sandflugt ligger aabenbart langt tilbage i Tiden, forud for Podsoleringen, der ogsaa er af gammel Dato.

Denne Bakkeø-Lokalitet minder i det hele taget meget om Hedefloden, den er en lige saa fattig og vanskelig op-dyrkelig Bund som denne, og da den her i Mangehøje findes paa et lavere Terræn end Omgivelserne, er dens Oprindelse formentlig af en lignende Art som Hedefladens, idet den aabenbart har været utsat for en meget kraftig Udvaskning og tilmed for en stor Del er bleven bedækket med et Lag Flyvesand. Den har da heller næppe nogen-sinde baaret Skovvegetation. —

Intetsteds i Mangehøje-Lokaliteterne er der ved Gravning af Jordbundshullerne naaet ned til Grundvandet. Men de hyppig forekommende Gleidannelser viser hen til, at dette tidligere har staaet højere, i vekslende Dybder.

### **Skovsende. Hedeflade.**

Profilerne Nr. 1—10. Tabel IV.

Naar Resultaterne herfra sammenstilles i en enkelt Tabel, skal dermed ikke være sagt, at vi her har med en udpræget ensartet Jordbundstype at gøre. Der er endogsaa ret store indbyrdes Forskelligheder fra Plet til Plet, navnlig med Hensyn til Jordbundens fysiske Struktur (Fordelingen

af grovere og finere Partikler i de forskellige Horizonter) og »Humus«indholdet i de forskellige Lag. Men med Hensyn til Podsoleringen, der her anses for det vigtigste Kriterium paa Jordbundstilstanden, og som i alle Hovedtræk falder sammen med den, der beskrevet for III. Bonitetsklasse i Mangehøje, har alle Profiler frembudt saa stor indbyrdes Overensstemmelse, at Lokaliteten dog i det store og hele kan henregnes til én Jordbundstype.

Denne er imidlertid kun én, omend almindelig forekommende, af de Typer, der karakteriserer Hedefladerne, navnlig i Nærheden af Gletscherrandene, hvor Isafsmeltingen har været saa kraftig, at de finere Sandpartikler fortrinsvis er skyllede bort. Den hører saaledes til samme Type som den, P. E. MÜLLER i sit Arbejde over Rødgræns Vækstforhold i midtjysk Hedebund beskriver under I. og II. Bonitetsklasse<sup>1</sup>, som netop var beliggende i Nærheden af Isranden ved Dollerupkeglen. Men den er forskellig fra en anden, meget udbredt, Hedefladetype, som i MÜLLERS Arbejde beskrives under III. Bonitetsklasse<sup>2</sup>, beliggende i Nordre Feldborg Plantage, og som er ejendommelig ved, at den er næsten helt fri for Indblanding af Sten og langt mere udpræget en Sandslette. Denne sidste Type er bl. a. almindelig paa fugtigere Heder, med høj Grundvandstand, hvor der ved Sandflugt let aflejres tykke Sandlag paa den fugtige Bund. Og den kan selvfølgelig ogsaa være opstaaet paa samme Maade paa Steder, hvor Grundvandstanden tidligere har været højere, end den er nu.

I Tabellerne V—VII er opført Tallene fra nogle fuldstændige kemiske (Bausch-) Analyser fra 5 forskellige

<sup>1</sup> P. E. MÜLLER: I. c. Se Beskrivelsen af Profilerne S. 115—122.

<sup>2</sup> P. E. MÜLLER: I. c. — — — — S. 122—127.

Dybder i 3 Profiler i raa, uberørt Hede, to fra Mangehøje og en fra Skovsende Plantage, hvortil ogsaa er føjet særlige Bestemmelser af de uorganiske Kolloider i de samme Horizonter. Da Jorden i de Arealer, hvorfra Materiale er taget til de i Hovedtabellerne opførte Bestemmelser, jo havde været bearbejdet, saa »Humus«- og Blegsandslaget var blandede sammen, i nogle Tilfælde »Humus«'en gennem 2—3 Aars Dyrkning med Sæd delvis omsat, og der i Al-Prøverne ikke var skelnet mellem den humøse Tørveal og den ægte Al, skulde de her anførte Analyser bl. a. tjene til nærmere at belyse den kemiske Sammensætning af de oprindelige, vel adskilte Horizonter. Den nærmere Beskrivelse af Profilerne er given tidligere (Mangehøje 6 a og 10 a og Skovsende 1, se S. 29, 31 og 34), og det skal da her kun bemærkes, at Jordbunden i alle 3 Profiler er udpræget podsoleret, men dog med et relativt højt uorganisk Kolloidindhold i den øverste Horizont i Mangehøje 10 a (Tabel V) og med et paaafaldende ringe uorganisk Kolloidindhold i de 3 øverste Horizonter i Mangehøje 6 a (Tabel VI), hvilket sidste dog aabenbart hænger sammen med, at disse 3 øvre Horizonter var forholdsvis stærkt stenede; i de 2 underliggende mere stenfri Horizonter i samme Profil er der tilsvarende større Mængder af uorganiske Kolloider.

## V. Diskussion af Analyseresultaterne.

Under Behandlingen af et Talmateriale som det her tilvejebragte vækkes der hos En Gang paa Gang Ønsket om at have haft endnu flere Enkelbestemmelser ved Haanden, eller at man f. Eks. havde udført de mekaniske Analyser efter den siden Undersøgelsens Fuldførelse sammenarbejdede internationale Metode, der blev vedtagen indenfor 1ste Kommission af Den første internationale Jordbunds-

forsknings Kongres i Washington i 1927 og nu søgeres indført som Standardmetode i de forskellige Lande<sup>1</sup>. Men Opfyldelsen af saadanne Ønsker vilde have lagt mere Beslag paa Forfatterens Tid end den, der har staat til Raadighed, og delvis være kommen udenfor Formaalet med Undersøgelsen, der var: om muligt gennem videnskabelige Metoder at finde Holdepunkter for en praktisk Bonitering af dansk Hedejord, som kunde faa Værdi for dem, der leder Hederenes Opdyrkning og Beplantning.

Ved Planlæggelsen af de Jordbundsundersøgelser, det ansaas for vigtigt at faa udførte, kom Bestemmelsen af Kolloidernes Fordeling i de forskellige Horizonter i første Række. Men hertil knyttedes naturlig en Række andre Bestemmelser, der maatte antages at kunne belyse Hovedproblemets og i det hele taget give Bidrag til en rationel Klassificering af de paagældende Jorder. Den mekaniske Analyse vilde saaledes f. Eks. kunne give en meget mere detailleret Karakteristik af Jordens fysiske Struktur end den almindelige Profilbeskrivelse. Bestemmelsen af Reaktionen, af hygroskopisk Vand, af organisk Stof (»Humus«) og af Kvælstofforbindelserne vilde være af Betydning for en nærmere Bedømmelse af nogle af de vigtigste af Jordbundens fysiske og kemiske Egenskaber, og disse vilde yderligere blyses gennem de fuldstændige kemiske Analyser (Bausch-Analyserne), som senere blev udført. Men da de enkelte Bestemmelser først faar deres Interesse ved indbyrdes Sammenstilling og gensidig Belysning, har jeg ordnet Resultaterne saaledes i store Hovedtabeller, at de kan overses ikke blot vertikalt (kolonnevis), men ogsaa horizontalt.

<sup>1</sup> B. A. KEEN: Mechanical Analysis: National and International. Soil Research. Supplement to the Proceedings of The International Society of Soil Science. Vol. I, p. 43. 1928.

Imidlertid frembyder de enkelte Tal i Tabellerne jo kun et Raamateriale, der vel i mange Tilfælde taler for sig selv, men som dog ofte først ved nærmere Bearbejdelse giver det rigtige Overblik og en dybere Forstaaelse. Og en saadan Tolkning af nogle af de vigtigste Resultater skal da forsøges i det følgende, hvor de enkelte Grupper af Bestemmelser først behandles hver for sig og siden i deres indbyrdes Sammenhæng.

**De mekaniske Analyser.** Ved den kritiske Behandling af det foreliggende Analysemateriale føles Savnet af ensartede Metoder for Tilvejebringelsen af saadant meget stærkt, og man maa da varmt slutte sig til Tanken om alle-vegne at faa indført en international Standardmetode for Udførelsen af mekanisk Analyser, som det saa stærkt er blevet fremhævet af B. A. KEEN<sup>1</sup>. Der findes nemlig i Litteraturen kun forholdsvis faa mekaniske Analyser af Jorder fra de dog ret udbredte Omraader af lignende geologisk, klimatisk og plantogeografisk Oprindelse som de her behandlede Hedelokaliteter, indenfor hvilke der tilmed findes ret store Variationer i Jordbundens fysiske Struktur fra Sted til Sted. Og naar dertil saa kommer, at de forskellige Forfattere har anvendt forskellige Metoder og grupperet Jordpartiklerne i Størrelsegrupper, der ikke falder helt sammen, vil en Sammenligning med tidligere fundne Resultater ikke altid have stor Værdi. Det er saaledes en ret forskellig Gruppering, der er anvendt ved mekaniske Analyser af danske Hedejorder, som ved dem, der udførte af C. F. A. TUXEN<sup>2</sup>, A. OPPERMANN og C. V. PRYTZ<sup>3</sup>, T. WESTERMANN<sup>4</sup>,

<sup>1</sup> I. c.

<sup>2</sup> C. F. A. TUXEN: Nogle Analyser af jydsk Hedejord. Tidsskr. f. Skovbrug. I. Bd. S. 262. 1876. Nogle kemiske og fysiske Undersøgelser af Jordbunden i Skove og Heder. Tidsskr. f. Skovbrug. VII. Bd. S. 233. 1884.

<sup>3</sup> A. OPPERMANN og C. V. PRYTZ: Undersøgelser over Rødgranens Vækst i Danmark. København 1892.

<sup>4</sup> T. WESTERMANN: Typer af danske Jorder. København 1902.

K. RØRDAM<sup>1</sup> og C. H. BORNEBUSCH<sup>2</sup>, samt i Analyser af tyske Hedejorder af R. ALBERT<sup>3</sup> og HASSENKAMP<sup>4</sup>, selv om de dog ogsaa frembyder flere Holdepunkter for Sammenligning.

Man har tidligere lagt megen Vægt paa Indholdet af de finere Partikler i Hedejord, navnlig saadanne, der i Størrelse ligger under 0,1 mm Diameter, som i Almindelighed betegnes, »meget fint Sand«, »Støvsand« eller endog »Ler« (under 0,01 mm), idet man har ment, at Jordbundens vandholdende og absorptive Evne specielt var knyttet til disse Smaadele med deres store samlede Overflade. Der er heller ingen Tvivl om, at et relativt stort Indhold af disse finere Bestanddele er Udtryk for en bedre Bonitet af Hedejord, og praktiske Erfaringer angaaende Træernes Trivsel styrker denne Opfattelse. Saaledes har bl. a. Prof. ALBERT i Eberswalde i en vist ikke offentliggjort Meddelelse, som han fremlagde paa den 1. internationale Jordbundsforskningeskongres i Washington 1927, givet følgende Skala for Klitsandets Værdi som Plantningsbund efter dets Indhold af »Finsand« (under 0,2 mm), hvor Grundvandet ligger saa dybt, at det ikke er direkte tilgængeligt for Træernes Rødder, og bortset fra Humusindholdet i de øverste Lag (se næste Side):

Forklaringen herpaa er dog muligvis en anden end den, der sædvanligvis gives: at Kvaliteten beror paa de finere

<sup>1</sup> K. RØRDAM: Se P. E. MÜLLER, K. RØRDAM, JOH. HELMS, E. H. WÖLDIKE; Rødgranens Vækstforhold i midtjydsk Hedebund: Det forstlige Forsøgsvesen i Danmark. III. Bd. 1910.

<sup>2</sup> C. H. BORNEBUSCH: En Studierejse til Holland, Belgien og Nordtyskland. Det forstlige Forsøgsvesen i Danmark. I. Bd. S. 379. 1928.

<sup>3</sup> R. ALBERT: Beitrag zur Kenntnis der Ortsteinbildung. Zeitschr. f. Forst- u. Jagdwesen. 42. Jahrg. 1910. Bodenuntersuchungen im Gebiete der Lüneburger Heide. Zeitschr. f. Forst- u. Jagdwesen. 44. B. 1912 og 45. Bd. 1913.

<sup>4</sup> HASSENKAMP: Der Einfluss von Standort und Wirtschaft auf die Rohhumusbildung in der Oberförsterei Erdmannshausen. Zeitschr. f. Forst- u. Jagdwesen. 60. Bd. 1928.

**Proportion between content of "fine sand" (below 0.2 mm) and quality of vegetation  
(R. Albert).**

Finsand Fine sand	Vegetationens Beskaffenhed Quality of vegetation
under 10 % below	Jordbunden næsten vegetationsløs. Soil almost without vegetation.
c. 10 -	Eksistensminimum for Skovfyr af ringeste Vækstbonitet. Minimum of existence for pine of poorest quality.
c. 20 -	Skovfyr af middel Vækstbonitet. Bøgen trives som Under-skov. Pine of medium quality. Beech growing as underwood.
c. 30 -	Bedre Vækstbonitetsklasse for Bøg og Skovfyr. Better growth conditions for beech and pine.
c. 40 -	Bedste Vækstbonitetsklasse for Løv- og Naaletræer. Best growth conditions for deciduous trees and conifers.

Sandkorns vandholdende Evne. Der kan her ogsaa være Tale om Betydningen af en mere dybtgaaende Forvitring og dermed en tilsvarende Frigørelse af uorganiske Kolloider, som vi senere skal komme tilbage til. Thi med Forvitringen følger jo ogsaa en rent mekanisk Sønderdeling, der har det større Indhold af finere Partikler til Følge, og disse omgiver sig da eventuelt med en Hinde af hydrofile Kolloider.

Naturligvis har ogsaa Sandets petrografiske Beskaffenhed stor Interesse. Efter den almindelige Beskrivelse, Dr. ØDUM har givet af de to Forsøgsarealer (Se S. 26 og 33), synes der dog ikke at være nogen større Forskel i Beskaffenheden af de Mineralier, der forefindes paa disse. Og de kemiske Analyser viser ogsaa, at de begge ganske overvejende bestaar af Kvarts (Kiselsyre).

En Sammentælling og Gennemsnitsudregning af Partikel-størrelsernes Fordeling indenfor de af mig undersøgte Lokaliteter, ordnede efter de efter andre Kriterier opstillede Bonitetsklasser, synes ogsaa i nogen Grad at bekræfte

ALBERTS Angivelse. Thi naar mine 7 Størrelsesklasser af Partikler sammenstilles som Gennemsnitstal for hver Bonitetsklasse og omfattende alle Bestemmelser i 4 forskellige Dybder fra hver Profil, faas virkelig en Fordeling af Partikelstørrelser, der viser en interessant Lovmæssighed og falder godt sammen med de andre Kriterier, efter hvilke Bonitetsinddelingen har fundet Sted. Resultaterne er opførte i omstaaende Tabel (S. 56).

Fælles for alle Lokaliteterne er, at Størrelsesgruppen 0,5—0,1 mm dominerer med fra c. 50 til c. 60 %, og dette stemmer ogsaa med de fleste andre Analyser af lignende Hedejordstyper. Men for saa vidt de fineste Bestanddele har Indflydelse paa Hedejordens Bonitet, er det af stor Interesse at betragte de 2 mindste Størrelsesgrupper, der viser en tydelig Aftagen af de finere Bestanddele med en Forringelse i Boniteten.

Naar Tallene fra de to Grupper lægges sammen, kommer dette endnu tydeligere til Orde, idet da

**Average content of finest particles (size: 0.05—0.01 and below 0.01 mm).**

Mangehøje, Bonitet I,	giver 14,51 % af de fineste Partikler	
Quality I, gives	of the finest particles	
— Bonitet II, —	11,57 - af de fineste Partikler	
— — III, —	8,75 - — — —	
Skovsende, —	9,95 - — — —	

Størrelsegruppen 0,1—0,05 mm viser samme Tendens, men med en paafaldende Afvigelse for III. Bonitetsklasse i Mangehøje. Denne Afvigelse finder imidlertid sin naturlige Forklaring deri, at vi her har med et Flyvesandsareal at gøre, hvor Sand er paaført i alle Profilerne undtagen i Profil 6, hvor det tværtimod er bortført af Vinden (efter Dr. ØDUMS Angivelser, se S. 29). Profil 4 synes dog efter

The average size of particles in the total profile in each of the localities investigated.

Lokalitet Locality	Partikernes Størrelse Size of particles							
	2 mm	2–1 mm	1–0,5 mm	0,5–0,1 mm	0,1–0,05 mm	0,05–0,01 mm	> 0,01 mm	I alt total
<b>Mangehøje. Bakkeø.</b>								
Hill island.								
I. Bonitet. Profil 10, 11, 12 . . . . .	6,78 %	6,78 %	11,32 %	48,46 %	12,53 %	9,90 %	4,61 %	100,43 %
Quality. Profile								
II. Bonitet. Profil 8, 9 . . . . .	5,62 -	4,08 -	9,67 -	59,24 -	9,80 -	7,72 -	3,85 -	99,98 -
III. — — 13, 14, 2, 4, 5, 6, 7 . .	1,32 -	1,68 -	4,25 -	59,07 -	24,57 <sup>1</sup> -	5,85 -	2,90 -	99,64 -
<b>Skovsende Hede flade.</b>								
Heath plain.								
Profil 1–10 . . . . .	7,59 -	4,70 -	11,26 -	55,38 -	10,40 -	6,12 -	3,83 -	99,28 -
Profile								

<sup>1</sup> Her findes i nogle Profiler sterk Indblanding af Flyvesand.  
In some of the profiles there is an intermixture of drift sand (dune formation).

den mekaniske Analyse at dømme ogsaa at have været Genstand for Sandaffygning.

Ser vi paa de enkelte Bestemmelser indenfor Størrelsegruppen 0,1—0,05 mm, viser de følgende Procentmængder:

**Mangehøje. III. Bonitetsklasse. Partikler af Størrelsen 0,1—0,05 mm.**

Mangehøje. III. Quality. Particles of size: 0.1—0.05 mm.

Profil Nr.	2	5	7	13	14	4	6
Lyngmor og Blegsand Raw humus and leached sand	23,2	42,5	17,1	24,9	34,3	15,2	19,7
Alen .....	16,6	41,1	13,4	31,3	29,9	10,5	10,7
Hardpan. »Ortstein«							
Laget under Alen ... Layer under hardpan	14,7	51,8	12,2	21,9	27,6	9,1	9,9
Undergrunden .....	10,0	65,9	20,2	49,2	46,5	9,0	9,7
Subsoil							
Gennemsnitlig... Average	16,12	50,32	15,72	31,33	34,32	10,95	12,50

Det er da øjensynligt særlig denne og Størrelsegruppen over den, der sedimenterer under Sandflugten, medens de finere Partikler for Størstedelen flyver videre bort, og de grovere kun i ringe Grad kan transporteres med Vinden (se de relativt lave Tal for de 3 første Størrelsegrupper, hvor dog ogsaa Profil 6 i nogen Grad afviger).

Endnu et Forhold, der frembyder Interesse ved Størrelsegruppernes Fordeling, er Alens eller den hertil svarende Rødjords relativt store Indhold af finere Partikler, der aabenbart ophobes ved Nedslemming og af Kolloidhinderne forhindres i at synke ned i de dybere Lag. Sammenstilles det gennemsnitlige Indhold af de 3 fineste Størrelsegrupper i Allagene alene, med hvad der heraf findes som Gennemsnit for alle 4 Lag i de forskellige Profiler, faas:

Average content of finest particles in all 4 layers and in hardpan only.

Størrelsegrupper Size groups	0,1—0,5 mm		0,05—0,01 mm		under 0,01 mm		alle 3 Grupper all 3 groups	
	alle 4 Lag all 4 layers	Allaget Hardpan	alle 4 Lag all 4 layers	Allaget Hardpan	alle 4 Lag all 4 layers	Allaget Hardpan	alle 4 Lag all 4 layers	Allaget Hardpan
Gennemsnit af Average								
Mangehøje. I. Bonitet Quality	12,58	12,50	9,90	13,10	4,61	7,83	27,09	33,43
— II. —	9,80	15,00	7,72	12,85	3,85	6,30	21,37	34,15
— III. —	(24,57)	(21,93)	5,85	7,89	2,90	5,46	(33,32)	(35,68)
Skovsende . . . . .	10,40	14,00	6,12	10,01	3,83	5,07	20,35	29,08

Naar undtages Afgelsen i Størrelsegruppen 0,1—0,05 mm for Flyvesandsarealets Vedkommende og de to meget nærliggende Tal i samme Gruppe for I. Bonitetsklasse i Mangehøje, hvor der intet egentligt Allag findes, træffer vi i denne Sammenstilling samme Tendens som i de foregaaende i Retning af en Forøgelse af Mængden af de finere Partikler i de bedre Bonitetsklasser og ganske særlig i Allagene, hvilket sikkert, som vi senere skal se, ogsaa hænger sammen med disses større Indhold af Kolloider. Betydningen af et stort Indhold af de finere Partikler er derfor ikke blot en Funktion af disses absolute, ringe Størrelse og dermed følgende relativt store Overflade, som man hidtil har antaget, men den maa ogsaa ses under andre Synsvinkler. Dette vil formentlig klart fremgaa ved en nærmere Betragtning over Indholdet af hygroskopisk bundet Vand i Forhold til Partikelstørrelsen og Mængden af Kolloider, som vi senere skal komme tilbage til.

Det vil ses af det foran anførte, at den mekaniske Analyse, i Overensstemmelse med andre Skøn, viser et synkende Indhold af de fineste Partikler i Forhold til Bonitetsklasserne (I—III) i Mange-

høje, at den stiller Jordbunden i Skovsende Hede-flade i Klasse mellem II. og III. Bonitet paa Bakke-øen i Mangehøje, og at Undergrunden paa alle Lokaliteter gennemgaaende viser et ringere, om-end ret varierende, Indhold af de finere Partikler end de overliggende Lag, der har været utsatte for den med Forvitringen forbundne mekaniske Sønderdeling. (Jfr. ogsaa RØRDAMS Analyser i P. E. MÜLLER, RØRDAM etc. l. c. p. 148—153.

**Reaktionen (Brintionkoncentrationen,  $P_H$ ).** Et fælles Træk for næsten alle Profilerne saavel i Mangehøje som i Skovsende Plantage er, at Reaktionen i det øverste Lag (Lyngmor + Blegsand) i de fleste Tilfældé (i 16 af 22 Profiler) ligger ved  $P_H$ -Værdier mellem 4,0 og 4,5. 1 Profil (Mangehøje) har 4,7, 2 Profiler (Skovsende) 4,8, 1 Profil (Mangehøje) 5,0 og 2 Profiler (Mangehøje) 6,2. I Reglen stiger saa  $P_H$ -Værdien jævnt med Dybden, saaledes at den i 18 af 22 Profiler i Undergrunden (60—80 cm Dybde) ligger mellem 5,0 og 5,5, i 1 Tilfælde (Skovsende) ved 5,6, i 1 (Mangehøje) ved 6,0 og i 2 Tilfælde (Mangehøje og Skovsende) ved 4,8.

Dette viser altsaa en forbavsende Ensartethed, og denne vilde ogsaa stemme godt med de hidtidige Erfaringer og ikke overraske, hvis det havde drejet sig om raa, ubearbejdet og ukalket Hede. Men det mærkværdige er, at hele Arealet i Mangehøje var kalket med 9 000 kg kulsur Kalk pr. ha i Aarene 1918—21 (nemlig Afd. 25 i 1920, Afd. 26 i 1918 og 1919, Afd. 28 i 1920 og Afd. 30 i 1921), og i Skovsende Plantage har Afd. 1 i 1922 faaet 40 000 kg Klaaby-Mergel med et Kalkindhold af c. 45 %, altsaa c. 17 300 kg kulsur Kalk pr. ha, medens Afd. 2 ved Jordprøvernes Udtagning endnu var ukalket. Yderligere havde Afd. 25 og 26 i Mange-

høje samt Afd. 1 i Skovsende været dyrkede med Kornsorter (Rug og Havre) i 2 Aar, før Prøverne blev udtagne, saa de øverste Jordlag ved Pløjning og Harvning er blevne godt blandede med Kalken.

Imidlertid stemmer disse Resultater dog med andre lignende Bestemmelser, foretagne paa kalket Hede- eller Skovjord, hvoraf jeg fra mine Protokoller her skal fremdrage følgende:

I Plantagen »Dalgas«, beliggende mellem Viborg og Skive paa en meget mager Hede af Fladekarakter, anlagdes i 1923 et Plantningsforsøg med Rødgran og Skovfyr paa et Areal af c. 7 ha, der blev inddelt i 28 Parceller med forskellig Behandling, saaledes at Halvdelen af Arealet blev reolpløjet, Halvdelen undergrundspløjet, og kun to Parceller forblev uden Dybdebehandling, idet Planterne her anbragtes i gravede Huller. 24 Parceller blev kalkede med henholdsvis 3 000, 6 000 og 9 000 kg kulsur Kalk eller 1 680, 3 360 og 5 040 kg brændt Kalk (samme CaO-Mængder) pr. ha, saaledes at der blev 4 Parallelparceller med samme Kalkmængder, 2 paa henholdsvis reolpløjet og undergrundspløjet Areal. Kalkningen blev udført i Decbr. 1922, og i Okt. 1924 blev der udtaget Jordprøver<sup>1</sup> til Reaktionsbestemmelser, der gav følgende Resultater (se Tabellen S. 61):

Det er da her forbavsende ringe Forskydninger i Reaktionen, som har fundet Sted i Løbet af 2 Aar, selv hvor der er anvendt den stærkt alkalisk reagerende brændte Kalk, der ved Udspredningen læskedes til Pulverform og saaledes straks paaførtes Jorden som Kalkhydrat. Ikke desto mindre kom der straks efter Kalkningen en livlig Nitrifikation i

<sup>1</sup> Disse var Gennemsnitsprøver af c. 10 enkelte Prøver, udtagne paa et Omraade af c. 50 m<sup>2</sup> i en Dybde af 0—15 cm og omhyggelig blandede paa et Voks dug. Her blev altsaa udtaget 2 saadanne Jordprøver i hver af de kalkede Parceller.

## Reaction of limed heath soil. "Dalgas" Plantation.

	Reopløjet Areal Trenched area	$P_H$	Undergrundspløjet Areal Subsoiled area	$P_H$
3000 kg CaCO <sub>3</sub> pr. ha	4,9 4,9	3000 kg CaCO <sub>3</sub> pr. ha	4,9 4,8	
6000 -	— 4,5 4,8	6000 -	—	5,9 5,8
9000 -	— 5,4 4,9	9000 -	—	5,8 5,9
1680 - CaO	— 4,9 4,8	1680 - CaO	—	4,8 4,5
3360 -	— 4,8 4,6	3360 -	—	5,0 5,3
5040 -	— 5,3 4,8	5040 -	—	5,5 4,8
0 - Ca	— 4,4	0 - Ca	—	4,0
ubearbejdet, ukalket	4,2 4,7			
untreated, unlimed				

Gang i det reopløjede Areal, hvilket ikke blot gav sig til Kende ved kraftig Flora af Nitratplanten *Chamænerium angustifolium*, men ogsaa ved direkte Nitratreaktioner i de undersøgte Jordprøver.

I Eriksholm Skov ved Holbæk blev der i Foraaret 1922 anlagt et Bøgeforyngelsesforsøg paa en ret ondartet Bøgemorbund. Arealet inddeltes i 13 rektangulære Parceller, hver paa 350 m<sup>2</sup>, med Værnebælter paa 1,5 m. I to af Parcellerne ligesom i Værnebælterne blev der ikke udstrøet Kalk, men til de andre blev der givet pulveriseret kulsur Kalk (Fakse-Koralkalk) i nedenanførte Mængder. Alle Parceller blev bearbejdede med Knivharve nogle Gange, umiddelbart før Kalkningen og Udsæden af Bøgeolden. Kalk og Olden blev derefter nedharvede. Fra hver af Parcellerne udtoges to Jordbundsprøver (som ovenfor) i Slutningen af Oktober 1924, altsaa efter 3 Somres Virkning af Kalken. I Jordprøverne fandtes da følgende P<sub>H</sub>-Værdier (se S. 62):

Her ses samme mærkværdig ringe Udslag paa Reaktionen, skønt Jordbunden i de passende kalkede Parceller havde faaet udpræget Muldkarakter, med Muldflora (Hindbær og Nælder m. fl.), medens Moren den i de ukalkede

Reaction of limed beech forest soil. Eriksholm.

Kalk, kg pr. ha Lime	0	0	500	1000	1500	2000	2500	3000	3500	4000	4500	6000	8000	10000
P <sub>H</sub>	I . . . . .	4,2	4,3	4,8	4,4	4,2	4,6	6,6	5,5	4,3	4,8	5,2	4,8	4,9
	II . . . . .	4,2	4,8	4,0	6,1	4,3	5,5	4,1	5,1	4,4	4,3	5,4	5,3	6,3

Parceller og i Værnebælterne var haard og uomsat, med udprægede Morplanter som *Aira (Deschampsia) flexuosa*, *Majanthemum bifolium*, Mossen o. a.

Endvidere skal her anføres Reaktionsbestemmelser fra et lignende Bøgeforyngelserforsøg, anlagt paa kraftig og ond-artet Bøgemor i Frederiksborg Store Dyrehave, hvor der efter lignende Bearbejdning som paa Eriksholm i Okt. 1921 blev udstrøet fint pulveriseret kulsur Kalk (Fakse-Koralkalk) i forskellige Mængder. Umiddelbart efter faldt en stærk Regn, hvorved Kalken er sivet ned i den bearbejdede Bund, og næste Foraar efter Udsaaning af Olden er den ved en Harvning yderligere blandet med Jorden. Ogsaa her indtraadte hurtig efter en saadan Forandring i Urtevegetationen, at Kalkens Virkninger var tydelige, og den 16. Juni 1928 blev der udtaget Jordprøver fra hver af de 12 Parceller samt fra 3 Steder udenfor Forsøgsarealet, hvor Moren endnu var uforandret, uden Spor af Opvækst eller anden Vegetation end noget Mos og enkelte Tuer af *Aira flexuosa*.

Resultatet af P<sub>H</sub>-Maalingerne var da følgende:

Reaction of beech forest soil. Frederiksborg Deer park.

Kalk, kg pr. ha Lime	0	0	500	1000	2000	2500	3000	3500	4000	4500	6000	8000	
P <sub>H</sub>	efter 6 Timers Udtræk	4,7	4,0	4,3	4,6	4,3	4,6	4,6	4,6	5,7	5,8	6,1	5,5
	after - hours extraction												
	efter 24 Timers Udtræk	4,6	4,1	4,4	4,6	4,3	4,4	4,7	4,5	5,7	5,7	5,9	5,5

I 2 Prøver udenfor Forsøgsarealet fandtes  $P_H$  henholdsvis 1) paa raa ubearbejdet Morbund 4,5 og 4,5 og 2) i Værnebælte mellem Forsøgsparkellerne (bearbejdet, men ukalvet) 4,2 og 4,1.

Vi ser da heller ikke her nogen væsentlig Forskydning i Reaktionen selv efter  $7\frac{1}{2}$  Aars Indvirkning af Kalken, før vi kommer op paa Kalkmængden paa 4 000 kg pr. ha og derover. Og ingen af Forsøgsparkellerne har endnu naaet Neutralpunktet, hvor der toges Gennemsnitsprøver, som her er sket. Dette udelukker dog ikke, at fuldstændig Neutralisation kan være sket pletvis, bl. a. i stærkt formuldert Mor. Men ved Siden af en neutral Plet eller under denne kan der endnu herske en udpræget sur Reaktion.

Endelig kunde anføres en stor Mængde Reaktionsmælinger fra Prøveflader i Rødgranplantager, hvor jeg ved Hjælp af Kalkning (undertiden ogsaa ved Tilsætning af Raafosfat) har søgt at bringe Formuldningen i Gang i den paa Overfladen ophobede tætte og »døde« Granmor, og hvor Formuldningen ogsaa virkelig ofte har taget kraftig fat, og Regnorme har indfundet sig i stort Antal, uden at der er sket en tilsvarende Forskydning i Reaktionen henimod Neutralpunktet. Men jeg skal her indskrænke mig til at nævne et enkelt af disse Forsøg, nemlig i Guldborgland-Plantage, anlagt paa Hede c. 10 km sydvest for Viborg. I en Række Prøveflader her gaves der forskellige Mængder af kulsur Kalk i Efteraaret 1922 og saaledes, at i 2 parallele Prøveflader gaves samme Kalkmængde, i den ene udstrøet paa Overfladen, i den anden nedhakket i Granmoren. 2 Aar efter, i Okt. 1924, fandtes følgende  $P_H$ -Værdier (se S. 64):

Her har altaa slet ingen Virkning været at notere, forøvrigt heller intet Tegn paa begyndende Formuldning (som i flere andre tilsvarende Forsøg) og heller ingen For-

## Reaction of spruce plantation soil. Guldborgland Plantation.

Kalk, kg pr. ha Lime	0		2000		3000		4000		6000		8000		10000	
Kalkens Udbringelse Spreading of lime	ube-handlet unreated	ned-hakket grinded down	overfl. superficial	nedh. gr. down	overfl. superf.	nedh. gr. down								
P <sub>H</sub> {.....	3,8	3,8	4,4	3,7	4,1	4,1	3,8	4,0	4,1	4,0	3,9	4,1	4,1	4,1
	3,8	4,0	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..

andringer i Vegetationen (Mosdækket), skønt der straks skete en rig Invasion af Regnorme, som ellers ikke findes paa den Slags Bund.

Ved Undersøgelser over Agerjordens saakaldte »Kalktrang« er der udført en Mængde Bestemmelser af, hvor store Kalkmængder der skal til for at bringe Reaktionen op fra én P<sub>H</sub>-Værdi til en anden (som oftest op til Neutralpunktet), og selv om det her har vist sig, at der skal anvendes højest forskellige Kalkmængder til Forskydning af P<sub>H</sub>-Værdien indenfor samme Interval, hvor det drejer sig om henholdsvis Ler- og Sandjord, og for hver af disse Vedkommende igen forskellige Mængder, alt efter den tilstedeværende »Mineralsurhed«, saa kan det dog i Regelen med nogenlunde Nøjagtighed lykkes at beregne de nødvendige Kalkmængder, bl. a. ved i Laboratoriet at udføre en Titrering af en Jordopslemning med en Base (NaOH el. Ca(OH)<sub>2</sub>) og en Syre (HCl) og udarbejde den herved fundne Titreringskurve, der bl. a. giver Udtryk for Jordens Stødpudeindhold. Og S. TOVBORG JENSEN<sup>1</sup> har ved at sammenligne den Kalkmængde, der i Laboratoriet skal tilsettes en Jord for at naa til et bestemt Reaktionstal (f. Eks.

<sup>1</sup> S. TOVBORG JENSEN: Undersøgelser over Kalciumkarbonatets reaktionsændrende Virkning i Jorden. Tidsskr. f. Landbrugets Planteavl. 31. Bd. 1925.

pH = 7), med den Mængde, der har været tilført Jorden i et Markforsøg for at naa samme Reaktionstal, fundet, at den sidste Mængde er ca. 3 Gange saa stor som den første.

Dette gælder imidlertid kun overvejende mineralske Jorder, og mærligt nok er Variationen i de Kalkmængder, der indenfor begrænsede Reaktionsomraader udkræves til Neutralisation af Jorden, størst for Sandjorders Vedkommende, og disse Jorder synes gennemgaaende tillige at forbruge større Kalkmængder til Neutralisation end Lerjorderne.

Som Eksempel paa, hvor stor Variation det drejer sig om, kan nævnes, at to Sandjorder, der begge var betegnede »let Sandmuld«, og hvoraf den ene havde Reaktionstallet 5,64, den anden 5,58, krævede henholdsvis 4 200 kg og 24 600 kg kulsur Kalk for at komme op til Neutralpunktet.

Og endnu ringere Udslag gav, i TOVBORG JENSENS Undersøgelser, Tilsætningen af Kalk til, hvad der i hans Jordprøver kaldes »sandblandet Humusjord« eller »humusblandet Sandjord«, altsaa Jorder af en lignende Beskaffenhed som Jorderne fra de her undersøgte Forsøgsarealer i Mangehøje og Skovsende. De Kalkmængder, der ved Tilsætning til Sandjorder med et Reaktionstal paa c. 5,5—6,0 i Almindelighed kunde bringe Reaktionstallet op paa c. 7,5—8,0, havde i 3 humusholdige Jordprøver blot forskudt Reaktionen henholdsvis fra 5,40 til 6,24, fra 4,80 til 5,89 og fra 3,90 til 4,83. Hvor store Kalkmængder der da skulde anvendes til fuldstændig Neutralisation, er slet ikke udregnet. Men dette synes at maatte blive meget store Mængder og endnu betydelig større end de, der er anvendte i Forsøgsarealerne i Mangehøje og Skovsende.

Det viser sig ofte ved Reaktionsbestemmelser i kalket, humusholdig Jord, at en Opslemning, hvori der endnu findes uopløste Kalkkorn, ved den elektrometriske Maaling dog

stadig viser udpræget sur Reaktion. Selv om der altsaa tilsyneladende er Overskud af Kalk tilstede, kan Jorden reagere surt. Og dette maa formentlig forklares dels ved Kalciumkarbonatets tunge Opløselighed, dels ved at den dannede humussure Kalk hurtig nedbrydes til Kul-syre med forskellige organiske Syrer som Mellemled, og der bliver da heller intet fast Forhold mellem Humusprocenten og Surhedsgraden eller den Mængde Kalk, der kræves til fuldstændig Neutralisation. Under Nedbrydningen (Formuldning) frigøres imidlertid Kvælstofforbinder og andre mineralske Plantenaeringsstoffer af Humusstofferne, og Jordbunden afgiver da, længe før den bliver neutral, et langt bedre Substrat for Plantevækst end før Tilsætningen af Kalk<sup>1</sup>.

Set i Belysning af de her anførte Data vil den ringe Reaktionsforskydning i de ukalkede Dele af Forsøgsarealerne næppe mere vække Forundring. Et andet Spørgsmaal er, om man ved Kalkning paa Hedebund og i det hele paa humusholdig Jord overhovedet bør tilstræbe en fuldstændig Neutralisation ved Tilførsel af Kalk. Erfaringerne fra Mosekulturforsøg og Kalkninger af Bøgemorbund<sup>2</sup> ved Foryngelse af Bøg viser hen til, at man hæmmer Plantevæksten ved Anvendelsen af større Kalkmængder, selv om disse ligger langt under, hvad der vilde fordres til fuldstændig Neutralisation af Jorden. Men dette Spørgsmaal skal dog ikke drøftes her.

**Hygroskopisk bundet Vand.** Bestemmelserne heraf, sammenholdt dels med de mekaniske Analyser, dels med Mæng-

<sup>1</sup> Se ogsaa: E. MANSHARD: Orientierende Untersuchungen zur Lösungs- bzw. Wirkungsgeschwindigkeit verschiedener Düngekalkformen. Zeitschr. f. Pflanzenernährung und Düngung. VII. Bd. A. p. 31—53. 1926.

<sup>2</sup> FR. WEIS: Forsøg over forskellige Kalkmængders Indflydelse paa Bøgens Udvikling paa Morbund. Det forstlige Forsøgvæsen i Danmark. III. Bd. 1913. Se ogsaa Beretninger fra Mosekulturforsøgsstationerne i Bremen og Bayern.

derne af kolloidale Stoffer (»Humus« og uorganiske Kolloider), frembyder en ganske særlig Interesse.

Det har vel nok hidtil været en almindelig udbredt An>tagelse, at en Sandjords Evne til at fastholde Vand staar i nøje Forhold til dens Findelingsgrad og dens Indhold af organiske Bestanddele, der paa Grund af deres Micellar-struktur eller Kolloidnatur virker som de fineste uorganiske Partikler (Ler). Denne Opfattelse finder imidlertid ingen ubetinget Bekræftelse ved de her foretagne Undersøgelser, for saa vidt man kan benytte Mængden af hygroskopisk bundet Vand (d. e. hvad der ikke bortgaar ved almindelig Lufttørring, men først ved Temperaturer lidt over 100) som Udtryk herfor.

Som det vil ses af Tabellerne I—IV, er der betydelige Variationer i de enkelte Jordprøvers Indhold af de fineste Partikler (under 0,05 mm), uden at dette giver tilsvarende UdsLAG i deres Indhold af hygroskopisk Vand, selv om det som Helhed viste sig, at de bedre Boniteter ogsaa gennemsnitlig var rigest paa de fineste Bestanddele. Saaledes viser Blegsandet, skønt det altid er relativ finkornet og ogsaa indeholder en Del »Humus«partikler<sup>1</sup>, kun et yderst ringe Indhold af hygroskopisk Vand (se Tabellerne V—VII), men Variationerne i dette sidstes Mængde er saa aabenbart særlig knyttede til andre Bestanddele, nemlig til »Humus«stofferne og først og fremmest til disse og visse uorganiske Forbindelser i kolloidal Tilstandsform.

»Humus«stofferne forekommer jo dels som faste Partikler, dels som hydrofile Kolloider, der lejer sig i Gelform omkring Jordens finere organiske eller uorganiske, faste

<sup>1</sup> Naar der her og i det følgende tales om »Humus«, menes i Almindelighed »organisk Stof«. Se nærmere i det følgende Afsnit om »Humus«.

Partikler. De første har en betydelig Hygroskopicitet i Kraft af deres Micellarstruktur, men de sidsteaabent en endnu langt større. Her er nu ikke direkte bestemt, hvor meget af »Humus«en der optræder i den ene, og hvor meget i den anden Tilstandsform. Det kan imidlertid, bl. a. ved mikroskopisk Undersøgelse, let paavises, at den faste »Humus« fortrinsvis findes i Lyngskjolden og som nedslemmede Småpartikler dels i Blegsandet, dels i det øverste Lag af Alen, den sorte, saakaldte »Tørveal«; men i dette sidste Lag findes der tillige en stor Mængde både af kolloidal Humus og af uorganiske Kolloider, medens den dybere liggende, brune Del af den egentlige Al (dog ikke Grundvandsalen, Gleien) sædvanlig kun indeholder Humus i kolloidal Tilstandsform (ved Siden af relativt større Mængder af uorganiske Kolloider). Under Alen, og i Særdeleshed i den uforvitrede Undergrund, findes derimod kun yderst smaa Mængder af »Humus« og da ganske overvejende i kolloidal Form, med mindre den optræder i Form af faste Rodrester, Mycelier o. l.

Denne sædvanlige Fordeling i podsolerede Jorder af »Humus«stofferne i henholdsvis fast Form eller som kolloidale Geler giver os Holdepunkter for Bedømmelsen af de to »Humus«arters respektive Hygroskopicitet.

En nærmere Bearbejdning af Tallene for hygroskopisk Vand, sammenholdt dels med de ved den mekaniske Analyse bestemte to fineste Partikelstørrelser, dels med Indholdet af »Humus« og af uorganiske Kolloider, har givet ganske interessante Resultater.

Hvis der udregnes Gennemsnit for alle de paagældende Bestemmelser i Tabellerne I—IV, saaledes at alle Horizonter tages under ét, faaes følgende Værdier (se Tabellen S. 69):

Det viser sig da straks her, at der ikke findes noget ligefremt Forhold mellem Indholdet af de fineste

Average calculations of all horizons showing content of:

Jordbundstyper Types of soil	Partikler under 0,05 mm Particles below 0.05 mm	Hygrosk. Vand Hygro- scopic H <sub>2</sub> O	»Humus« + uorg. Kolloider Inorganic colloids	Kolloider <sup>1</sup>	Vand
				Vand Colloids Water	Kolloider <sup>1</sup> Water Colloids
Mangehøje. I. Bonitet . . . . . Quality	14,51 %	1,15 %	4,11 %	3,56	0,280
— II. Bonitet . . . . .	11,57 -	1,43 -	4,63 -	3,28	0,309
— III. — . . . . .	8,75 -	1,52 -	5,13 -	3,38	0,296
Skovsende . . . . .	9,95 -	1,39 -	5,34 -	3,84	0,260

<sup>1</sup> Ved »Kolloider« forstaaes her som i de to følgende Tabeller al »Humus« + uorganiske Kolloider. De to sidste Kolonner er jo blot to forskellige Udtryk for det samme.

Partikler og af hygroskopisk bundet Vand, men i Stedet lige det omvendte Forhold<sup>1</sup>. Derimod synes der at være en næsten konstant Faktor for Forholdet mellem hygroskopisk Vand og »Humus« + uorganiske Kolloider, men disses Mængde staar ogsaa snarest i omvendt Forhold til Bonitetsklasserne. (Som vi senere skal se, er det her ikke blot de absolute Mængder af Kolloider, det kommer an paa ved Boniteringen, men Fordelingen af dem i de forskellige Horizonter). Men denne tilsyneladende saa konstante Faktor er ogsaa kun et tilfældigt Resultat af en Gennemsnitsberegning.

En finere Analyse af de enkelte Tal giver et ganske andet, men yderst interessant Billede. Hertil er nu kun valgt Tallene for de to mest udpræget podsolerede Lokaliteter, Mangehøje III. Bonitet og Skovsende, tagne under ét. Men der er udregnet Gennemsnitstal for hver Horizont for sig, hvor det dog maa erindres, at Lyngskjold og Blegsand

<sup>1</sup> Kolloiderne følger nemlig ikke fuldstændig med de fineste Partikler (under 0,01 mm) ved Slemningen, da de jo ogsaa er udfældede som Gelhinder uden om alle de andre grovere, faste Partikler, og disse Hinder ikke opløses af Slemmevandet.

paa Grund af den foretagne mekaniske Bearbejdning var blandede i de udtagne Jordprøver, og at det, der er opført som Al, omfatter saavel den sorte Tørveal (med mange nedslammede faste Humuspartikler) som den brune Al. (I en senere anført Tabel, udregnet af Bausch-Analyserne (Tabel V—VII), er de forskellige oprindelige Horizonter holdte ude fra hinanden). Men »Humus« og uorganiske Kolloider bliver her opførte i hver sin Kolonne og deres Sum desuden i en særskilt, betegnet ved »Sum af Kolloider«, skønt en Del af »Humus«en jo forekommer i fast Form.

### Mangehøje. III. Bonitet (Quality) + Skovsende<sup>1</sup>.

Horizont Horizon	Partikler under 0,05 mm Particles below 0—0,5 mm	Hygrosk. Vand Hygr. water	»Humus«	Uorgan. Kolloider Inorg. colloids	Sum af Kolloider Total of colloids	Kolloider Vand Colloids water	Vand Kolloider Water colloids
Lyngskjold + Blegsand . . . . .	12,05 %	0,83 %	4,80 %	0,22 %	5,02 %	6,37	0,165
Raw humus + leached sand							
Allagene . . . . .	14,68 -	4,30 -	10,61 -	3,05 -	13,65 -	3,19	0,315
Hardpan. »Ortstein«							
Laget under ALEN . . . . .	6,96 -	0,81 -	1,06 -	0,87 -	1,93 -	2,44	0,420
Layer under hardpan							
Undergrunden . . . . .	7,05 -	0,44 -	0,31 -	0,48 -	0,79 -	2,26	0,557
Subsoil							

Her viser det sig da igen, at Indholdet af de finere Partikler kun har en yderst ringe Indflydelse paa Mængden af hygroskopisk Vand (jfr. navnlig de to øverste Horizonter), men at det er »Humus«- og Kolloidindholdet, der har

<sup>1</sup> Ved Udregningen af de her opførte Tal er der i den øverste Horizont udskudt 3 af Profilerne, i Allagene 1, i Laget under ALEN 2 og i Undergrunden 1, da disse Bestemmelser var saa stærkt afvigende fra alle de andre, der næsten faldt sammen, at Afvigelsen maa skyldes en særlig, ubekendt Faktor eller en fejl Bestemmelse.

den alt overvejende Indflydelse paa dette Forhold. Men tillige er der en udpræget forskellig Hygroskopicitet i de forskellige Horizonter, saaledes at Allagenes kan udtrykkes ved en Faktor, der er om-trent dobbelt saa stor som den, der gælder for Lyngskjoldens + Blegsandets Hygroskopicitet, og at Hygroskopicitetsfaktoren stiger yderligere med Dybden. Aarsagen hertil kan da tydeligvis kun være den, at »Humus«en i de dybere Lag næsten udelukkende er tilstede i kolloidal Tilstand, og at de uorganiske Kolloider ogsaa her kommer til at gøre sig relativ stærkt gældende, medens »Humus«en i Lyngskjold og Blegsand samt i den øverste Del af Allagene for Størstedelen eller dog i betyde-lige Mængder er tilstede som faste, nedslemmede »Humus«-partikler.

Denne Anskuelse finder nu yderligere Bekræftelse ved at sammenstille de paagældende Tal fra Bausch-Analyserne (Tabellerne V—VII), hvori der ganske vist mangler mekaniske Analyser, men der til Gengæld er skelnet skarpt mellem de forskellige Horizonter ( $A_1$ ,  $A_2$ ,  $A_3$ ,  $B_1$  og  $C$ , se Tabellen S. 72).

Disse Tal viser bl. a., at Raahumusen (Lyngmoren), her særlig i Skovsende Profilen, kan have en forbav-sende ringe Hygroskopicitet, hvilket sikkert hænger sammen med, at en tilsvarende kun ringe Del af den er tilstede i kolloidal Tilstand. Og naar Tørvealen, tiltrods for sit relativ store Indhold af uorganiske Kolloider i Mangehøje 10 a- og i Skovsende-Profilerne, dog har en forholdsvis betydelig ringere Hygroskopicitet end den brune Al, hidrører dette sikkert ogsaa fra, at den førstes »Humus«indhold udgøres for saa stor en Del af faste Partikler, medens den sidstes altsammen bestaar af

Proportion between hygroscopic water and content of "humus" + inorganic colloids.

Horizont Horizon	Mangehøje, 6 a	H <sub>2</sub> O	»Humus«	Uorg. Kolloider Inorgan. colloids	»Humus« + uorg. Koll.	Kolloider H <sub>2</sub> O	H <sub>2</sub> O	Kolloider
A <sub>1</sub>	Raahumus . . . . . Raw humus	2,70 %	16,72 %	0,38 %	17,30 %	6,41	0,156	
A <sub>2</sub>	Blegsand . . . . . Leached sand	0,34 -	0,99 -	0,07 -	1,06 -	3,12	0,321	
A <sub>3</sub>	Tørveal . . . . . Peat hardpan	1,50 -	5,27 -	0,26 -	5,53 -	3,69	0,271	
B <sub>1</sub>	Brun Al . . . . . Brown hardpan	0,72 -	1,22 -	0,72 -	1,94 -	2,68	0,371	
C	Undergrund . . . . . Subsoil	0,30 -	0,19 -	0,52 -	0,71 -	2,37	0,423	
Mangehøje, 10 a								
A <sub>1</sub>	Raahumus . . . . . Raw humus	3,76 -	23,55 -	1,16 -	24,71 -	6,57	0,152	
A <sub>2</sub>	Blegsand . . . . . Leached sand	0,27 -	0,55 -	0,15 -	0,70 -	2,59	0,386	
A <sub>3</sub>	Tørveal . . . . . Peat hardpan	2,86 -	10,71 -	2,41 -	13,12 -	4,59	0,218	
B <sub>1</sub>	Brun Al . . . . . Brown hardpan	1,42 -	2,85 -	0,96 -	3,81 -	2,61	0,373	
C	Undergrund . . . . . Subsoil	0,99 -	0,62 -	0,41 -	1,03 -	1,04	0,952	
Skovsende								
A <sub>1</sub>	Raahumus . . . . . Raw humus	1,47 -	18,16 -	0,19 -	18,35 -	12,48	0,081	
A <sub>2</sub>	Blegsand . . . . . Leached sand	0,36 -	1,72 -	0,08 -	1,80 -	5,00	0,200	
A <sub>3</sub>	Tørveal . . . . . Peat hardpan	5,82 -	17,50 -	4,70 -	22,20 -	4,02	0,249	
B <sub>1</sub>	Brun Al . . . . . Brown hardpan	0,80 -	1,58 -	0,63 -	2,21 -	2,76	0,362	
C	Undergrund . . . . . Subsoil	0,47 -	0,21 -	0,22 -	0,43 -	0,92	1,093	

kolloidale Forbindelser. Og jo renere disse er tilstede, des større Vandmængder er de i Stand til at fastholde<sup>1</sup>.

Om saa de enkelte kolloidale Stoffer har en forskellig

<sup>1</sup> De af B. FROSTERUS (»Versuch einer Einteilung der Böden des Finnländischen Moränengebietes«. Helsingfors 1914, S. 41, Fig. 14) angivne Kurver for Sammenhængen mellem »Humus«indholdet og Hygroskopiciteten i forskellige Horionter falder i det væsentligste sammen med de her fundne Resultater.

vandbindende Evne, er et andet Spørgsmaal, som ikke kan finde tilstrækkelig Besvarelse gennem nærværende Materiale.

Der synes da herefter ikke at være Twivl om, at Hedejordens vandholdende Evne kun for en forholdsvis ringe Del er betinget af dens Indhold af finere, uorganiske, faste Partikler, men at den i ganske overvejende Grad er knyttet til de kolloidale Humusstoffer og uorganiske Kolloider ( $\text{SiO}_2$ ,  $\text{Fe}_2\text{O}_3$  og  $\text{Al}_2\text{O}_3$ ). Hermed faar Bestemmelsen af disses Mængde og — som vi senere skal se — Fordeling i de forskellige Horizonter en stærkt forøget Betydning, som man næppe hidtil har skænket den fornødne Opmærksomhed.

„Humus“. Hvad der i denne Undersøgelses Tabeller er opført som »Humus«, er, som angivet i Noten S. 40, mere nøjagtig Kulstof i organiske Forbindelser, bestemt som Kuldioksyd ved vaad Forbrænding — efterat mulig tilstedeværende  $\text{CO}_2$  i Karbonater (Kalkkorn) i Forvejen er fjernet ved Tilsætning af Syre og Gennemluftning og omregnet ved Multiplikation med Faktoren 0,471 til en organisk Forbindelse med et saadant Kulstofindhold (58 %), som Humusstofferne gennemsnitlig antages at have.

Saaledes eller ved lignende kemiske Metoder er »Humus« blevet bestemt ved talrige Arbejder, som det her har Interesse at drage Sammenligninger med, uden at man hermed har villet paastaa, at det drejede sig om virkelig Humus som skarpt definerede kemiske Forbindelser. I Virkeligheden er »Humus« kun anvendt som en Kollektivbetegnelse for en broget Blanding af mørkt farvede Stoffer, for største DeLEN af ikke nærmere bekendt Sammensætning, men dog forskellige fra det Raamateriale, døde Plante- og Dyrerester, hvoraf den er opstaaet i Jordbunden eller paa dennes Overflade. Saaledes har man betegnet disse Stoffer, siden man

i Slutningen af det 18. og Begyndelsen af det 19. Aarhundrede begyndte at beskæftige sig med deres kemiske Natur og fysiske Egenskaber, og i vore Dage vilde man vel som et fælles Karaktermærke for dem kunne anføre, at det drejer sig om Forbindelser, hvis Nedbrydning gennem Mikroorganismer eller kemiske Agentier er helt eller delvis standset, saa de fremtræder som vanskelig dekomponible Rester af organisk Stof — i alt Fald under de Betingelser, der har været medvirkende ved deres Dannelse, og som stadig hersker, hvor de forefindes i eller paa Jordbunden. Hvis disse Betingelser ændres, f. Eks. den for Humusstofferne ejendommelige sure Reaktion ophæves, eller deudsættes for en kraftig Gennemluftning (Iltning), vil de meget vel yderligere kunne nedbrydes og mineraliseres.

Blandt de mange forskelligartede organiske Stoffer, der endnu bestandig ofte gaar under Fællesbetegnelsen »Humus«, er der imidlertid kun nogle faa, som man regner til de egentlige Humusstoffer. Men ogsaa om disses Natur har der hersket den største Uenighed. Da det ikke har været Hensigten her at leve nogen nærmere Udredning af Humusstoffersnes kemiske og fysiske Egenskaber, skal vi nøjes med en ganske kort Redegørelse for nogle nyere Undersøgelser, der synes at have ført til en skarpere Definition og en Forklaring paa de egentlige Humusstoffers Oprindelse.

Den Opfattelse af disse Stoffers Natur, som har en vis Sandsynlighed for sig, efter at det er lykkedes SELMAN A. WAKSMAN<sup>1</sup> og hans Medarbejdere eksperimentelt at paaevise selve Humusdannelsen, finder ogsaa Støtte i en Række ældre Undersøgelser<sup>2</sup>. Den gaar i Korthed ud paa, at af

<sup>1</sup> SELMAN A. WAKSMAN: The Origin and Nature of the Soil Organic Matter og Soil »Humus«. I—V. Soil Science. Vol. XXII. Baltimore. 1926.  
SELLMAN A. WAKSMAN: Principles of Soil Microbiology. 1927. S. 669—707.

<sup>2</sup> F. HOPPE-SEYLER: Über Huminsubstanzen, ihre Entstehung und ihre Eigenschaften. Zeitschr. f. physiol. Chemie. 13. Bd. 1889. F. HOF-

den Blanding af Kulhydrater, som forekommer i Planter, er Ligninet (Træstoffet) særlig modstandsdygtigt overfor Mikrobernes Nedbrydning. Medens Sukker, Dextriner, Cellulose, Hemicellulose, Pektinstoffer, Pentosaner m. m. let forgærer fuldstændig til Kuldioksyd og Vand, standser Omsætningen af Lignin med Dannelsen af »Humussyre«, der sammen med visse Fedtstoffer, Voksarter, Harpikser, Chitin m. m., som ogsaa vanskelig nedbrydes, ophobes i Jordbunden<sup>1</sup>. Det relativt store Kvælstofindhold, som er karakteristisk for Humusstofferne og ikke kan stamme fra det kvælstoffrie Lignin, skyldes da hovedsagelig Mikrober, særlig Svampe, der af de let omsættelige Kulstofferbindelser og tilstedeværende organisk Kvælstof eller Ammoniak (muligvis ogsaa delvis ved Binding af Luftens frie Kvælstof) danner Protoplasma og heraf igen forskellige organiske Stoffer med Kvælstoffet i meget faste Bindinger, saa ogsaa dette Stof ophobes, fastholdt af de tilstedeværende »Humussyrer«<sup>2</sup>. Om vi her har med virkelige Syrer at gøre, som antaget af Sv. ODÉN<sup>3</sup> o. a., eller om det kun drejer sig om kolloidale Stoffer med udpræget Evne til af Salte at adsorbere Baseionen og frigøre Syreionen, som forfægtes af BAUMAN

MEISTER: Die quantitative Trennung celluloseartigen Kohlenhydrate in den Pflanzenstoffen. Landw. Versuchsstationen. 48. Bd. 1896. P. P. DÉHÉRAIN: Traité de Chimie agricole. 2. éd. Paris. 1902. C. WEHMER: Zum Abbau der Holzsubstanz durch Pilze. Ber. d. d. chem. Gesellsch. 48. Bd. 1915. C. WEHMER: Versuche über Umwandlung von Lignin, Cellulose und Holzsubstanz in Huminstoffe durch Pilze. Brennstoffchemie. VI. 1925.

<sup>1</sup> Under gunstige, aërobe Betingelser, ved Neutralisation af den høje Aciditet med Kalk o. l. kan disse Stoffer dog langsomt omsættes ved aërobe Bakteriers Indvirkning, saaledes som det f. Eks. sker ved Formuldningen i opdyrket Jord.

<sup>2</sup> En Del af Kvælstoffet i Humusstofferne kan dog ogsaa stamme fra Chitin, efterladt af Arthropoder og andre Smaadyr, som holder til i de paagældende Aflejringer af organisk Stof, eller af selve Svampenes Cellevægge, der for en væsentlig Del bestaar af chitinagtige Stoffer.

<sup>3</sup> Sv. ODÉN: Die Huminsäuren. Kolloidchemische Beihefte. 11. 1919.

& GULLY<sup>1</sup> o. a., maa endnu anses for et aabent Spørgsmaal<sup>2</sup>. Men hvad der med Rette kan anses for virkelige Humusstoffer, er den Del af det amorse organiske Stof i Jordbunden, i Tørv o. l., der er opløselig i fortyndede Alkalier og udfældes ved et Overskud af varm Saltsyre. Denne Stofgruppe omfatter sandsynligvis en Række indbyrdes forskellige kemiske Forbindelser, idet den varierer i Sammensætning, bl. a. med Hensyn til Kvælstofindhold. Men den lader sig fremstille kunstig af ligninholdt Plantemateriale, blandet med andre let omsættelige Kulstofforbindelser og tilsat passende Kvælstofforbindelser, der kan tjene som Næring for saadanne Mikroorganismer, navnlig Svampekulturer af *Trichoderma*-, *Cladosporium*- og *Aspergillus*arter (og sikkert mange andre), der efterhaanden ophober Kvælstoffet i deres Protoplasma. Kvælstofindholdet i Humusstofferne skyldes saaledes disse Mikrobers syntetiske Virksomhed og er also af biologisk Oprindelse (S. A. WAKSMAN). Og disse egentlige Humusstoffer er sikkert tilstede i Jordbunden i kolloidal Tilstand. Humusstofferne har dog antagelig en noget forskellig Sammensætning efter det Plantemateriale, hvoraf de er fremgaaede, og de ydre Bedingelser (f. Eks. aërobe eller anaërobe, Temperaturen, Reaktionen m. m.), hvorunder de er dannede. Det er saaledes naturligt, at en Højmosetørv, dannet hovedsagelig af Sphagnaceer, giver andre Humusstoffer end en Lavmosetørv eller Tørv dannet paa tør Bund (paa Heder og i Skove)

<sup>1</sup> A. BAUMANN und E. GULLY: Untersuchungen über die Humussäuren. Mitteil. d. k. Bayrisch. Moorkulturanstalt. 4. 1910.

<sup>2</sup> De fleste Forskere forfægter dog nu den Anskuelse, at det her drejer sig om virkelige Syrer. I en Udredning af dette Spørgsmaal slutter saaledes H. J. PAGE (»The Nature of Soil Acidity«. Transactions of the second Commission of the International Society of Soil Science. Vol. A. Groningen 1926): »In the writer's opinion all soil acidity is essentially of one kind«.

af helt andet Plantemateriale. I senere Arbejder er WAKSMAN<sup>1</sup> inde herpaa og indrømmer, at ogsaa Celluloser og Hemicelluloser kan afgive Raamaterialer for ægte Humusstoffer i Høj- og Lavmoser.

Det er da ikke alt organisk Stof i Jordbunden, som har den for de virkelige Humusstoffer karakteristiske sorte eller brune Farve, der med Rette fortjener Navnet Humus. I dyrket Jord eller i en Skovjord med stort aarligt Løvfald vil der kunne findes en betydelig Mængde organisk Stof, der ikke kan regnes til de egentlige Humusstoffer. I gamle Dannelser, som de her omhandlede Hedejorder, er Forholdet vel et noget andet. I de øverste, yngste, Lag af disse (Lyngskjolden) vil der naturligvis ogsaa være betydelige Mængder af organisk Stof, som ikke er egentlig Humus, og som da ogsaa viser andre Egenskaber, f. Eks. en ringere hygroskopisk Evne end de virkelige Humusstoffer (se Tabellen S. 72). Men paa Grund af Hedevegetationens særlige Art, hovedsagelig Halvbuske med stærkt forveddede Organer, som *Calluna*-, *Erica*-, *Empetrum*-, *Vaccinium*-, *Genistaarter* m. fl., er et overordentlig rigt Raamateriale for Dannelsen af Humusstoffer, nemlig Lignin, tilstede her og forholdsvis mindre af let forgængeligt, urteagtigt Plantemateriale, der dog afgiver god Næring for de Svampe (og enkelte Bakterier), som lægger Kvælstoffet fast og bidrager til Dannelsen af Humusstofferne. Man kan derfor her med Rette tale om Tilstedeværelsen af store Mængder »Raahumus«, en Betegnelse, der ellers i Almindelighed ogsaa bruges uden nogen skarp videnskabelig Definition.

<sup>1</sup> S. A. WAKSMAN and K. R. STEVENS: Contribution to the Chemical Composition of Peat. I. Chemical Nature of Organic Complexes in Peat and Methods of Analysis. Soil Science. Vol. 26. 1928; og S. A. WAKSMAN and FLORENCE TENNEY: Composition of Natural Organic Materials and their Decomposition in the Soil. The Influence of Nature of Plant upon the Rapidity of its Decomposition. Soil Science. Vol. 26. 1928.

I Hedejordens dybere liggende Horizonter vil det organiske Stof imidlertid i mere og mere fremherskende Grad være tilstede som virkelige Humusstoffer, og hvor det alene findes i kolloidal Tilstandsform, som i B-Horizontens Aldannelser og i endnu dybere Lag, kan man sikkert gaa ud fra, at vi kun har det som typisk Humus, bortset fra hvad der forekommer i de forholdsvis faa Planterødder, som formaar at trænge ned gennem Alen. Det med Dybden stigende Kvælstofindhold i de organiske Stoffer, som vi senere skal gøre Rede for, underbygger ogsaa denne Opfattelse.

Naar jeg nu har opholdt mig ved Spørgsmaalet om, hvad vi efter foreliggende Undersøgelser i Øjeblikket maa forstaa ved virkelige Humusstoffer, samtidig med at jeg i dette Arbejde dog benytter Ordet »Humus« som en Fællesbetegnelse for alt organisk Stof i Jordbunden, er det, fordi de egentlige Humusstoffer sikkert udgør den væsentligste Bestanddel af disse Jorders Kolloidindhold, hvis Fordeling jeg mener har en saa stor Interesse, at den muligvis kan benyttes som en videnskabelig Basis for Vurderingen af Hedejordens Bonitet som Plantebund<sup>1</sup>. Men det maa ikke glemmes, at foruden rent uorganiske Kolloider findes der i disse Jorder, navnlig i deres A-Horizont, ogsaa betydelige Mængder af organiske Kolloider, der ikke er egentlige Humusstoffer. Da disse heller ikke kan forbigaaes ved en Undersøgelse over Jordens samlede Kolloidindhold, og da det for Drøftelsen af andre Spørgsmaal faar Betydning at operere med de samme Begreber, som er anvendt i talrige tidlige Undersøgelser, hvis Resultater skal sammenstilles med de her fundne, bruger jeg altsaa vedblivende

<sup>1</sup> Foreløbig kan vi af disse Kolloider dog kvantitativt kun bestemme det uorganiske Kompleks.

Betegnelsen »Humus« i samme Betydning som den hidtil gængse, nemlig omfattende alle organiske Forbindelser i Jordbunden. Og dette har en særlig Interesse ved Behandlingen af Spørgsmaalet om

Alens „Humus“indhold. Her vil det være naturligt at rekapitulere et ellers velkendt Forhold: at de podsolerede Jorder netop er karakteriserede ved en intermitterende Op-hobning af »Humus« i forskellige Dybdelag, saaledes at der under et øverste, ofte meget betydeligt Dække af »Raa-humus« følger et i Midten næsten »humus«frit eller i hvert Fald relativ »humus«fattigt Lag af Blegsand, medens dettes øvre og nedre Parti endog kan være meget rige paa »Humus«. Navnlig i Blegsandets nederste Lag kan der ophobes meget store Mængder af nedslemmede, faste »Humus«partikler, der undertiden er ganske løst lejrede, men ofte dog er kit-tede sammen af Kolloider til et sort, sammenhængende fast Lag, der i Almindelighed benævnes A1 (se nedenfor). Derunder følger i Regelen et endnu haardere, men noget lysere Lag (af rød-brun-gul Farve), ofte skarpt afgrænset fra det overliggende, men tilsyneladende af mere mineralsk Beskaffenhed. I dette findes ingen faste »Humus«partikler, men ofte betydelige Mængder af virkelig Humus i kolloidal Tilstand som Sammenkitningsmiddel mellem større eller mindre mineralske Partikler. Dette Lag sender desuden ofte enkelte eller forgrenede Tunger nedad i lodret Retning, eller Alen danner et Netværk, der giver denne Del af Profilet et marmorert Udseende. Medens den øvre, sorte Al (Tørvealen) udgør nederste Del af A-Horizonten, repræsenterer den brune Al øverste Del af B-Horizonten, der ofte gaar jævnt, uden skarp Grænse, over i den uforvitrede Undergrund, C-Horizonten. Denne kan imidlertid være gennem-

skaaren horizontalt af et eller flere, i Regelen tynde, Lag af Grundvandsal, Glei, repræsenterende en saakaldt G-Horizont.

Det Analysemateriale, som her er meddelt i Tabellerne I—IV, egner sig imidlertid ikke til at belyse »Humusens« Fordeling i de øvre Horionter ( $A_1$  og  $A_2$ ), da Jordbunden jo, som nævnt, i de Forsøgsarealer, hvorfra Prøverne er udtagne, i Forvejen har været bearbejdet (og delvis dyrket), saa Lyngskjold og Blegsand er stærkt blandede og den første delvis formuldet. Paa Grund af denne delvise Formuldning er der da i Regelen en lavere »Humus«procent i Lyngskjold + Blegsand end i Allagene, hvis store »Humus«-indhold dog væsentligst skyldes  $A_3$ -Horionten. Og ved Udtagning af Prøverne i de dybere, af Redskaber uberørte, Lag er der heller ikke altid sondret skarpt mellem de forskellige Horionter. Dette er blot sket ved det i Tabellerne V—VII opførte Materiale, som jo imidlertid kun omfatter 3 Profiler.

Men ved en Sammenligning mellem Tabellerne III og IV, der omfatter udpræget podsolerede Jorder fra henholdsvis Bakkeø og Hedeflade, vil det dog ses, at begge er i omtrent lige Grad rige paa »Humus« i Allagene uden nogen paafaldende indbyrdes Forskel, og at det da i det foreliggende Materiale vil være vanskeligt at finde Holdepunkter for den Anskuelse, der saa stærkt er fremhævet af P. E. MÜLLER<sup>1</sup> paa Basis af TUXENS<sup>2</sup> Analyser og med Støtte fra FROSTERUS<sup>3</sup> og B. AARNIO<sup>4</sup>, at Hedesletternes Al over-

<sup>1</sup> P. E. MÜLLER: De danske Hedesletters Naturhistorie, p. 63 ff.

<sup>2</sup> C. F. A. TUXEN: Nogle Analyser af jydk Hedejord. Tidsskr. f. Skovbrug. I. Bd. 1876.

<sup>3</sup> B. FROSTERUS: Versuch einer Einteilung der Böden des Finnlandschen Moränengebietes. Helsingfors. 1914.

<sup>4</sup> B. AARNIO: Über die Ausfällung des Eisenoxyds und der Tonerde in Finnländischen Sand- und Grusböden. Helsingfors. 1915.

alt er udpræget Humusal, medens Bakkeøernes Al skulde repræsentere en særlig Jærnal. Naar MÜLLER her citerer følgende Udtalelser af Frosterus, at:

»Jærnspodsol udmærker sig i kemisk Henseende sammenlignet med Undergrunden ved et stort Indhold af i Saltsyre opløselig  $\text{SiO}_2$  og  $\text{Fe}_2\text{O}_3$ . Humusindholdet er ringe (sædvanligvis mindre end 3 pCt).<sup>1</sup> Summen af Baser, angivet i Molekularproportioner, er i B-Laget større eller næsten lige saa stor som i Undergrunden (C),«, medens

»Humuspodsol udmærker sig ved et B-Lag med stort Indhold af opløselig  $\text{Al}_2\text{O}_3$ , som overtræffer Indholdet af  $\text{SiO}_2$  og Baseindholdet. Humusmængden er stor, den stiger i nogle Tilfælde over 10 pCt.«

saa kan denne Definition, saavel hvad »Humus«indholdet som Fordelingen af de nævnte mineralske Bestanddele angaaer, ikke bringes i Overensstemmelse med de af mig fundne Analyseresultater (se mine Tabeller V—VII).

Bortset fra, om nu ogsaa FROSTERUS' finske Jordbundstyper egner sig til direkte Sammenligning med danske Hedejorder, da de er opstaaede af et i geologisk Henseende saa forskelligartet Materiale, under et andet Vegetationsdække (henholdsvis Skov og Tørv) og under klimatiske Forhold, der ogsaa afgiver betydelig fra de danske, er hans Definition jo baseret paa en Fordeling af de paagældende mineralske Forbindelser, der heller ikke falder sammen med mine Analyseresultater<sup>2</sup>. Men hele dette Spørgsmaal vil

<sup>1</sup> Udhævelsen foretagen her.

<sup>2</sup> Bemærkelsesværdigt er det ogsaa, at FROSTERUS i de paagældende Profiler slet ikke har nogen Horizont, der svarer til, hvad MÜLLER ellers kalder Tørveal ( $A_3$  el.  $A_4$ ). Efter FROSTERUS'  $A_2$ -Horizont, der er et Blegsandslag, følger umiddelbart hans B-Horizont, det illuviale Allag.

det være naturligere at drøfte i et senere Afsnit sammen med de uorganiske Kolloiders Fordeling og de Resultater, Bausch-Analyserne har givet.

Her skal imidlertid kun fremhæves, at den Adskillelse, som med Rette kan gøres mellem stærkt »humus«holdig Al, hørende til A-Horizonten ( $A_3$ ), og »humus«fattig Al, hørende til B-Horizonten ( $B_1$ ), i lige Grad finder Anvendelse paa Bakkeø- og Hedeflade-Al. Paa begge Lokaliteter vil det øverste Parti af de sammenhængende Allag i Regelen være sort og »humus«rigt, det nederste Parti af en lysere (brun-gul) Farve og relativ »humus«fattigt. Da jeg udtag mine Jordprøver, skelnede jeg ikke mellem disse to Partier, men betegnede det hele som Al. I dette blandede Materiale er da Analyserne udførte. Men ved Hjælp af mine Dybdeangivelser og ved selv at undersøge Allagenes Beliggenhed i de samme Profiler, som jeg havde aabnet, har Dr. ØDUM ment i nogle Tilfælde at kunne afgøre, hvor mit Materiale har repræsenteret udpræget Tørveal (A-Horizont), og hvor det har været rigtig Al (B-Horizont). Med mine Analysetabeller og hans egne saavel som mine Jordbeskrivelser ved Haanden har han givet følgende Karakteristik af de paagældende Alprøver, som jeg med hans Tilladelse her gengiver:

»Hermmed sender jeg Dem den lovede Afskrift af mit Forsøg paa at sammenstille Deres Jordbundsprofiler med de af mig optagne, for herved om muligt at faa Rede paa, hvorledes Deres Prøver passer ind i mine Profiler.

Jeg har tilføjet Analyseresultaterne ved hver Prøve for Humus. Det fremgaar heraf, at i alle de Tilfælde, hvor det med Sikkerhed drejer sig om Tørveal, er Humusindholdet stort, liggende mellem 7,7 og 12,2 %. I de Tilfælde, hvor det med Sikkerhed kan siges at dreje sig om rigtig Al

(B-Horizont), er Humusindholdet ringe, liggende mellem 1,2 og 6,9 %. Hvor en Prøve med større eller mindre Sikkerhed kan ses at være blandet, er Humusindholdet ret stort.

Materialet er jo for ringe til at se, om der er nogen Forskel paa den rigtige Al i de to Plantager, men det vilde jo være interessant at se, hvad de endelige Analyser kan bringe<sup>1</sup>.

Dr. ØDUMS efterfølgende Sammenstilling, der bør sammenholdes med hans udførligere Beskrivelse af de paa-gældende Profiler (S. 26—37), skal nu her i Tabelform gen-gives i en noget sammentrængt og lidt ændret Form. Efter mine Angivelser af de Dybder, hvorfra Prøverne til Analyserne (i Tabellerne I—IV) er tagne, mener han i de fleste Tilfælde at kunne udregne, fra hvilket Allag Prøverne stammer, eller om de har været blandede af to Lag. Særlig Interesse frembyder hans nøjagtige Maalinger af Tørvealens og den brune Als Tykkelse i de forskellige Profiler. For Overskuelighedens Skyld er disse Tal opførte i en særlig Kolonne (se Tabellerne S. 84 og 85).

Føjes nu hertil Resultaterne af de senere foretagne Bausch-Analyser (se Tabellerne V—VII), hvor der skarpt er skelnet mellem de forskellige Horizonter, A<sub>3</sub> = Tørveal og B<sub>1</sub> = Brun, ægte Al, saa har de givet følgende »Humus«indhold:

**“Humus” content of different kinds of hardpan.**

Profil	Mangehøje Plantage		Skovsende Plantage 1
	6 a	10 a	
Sort Tørveal, A <sub>3</sub> . . . Black peat hardpan	5,27 % »Humus«	10,71 % »Humus«	17,50 % »Humus«
Brun, ægte Al, B <sub>1</sub> . . . Brown true hardpan	1,22 - —	2,85 - —	1,58 - —

<sup>1</sup> Hertil giver de i Tabellerne V—VII anførte Bausch-Analyser, der senere blev udførte, Bidrag.

**Mangehøje Plantage.**  
Classification of hardpan types.

Dr. ØDUMS Profilbeskrivelse Dr. Ødums description of profiles			Allagets Tykkelse Thickness of hardpan	WEIS' Optegnelser Notes of the author		»Humus«indhold Content of »humus«	Dr. ØDUMS Bestemmelse af Provens Art Diagnosis of Dr. Ødum
Profil Nr.	Dybde cm	Alens Beskaffenhed Quality of hardpan		Dybden, hvori Prøven er udtagen Depth of samples	Supplerende Beskrivelser Supplementary descriptions		
1—2	17—23	Tørveal Peat hardpan	6 cm	20—30 cm	.....	9,2 %	Blandet Al Mixed hardpan
	23—43	Brun Alzone Brown hardpan zone	20 -		.....		
3—4	17—24	Tørveal	7 -	c. 15—30 -	.....	11,2 -	Blandet Al
	24—45	Brun Al	11 -		.....		
5	13—19	Tørveal	6 -	20—35 -	.....	12,9 -	Blandet Al (?)
	19—30	Brun Al	11 -		.....		
6—6 a	23—31	Tørveal	8 -	20—40 -	.....	11,0 -	Blandet Al
	31—43	Brun Al	12 -		.....		
7	25—35	Tørveal	10 -	c. 25—40 -	.....	7,2 -	Blandet Al
	31—43	Brun Al	8 -		.....		
8	17—21	Tørveal	4 -	15—20 -	Blød Al Smooth hardpan Alholdigt Sand Hardpan mixed sand	8,0 -	Tørveal Peat hardpan
	21—30	Brun Al	9 -	20—			
9	13—17	Tørveal	4 -	c. 10—25 -	Øverst, blød, sort Al Upper, smooth, black hardpan	7,7 -	Tørveal
	21—30	Brun Al	6 -		Nederst, haardere, brun Al Lowest, hard, brown hardpan		
10	0—18	Overjord Upper soil	..	25—30 -	Laget under Mulden Layer under mould	2,4 -	Brun Al Brown hardpan
	18—45	Brun Al	..		.....		
11	10—12	Tørveal	2 -	12—15 -	.....	5,4 -	Brun Al
	12—30	Svag, brun Al Slight, brown hardpan	18 -		.....		
12-12 a	19—25	Tørveal	6 -	20—30 -	.....	3,0 -	Brun Al (?)
	25—35	svag brun Al	10 -		.....		
13	13—18	Tørveal	5 -	0—20 -	.....	11,6 -	Brun Al (?)
	18—40	svag brun Al	22 -	20—40 -	.....		
14	16—20	Tørveal	4 -	20—30 -	.....	6,9 -	Brun Al
	20—30	Brun Al	10 -		.....		

**Skovsende Plantage.**  
Classification of hardpan types.

Dr. ØDUMS Profilbeskrivelse Dr. Ødums description of profiles			Allagets Tykkelse Thickness of hardpan	WEIS' Optegnelser Notes of the anthor		»Humusindhold Content of humus«	Dr. ØDUMS Bestemmelse af Prøvens Art Diagnosis of Dr. Ødum
Profil Nr.	Dybde Depth cm	Alens Beskaffenhed Quality of hardpan		Dybden, hvori Prøven er udtagen Depth of samples	Supplerende Beskrivelser Supplementary descriptions		
1	15—22	Tørveal Peat hardpan	7 cm	15—20 cm	Sort, løs Al Black, loose hardpan	10,1 %	Tørveal Peat hardpan
	22—29	Brun Al Brown hardpan	7 -	20—30 -	Rødjord med Altunger Red soil with lingulated hardpan	1,5 -	Brun Al Brown hardpan
2	18—24	Tørveal	6 -	15—20 -	Løs, sort Al	10,4 -	Tørveal
	24—30	Brun Al	6 -	? -	.....	...	...
3	22—27	Tørveal	5 -	? -	5 cm løs, sort Al	12,2 -	Tørveal
	27—35	Brun Al	8 -	? -	5 cm Rødjord		...
4	16—21	Tørveal	5 -	? -	5—10 cm løs, sort Al	11,7 -	...
	21—27	Brun Al med Glei	6 -	? -	.....		Blandet Al Mixed hardpan
5	15—20	Tørveal	5 -	c. 20—30 -	Løs, sort Al	17,0 -	Blandet Al
	20—30	Brun Al	10 -		.....	...	...
6	20—25	Tørveal	5 -	20—25 -	.....	11,2 -	Tørveal
	25—35	Brun Al (svag)	10 -		.....		...
7	...	Flyvesand Drift sand (dune)	...	Hullerne ikke identiske	Blød, sort Al	8,4 -	Tørveal (?)
8	20—27	Tørveal	7 -	10—15 -	Sort, lidt fastere Al	7,3 -	?
	27—45	Brun Al	8 -		Black, a little more compact, hardpan		...
9	20—26	Tørveal	6 -	? -	Haardere Al Rather hard hardpan	6,3 -	...
	26—35	Haardere, brun Al Rather hard, brown hardpan	9 -	25—30 -			Brun Al
10	25—31	Tørveal	6 -	15—20 -	.....	4,9 -	Brun Al (?)
	31—41	Brun Al	10 -	Hullerne maaske ikke identiske	.....		...

Det vil da ses, at Analyserne fra de her undersøgte Lokaliteter ikke giver noget Holdepunkt for, at der skulde være en Væsensforskelse med Hensyn til »Humus«indholdet mellem den ægte Al (B<sub>1</sub>-Horizonten) paa henholdsvis Bakkeøg og Hedefladelokalitet. Og tager vi Total-Jærnindholdet fra de samme Horizonter ud af Tabellerne V—VII, saa forandrer dette ikke noget ved Billedet.

Iron content in different horizons.

	Mangehøje Plantage		Skovsende Plantage
	Profil	6 a	10 a
Sort Tørveal, A <sub>3</sub> . . . Black peat hardpan	0,19 % Fe <sub>2</sub> O <sub>3</sub>	3,24 % Fe <sub>2</sub> O <sub>3</sub>	5,20 % Fe <sub>2</sub> O <sub>3</sub>
Brun, ægte Al, B <sub>1</sub> . . Brown, true hardpan	0,63 - —	1,74 - —	2,26 - —
Undergrunden C . . . Subsoil	0,79 - —	1,58 - —	0,58 - —

Her findes endda mere Jærn saavel i den brune Al som i Tørvealen i Skovsende end i Mangehøje. Og C. F. A. TUXENS<sup>1</sup> Analyser, hvorpaa P. E. MÜLLER<sup>2</sup> baserer sin Opfattelse af en fundamental Forskel mellem Bakkeøernes og Hedesletternes Al, synes mig ikke at give tilstrækkelig Begrundelse herfor. Det maa dog indrømmes, at baade TUXENS og mit Analysemateriale er altfor ringe til at begrunde en endelig Afgørelse af dette Spørgsmaal. Men naar den sorte Tørveal (A<sub>3</sub>-Horizonten) baade i Mangehøje (Profil 10 a) og i Skovsende (Profil 1) viser et langt større Jærnindhold end den underliggende brune Al (B<sub>1</sub>-Horizonten), peger dette dog paa, at FROSTERUS' Adskillelse mellem

<sup>1</sup> C. F. A. TUXEN: Nogle Analyser af jydsk Hedejord. Tidsskr. f. Skovbrug. Bd. I. 1876.

<sup>2</sup> P. E. MÜLLER: Bidrag til de jyske Hedesletters Naturhistorie. 1924. S. 63. Studier over Skovjord II. Om Muld og Mor i Egeskove og paa Heder. Tidsskrift for Skovbrug. VII. Bd. 1884.

Humus- og Jærn podsol ikke direkte kan overføres paa de danske Heders Podsoljorder. Den brune, ægte Al ( $B_1$ -Horizonten) har jo ogsaa i mine Analyser fra Bakkeø i alt Fald i 2 Tilfælde vist et meget højere »Humus«indhold (5,4 og 6,9 %) end de 3 % »Humus«, FROSTERUS sætter som Grænse mellem Jærn podsol og Humuspodsol, og Hedeslettens Al med »Humus«procenter paa 6,3 og 4,9 viser i saa Henseende ikke noget Forspring for Bakkeøerne.

Imidlertid er der med Hensyn til den Nomenklatur, der i Litteraturen anvendes for de forskellige Aldannelser, efterhaanden opstaaet saadanne Vanskeligheder, at jeg finder det naturligt at gøre nogle Bemærkninger herom.

Hvad Dr. ØDUM her kalder Tørveal, er altsaa den nederste Del af den eluviale Horizont, af nogle Forfattere (f. Eks. GLINKA) betegnet ved  $A_3$ , af andre (P. E. MÜLLER) ved  $A_4$ . P. E. MÜLLER har oprindelig (i 1884)<sup>1</sup> indført Betegnelsen »Tørveal« for dette Lag, men i sit senere Arbejde (l. c. 1924) regner han det ikke længer for hørende til den egentlige Al, men til det nederste Parti af Blegsandslaget, hvor saa mange nedslemmede »Humus«partikler er ophobede, bortset fra at de dog ogsaa her i Regelen er fast sammenkittede af Kolloider. Kriteriet paa, at det ikke er ægte Al, skulde være, at Kvartskornene heri i alt Fald delvis er klare og affarvede. RAMANN<sup>2</sup> og de fleste andre Forskere regner derimod dette Lag til Alen (»obere Schicht des Ortsteins«), og dette vil, efter min Mening, ogsaa være det rigtigste og fuldt berettiget, hvor det fremtræder som et fastere Lag, der nedad endda ofte er skarpt afgrænset fra den

<sup>1</sup> Tidsskr. f. Skovbrug VII. Bd. 1884.

<sup>2</sup> E. RAMANN: Der Ortstein und ähnliche Secundärbildung in den Diluvial- und Alluvial-Sanden. Jahrb. d. kgl. preuss. geolog. Landesanstalt für 1885. Berlin 1886.

brune eller brungule Al, den illuviale Horizont ( $B_1$ ). En Forveksling indtræder ogsaa let, naar man tillige bevarer Betegnelsen »Humusal« for denne  $B_1$ -Horizont, hvor den forekommer paa Hedefladerne og angives at være særlig rig paa »Humus«, i Modsætning til den paa Bakkeøerne forekommende »Jærnal«, der skal være fattig paa »Humus«, men særlig rig paa Jærnforbindelser.

Bortset fra, at denne Distinktion næppe holder Stik for Karakteriseringen af vore Bakkeørs og Hedefladers Aldannelser, ikke blot i Almindelighed, men ogsaa hvor det gælder selve Illuvial-Horizonten, bør man dog sikkert opgive at benytte Ord som »Tørveal« og »Humusal«, der i deres bogstavelige Betydning ligger saa nær ved hinanden, som Benævnelser for to saa væsensforskellige Begreber. Og efter min Opfattelse kan det ogsaa kun virke forvirrende at regne Tørvealen til det nederste Lag af Blegsandet, selv om den i Følge sin Oprindelse uomtvistelig hører til den eluviale (A-)Horizont. Man maa da hellere rent ud erkende, at denne kan udvikle sig til virkelig Al, d. v. s. et mørkere, fast, af Kolloider sammenkittet Lag, fremgaaet af en virkelig Podsoleringsproces og ofte af en betydelig Tykkelse (se Profilbeskrivelserne S. 27—37 ff. og Tabellerne S. 84 og 85). Og naar tilmed den illuviale Al ofte bliver yderst svag eller vanskeligt at erkende eller skarpt at adskille fra en ofte samtidig overordentlig kraftig udviklet eluvial Dannelse af Alkarakter, kunde man i saa Tilfælde blive tvungen til at beskrive en saadan Profil som alfri, ganske i Strid med den af det daglige Sprog og af den hidtidige videnskabelige Terminologi dækkede Opfattelse. Meget taler for, at Betegnelserne »Tørveal« og »Humusal« (der kun bør benyttes som to Udtryk for det samme, hvis man ikke vil bringe en haabløs Forvirring ind i Termino-

logenien), i hvert Fald i de danske Hededannelser (og muligvis ogsaa i Skovjordspodsol), med Rette blot kan anvendes om det nederste Lag af A-Horizonten, men at Begrebet »Jærnal« egentlig ikke bør anvendes, undtagen hvor det gælder myremalmsagtige Dannelser paa særlig fugtig Bund eller Gleidannelser (hørende til G-Horizonten), da Jærnophobningen, som ovenfor vist, kan være endnu større i den eluviale  $A_3$ -Horizont (Tørveal) end i den underliggende  $B_1$ -Horizont (den brune Al), ogsaa paa Bakkeører (Se Tabellen S. 86). Man bør derfor fremdeles bevare Ordet »Al« som en Fællesbetegnelse for alle de fast sammenkittede Lag af sort eller rød-brun-gul eller endog graalig Farve, der opstaar i mange udpræget podsolerede Jorder, hvad enten de hører til A-, B-, eller G-Horizonten, og saa ved særlige Terminier som »Tørve«- »Humus«- »Jærn«- eller »Grundvands«-Al (Glei) angive specifikke Egenskaber m. H. t. disses kemiske Sammensætning eller Oprindelse.

Praktikerne, der dog ogsaa skulde kunne operere med de videnskabelige Terminier, vilde løbe ganske vild i de før omtalte spidsfindige Distinktioner, da de allerede har gjort sig fortrolige med en i det daglige Sprog hjemlet Nomenklatur. I en »Beretning om Forsøg med Hedens Udluftning og Bearbejdning« udgiven af »Hedebruget« ved dets Konsulent B. BERTELSEN, Viborg, 1928, gives der saaledes eksempelvis følgende Beskrivelser af Alen fra Hedeflader:

- »6—10 cm. Humusahl med et papirtykt Lag Jærnahl forneden (som en Blikplade) (Karup).
- 6—8 cm. Humusahl (Grindsted).
- c. 8 cm. Svagt udviklet Humusahl (Frederiks).
- 7 cm. Humusahl, Rødsand (Øsse)«.

Og i alle disse Tilfælde er den Al, som Praktikerne her kalder »Humusahl«, sikkert identisk med, hvad P. E. MÜLLER kalder »Tørveal«, altsaa hørende til A-Horizonten.

I Lagene under Alen tager »Humus«indholdet jo meget hurtig af, som det klart fremgaar af Tabellerne I—IV, undtagen hvor indtrængende Planterødder, der i Almindelighed kun forekommer sparsomt under Alen, pletvis forskyder »Humus«procenten. Til Gengæld bliver der saa her kun Tale om virkelig, ægte Humus med et meget stort Kvælstofindhold.

Under Drøftelsen i et foregaaende Afsnit af Hedejordens Hygroskopicitet blev det fremhævet, i hvor høj Grad denne er knyttet til Indholdet af kolloidale Stoffer, af hvilke igen de kolloidale Humusstoffer i Regelen udgør den ganske overvejende Part, men dog ogsaa uorganiske Kolloider spiller en betydelig Rolle. Der bliver senere Lejlighed til at behandle andre betydningsfulde Egenskaber ved Kolloiderne i Almindelighed, naar deres Fordeling i de forskellige Horizonter skal tages op til nærmere Betragtning. Men da en meget vigtig Egenskab ved Hedejorden, dens Kvælstofindhold, udelukkende er knyttet til dens Humusforbindelser, vil det være naturligt allerede her at behandle dette Spørgsmaal.

**Humus'ens Kvælstofindhold.** Som det fremgaar af Tabellerne V—VII, der bekræfter, hvad andre Analyser<sup>1</sup> har bragt for Dagen, viser de danske Hedejorder et ganske minimalt Indhold af mineralske Plantestoffer som Fosforsyre, Sgovlsyre, Kali, Kalk og Magnesia. Men allerede et flygtigt Blik paa Tabellerne I—IV viser samtidig en paa-

<sup>1</sup> C. F. A. TUXEN: Nogle Analyser af jydsk Hedejord. Tidssk. f. Skovbrug. I. 1876. K. RØRDAM: MÜLLER, RØRDAM etc. Rødgranens Vækstforhold i midtjysk Hedegebund. Det forstlige Forsøgsvæsen i Danmark. III. 1910—13.

faldende Rigidom paa Kvælstof, der aabenbart har hobet sig op i Tidens Løb og derfor ikke kan være tilstede i uorganiske, men kun i komplekse organiske Forbindelser, bundet til Humusstoffer. Medens man i en frugtbar Agerjord anser et Kvælstofindhold paa 0,1 % for betydeligt og paa 0,2 % for meget stort, ser vi, at Indholdet af Totalkvælstof i Lyngskjold + Blegsand i Regelen ligger mellem 0,1 og 0,2 % (undertiden endda over) og i Allagene mellem 0,2 og 0,3 %. I de dybere Lag findes kun relativt smaa Mængder; det er, som om Allagene danner en Barrière for Kvælstoffet, saa kun meget lidt af det slipper igennem.

Og alligevel er Forholdet dette, at Hedejorden, især den ubearbejdede, frembyder meget lidt af for Planterne tilgængelig Kvælstofnæring, og at Kvælstofhunger netop ofte indtræder hos visse Træer, som Rødgranen, der overhovedet vil vokse paa Heden. Det er da aabenbart, at Kvælstoffet her er tilstede i meget vanskelig tilgængelige Former, hvilket naturligvis ogsaa er Aarsagen til, at det ophobes.

Men Spørgsmaalet er nu, om, og da i hvilken Grad, det kan mobiliseres eller frigøres i saadanne Forbindelser, Ammoniak og Saltpetersyre, at det kan optages af de højere Planter. I saa Fald vil man ikke kunne se bort fra de store Værdier, der er deponerede i den ellers saa fattige Hedbund, og ved dennes Opdyrkning vil det bl. a. være en vigtig Opgave at udnytte dens Kvælstofbeholdning paa den mest økonomiske Maade.

Med Hensyn til Muligheden for Kvælstoffets Mobilisering maa man paa Forhaand gaa ud fra, at denne finder Sted, i samme Grad som det organiske Kulstof, hvor-

til Kvælstoffet er bundet, iltes til Kuldioksyd under den almindelige Formuldningsproces. Og at denne Kvælstoffrigørelse sker gennem Forbindelser som Ammoniak og Salpetersyre, giver Tabellerne I—IV ogsaa tydelige Vink om. De viser i hvert Fald, at saa snart Hedejorden bearbejdes og kalkes, frigøres der betydelige Mængder af disse Stoffer. Om hele Kvælstofbeholdningen kan nedbrydes hertil, er imidlertid et andet Spørgsmaalet.

Ifølge de tidligere refererede Undersøgelser af S. A. WAKSMAN (se S. 74 ff.) skulde Kvælstoffet i Jordbundens organiske Stoffer efterhaanden lægges fast i Mikroorganismers, særlig Svampes, Protoplasma og herfra gaa over som Bestanddel af de ægte Humusstoffer, der ellers hovedsagelig stammer fra det vanskelig angribelige Lignin. Uden at have fremstillet rene Humusstoffer af konstant kemisk Sammensætning eller af nærmere bestemt Konstitution mener WAKSMAN aabenbart, at saadanne findes, og at de bl. a. udmærker sig ved et konstant Forhold mellem deres Kulstof- og Kvælstofindhold, som han mener ligger mellem 12:1 og 8:1, i Regelen omkring 10:1. Kvælstoffet maa her være tilstede i en kompleks organisk Form, siger WAKSMAN, men næppe som frit Protein, thi i saa Fald vilde det hurtig blive dekomponeret af Jordbundens Mikroorganismer. Det er aabenbart kun enkelte af disse, der under visse Betingelser (god Gennemluftning og Kalkning) er i Stand til langsomt at nedbryde de komplekse Forbindelser af Kulstof og Kvælstof, det første til Kuldioksyd, det sidste til Ammoniak, der da af Nitritifikationsbakterier iltes til Salpetersyre.

WAKSMAN beskæftiger sig ogsaa med Spørgsmaalet, hvilke Kvælstofforbindelser der kan være Tale om, uden dog at komme til nogen endelig Løsning heraf. I Anledning af,

at HILGARD & JAFFA<sup>1</sup> og LOUGHridge<sup>2</sup> mener at have fundet, at der er den Forskel paa de fugtige (humide) og tørre (aride) Klimaters »Humus«, at de sidstes Kvælstofindhold er meget større end de førstes (samtidig med at der dannes mindre Mængder af »Humus« i de aride Egne), saa man endog har fundet op til 20 % Kvælstof, bemærker WAKSMAN, at intet naturlig forekommende organisk Stof kan indeholde mere Kvælstof end de reneste Æggehvide-stoffer, og at der da sikkert maa foreligge metodiske Fejl ved deres Bestemmelser, som han paastaar ogsaa er blevne paaviste af C. B. LIPMAN<sup>3</sup> og H. F. PRESSEY<sup>4</sup>.

Jeg kan dog ikke undlade at gøre opmærksom paa, at flere af mine Kvælstofbestemmelser ogsaa viser meget høje Tal, nemlig henholdsvis 10, 11, 13,33, 16,43, ja helt op til 22,22 % Kvælstof af organisk Stof, i de dybere Lag af de af mig undersøgte Profiler. Og i Forbindelse hermed har det formentlig ogsaa Interesse at pege paa, hvorledes Kvælstofprocenten i det organiske Stof ganske regelmæssig stiger med Dybden. Jeg har derfor i efterfølgende Tabeller foretaget en Sammenstilling af »Humus«-indholdet, Totalkvælstof og Procentmængden af Kvælstof udregnet pr. »Humus« (organisk Stof) i forskellige Dybder af de af mig undersøgte Profiler. Og dernæst har jeg udregnet den gennemsnitlige Kvælstofprocent i de forskellige Dybdelag, idet jeg dog ved denne Udregning har udeladt enkelte Bestemmelser, der paa Grund af Jordbundens Karakter,

<sup>1</sup> E. W. HILGARD and M. E. JAFFA: On the nitrogen content of soil humus in the arid and humid regions. Calif. Agr. Exp. Sta. Bien. Rpt. 1895.

<sup>2</sup> R. H. LOUGHridge: Humus and humus nitrogen in California soil columns. Cal. Univ. Publ. Agr. Science I. 1914.

<sup>3</sup> C. B. LIPMAN: A preliminary statement of the present status of the humus-nitrogen problem in arid soils. Soil Science I. 1916.

<sup>4</sup> C. B. LIPMAN and H. F. PRESSEY: A contribution to our methods determining nitrogen in humus. Journ. Industr. Engin. Chem. V. 1913.

## Mangehøje Plantage.

Nitrogen content of organic matter (»humus«) at different depths of heath soils.

Profil Nr.	Dybde em	»Humus« %	Total-N %	N af »Humus« %	Profil Nr.	Dybde cm	»Humus« %	Total-N %	N af »Humus« %
10	0—25	8,4	0,079	0,94	14	0—20	3,9	0,075	1,92
	25—30	2,4	0,175	7,29		20—40	6,9	0,177	2,57
11	50—70	0,19	0,019	10,00	2	40—60	0,59	0,031	5,25
	0—12	4,5	0,103	2,29		60—70	0,21	0,020	9,52
12	12—15	5,4	0,129	2,39	4	0—20	4,1	0,079	1,93
	15—60	0,34	0,022	6,47		20—30	9,3	0,268	2,88
13	60—70	0,16	0,015	9,38	6	30—40	0,72	0,016	2,22
	0—20	8,5	0,215	2,53		50—70	0,29	0,014	4,83
8	20—30	3,0	0,091	3,03	5	0—15	3,2	0,051	1,60
	30—50	1,3	0,060	4,62		15—30	11,7	0,284	2,43
9	60—70	0,37	0,025	6,76	7	30—50	1,2	0,029	2,42
	0—15	6,9	0,155	2,25		50—70	0,14	0,010	7,14
13	15—20	8,0	0,174	2,18	6	0—20	4,3	0,067	1,56
	20—60	0,59	0,033	5,59		20—35	12,9	0,231	1,79
13	60—70	0,14	0,023	16,43	7	35—50	1,5	0,038	2,53
	0—10	4,6	0,114	2,48		50—70	0,18	0,012	6,66
9	10—25	7,7	0,195	2,53	6	0—20	2,5	0,051	2,04
	25—50	0,37	0,029	7,84		20—40	11,0	0,249	2,26
13	50—60	0,09	0,020	22,22	7	40—60	1,8	0,022	1,22
	0—20	5,5	0,100	1,82		60—70	0,31	0,018	5,81
13	20—40	11,6	0,226	1,95	7	0—25	5,4	0,102	1,89
	40—60	0,62	0,029	4,68		25—40	7,2	0,188	2,61
13	60—70	0,15	0,020	13,33	7	40—60	1,1	0,032	2,91
						60—70	0,35	0,023	6,54

## Skovsende Plantage.

Nitrogen content of organic matter (»humus«) at different depths of heath soils.

Profil Nr.	Dybde cm	»Humus« %	Total-N %	N af »Humus« %	Profil Nr.	Dybde cm	»Humus« %	Total-N %	N af »Humus« %
1	0—15	3,2	0,072	2,25	6	0—10	6,4	0,169	2,64
	15—20	10,1	0,238	2,36		10—15	7,3	0,196	2,68
	20—30	1,5	0,051	3,40		30—50	0,89	0,035	3,93
	50—60	0,44	0,028	6,36		50—70	0,21	0,020	9,52
2	0—15	6,5	0,123	1,89	7	0—25	7,3	0,151	2,07
	15—25	10,4	0,226	2,18		25—30	6,3	0,135	2,14
	40—50	1,4	0,055	3,93		30—50	1,1	0,031	2,82
	60—80	0,49	0,033	6,73		50—70	0,48	0,022	4,88
3	0—15	11,0	0,189	1,72	8	0—15	7,1	0,170	2,39
	15—20	17,0	0,305	1,79		15—20	4,9	0,105	2,14
	30—50	1,9	0,070	3,68		20—50	1,6	0,034	2,13
	50—70	0,36	0,019	5,28		50—70	0,21	0,016	7,62
4	0—15	2,2	0,130	(5,90)	9	0—15	6,0	0,110	1,83
	15—20	11,2	0,222	1,96		15—25	12,2	0,227	1,86
	30—50	0,79	0,031	3,93		30—50	0,81	0,040	4,99
	50—70	0,21	0,023	11,00		60—70	0,50	0,027	5,20
5	0—30	2,8	0,070	2,50	10	0—15	2,4	0,081	(3,38)
	30—35	8,4	0,210	2,50		15—25	11,7	0,251	1,84
	35—55	0,52	0,021	4,00		30—50	0,79	0,042	5,32
	55—75	0,37	0,014	3,78		50—70	0,34	0,025	7,35

og fordi der blot er udtaget Prøver i 3 Dybder (ellers i 4), ikke direkte lader sig sammenligne med de øvrige (dette gælder Profil 10 i Mangehøje Plantage), eller saadanne, der afviger saa stærkt fra de andre tilsvarende Bestemmelser, at der enten maa være sket en fremmed Indblanding i Materialet, eller Bestemmelserne ikke har været rigtige (dette gælder Prof. 4 og 10, begge i de øverste Lag fra Skovsende Plantage, med henholdsvis 5,90 og 3,38 % N.). Se Tabellerne S. 94 og 95.

Det gennemsnitlige Kvælstofindhold i organisk Stof (»Humus«) bliver da herefter i:

Average nitrogen content in percent of organic matter.

Lyngmor + Blegsand Raw humus + leached sand	Alen Hardpan Horizont A <sub>3</sub> —B <sub>1</sub>	Laget under Alen Layer under hardpan Horizont B <sub>2</sub>	Undergrunden Subsoil Horizont C
Horizont A <sub>1—2</sub>	2,24 %	3,99 %	8,44 %

Naar Stigningen i Kvælstofindholdet er saa forholdsvis ringe fra det første til det andet Dybde lag, hænger dette naturligt sammen med, at Størstedelen af Allaget hører til A-Horizonten (A<sub>3</sub>), hvori der endnu findes betydelige Mængder organisk Stof, som ikke er ægte Humus og ikke tilstede i kolloidal Tilstandsform. I de næste to Dybder er sikkert alt organisk Stof ægte kolloidalt Humus, og i hver af disse Dybdezoner sker der en Fordobling af Kvælstofprocenten fra de overliggende Zoner. Hvad Aarsagen er hertil, er jeg ikke i Stand til at give nogen sikker Forklaring paa, men der er vel Grund til at antage, at det dybest liggende organiske Stof ogsaa er det ældste. Og er der i Tidens Løb sket en yderst langsom Omsætning heri, er Kvælstoffet altsaa omsat langsommere end Kulstoffet.

I Almindelighed tør man da vel sige, at af de

organiske Stoffer har de ægte kolloidale Humusstoffer, der ogsaa repræsenterer det største Kvælstofindhold, den største Evne til at vandre ned i Dybden.

Der er forøvrigt en paafaldende Forskel i Kvælstofindholdet i de dybeste Lag mellem Mangehøje og Skovsende Plantage, idet Gennemsnittet af alle Bestemmelser fra den første giver 9,89 % N, fra den sidste kun 6,77 %. Dette hænger maaske sammen med, at Bakkeørerne (Mangehøje) er ældre geologiske Dannelser end Hedefladerne (Skovsende), saa der med Tiden sker en stadig Forskydning i de organiske Stoffers Sammensætning henimod Forbindelser med højere og højere Kvælstofindhold. Noget lignende er ogsaa Tilfældet i Højmose- og Tchernosemjorder, der samtidig med en Stigning af Kvælstofprocenten i de ældste Lag ogsaa viser en fastere og fastere Binding af dette Stof (DOJARENKO<sup>1</sup>, FR. WEIS<sup>2</sup>). Ved fremtidige kemiske Undersøgelser over Humusstofferne bør man sikkert have sin Opmærksomhed rettet ogsaa herpaa.

At Kvælstofprocenten i »Humus«en tiltager med Dybden, medens Surhedsgraden aftager, stemmer ogsaa med, hvad HESSELMAN<sup>3</sup> og AALTONEN<sup>4</sup> har fundet angaaende Forholdet mellem »Humusen«s Kvælstofindhold og dens Reaktionstal i de svenske og finske Naaletræsskove. Den store Kvæl-

<sup>1</sup> A. DOJARENKO: Der Stickstoff des Humus. Landw. Versuchsst. 56. Bd. 1902.

<sup>2</sup> P. E. MÜLLER og FR. WEIS: Ueber die Einwirkung auf Buchenrohhumus. Naturw. Zeitschr. f. Land. u. Forstwirtschaft. Jahrg. 1907. Se ogsaa »Det forstlige Forsøgsvæsen i Danmark« I. Bd. 1906.

<sup>3</sup> H. HESSELMAN: Studier öfver barrskogens humustäcke etc. Meddelanden från Statens Skogsörsöksansalt. Häfte 22. Nr. 5. S. 303. 1926.

<sup>4</sup> V. T. AALTONEN: Über die Umsetzungen der Stickstoffverbindungen im Waldboden. Communicationes ex institute quaestionum forestalium Finlandiae editae 10. Helsinki 1926.

stofprocent i den dybest liggende Humus har dog ikke saa stor praktisk Interesse, da den samlede Humusmængde her er saa ringe. Men saa meget større Opmærksomhed fortjener Kvælstofindholdet i Lyngmoren og Allagene, hvor Mængden af organisk Stof ofte er saa paafaldende stor, og der tiltrods for en lavere Kvælstofprocent dog findes et uhyre Depot af dette vigtige Stof.

I hvilken Grad dette nu kan bringes i Cirkulation ved Omdannelse til Plantenæringsstoffer som Ammoniak og Salpetersyre, er da et overordentlig vigtigt Spørgsmaal, som har den største baade videnskabelige og praktiske Interesse.

Et Bidrag til Besvarelsen heraf giver imidlertid Bestemmelserne af Ammoniak- og Salpetersyrekvælstof i Tabellerne I—IV. Det vil af disse ses, at der fandtes kendelige, ofte endog meget betydelige, Mængder af begge disse Kvælstofforbindelser i næsten alle undersøgte Profilers to øverste Lag (Lyngmor + Blegsand og Allagene), men i Regelen enten slet intet eller kun Spor af disse Stoffer i de to dybere Lag. Hvor Prøverne var udtagne i raa, ubearbejdet Hede, som i Skovsende-Profilerne 1 og 2, fandtes heller ingen Salpetersyre og kun ubetydeligt af Ammoniak i de øverste Lag, men disses Bearbejdning (og Kalkning) har straks medført den Fraspaltung af de paagældende Plantenæringsstoffer, der gaar Haand i Haand med den almindelige Formuldning af de organiske Stoffer. Nogen paafaldende Ammoniakdannelse uden efterfølgende Nitrifikation viser ingen af de udførte Analyser, maaske med Undtagelse af de fra Profilerne i raa Hede i Skovsende Plantage (Nr. 1 og 2). Men i Almindelighed synes der ikke at være nogen Vanskelighed forbunden med at faa Lyngmorens betydelige Kvælstofindhold, i alt Fald delvis,

mobiliseret som Plantenærering, tiltrods for den herskende stærkt sure Reaktion.

Et slaaende Udtryk for, hvor let det gaar at faa Nitritifikationen i Gang, viser den — ofte massevise — Opræden af den udprægede Nitratplante Gederams (*Chamaenerium angustifolium*), der sædvanlig følger umiddelbart efter Heden's Bearbejdning (navnlig ved Reopløjning) og Kalkning (se Fig. 9 og 10, S. 100 og 101).

Om nu ogsaa Allagenes Salpetersyre- (og Ammoniak-) indhold stammer fra disses egne »Humus«stoffer, er dog ikke afgjort med de her foretagne Bestemmelser. Det er muligt, at det er dannet i de overliggende Lag (Lyngmor + Blegsand) og med Regnvandet ført ned til Alen, men at de paa Grund af dennes Uigennemtrængelighed ikke har kunnet forsvinde i Dybden og da er fastholdte af Allaget. Sandsynligheden taler dog for, at der ogsaa i Al af den Beskaffenhed, som her er undersøgt (i Regelen en Blanding af Horizonterne A<sub>3</sub> og B<sub>1</sub>), findes lige saa let omsættelige Kvælstofforbindelser som i Lyngmor og Blegsand og i alt Fald rigeligt til at give de fundne Mængder af Ammoniak og Salpetersyre. I hvilken Grad derimod de ægte kolloidale Humusstoffers Kvælstofindhold kan ammonificeres eller nitrificeres, er ikke hermed afgjort. Paa Forhaand maa man vel anse deres Nedbrydning for mulig, men den foregaar sikkert meget langsomt og maaske kun under ganske bestemte Betingelser, der endnu ikke er nærmere kendte (se dog nærmere senere).

I et tidligere Arbejde<sup>1</sup> har jeg paavist, at en svag Salpeterdannelse indtræder let i Hedejord, saa snart denne blot bliver bearbejdet og dermed gennemluftet. Men al Hede-

<sup>1</sup> FR. WEIS: Om Salpetersyrens Forekomst og Dannelse i Muld og Mor. Det forstlige Forsøgsvesen i Danmark. II. Bd. 1908. (Ueber Vorkommen und Bildung der Salpetersäure in Wald- und Heideboden. Centralbl. f. Bakteriologie. II. Abt. 28. Bd. 1910).

jord var ikke lige tilbøjelig til Nitrifikation. Saaledes var det kun forholdvis smaa Mængder Salpetersyre, der danedes i Lyngmoren fra en riktig gammel Hedebund (fra Hedenflade i Gludsted Plantage), selv ved Tilsætning af Kalk, medens Mortørven fra en ung Hededannelse, der for mindre



Jens Hvass fot. 17. 7. 1928.

**Skovsende Plantage.**

Fig. 9. Et Parti tilplantet Hede. Øverst til venstre ses Forkulturer af Hvidel (*Alnus incana*); foran til højre en kraftig Vegetation af Gederams (*Chamænerium angustifolium*).

Skovsende Plantation. A section of the planted heath. In the upper lefthand side a pre-growth of *Alnus incana* is seen. In the foreground of the right a luxuriant growth of *Chamænerium angustifolium*.

end 100 Aar siden havde været en skovbevokset Morænebakke, ved den samme Behandling og Tilsætning af tilstrækkelige Mængder kulsur Kalk gav en overvældende stærk Salpetersyredannelse. H. HESSELMAN<sup>1</sup> har paavist den samme Tilbøjelighed til Salpeterdannelse i Jordbunden i raahumusdækkede Naaleskove i Sverig, saa snart der ved Bearbejdning eller andre mekaniske Indgreb sker en Blan-

<sup>1</sup> H. HESSELMAN: Om våra skogsföryngringsåtgärdars inverkan paa salpeterbildningen i marken. Meddelanden från Statens Skogsforsöksanstalt. Häfte 13—14. Stockholm 1917.

ding af Humus med mineralsk Jord og en Gennemluftning. Men i et senere Arbejde<sup>1</sup> har han dog paavist, at Kvælstoffet i flere ældre Bevoksninger af Gran i daarlig Vækst af en bestemt Type (Vaccinium-Typen) er saa haardt bundet, at det kun i en meget ringe Grad mobiliseres selv



Jens Hvass fot. 17. 7. 1928.

#### Skovsende Plantage.

Fig. 10. Et andet Parti af Forsøgsarealet, hvor de kraftige Chamænerier fremtræder skarpere.

Skovsende Plantation. Another view of the experiment area, in which the luxuriant growth of Chamænerium is even more plainly seen.

efter Tilførsel af Kalk og Podning med kvælstofmobiliserende Mikroorganismer. Og P. E. MÜLLER<sup>2</sup>, der i sit sidste store Arbejde om de jyske Hedesletters Naturhistore ofrer Spørgsmålet om Hedebundens Kvælstof en særlig udførlig Behandling, har ogsaa fundet Jordtyper paa Hedesletterne, hvori der vel foregaar en Ammoniakdannelse, men selv efter en Lagring af fra 30—185 Dage i Laboratoriet enten

<sup>1</sup> H. HESSELMAN: Studier öfver barrskogens humustäcke, dess egenskaper och beroende af skogsvården. Meddelanden från Statens Skogs-forsöksanstalt. Häfte 22, Nr. 5. Stockholm 1926.

<sup>2</sup> P. E. MÜLLER: De jyske Hedesletters Naturhistorie. 1924. I. c. S. 95—121.

slet ingen eller en meget ringe Salpetersyredannelse. Ved mine Undersøgelser over Jordbunden i forskellige danske Bøgeskove<sup>1</sup> viste det sig ogsaa, at visse Omraader, f. Eks. af Grib Skov i Nordsjælland og af Rold Skov i det nordøstlige Jylland, mangede Nitritifikationsevne, selv endog hvor Jordbunden var af muldaglig Beskaffenhed og dens Reaktion meget nær ved Neutralpunktet. Det er endelig velkendt, fra Undersøgelserne over Højmosetørv, at Nitritifikationen forløber des vanskeligere, fra jo dybere (ældre) Lag Tørven stammer.

Aarsagerne til denne manglende Nitritifikationsevne kan bl. a. tænkes at være følgende: 1) At Kvælstoffet er saa fast bundet, at det overhovedet ikke lader sig mobilisere. Denne Tydning er dog højest usandsynlig. Naar blot de rigtige Mikroorganismer er tilstede, og de for disse nødvendige Livskrav opfyldes, vil der sikkert ogsaa indtræde en, omend langsom, Nedbrydning. Og hvor der kan indtræde en Ammoniakdannelse, vil der ganske sikkert ogsaa kunne følge en Nitritifikation efter, selv om de nitritificerende Mikrober kræver andre Betingelser opfyldte (en særlig Reaktion? Tilstedeværelsen af visse Elektrolyter og maaske af særlige Pirringsstoffer, samt Fraværelsen af mulige Gifte o. l.) end de ammonifierende. 2) At nitritificerende Mikrober mangler i Jordbunden. Denne Mulighed vil dog sikkert aldrig komme til at spille en Rolle i Naturen i det lange Løb. Thi vel kan saadanne Organismmer være saa faatallige eller i en saa afsvækket Form tilstede, at Podning med kraftig nitritificerende Jord giver tydeligt Udslag (H. HESSELMAN)<sup>2</sup>. Men da Nitritifikationsbakterierne

<sup>1</sup> FR. WEIS: Undersøgelser over Jordbundens Reaktion og Nitritifikationsevne i typiske danske Bøgeskove. Meddelelser fra dansk Skovforenings Gødningsforsøg. IV. Dansk Skovforenings Tidsskrift. 1924.

<sup>2</sup> H. HESSELMAN: Studier öfver barrskogens humustäcke etc.

taaler længere Tids Udtørring og sikkert er saa at sige allestedsnærværende i Luftstøvet, vil de ogsaa efterhaanden indfinde sig med Nedbøren, hvor Betingelserne for deres videre Udvikling er tilstede (CARSTEN OLSEN)<sup>1</sup>. 3) At de for Nitrifikationsbakteriernes Trivsel nødvendige Betingelser mangler. Hvilke disse er, ved vi ikke helt Besked om, men at foruden Reaktionen Temperaturen, Fugtigheden og Næringsstofferne Art og Mængde spiller en Rolle, er indlysende, og med Hensyn til de sidste er det sandsynligt, at det i høj Grad beror paa den tilstedeværende Vegetation<sup>2</sup>, om der gennem dennes Affaldsrester netop leveres det Materiale, som de nitrificerende Organismer kræver. 4) Endelig er det muligt, at der kræves Tilstedeværelsen af ganske specifike Mikrober, der alene er i Stand til at nedbryde bestemte Humusstoffer til Ammoniak, saa de senere kan nitrificeres. Men det Spørgsmaal, om overhovedet alt Kvælstof i rigtig gamle Humusdannelser lader sig frigøre som Ammoniak og Salpetersyre, har endnu ikke fundet sin eksperimentelle Besvarelse.

At en i bearbejdet Hedejord begyndt Salpeter-dannelse let kan standse igen, f. Eks. hvor et Mos-, Løv- eller Lyngdække lægger sig hen over Jorden, er derimod et ofte konstateret Faktum. Kun hvor Jorden bliver varig skørnet og gennemluftet, f. Eks. ved Regnormes og lignende Smaadyrs rodende Virksomhed eller ved bestandig Bearbejdning med Redskaber, bliver Salpetersyrekilden ved at flyde, og dette mærkes ogsaa let paa Vegetationen, f. Eks. paa unge Grankulturer, der da vedbliver at vokse og holde

<sup>1</sup> CARSTEN OLSEN: Om Brintionkoncentrationens Betydning for Kvælstofomsætningen i Jordbunden. Meddel. fra Carlsberg Laboratoriet. 17. Bd. 1928.

<sup>2</sup> V. T. AALTONEN. I. c. ANTONIN NĚMEC: Untersuchungen über die Humifizierung von Waldhumus. Zeitschr. f. Forst- u. Jagdvæsen. LX. 1928.

sig grønne, medens en standset Nitrifikation ofte medfører Vækststandsning, Toptørhed og Gulfarvning af Naalene som sikre Tegn paa Kvælstofhunger. Dette bliver dog ikke altid Resultatet, hvor blot Salpeterdannelsen standser. Hvis Ammoniakdannelsen fortsættes, saaledes som Tilfældet kan være paa den bedre Hedebund, vil Granerne ogsaa kunne udnytte denne Kvælstofkilde og undgaa Vækststandsninger, og under saadanne Forhold tilvejebringes ogsaa let Betingelserne for Nitrifikation. At Ammoniakkilden flyder, maa derfor anses for det vigtigste og som et ubedrageligt Tegn paa, at Kvælstoffet i Humusforbindelserne mobiliseres.

For at Hedejordens Kvælstofforraad ikke for hurtig skal udtømmes — f. Eks. ved at der dannes mere Salpetersyre, end den forhaandenværende Vegetation kan optage, saa Overskuddet vaskes ud med Nedbøren — er det naturligvis vigtigt, at det ikke altfor let og hurtig frigøres af Humusforbindelserne. Og dette sker vist ogsaa kun sjældent. Det er i hvert Fald en Kendsgerning, at saavel Hede- som Mosejord, der opdyrkes til Agerbrug, i Regelen trænger til Kvælstofgødning for at give fuldt Udbytte af de almindelige Kulturplanter, selv efter den omhyggeligste Bearbejdning og Kalkning af Jordbunden. Men derimod synes en Bearbejdning mellem Rækkerne af plantede Naaletræer, som Rød- og Hvidgran samt Skovfyr, i de første Aar af disse Plantningers Levetid (indtil de har opnaaet Slutning) at være tilstrækkelig til Frigørelse af saa meget Kvælstof af selve Hedejordens Beboldning, at det sikrer en tilfredsstillende Vækst af disse Traer — selv uden Kalkning.

Det skal her endnu kun tilføjes, at naar der i de undersøgte Jordprøver ofte er fundet paafaldende store Mængder af Salpetersyre, op til 156 mgr pr. kg Jord, kan dette

skyldes, at Prøverne i nogen Tid har henstaaet i Daaser (ved gunstig Temperatur og Fugtighedsgrad), inden de blev analyserede. Ude i Naturen vilde Nitrifikationen maaske næppe have været saa livlig. Men Tilstedeværelsen af de store Mængder Salpetersyre viser altsaa, at Kvælstoffet her har kunnet nitrificeres. Under de samme Forhold er der derimod ikke dannet det mindste Spor af Salpetersyre i noget af Lagene i de to Profiler fra raa Hede i Skovsende Plantage (Profilerne 1 og 2), og i de dybere Lag, under Alen, er der jo ogsaa kun undtagelsesvis fundet ganske smaa Mængder af saavel Ammoniak som Salpetersyre. Her har da Vanskelighederne ved Kvælstoffets Frigørelse været betydelig større, og muligvis har det navnlig skortet paa Tilstedeværelsen af de forholdsvis faa Arter af Mikroorganismer, som er i Stand til virksomt at angribe Kvælstoffet i Humusstofferne faste Bindinger. Heller ikke den ringere Surhedssgrad i de dybe Lag har fremmet Kvælstoffets Mobilisering, skønt Reaktionsforskydningen har været ret betydelig, fra pH-Værdier paa c. 4 i de øverste Lag (Lyngmor + Blegsand), trods Indblanding af Kalk i disse, til c. 5,5 i Undergrunden, hvor intet af den paaførte Kalk endnu er naaet ned. Indblanding af mineralske Partikler i det organiske Stof og den dermed følgende Gennemluftning — der muligvis ogsaa medfører en svag Forvitring og dermed Frigørelse af smaa Mængder Elektrolyter, som sammen med Kalken virker som Stødpudestoffer — er aabenbart af langt større Indflydelse paa Nitrifikationen end Forandringer i Jordprøvernes Total-Aciditet<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> Se ogsaa H. HESSELMAN: Studier öfver salpeterbildningen i naturliga jordmåner. Meddelanden från Statens Skogsforsöksanstalt. Häfte 13—14. Stockholm 1917 og FR. WEIS: Undersøgelser over Jordbundens Reaktion og Nitrifikationsevne i typiske danske Bøgeskove. Meddelelser fra Dansk Skovforenings Gødningsforsøg, IV. Dansk Skovforenings Tidsskrift 1924.

Der synes da i det hele taget at være Mulighed for at bringe Hedejordens store og værdifulde Kvælstofdepot i en, omend undertiden kun langsom, Cirkulation, saa det kan udnyttes af de højere Planter og gennem lange Tidsrum komme disse tilgode. Dette har særlig Interesse, hvor Heden skal anvendes til Beplantning. Men ogsaa ved dens Anvendelse til Agerbrug kan man regne hermed. Og man kan ikke se bort fra dette Aktiv, der ved den rette Behandling kan realiseres i en ellers paa andre Næringsstoffer saa overordentlig fattig Jordbund.

**Det uorganiske Kolloidkompleks ( $\text{SiO}_2$ ,  $\text{Al}_2\text{O}_3$  og  $\text{Fe}_2\text{O}_3$ ).** Det, der gør en Jordbund frugtbar og gunstig for Opdyrkning, er jo ikke blot dens absolute Indhold af egentlige Plantenæringsstoffer, men muligvis i endnu højere Grad dens fysiske Struktur, dens levende Mikrokosmus og dens Indhold af Stoffer, der er i Stand til at fastholde Vand og andre Næringsstoffer, (saa de ikke for hurtigt forsvinder ved Fordampning og Udvaskning), eller som betinger en Regulering af Reaktionen ved at virke som Stødpuder mod for hastige Svingninger i Brintionkoncentrationen. Disse forskellige Egenskaber er bl. a. knyttede til de kolloidale Humusstoffer, men muligvis i relativt endnu højere Grad til visse uorganiske Kolloider, der ogsaa forekommer almindelig, omend i meget vekslende Mængder og ulige Fordeling, i de fleste Jordbundstyper. Disse Kolloider opstaar nemlig ved de almindelige Forvitningsprocesser og navnlig

TORBJØRN GAARDER og OSCAR HAGEM: Salpetersyredannelse i udyrket Jord. I. Orienterende Analyser. Bergen 1921. II. Nitrifikationens Afhængighed af Vandstofionkoncentrationen. Bergen 1928. Meddelelser Nr. 4 og Nr. 11 fra Vestlandets forstlige Forsøksstation. HALL, MILLER and GIMINGHAM: Nitrification in acid soils. Proceedings of The Royal Society of London. Series B. Vol. 80. 1928.

ved Vandets Indvirkning paa de Stenarter, der afgiver Raamateriale til Dannelsen af »det evig bevægelige Jorddække, vi kalder Jordbunden«<sup>1</sup>. Thi i de Bjergarter, hvoraf denne opstaar, findes der saa at sige altid Forbindelser af Silicium, Aluminium og Jærn, da den oprindelige Jordskorpe for en væsentlig Del bestaar af Silikater, hvori bl. a. Aluminium indgaar, og Jærnforbindelser ogsaa hører til de almindeligst forekommende Mineralier. Og netop ved Vandets Indvirkning dannes der under Forvitringen af disse Mineralier bl. a. Kiselsyre, Aluminiumhydroksyd og Jærnhydroksyd i kolloidale Opløsninger (Soler), der i denne Tilstand er i Stand til at vandre horizontalt og vertikalt, og, hvor de træffer paa modsat elektrisk ladede Stoffer (Elektrolyter), eventuelt at koagulere og udskille sig som Geler. Da den kolloidale Kiselsyre er negativt elektrisk ladet, medens Aluminium- og Jærnhydroksyd begge er positivt ladede, kan disse Stoffer i givet Tilfælde gensidig udfælde hinanden, med mindre den ene Part er saa meget stærkere ladet end den anden, at denne bliver omladet ved den førstes Paa-virkning; i saa Tilfælde forbliver de paagældende Kolloider i Soltilstand.

Meget almindeligt forekommer saaledes kolloidal Kiselsyre og kolloidal Aluminiumhydroksyd, efter gensidig Ud-fældning, blandede i Geler af forskellig Vandholdighed. Denne blandede Gel repræsenterer noget, der svarer til de sværere Jorders værdifulde Lerindhold<sup>2</sup>. Men selv om disse

<sup>1</sup> Den bekendte russiske Jordbundsforsker A JARILOW har defineret »Jordbundslæren« som særlig en Videnskab overfor Geologien saaledes: »Geologien omfatter den døde Del af Jorden, Jordbundslæren det evig bevægelige Jorddække, som bliver forandret ved Solenergien, atmosfærisk Vand og Organismerne«. A. JARILOW: Jordbundslære (1901). Russisk. Citeret efter E. RAMANN: Bodenkunde III. Aufl. 1911.

<sup>2</sup> GEORG WIEGNER siger i »Boden und Bodenbildung in kolloidchemischer Betrachtung« III. Aufl. 1924, Side 34: »Diese gemengten Gele

to Kolloider dannes paa samme Sted i Solform, behøver de ikke gensidig at udfælde hinanden, hvis der samtidig ogsaa er kolloidale, solformige Humusstoffer tilstede, der da virker som Beskyttelseskolloider og tillader de beskyttede Kolloider at vandre, f. Eks. med Regnvandet, nedad i Jorden. Det hænder da, og er netop almindeligt i Podsoljorder som de her behandlede, at Udfældningen i Gelform først sker i dybere Jordlag, hvor tilstedeværende Baser som kolloidal Jærnhydroksyd eller Kationer af forskellige Elektrolyter neutraliserer de negativt ladede Anioner af Kiselsyre og Humussyrer.

De Blandinger af den negativt ladede Kiselsyre og det positivt ladede Aluminiumhydroksyd, i hvilke de to Komponenter optræder i varierende indbyrdes Mængdeforhold, repræsenterer ogsaa, hvad man kalder Udvekslingszeoliter, der spiller saa stor en Rolle i Jordbunden ved deres Evne til at tilbageholde i fast Binding Ammonium- og Kaliumkationer, i svagere Bindinger Natrium- og Calciumioner, under samtidig Frigørelse af Aluminium- og Brintioner. De er da Hovedsædet for den uhyre vigtige Baseudveksling, der foregaar dels ved Frigørelse af Elektrolyter under Forvitringsprocesserne, dels ved Tilførsel af Kalk eller Gødningsstoffer til Jorden, og hvorunder denne faar en for de højere og lavere Planter (Bakterierne) særdeles gunstig fysisk Struktur, Krummestrukturen (tysk »Krümelstruktur«), ved de opløste Kolloiders Udfældning som Geler. Og da alle i Jorden forekommende Kolloider, som vi har set, tillige har saa overordentlig stor Betydning for Jordbundens

aus Aluminiumhydroxyd und Kieselsäure stellen Austauschzeolithe im Boden des humiden und semi-humiden Klimas dar, es sind zum Teil die tonigen Bestandteile unserer schweren Böden, kurz die austauschfähige Bestandteile der Tone«.

vandholdende Evne (Hygroskopicitet), er det indlysende, at disse Stoffer frembyder en ganske særlig Interesse.

Nu er det jo imidlertid karakteristisk for de Podsoljorder, der er saa almindelige i de kolde og koldt tempererede, humide Klimaregioner, og som bl. a. ogsaa er repræsenterede af vore Hedejorder, at de nævnte 3 uorganiske Kolloider, takket være den samtidige Tilstedeværelse af Humusstoffer, der virker som Beskyttelseskolloider, og det overordentlig ringe Indhold af basiske Bestanddele i Jordbundens øvre (tildels ogsaa nedre) Lag, ikke forbliver i selve Forvitningszonen, hvor de dannes, men med Nedbøren vandrer ned i dybere Lag og først her udskilles enten i en saakaldt løsere Rødjords- eller en fastere Alzone. Navnlig det Lag af den mineralske Jord, der ligger umiddelbart under det øverste Raahumuslag (Lyngskjolden), udludes næsten helt for de ved Forvitringen dannede uorganiske Kolloider og fremtræder derfor som det karakteristiske Lag af Blegsand, bestaaende hovedsagelig af hvide, klare Kvartskorn med større eller mindre Mængder af nedslammede faste »Humus«partikler indblandede. Men under Blegsandslaget, der sammen med det overliggende Raahumuslag og et underliggende ogsaa meget »humus«rigt og ofte fast Lag af »Tørveal« repræsenterer en Udludningszone eller den eluviale Horizont, foregaar da den Udfældning af det samlede organiske og uorganiske Kolloidkompleks i Gelform, der fører til en løsere (Rødjord) eller tættere (Al) Sammenkitning af faste organiske eller uorganiske Partikler i en saakaldt illuvial Horizont. Her standser da Vandringen nedad af den overvejende Del af de forhaandenværende Kolloider. Kun en mindre Mængde naar dybere ned i den uforvitrede Undergrund, C-Horizonten. Og i denne kan der saa forøvrigt ved en

længere Stilstand af Grundvandet i vekslende Dybder ved Iltningsprocesser indtræde lignende Udskillelser af Kolloider i Gelform, væsentligst af Jærnhydroksyd, der, i Regelen i ganske tynde Lag, men undertiden ogsaa i Form af mere massive Konkretioner, fører til Dannelsen af saakaldte Grundvandsal eller Glei, der repræsenterer en eller flere G-Horizonte.

En saadan efterhaanden indtrædende typisk Lagdeling eller Podsolering af en oprindelig mere homogen Jordbund, saaledes som den er repræsenteret af, hvad P. E. MÜLLER har kaldt »Muldjord« og E. RAMANN »Brunjord«, og som iøvrigt kendetegner de mere frugtbare Jordbundsformer under vores Himmelstrøg, betegner en Degeneration og en for Plantelivet ugunstig Forandring af denne. I den frugtbare eller sunde Jordbund er Kolloiderne jævnt fordelte i hele Forvitringslaget, idet den negativt ladede kolloidale Kiselsyre og de ligeledes negativt ladede kolloidale Humussyrer straks udfældes som Geler af samtidig dannede positivt ladede Kolloider af Aluminium- og Jærnhydroksyd eller af forskellige Elektrolyter med en stærkt positivt ladet Baseion; og det kommer her i det hele taget ikke til den Ophobning af »Humus«, der kan virke som Beskyttelseskolloider overfor det uorganiske Kolloidkompleks. Jordbundens Krummestruktur bevarer her, og Jorden er absorptivt mættet. Men saa snart Formuldningen af de organiske Affaldsprodukter af en eller anden Grund gaar i Staa, saa »Humus«en ophobes, og der dannes rigeligt af Humussyrer, indtræder Degenerationen straks og giver sig til Kende ved, at Krummestrukturen gaar over i Enkeltkornstruktur, og der som oftest snart under »Humus«-laget danner sig en Blegsandszone, hvorunder igen

en Rødjords- eller Alzone o. s. v. Saadanne Jorder betegnes som absorptivt umættede.

Nu har imidlertid OLOF TAMM og KARL LUNDBLAD<sup>1</sup> vist, at en saadan Degeneration meget hurtig, undertiden endog før den er umiddelbart synlig, kan forfølges ved en kvantitativ Bestemmelse af det uorganiske Gelkompleks' Fordeling i forskellige Dybder af Jordbunden ved Hjælp af den af TAMM udarbejdede Metode. Og denne er det da, jeg ogsaa har anvendt paa alle de af mig udtagne Jordprøver.

Til Sammenligning med de Resultater, jeg har fundet, skal her anføres af LUNDBLAD's<sup>1</sup> Arbejde Tal for de uorganiske Gelers Fordeling i forskellige Dybder i Typer af svenske Skovjorder, dels udprægede Muld-(Brun-)jorder, dels svagt og dels stærkt podsolerede Jorder, der er opstaaede ved Degeneration af oprindelige Muldjorder.

I en smuk Bøgeskov i Småland med typisk Muldbund (Profil 1) fandtes følgende Indhold af uorganiske Geler i Procent af samlet uorganisk Stof:

**Beautiful beech forest with typical mould (brown soil). Småland, Sweden  
(Tamm & Lundblad).**

Jordlagets Art Nature of stratum	Muld Mould	Brunjord Brown soil	Brunjord	Moræne Moraine	Moræne
Dybde Depth	3—13 cm	15—32 cm	32—57 cm	60—80 cm	100—115 cm
SiO <sub>2</sub> . . . . .	0,02 %	0,06 %	0,08 %	0,07 %	0,07 %
Fe <sub>2</sub> O <sub>3</sub> . . . . .	0,62 -	0,62 -	0,52 -	0,36 -	0,16 -
Al <sub>2</sub> O <sub>3</sub> . . . . .	0,53 -	0,42 -	0,58 -	0,37 -	0,37 -
Ialt . . . . .	1,17 %	1,10 %	1,18 %	0,80 %	0,60 %
Total					

<sup>1</sup> KARL LUNDBLAD: Ett bidrag till kännedomen om brunjords- eller mulljordstypens egenskaper och degeneration i södra Sverige. Meddelanden från Statens Skogsforsöksanstalt. Häfte 21. Stockholm 1924.

I en smuk Egebevoksning i Østergötland paa god Muldbund (Profil 7) fandtes følgende Gelmængder:

**Beautiful oak forest with good mould. Östergötland, Sweden (Tamm & Lundblad).**

Jordlagets Art Nature of stratum	Muld Mould	Rødjord Red soil	Rødjord	Humøs Moræne	Moræne
Dybde Depth	2—10 cm	20—40 cm	40—50 cm	50—70 cm	140—150 cm
SiO <sub>2</sub> . . . . .	0,07 %	0,20 %	0,15 %	0,10 %	0,12 %
Fe <sub>2</sub> O <sub>3</sub> . . . . .	1,22 -	1,12 -	0,96 -	0,33 -	0,52 -
Al <sub>2</sub> O <sub>3</sub> . . . . .	0,90 -	1,06 -	1,10 -	0,76 -	0,31 -
Ialt... Total	2,20 %	2,38 %	2,21 %	1,19 %	0,95 %

Vi ser her i begge disse ikke podsolerede Profiler en ganske jævn Fordeling af de uorganiske Kolloider i de øverste Lag, i indtil c. 50 cm Dybde, og derefter en jævn Aftagen mod større Dybder.

I en Bøgeskov i Småland med begyndende Podsolering (Profil 3) fandtes følgende Fordeling af de uorganiske Kolloider:

**Beech forest soil with incipient podsolisation. Småland, Sweden (Tamm & Lundblad).**

Jordlagets Art Nature of stratum	Blegjord Leached soil	Brunjord Brown soil	Brunjord	Moræne Moraine	Gleistriber Stripes of glei
Dybde Depth	7—8 cm	8—21 cm	31—46 cm	75 cm	60—70 cm
SiO <sub>2</sub> . . . . .	0,03 %	0,03 %	0,25 %	0,07 %	0,11 %
Fe <sub>2</sub> O <sub>3</sub> . . . . .	0,52 -	0,87 -	0,76 -	0,08 -	1,51 -
Al <sub>2</sub> O <sub>3</sub> . . . . .	0,46 -	0,64 -	1,41 -	0,18 -	0,67 -
Ialt... Total	1,01 %	1,54 %	2,42 %	0,33 %	2,29 %

Her ses begyndende Udvaskning i de øverste Lag (Bleg-jorden) og en svag Ophobing i de dybere Lag indtil c. 50 cm,

derefter igen en stærk Aftagen i Undergrunden (Morænen) med ny Ophobning i Gleistriber (Grundvandsal), særlig af Jærnhydroksyd.

Denne uligeartede Fordeling bliver imidlertid endnu mere udpræget i følgende tre typisk podsolerede Jorder:

Blandet Naaletræsskov (Gran og Fyr) i  
Småland (Profil 5).

Mixed forest (spruce and pine) soil. Småland, Sweden (Tamm & Lundblad).

Jordlagets Art Nature of stratum	Blegsand Leached sand	Rødjord Red soil	Rødjord	Moræne Moraine	Moræne	Gleistriber Stripes of glei
Dybde Depth	13—16 cm	20—30 cm	30—40 cm	50—60 cm	120 cm	60—70 cm
SiO <sub>2</sub> .....	0,06 %	0,52 %	0,64 %	0,43 %	0,12 %	0,11 %
Fe <sub>2</sub> O <sub>3</sub> .....	0,38 -	0,98 -	0,65 -	0,28 -	0,31 -	1,36 -
Al <sub>2</sub> O <sub>3</sub> .....	0,49 -	2,36 -	2,35 -	1,43 -	0,19 -	0,69 -
Ialt... Total	0,93 %	3,86 %	3,64 %	2,14 %	0,62 %	2,16 %

Granskov med indblandet Fyr i Jämtland (Profil 8).

Spruce forest with intermixed pine. Jämtland, Sweden  
(Tamm & Lundblad).

Jordlagets Art Nature of stratum	Blegjord Leached soil	Rødjord Red soil	Undergrund Subsoil
Dybde Depth	5—13 cm	13—23 cm	50 cm
SiO <sub>2</sub> .....	0,09 %	0,49 %	0,18 %
Fe <sub>2</sub> O <sub>3</sub> .....	0,20 -	1,24 -	0,62 -
Al <sub>2</sub> O <sub>3</sub> .....	0,31 -	1,73 -	0,68 -
Ialt... Total	0,60 %	3,46 %	1,48 %

Sammenlignes nu disse Resultater med de af mig fundne, faas en meget smuk Overensstemmelse i Hovedtrækkene. Af mine Hovedtabeller har jeg udregnet Gennemsnitstal for

Gammel degenereret Granskov i Norrbotten ved  
Piteå (Profil 9).

Old degenerated spruce forest. Piteå, Sweden (Tamm & Lundblad).

Jordlagets Art Nature of stratum	Blegjord Leached soil	Al Hardpan	Al	Undergrund Subsoil
Dybde Depth	10—30 cm	30—45 cm	45—75 cm	90—100 cm
SiO <sub>2</sub> . . . . .	0,03 %	0,09 %	0,33 %	0,13 %
Fe <sub>2</sub> O <sub>3</sub> . . . . .	0,43 -	1,42 -	0,70 -	0,41 -
Al <sub>2</sub> O <sub>3</sub> . . . . .	0,18 -	0,37 -	1,31 -	0,61 -
Ialt . . . . .	0,64 %	1,88 %	2,34 %	1,15 %
Total				

hver af de forskellige Bonitetsklasser i Mangehøje Plantage og desuden af alle Tallene i Skovsende Plantage, der praktisk talt hører til én Bonitetskasse. Men da Jordprøverne fra de forskellige Profilers 4 Horionter ikke altid er tagne i samme Dybde, kan Angivelsen af denne jo ikke udtrykkes ved et nøjagtigt Gennemsnitsstal, idet Alen har ligget i ret varierende Dybder.

Mangehøje Plantage (plantation). I. Bonitetsklasse (quality). Profilerne (profiles) 10, 11 og 12.

Average content of inorganic colloids.

Jordlagets Art Nature of stratum	Lyngmor + Blegsand Raw humus + leached sand	Alen Hardpan	Laget under Alen Layer under hardpan	Under- grunden Subsoil
Dybde Depth	c. 0—20 cm	c. 20—40 cm	c. 40—60 cm	c. 60—80 cm
SiO <sub>2</sub> . . . . .	0,05 %	0,17 %	0,09 %	0,17 %
Fe <sub>2</sub> O <sub>3</sub> . . . . .	0,29 -	0,73 -	0,25 -	0,09 -
Al <sub>2</sub> O <sub>3</sub> . . . . .	0,39 -	0,51 -	0,57 -	0,16 -
Ialt . . . . .	0,73 %	1,41 %	0,91 %	0,42 %
Total				

Uddrages af de paagældende 3 Profiler den mest muldagtige, Profil 10, der helt mangler Al, viser den i 3 Dybder:

**Average content of inorganic colloids. Mouldlike profile (No. 10) in  
Mangehøje Plantation.**

Jordlagets Art Nature of stratum	Muld lignende Overgrund Mouldlike upper soil	Laget herunder Next layer	Under- grunden Subsoil
Dybde Depth	0—25 cm	25—30 cm	50—70 cm
SiO <sub>2</sub> . . . . .	0,05 %	0,13 %	0,09 %
Fe <sub>2</sub> O <sub>3</sub> . . . . .	0,44 -	0,66 -	0,12 -
Al <sub>2</sub> O <sub>3</sub> . . . . .	0,87 -	0,49 -	0,12 -
Ialt . . . . .	1,36 %	1,28 %	0,33 %
Total			

**Mangehøje Plantage. II. Bonitetsklasse.  
Profilerne 8 og 9.**

**Average content of inorganic colloids.**

Jordlagets Art Nature of stratum	Lyngmor + Blegsand Raw humus + leached sand	Alen Hardpan	Laget under Alen Layer under hardpan	Under- grunden Subsoil
Dybde Depth	c. 0—20 cm	c. 20—40 cm	c. 40—60 cm	c. 60—80 cm
SiO <sub>2</sub> . . . . .	0,06 %	0,07 %	0,12 %	0,08 %
Fe <sub>2</sub> O <sub>3</sub> . . . . .	0,24 -	2,21 -	0,31 -	0,07 -
Al <sub>2</sub> O <sub>3</sub> . . . . .	0,22 -	1,22 -	0,57 -	0,11 -
Ialt . . . . .	0,52 %	3,50 %	1,00 %	0,26 %
Total				

**Mangehøje Plantage. III. Bonitetsklasse.  
Profilerne 13, 14, 2, 4, 5, 6 og 7,  
Average content of inorganic colloids.**

Jordlagets Art Nature of stratum	Lyngmor + Blegsand Raw humus + leached sand	Alen Hardpan	Laget under Alen Layer under hardpan	Under- grunden Subsoil
Dybde Depth	c. 0—20 cm	c. 20—40 cm	c. 40—60 cm	c. 60—80 cm
SiO <sub>2</sub> . . . . .	0,06 %	0,11 %	0,13 %	0,09 %
Fe <sub>2</sub> O <sub>3</sub> . . . . .	0,07 -	1,37 -	0,18 -	0,10 -
Al <sub>2</sub> O <sub>3</sub> . . . . .	0,07 -	1,60 -	0,47 -	0,21 -
Ialt . . . . .	0,20 %	3,08 %	0,78 %	0,40 %
Total				

Skovsende Plantage. Profilerne 1—10.  
Average content of inorganic colloids.

Jordlagets Art Nature of stratum	Lyngmor + Blegsand Raw humus + leached sand	Alen Hardpan	Laget under Alen Layer under hardpan	Under- grundens Subsoil
Dybde Depth	c. 0—20 cm	c. 20—40 cm	c. 40—60 cm	c. 60—80 cm
SiO <sub>2</sub> . . . . .	0,07 %	0,14 %	0,14 %	0,15 %
Fe <sub>2</sub> O <sub>3</sub> . . . . .	0,11 -	1,44 -	0,25 -	0,15 -
Al <sub>2</sub> O <sub>3</sub> . . . . .	0,10 -	1,02 -	0,48 -	0,33 -
Ialt . . . . .	0,28 %	2,60 %	0,87 %	0,63 %
Total				

I alle de her anførte Sammenstillinger synes Kiselsyren at indtage en underordnet Plads i Forhold til de to andre Kolloider. Men dette Billede forskydes betydelig, hvis alle tre Kolloider omregnes til Molekularprocenter af det samlede uorganiske Kolloidindhold, idet Kiselsyren har en saa meget lavere Molekularvægt ( $\text{SiO}_2 = 60,4$ ) end Aluminiumhydroksyd ( $\text{Al}_2\text{O}_3 = 102,2$ ) og Jærnhydroksyd ( $\text{Fe}_2\text{O}_3 = 159,8$ ). Dette fremgaar af nedenstaaende Sammenstillinger, hvor der til de enkelte Kolloiders Mængde i Vægtprocent af den samlede Jordmængde er føjet dels deres Vægtprocent, dels deres Molekularprocent af det samlede Kolloidindhold (se Tab. S. 117—120):

Ved denne Opstilling kommer Kiselsyrens Betydning i det samlede Kolloidkompleks mere til sin Ret, og Billedet af Fordelingen af alle 3 Kolloider bliver ogsaa et andet, naar deres Mængder udtrykkes i Molekularprocent af alle Kolloider. Da der ikke kan opstilles nogen Molekularvægt for »Humus«stofferne, der jo udgør en betydelig Del af den samlede Jordmængde (i alt Falt i visse Horionter), har en Molekularprocent af alle Kolloider i Jorden naturligvis ikke kunnet udregnes.

Mangehøje. I. Bonitetsklasse.  
Content of inorganic colloids. Quality.

		Af hele Jordmængden Of the total soil mass	Af det samlede uorg. Kolloidindhold Of the total inorganic colloid content	
Horizont	Kolloid	Vægt-procent p. c. of weight	Vægt-procent p. c. of weight	Molekular-procent Molecular percentage
A <sub>1</sub> —A <sub>2</sub>	SiO <sub>2</sub> .....	0,05	6,9	12,8
	Al <sub>2</sub> O <sub>3</sub> .....	0,39	53,4	59,1
	Fe <sub>2</sub> O <sub>3</sub> .....	0,29	39,7	28,1
	Sum ...	0,73	100,0	100,0
A <sub>3</sub> —B <sub>1</sub>	SiO <sub>2</sub> .....	0,17	12,1	22,8
	Al <sub>2</sub> O <sub>3</sub> .....	0,51	30,2	40,3
	Fe <sub>2</sub> O <sub>3</sub> .....	0,73	51,8	36,9
	Sum ...	1,41	100,1	100,0
B <sub>2</sub>	SiO <sub>2</sub> .....	0,09	9,9	17,3
	Al <sub>2</sub> O <sub>3</sub> .....	0,57	62,6	64,6
	Fe <sub>2</sub> O <sub>3</sub> .....	0,25	27,5	18,1
	Sum ...	0,91	100,0	100,0
C	SiO <sub>2</sub> .....	0,17	40,5	57,0
	Al <sub>2</sub> O <sub>3</sub> .....	0,16	38,1	31,7
	Fe <sub>2</sub> O <sub>3</sub> .....	0,09	21,4	11,4
	Sum ... Total	0,42	100,0	100,1

De i Tabellerne V—VII anførte Kolloidbestemmelser, der ikke er medtagne i de foran nævnte Gennemsnitsberegninger, men som er udførte i hver af 5 skarpt adskilte forskellige Horizonter, bekræfter ogsaa smukt de netop udregnede Resultater. Vi ser saaledes ogsaa her en væsentlig anden Fordeling af Kolloiderne i den kun svagt podsolerede, muldagtige Profil 10a fra Mangehøje, der ligger ganske nær ved Profil 10

**Mangehøje. II. Bonitetsklasse.**  
Content of inorganic colloids.

		Af hele Jordmængden Of the total soil mass	Af det samlede uorg. Kolloidindhold Of the total inorganic colloid content	
Horizont	Kolloid	Vægt-procent p. c. of weight	Vægt-procent p. c. of weight	Molekularprocent Molecular percentage
A <sub>1</sub> —A <sub>2</sub>	SiO <sub>2</sub> . . . . .	0,06	11,5	21,3
	Al <sub>2</sub> O <sub>3</sub> . . . . .	0,22	42,3	46,4
	Fe <sub>2</sub> O <sub>3</sub> . . . . .	0,24	46,2	32,3
	Sum . . .	0,52	100,0	100,0
A <sub>3</sub> —B <sub>1</sub>	SiO <sub>2</sub> . . . . .	0,07	2,0	4,3
	Al <sub>2</sub> O <sub>3</sub> . . . . .	1,22	35,0	44,5
	Fe <sub>2</sub> O <sub>3</sub> . . . . .	2,21	63,1	51,2
	Sum . . .	3,50	100,1	100,0
B <sub>2</sub>	SiO <sub>2</sub> . . . . .	0,12	12,0	20,9
	Al <sub>2</sub> O <sub>3</sub> . . . . .	0,57	57,0	58,7
	Fe <sub>2</sub> O <sub>3</sub> . . . . .	0,31	31,0	20,3
	Sum . . .	1,00	100,0	99,9
C	SiO <sub>2</sub> . . . . .	0,08	30,8	46,7
	Al <sub>2</sub> O <sub>3</sub> . . . . .	0,11	42,3	37,9
	Fe <sub>2</sub> O <sub>3</sub> . . . . .	0,07	27,0	15,4
	Sum . . .	0,26	100,1	100,0
	Total			

(Hovedtabel I). Og vi ser tillige et yderst ringe Kolloidindhold, der endda kun bestaar af Kiselsyre, i Blegsandslaget, som her ikke har været blandet med Lyngmoren, i alle tre Profiler. I de to af disse (Mangehøje 10 a og Skovsende) er der langt mere af Kolloider, særlig af Jærn, i Horizont A<sub>3</sub> (Tørvealen) end i Horizont B<sub>1</sub> (den gulbrune Al). Profil 6 a fra Mangehøje viser det omvendte, men her er der i det hele taget, i alle Horionter,

## Mangehøje. III. Bonitetsklasse.

Content of inorganic colloids.

		Af hele Jordmængden Of the total soil mass	Af det samlede uorg. Kolloidindhold Of the total inorganic colloid content	
Horizont	Kolloid	Vægt-procent p. c. of weight	Vægt-procent p. c. of weight	Molekular-procent Molecular percentage
A <sub>1</sub> —A <sub>2</sub>	SiO <sub>2</sub> .....	0,06	30,0	47,0
	Al <sub>2</sub> O <sub>3</sub> .....	0,07	35,0	32,4
	Fe <sub>2</sub> O <sub>3</sub> .....	0,07	35,0	20,6
	Sum... .	0,20	100,0	100,0
A <sub>3</sub> —B <sub>1</sub>	SiO <sub>2</sub> .....	0,11	3,6	7,1
	Al <sub>2</sub> O <sub>3</sub> .....	1,60	51,9	60,1
	Fe <sub>2</sub> O <sub>3</sub> .....	1,37	44,5	32,8
	Sum... .	3,08	100,0	100,0
B <sub>2</sub>	SiO <sub>2</sub> .....	0,13	16,7	27,4
	Al <sub>2</sub> O <sub>3</sub> .....	0,47	60,2	58,3
	Fe <sub>2</sub> O <sub>3</sub> .....	0,18	23,1	14,3
	Sum... .	0,78	100,1	100,0
C	SiO <sub>2</sub> .....	0,09	22,5	35,8
	Al <sub>2</sub> O <sub>3</sub> .....	0,21	52,5	49,2
	Fe <sub>2</sub> O <sub>3</sub> .....	0,10	25,0	14,9
	Sum... . Total	0,40	100,0	99,9

fundet et paafaldende ringe Kolloidindhold, hvilket kan forklares derudfra, at denne Profil var meget stenet, ligesom Stenenes Fordeling igen kan have bevirket det afvigende Forhold i Forskellen mellem Horionterne A<sub>3</sub> og B<sub>1</sub>.

Saa at sige alle mine Profiler viser det samme som TAMM og LUNDBLAD samt flere andre Forskere (GLINKA, FROSTERUS m. fl.) har fundet, at Jærnhydroksydet udfældes førend Aluminiumhydroksyd og Kiselsyre,

Skovsende.  
Content of inorganic colloids.

		Af hele Jord-mængden Of the total soil mass	Af det samlede uorg. Kolloid-indhold Of the total inorganic colloid content	
Horizont	Kolloid	Vægt-procent p. c. of weight	Vægt-procent p. c. of weight	Molekular-procent Molecular percentage
A <sub>1</sub> —A <sub>2</sub>	SiO <sub>2</sub> .....	0,07	25,0	41,1
	Al <sub>2</sub> O <sub>3</sub> .....	0,10	35,7	34,7
	Fe <sub>2</sub> O <sub>3</sub> .....	0,11	39,3	24,3
	Sum... .	0,28	100,0	100,1
A <sub>3</sub> —B <sub>1</sub>	SiO <sub>2</sub> .....	0,14	5,4	11,0
	Al <sub>2</sub> O <sub>3</sub> .....	1,02	39,2	46,9
	Fe <sub>2</sub> O <sub>3</sub> .....	1,44	55,4	42,1
	Sum... .	2,60	100,0	100,0
B <sub>2</sub>	SiO <sub>2</sub> .....	0,14	16,1	27,1
	Al <sub>2</sub> O <sub>3</sub> .....	0,48	55,2	54,8
	Fe <sub>2</sub> O <sub>3</sub> .....	0,25	28,7	18,2
	Sum... .	0,87	100,0	100,1
C	SiO <sub>2</sub> .....	0,15	23,8	37,4
	Al <sub>2</sub> O <sub>3</sub> .....	0,33	52,4	48,6
	Fe <sub>2</sub> O <sub>3</sub> .....	0,15	23,8	14,0
	Sum... . Total	0,63	100,0	100,0

idet en forholdsvis langt større Del af det første holdes tilbage i Alen og allerede i Tørvealen (A<sub>3</sub>-Horizonten). Naar der igen i Gleistriber opträder store Mængder Jærnhydroksyd, er dette tilført nedefra med Grundvandet og skyldes ikke en Udludning fra de øverste Lag af A-Horizonten. Aluminiumhydroksyd og Kiselsyre trænger noget dybere ned, den sidste findes endog sædvanligvis i omtrent samme Mængde i de forskellige Horizonter.

Alt i alt bekraeftter mine Analyser TAMMS og LUNDBLADES Fund: at de uorganiske Kolloiders Fordeling i de forskellige Horizonter bliver et fintmærkende Udtryk for Podsoleringsgraden.

Udtrykkes Resultaterne af Kolloidbestemmelserne (i Vægtprocent af den samlede Jordmængde) for hver enkelt Profil grafisk, som sket paa Fig. 11 og 12, viser det sig, at Kurvene for de 3 Profiler fra Mangehøje (10, 11 og 12), der er konstruerede for I. Bonitetsklasse, har et helt andet Forløb end de øvrige, og at de falder meget nær sammen med de af LUNDBLADE konstruerede Kurver for Muldjorden i svenske Bøgeskove, ligesom de øvrige af mine Kurver for Mangehøje har samme karakteristiske Form som LUNDBLADE Kurver for degenererede Skovjorder eller udprægede Podsoljorder. To af mine Kurver for Mangehøje II. Bonitetsklasse (8 og 9) viser vel afgjort Podsolering, men Toppunkterne er forskudte nærmere mod Overfladen, og i Lagene under Alen er der ogsaa forholdsvis større Mængder af Kolloider end i de fleste af de stærkt podsolerede Profiler. Disse to Kurver dækker da ogsaa over min II. Bonitetsklasse, eller hvad jeg har kaldt middel-podsolerede Jorder. For den tredje Gruppe, III. Bonitetsklasse, eller de stærkt podsolerede Profiler i Mangehøje (13, 14, 2, 4, 5, 6 og 7) viser Kurverne ganske ringe Mængder af Kolloider i de øverste Lag, en sterk Ophobning i de forholdsvis dybt liggende Allag og derefter et brat Fald mod de endnn dybere liggende Lag.

Kurverne for Skovsende Profilerne har næsten alle samme Form som de, der udtrykker den stærkeste Podsolering i Mangehøje. Kun Kurverne for Profil 8 ligner Kurverne for den svageste Podsolering i Mangehøje. Da Alen i Skovsende mange Steder ligger i mindre Dybder end i Mangehøje, er

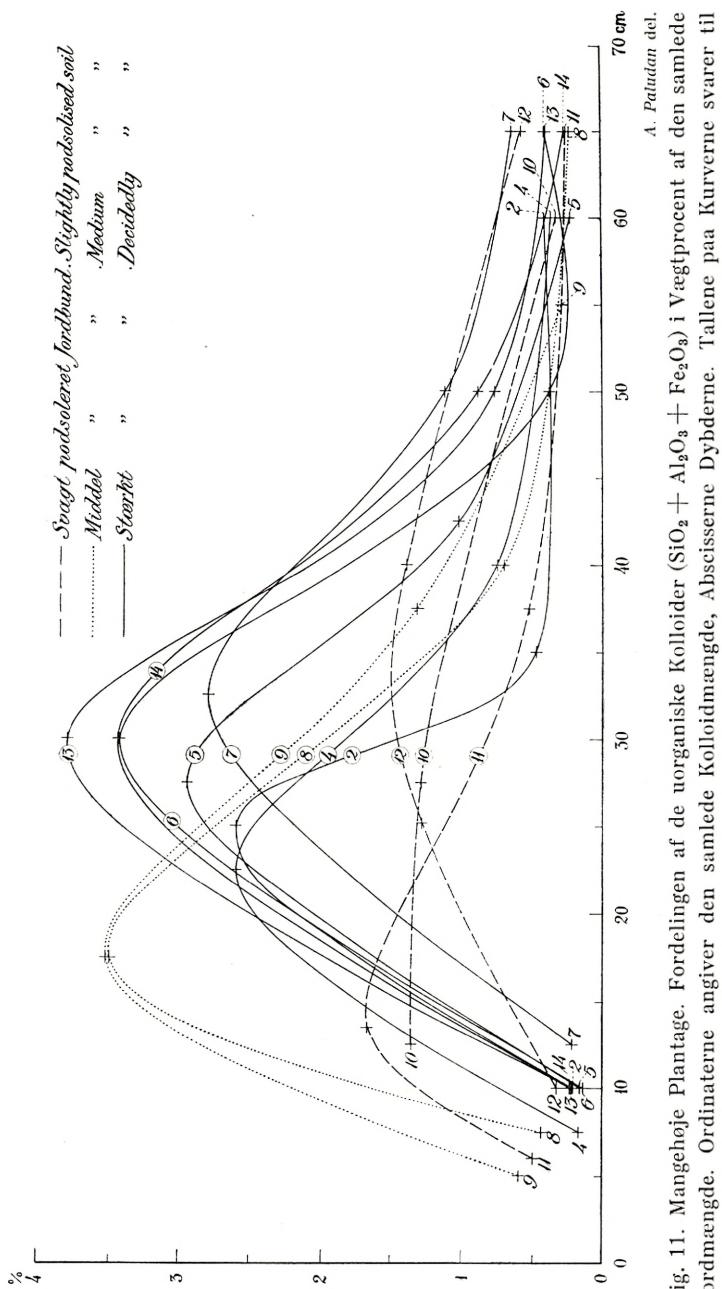


Fig. 11. Mangehøje Plantage. Fordelingen af de uorganiske Kolloider ( $\text{SiO}_2 + \text{Al}_2\text{O}_3 + \text{Fe}_2\text{O}_3$ ) i Vægtprocent af den samlede Jordmængde. Ordinaterne angiver den samlede Kolloidmængde, Abscisserne Dybderne. Tallene på Kurverne svarer til Profilnumrene.

Mangehøje Plantation. Distribution of the inorganic colloid complex ( $\text{SiO}_2 + \text{Al}_2\text{O}_3 + \text{Fe}_2\text{O}_3$ ) in weight percent of the total soil mass. The ordinates indicate the total amount of colloids, the abscissa the depths. The figures on the curves correspond to the numbers of the profiles.

A. Pahudan del.

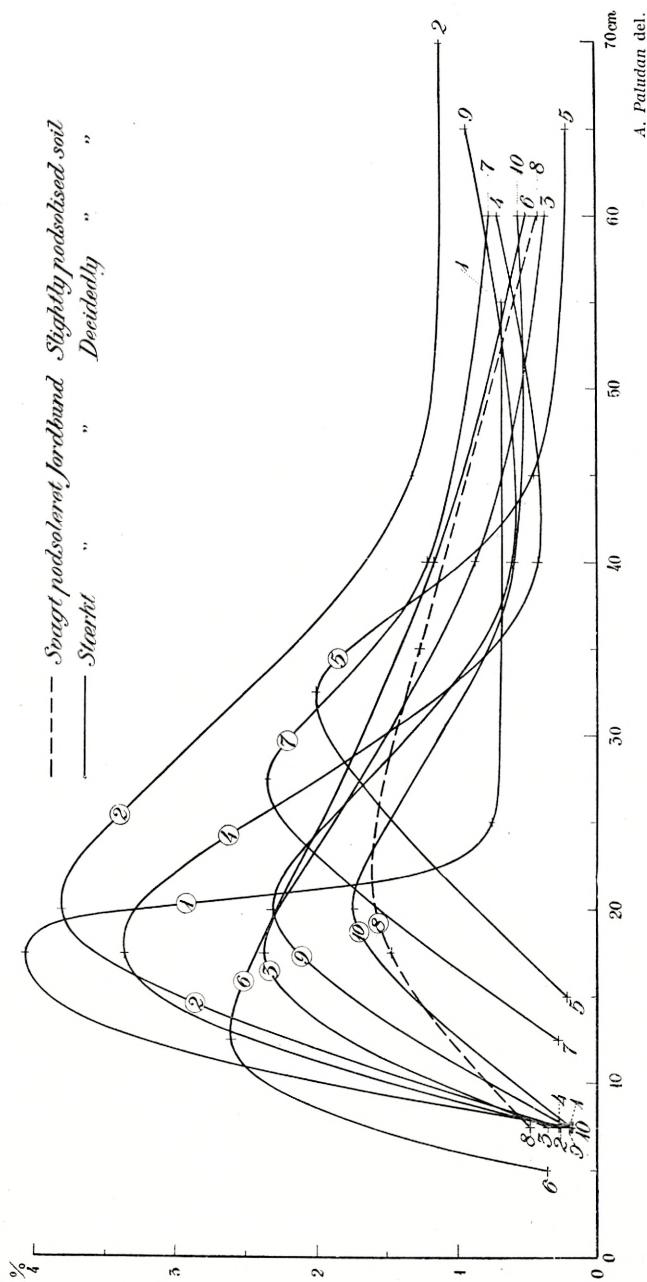
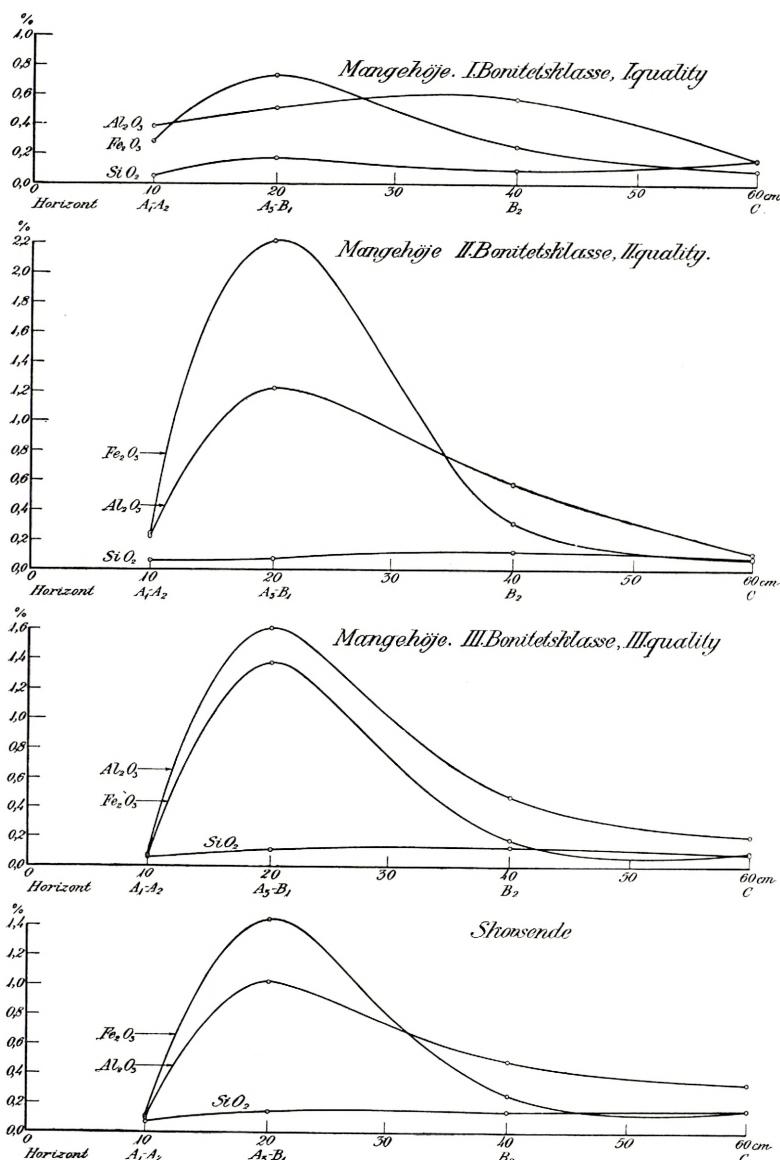


Fig. 12. Skovsende Plantage. Fordelingen af de uorganiske Kolloider ( $\text{SiO}_2 + \text{Al}_2\text{O}_3 + \text{Fe}_2\text{O}_3$ ) i Vægtprocent af den samlede Jordmengde. Se øvrigt Fig. 11.

Skovsende Plantation. Distribution of the inorganic colloid complex ( $\text{SiO}_2 + \text{Al}_2\text{O}_3 + \text{Fe}_2\text{O}_3$ ) in weight percent of the total soil mass. Cfr. fig. 11.



A. Paludan del.

Fig. 13. Kurver, der udtrykker Gennemsnitstal af de enkelte uorganiske Kolloider Fordeling i Vægtprocent af den samlede Jordmængde.  
Curves showing the average figures of the distribution of the separate inorganic colloids in weight percent of the total soil mass.

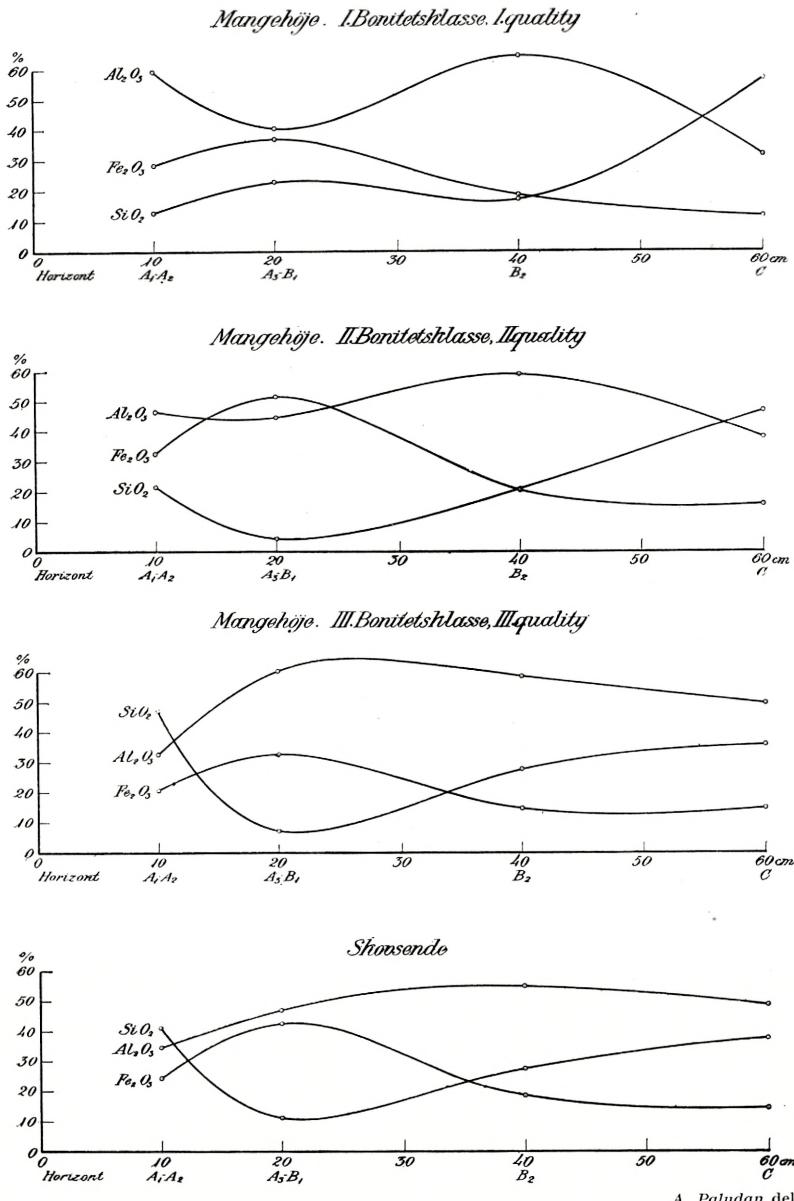


Fig. 14. Kurver, der udtrykker den indbyrdes Fordeling af de enkelte Kolloider i Molekularprocent af den samlede Kolloidmængde.  
 Curves showing the mutual distribution of the separate colloids in molecular percent of the total amount of colloids.

A. Paludan del.

Toppunkterne for de tilsvarende Kurver ogsaa forskudte henimod Overfladen. Men for alle Skovsende-Kurvernes Vedkommende (undtagen Profil 8) ligesom for de stærkest podsolerede Profilers Vedkommende i Mangehøje er det karakteristisk, at de begynder meget nær ved Abscisseaksen eller at Indholdet af uorganiske Kolloider i Lyngmor + Blegsands-Laget kun er meget ringe.

I Fig. 13 er fremstillet Kurver som Udtryk for Gennemsnitstal af de enkelte uorganiske Kolloiders indbyrdes Fordeling i Vægtprocent af den samlede Jordmængde. Den grafiske Fremstilling af den indbyrdes Fordeling efter Molekularprocent af den samlede Kolloidmængde i de forskellige Horizonter, som er givet i Fig. 14, viser et noget andet Billede end Kurverne i Fig. 13. Men den bekräfter forøvrigt paa det smukkeste, at Jærnhydrokset altid udfældes hurtigere end de andre to Kolloider, medens Kiselsyren optræder i relativt større Mængder i de dybere Horizonter.

Sammenholdes disse Resultater med Beskrivelserne af de enkelte Profiler (se S. 27 ff.), vil man se, at hvor der ingen udpræget Aldannelse findes, er de uorganiske Kolloider mere jævnt fordelte gennem hele Profilet saavel i de øvre som i de dybere Lag, medens den hårde Al ligesom har opsuget i sig og udfældet som Geler — der har gjort en videre Nedtrængning saare vanskelig — den allerstørste Del af det samlede Kolloidkompleks. Dette gælder forøvrigt ogsaa de organiske Kolloider, repræsenterede af Humusstofferne (se Tab. I-VII).

Det kunde synes dristigt og uforsvarligt af et saa forholdsvis begrænset Analysemateriale at drage videregaaende, almengyldige Slutninger om Kolloidernes Fordeling i de forskellige Horizonter som Kriterium paa Jordbundens

Bonitet. Og de to Spørgsmaal rejser sig da straks: 1) om Materialet er tilstrækkeligt til at bevise et lovmæssigt Forhold mellem Kolloidfordelingen og Podsoleringsgraden, og 2) om Kolloidkomplekset virkelig er saa værdifuldt et Jordbundsmateriale, at det kan henregnes til de afgørende Frugtbarhedsfaktorer. Hvert af disse Spørgsmaal skal da i Korthed behandles for sig.

Hvad det første Spørgsmaal angaar, saa foreligger der jo i Litteraturen en Række ældre Bestemmelser, vel ikke af Kolloidindholdets, men i hvert Fald af Sesquioksydernes (Aluminium- og Jærnilters) Fordeling i podsolerede og ikke-podsolerede Jorder, fra TUXENS, RAMANNS, FROSTERUS', AARNIO's og flere Forfatteres Haand (se tidligere citerede Arbejder af disse, bl. a. S. 80). En væsentlig Del af disse Forbindelser har ganske sikkert været kolloidale Hydroksyder. Men en særlig Vægt lægger jeg paa TAMMS og LUNDBLADE'S Bestemmelser af de paagældende 3 Kolloider, der saa smukt viser, hvorledes Fordelingen ganske lovmæssig varierer med Podsoleringsgraden, ikke blot hvor en oprindelig Muld- eller Brunjord degenererer til Podsol, men ogsaa, hvor denne regenererer til Muld eller til Brunjord, saa snart der begynner en hurtigere Omsætning (Formuldning) af Raahumusen, og Regnorme (og andre Dyr) bringer dybere liggende Jordbestanddele med større Kolloidindhold op til Overfladen. Samtidig med denne mekaniske Blanding kommer da ogsaa en Nydannelse af Kolloider i Stand gennem en hurtigere hydrolytisk Forvitring. Og da endelig mine Undersøgelser ~~uden~~ Afvigelser i det store og hele bekræfter TAMMS og LUNDBLADE'S Resultater, skønt de er udførte paa et i geologisk Henseende meget forskelligt Jordbundsmateriale, er der ~~uden~~ efter min Opfattelse ingen Grund til at tvivle om, at vi virkelig her staar overfor en almennyldig Regel for

de faste, naturlige Jordbundstyper, der er fremherskende under kolde og koldt tempererede, humide Klimaregioner. At meget fugtige Tundra- eller Mosejorder ligesom de dyrkede, af Menneskehaand behandlede, Jorder kan forholde sig anderledes, siger sig selv, men ogsaa for Vurderingen af disse vil sikkert Bestemmelsen af det uorganiske Kolloidkompleks' Mængde og Fordeling kunne have Værdi. Det er dog naturligvis i høj Grad ønskeligt at faa indført en langt større Mængde Analyser af den Art til yderligere Belysning af Spørgsmaalet. Og da disse Bestemmelser i sig selv er saa vigtige for Bedømmelsen af en Jordbunds Bonitet, er det ikke blot min Hensigt at lade dem indgaa som et fast Led i alle mine indgaaende Analyser af naturlig Jordbund (Hede- og Skovjord), men jeg opfordrer ogsaa Kolleger til at gøre det samme.

Om Kolloidernes Betydning i Almindelighed som Substrat for Adsorption og Absorption af Vand og forskellige Baser, der tjener som Plantenæringsstoffer, er der allerede i Korthed gjort Rede i Indledningen til dette Afsnit, og det er ogsaa her fremhævet, at det ikke blot er de uorganiske, men ogsaa de organiske Kolloider, der spiller denne Rolle. Som oftest overgaar de organiske Kolloider i de her behandlede Jorder endog de uorganiske i Mængde og faar da en tilsvarende større Betydning. Men Humusstofferne forsvinder jo efterhaanden ved det organiske Stofs Mineralisering, og dermed formindskes denne Del af Kolloidkomplekset i tilsvarende Grad. Det uorganiske Gelkompleks har derimod, selv om det maaske ogsaa ved Peptisation lejlighedsvis kan blive Genstand for Udludning<sup>1</sup>, en mere varig Karakter og udgør i Virkeligheden et betydeligt Indhold af leragtige Bestanddele (den kombinerede Gel af

<sup>1</sup> Se RICH. ZSIGMONDY: Kolloidchemie I. p. 175. V. Aufl. 1925.

Kiselsyre og Aluminiumhydroksyd). De Hedejorder, som ellers har været betragtede som yderst fattige Sandjorder, maa herefter ses under en anden Synsvinkel, som indeholdende ret betydelige Mængder af det samme Materiale som de frugtbare Lerjorder. Men naar Hede-Sandjorden dog har en helt anden Konsistens end Lerjorden, hænger dette sammen med, at de kolloidale Stoffer i de første er udfældede som tynde Hinder uden om Sandkornene (faste, kantede Kvartspartikler) og derfor ikke giver samme fysiske, plastiske Struktur som en typisk Lerjord. De forsvinder da heller ikke mellem de fineste Fraktioner ved en Slemningsanalyse, (idet de ogsaa klæber ved de større Sandkorns Overflade), saa en saadan giver ikke Oplysninger om det samlede Kolloidindhold.

Utvivlsomt spiller de uorganiske Kolloider en meget vigtig Rolle ved den Base-(og Syre-)udveksling, som finder Sted i den dyrkede Jord, især naar denne tilføres de almindelige Plantenæringsstoffer som Gødning. I de fattige Hedejorder vil der uden Gødningstilførsel praktisk talt ikke foregaa anden Baseudveksling end den, der forårsages ved Absorption eller Adsorption<sup>1</sup> af den Ammoniak, som frigøres ved kvælstofholdige Humusstoffers Nedbrydning. Thiden Mængde af Baser, som Kalk, Magnesia, Kali og Natron, der frigøres ved Forvitring, er ganske forsvindende. Men naar disse Jorder kalkes eller gödes med almindelige Gødningssalte (i givet Tilfælde ogsaa Naturgødning), er det af største Vigtighed, at der findes et betydeligt, absorptivt Kolloidkompleks, som er i Stand til at fastholde de tilførte

<sup>1</sup> Der hersker endnu en hel Del Uenighed om, hvorvidt Basebindingen sker ved en fysisk Adsorption eller kemisk Absorption. Sandsynligvis finder begge Dele Sted, og dette maa underforstaas, naar kun det ene af disse Udtryk bruges. Se GEORG WIEGNER: Boden und Bodenbildung in kolloidchemischen Betrachtung. 1924.

Næringsstoffer. Her bindes vel Kalken væsentlig til Humuskolloiderne, der ved den derved indtrædende Reaktionsændring henimod Neutralpunktet bliver Genstand for livligere Nedbrydning, men Kalken kan jo ligesom andre Baseioner ogsaa indtræde i Zeolitkomplekset, og den kan endelig igen udveksles med andre værdifulde Kationer. Ved denne Baseabsorption frigøres ganske vist de skadelige Brint-, Aluminium- (og Jærn)ioner. Men de frigjorte Brintioner kan dels adsorberes, dels forene sig med Hydroksylierne til Vand og derved uskadeliggøres. Og Aluminium- og Jærnionerne udfældes let i Gelform ved Tilstedeværelsen af forskellige Anioner som Ssovlsyre og Fosforsyre, allerede ved  $P_H$ -Værdier, der ligger betydelig under de Reaktions-tal, der er gældende for Hedejorder<sup>1</sup>.

Af de vigtige Plantenæringsstoffer bindes særlig kraftigt Kalium-, Ammonium- og Fosforsyreioner, i anden Række Calcium-, Magnesium- og Ssovlsyreioner, medens Nitrationer og de forøvrigt i Regelen skadelige Chlorioner ikke holdes tilbage, men udvaskes med Regnvandet.

En Hedejord med et kendeligt Kolloidindhold, saaledes som de stærkt podsolerede Former netop har, vil derfor, hvis den underkastes en Bearbejdning, hvorunder Allagenes store Kolloidindhold blandes op i de øvre Lag og helst sammen med Lyngskjoldens »Humus« og tilført Kalk eller Mergel, ikke være at betragte som en almindelig fattig Sandjord. Den kan tværtimod ved Tilførsel af Gødning og den rette mekaniske Bearbejdning komme til at rangere med lette Muldjorder og

<sup>1</sup> J. S. JOFFE and H. C. MC. LEAN: Colloidal Behaviour of Soil Fertility: IV. Anion Effect on the Precipitation Reactions and Degree of Dispersion of Aluminum and Iron Hydroxides. Soil Science. Vol. XXVI. 1928.

svagt lerholdige Mineraljorder, saa snart henholdsvis Humuskolloiderne og de leragtige Zeoliter er blevne absorptivt mættede med Baser, og de frigjorte Aluminium- og Jærnioner er udfældede af Fosforsyre.

Dette viser ogsaa Opdyrkningen af vore Hedejorder, idet de efterhaanden kan gøres brugbare for Dyrkningen af mere og mere kræsne Kulturplanter. Forstaaelsen heraf vindes imidlertid først, naar man har faaet Øje for de betydelige Mængder af Kolloider, som i Tidens Løb er ophobede i disse Jorder, og hvilken Værdi disse Kolloider har. Denne kan kort resumeres ved at nævne: 1) deres store vandholdende Evne (Hygroskopicitet), 2) deres Absorptionsevne overfor de vigtigste Plantenæringsstoffer og deres Evne til stadig Udveksling af disse, 3), for Humuskolloidernes Vedkommende, deres store Kvælstofindhold og endelig 4) deres ikke uvæsentlige Betydning som Stødpudestoffer.

Ud fra disse Kendsgerninger maa det da formentlig findes berettiget at tillægge Hedejordernes Kolloidindhold saa stor en Betydning, at deres samtidige Fattigdom paa alle andre vigtige Plantenæringsstoffer end netop Kvælstof træder i Baggrunden. Det er nemlig Kolloiderne, der giver Jordbunden de fysiske Egenskaber, som kan gøre den til et særdeles værdifuldt Substrat for Planteliv, idet de betinger en for dette tilstrækkelig Udnnyttelse af en klimatisk Faktor som Nedbøren (og Luftfugtigheden) i Egne, der ellers er stærkt utsatte for temporær Udtørring, og de giver Jordbunden Evne til at fastholde og forhindre fra Udvaskning de Plantenæringsstoffer, som Mennesket har i sin Magt kunstig at

tilføre Jorden. Det viser sig yderligere, at saadanne Jorder, ved en passende Reaktion, der kan reguleres ved Kalkning, og en passende Gennemluftning, der kan tilvejebringes ved mekanisk Bearbejdning og Afvanding, frembyder særdeles gunstige Betingelser for Nitrifikationen, idet de endog samtidig selv leverer Raamaterialet for Salpeterdannelsen i de Ammoniumforbindelser, der fraspaltes ved de kvælstofholdige Humusstoffers Nedbrydning. Og idet Ammoniumionen fastholdes ved Absorption af Kolloiderne, vil Nitratdannelsen, der ikke i nævneværdig Grad finder Sted i de kolde Vintermaaneder, i en dyrket Jord i Regelen ikke foregaa hurtigere, end at Kulturplanterne kan optage alt det friegjorte Nitrat, der jo ellers ikke absorberes og derfor let vilde kunne gaa til Spilde ved Udvaskning.

Ved Siden af det værdifulde Kolloidkompleks indeholder dog muligvis den raa Hedejord ofte Stoffer, der er skadelige for vore Kulturplanter. Hvilke disse Stoffer er, ved vi endnu ikke tilstrækkelig Besked om. Men Praktikernes Erfaringer gaar ud paa, at en raa Hedejord helst skal henligge skrælplojet i nogle Aar, før man med Held foretager en Undergrundsbehandling, og at denne sammen med en Kalkning eller Mergling ogsaa helst maa foretages et à to Aar, før den egentlige Dyrkning eller Beplantning finder Sted<sup>1</sup>. Fordi Jorden indeholder værdifulde Bestanddele som Kolloiderne og Kvælstoffet, er den altsaa ikke straks tjenlig til at tages ind til Dyrkning. Men den kan blive dette, naar de mulig skadelige Faktorer er fjernede, og jo længere den dyrkes, forudsat at den faar det nødvendige Tilskud af Kalk og Gødningsstoffer samt den rigtige

<sup>1</sup> Ifølge »Hedebrugets Opdyrkningsforsøg. I. Beretning om Forsøg med Hedens Udluftning og Bearbejdning«. Viborg 1928, skal man dog ved passende Bearbejdning og Kalkning kunne nøjes med en Udluftningstid paa  $1\frac{1}{2}$ —2 Aar uden Formindskning af Afgrøderne.

Bearbejdning, bliver den mere og mere frugtbar. Herunder bliver dens fysiske Struktur stadig bedre og bedre, de absorptivt umættede Kolloider bliver efterhaanden mættede, Mikrofloraen og Mikrofaunaen bliver rigere og rigere, og de »rigtige« Mikroorganismer indfinder sig. Ogsaa disse bidrager ligesom den forbedrede fysiske Struktur til, at Formuldnings- og Forvitringsprocesserne kommer rigtig i Gang. Og herunder samt ved stadig Tilførsel af nyt organisk Stof i Form af Rodrester, Bladaffald, døde Dyr o. l. vedligeholdes et passende Indhold af organisk Stof, og dannes der stadig nye Kolloider, dels organiske, dels uorganiske.

Men var der ikke paa Forhaand et Fond af Kolloider i Jorden, vilde en tilsvarende jævn Forbedring af den næppe være tænkelig. Det rene, kolloidfattige Blegsand, der ofte optræder i tykke Lag, eller Sand fra hævet Havbund, der ikke er blevet rigtig podsoleret, kan ikke sammenlignes i Dyrkningsværdi med den gamle, sandede Hede-bund, i hvilken alle Horizonter ved en Bearbejdning blandes sammen. Strandklitter af nylig opføjet Sand er ogsaa en yderst ringe Plantebund, i hvilken kun de mest nøjsomme Planter og saadanne, der ved et vidtforgrenet og dybt gaaende Rodsystem kan udnytte et stort Jordomraade og kan skaffe sig Vand fra større Dybder, kan trives. Gamle Klitter, i hvilke der er ophobet større Mængder ved Forvitring dannede Kolloider, er straks bedre Plantebund. Naar Indsande eller »Kytter« (d. v. s. Klitter, der har dannet sig inde i Landet ved Vindens Løsripen af en Hede-bund), ofte egner sig udmærket til Beplantning, kommer dette sikkert af, dels at en saadan Jordbund er stærkt for-vilret, dels at Vinden i Reglen ogsaa har medført dybere Lag, som Alen, med et stort Depot af Kolloider fra en i

Forvejen stærkt podsoleret Hedebund. Hvad der derimod efterlades paa det Sted, hvorfra Sandet er ført bort, et saakaldt »afføgent Sande«, der forekommer hyppig inde paa Jyllands Heder, er den uforvitrede Undergrund, C-Horizonten, der er yderst fattig paa Kolloider. En saadan Bund er da ofte næsten steril og hører til de Jorder, der er allervanskeligst at opdyrke. Lyngen vil ikke trives paa den, danner i hvert Fald ikke noget sammenhængende Tæppe, Jordoverfladen dækkes af Lavarter (Rensdyrlav) og Mosser (smaa Polytrichumarter o. a.), af Blomsterplanter kan der kun hist og her findes smaa Tuer af *Wein-gärtneria canescens*, og indplantede Bjærgfyr bliver ofte i Løbet af et Halvthundrede Aar kun til krybende, knæhøje Buske. Forsøg med denne Jordbundsform har nu vist, at naar man ved forskellige Indgreb først faar Forvitringen i Gang og noget organisk Stof indblandet i Jorden, indfinder der sig ogsaa en Mængde Blomsterplanter, og forskellige Træarter kan bringes i særdeles god Vækst paa den. Og dette hænger ganske sikkert sammen med, at der saa ogsaa dannes og ophobes Kolloider i Jorden.

Alt i alt synes det mig da, at vi i Bestemmelsen af en Hedejords Indhold af Kolloider og specielt af det uorganiske Koloidkompleks samt af dettes Fordeling i de forskellige Horizonter har et Middel, der aabner Muligheden for en Bonitering af denne Jord, som kan blive en nyttig Vejledning ved dens Benyttelse i Kulturøjemed. Er Jorden kun svagt podsoleret, hvilket ofte er Tilfældet i de yngre Hededannelser, men har et kendeligt Indhold af Kolloider jævnt fordelt i A- og B-Horizonterne, vil den være meget lettere tilgængelig for Opdyrkning og Beplantning, end

hvis den er stærkt podsoleret, med Udludning af Kolloiderne fra de øvre Lag og en stærk Op-hobning af dem i Allaget eller Rødjorden. Men ogsaa denne sidste Slags Jord vil dog ved den rette Behandling i Tidens Løb kunne blive værdifuld Kulturjord og desto bedre, jo større et Fond af Kolloider den i Forvejen rummer.

**De fuldstændige kemiske Analyser (Bausch-Analyserne).** Til nærmere Karakteristik af vore Hedejorder er der endelig udført en Række, ialt 15 fuldstændige kemiske Analyser, nemlig paa 5 forskellige, vel adskilte Horizonter fra 3 Profiler, de to i Mangehøje, den ene i Skovsende Plantage, hvis Resultater er sammenstillede i Tabellerne V—VII.

En Del af dette Analysemateriale er tidligere (S. 66—73) anvendt ved Drøftelsen af Spørgsmaalene om hygroskopisk bundet Vand i Forhold til »Humus« og uorganiske Kolloider, hvor det er sammenstillet med de i Hovedtabellerne I—IV opførte Tal, og S. 86—87 er ogsaa af Bausch-Analyserne fremdraget Jærnindholdet i Tørveal og den brune Al til Sammenligning mellem Bakkeø- og Hedefladeal.

Af det øvrige Talmateriale skal Opmærksomheden nu yderligere henledes paa følgende Træk i det Billedet af de paagældende Jorder, disse Tabeller giver:

1) Af den Kiselsyre, som ellers udgør den alt andet overvejende Bestanddel af Jorderne, er kun en meget ringe Del tilstede i kolloidal Tilstand<sup>1</sup>. Det er tydeligt nok, at Forvitringen af dette Materiale foregaar yderst langsomt, og Hovedmængden forbliver i ganske indifferent Tilstand i Form af forholdsvis

<sup>1</sup> Tager vi Kiselsyrens forholdsvis ringe Molekularvægt i Betragtning, indtager den dog i Forhold til de andre uorganiske Kolloider med en større Molekularvægt en ret betydelig Plads. (Se Tabellerne S. 117—120 og Fig. 14, S. 125).

større Sandkorn, der frembyder en relativt ringe Overflade og ikke har nogen nævneværdig adsorptiv Evne, uden for saa vidt de er overtrukne med kolloidale Gelhinder. Dette er kun for en ringe Del Tilfældet i A<sub>2</sub>-Horizonten (Blegsandet), i noget højere, men efter Boniteten vekslende, Grad i A<sub>1</sub>-Horizonten (Lyngmoren), derimod i betydelig Udstrækning i A<sub>3</sub>- og særlig i B<sub>1</sub>-Horizonten (henholdsvis Tørvealen og den brune Al), i meget ringe Grad endelig i C-Horizonten (Undergrunden).

2) Af Aluminium- og Jærnindholdet er derimod relativt langt større Mængder tilstede i kolloidal Tilstand, i Allagene endda op imod Halvdelen eller derover. Naar der i de stærkt podsolerede Profiler (Mangehøje 6a og Skovsende 1) kun findes forholdsvis smaa Mængder i A<sub>1</sub>-Horizonten, og der i A<sub>2</sub>-Horizonten overhovedet intet findes (hvilket forøvrigt ogsaa gælder den svagt podsolerede Profil 10a i Mangehøje), er dette en naturlig Følge af, at de paagældende Sesquioksyder i Sol-Tilstand, beskyttede af Humuskolloider, saa let vandrer nedad og først udfældes som Geler i Allagene.

3) Den Adskillelse mellem Bakkeø- og Hede-fladeal, som P. E. MÜLLER<sup>1</sup> har opstillet paa Basis af C. F. A. TUXENS<sup>2</sup> Analyser af dansk Hedejord, og som han ogsaa mener er i Overensstemmelse med FROSTERUS'<sup>3</sup> Angivelser, finder imidlertid ikke Støtte i mine Analyser. Idet jeg henviser til de Tal fra TUXENS Analyser, som MÜLLER har sammenstillet paa S. 63 (l. c.), skal jeg her citere dennes Udtalelser om de Slutninger, han uddrager

<sup>1</sup> P. E. MÜLLER: De jyske Hedesletters Naturhistorie. 1924. S. 63—65.

<sup>2</sup> C. F. A. TUXEN: Nogle Analyser af jysk Hedejord. Tidsskr. for Skovbrug. I. Bd. 1876.

<sup>3</sup> B. FROSTERUS: Versuch einer Einteilung der Böden des Finnländischen Moränengebietes. Helsingfors 1914. S. 42.

deraf: »I 1876 bekendtgjorde C. F. A. TUXEN en Række Analyser af Bakkeøernes og Sletternes Hededannelser, hvoraf det fremgik, at Alen havde en forskellig Karakter i disse to Formationer, idet Bakkeøens Al — som nedenstaaende Sammenstilling oplyser — viser en Forøgelse af Jærnalte, Alkalier og alkaliske Jordarter, som i Profilets A-Lag fandtes i større eller i mindst samme Mængde som i Undergrunden, medens Lerjordens Mængde ikke var steget i B-Laget. Hedeslettens Al derimod viste en Forøgelse af Lerjordens Masse i B-Laget, medens Jærntveilte og Alkalier og alkaliske Jordarter var udvaskede af dette Lag«. Og han henviser derefter til FROSTERUS' Undersøgelser, der skal bekræfte TUXENS Resultater (se Definitionerne af »Jærn-podsol« og »Humuspodsol« S. 81)<sup>1</sup>.

Uddrager vi af Tabellerne V—VII Tallene for Lerjord ( $\text{Al}_2\text{O}_3$ ) i de forskellige Horizonter paa Bakkeø og Hedeflade, stiller de sig imidlertid saaledes:

Content of alumina in different horizons of heath soils.

Profil	Mangehøje. Bakkeø Hill island		Skovsende Hede- flade Heath plain
	6 a	10 a	
Horizont A <sub>1</sub> .....	2,14 % $\text{Al}_2\text{O}_3$	2,55 % $\text{Al}_2\text{O}_3$	0,69 % $\text{Al}_2\text{O}_3$
— A <sub>2</sub> .....	1,07 -	2,06 -	0,64 -
— A <sub>3</sub> .....	2,36 -	4,11 -	3,45 -
— B <sub>1</sub> .....	2,17 -	4,08 -	1,98 -
— C .....	1,70 -	5,10 -	2,56 -

En særlig Ophobning af Lerjord i B-Horizonten paa Hedefloden (Skovsende) fremgaar ikke heraf, ligesaa lidt som en tilsvarende Ophobning af Jærntveilte i Bakkeøns

<sup>1</sup> Det maa her bemærkes, at TUXENS Bestemmelser er angivne i Vægtprocent (ligesom mine) og ikke i Molekularprocent (som FROSTERUS'). Se ogsaa mine Omregninger til Molekularprocenter S. 117—20 og Fig. 14, S. 125.

B-Horionter fremgaar af den Sammenstilling, der er foretaget S. 86. Og noget, der kan bringes i Overensstemmelse med FROSTERUS' Definitioner af Jærn- og Humuspodsol, fremgaar heller ikke af mine Tal. Som tidligere bemærket, S. 136, er der da endnu næppe fremdraget tilstrækkelige Holdepunkter for en typisk Forskel mellem Bakkeøernes og Hedefladernes Al. Den første er sikkert yderst varierende og ofte i det væsentligste af samme Beskaffenhed som Hedefladernes, navnlig hvor Jordbunden paa Bakkeøen er meget fattig. Derimod stiller Sagen sig naturligvis anderledes paa Bakkeører med mere frugtbar Bund, f. Eks. hvor de indeholder stærkt lerholdig Mergel og de forskellige basiske Bestanddele, der indeholdes heri<sup>1</sup>.

4) Det er paafaldende, hvor overordentlig smaa Mængder der findes af de vigtige Plantenæringsstoffer: Ca, Mg, K, P og S, hvorfaf det meste endda forefindes i en for Planterne uhyre vanskelig tilgængelig eller uanvendelig Form, som uopløselige Silikater (for Bassernes Vedkommende) eller som Salte af Jærn og Aluminium (for Syrernes Vedkommende). Der er heller ikke Tale om Ophobning af Alkalier og alkaliske Jordarter i Bakkeøernes B-Horizont eller om en Udvaskning af disse Stoffer i Hedefladens B-Horizont, som MÜLLER ogsaa anfører som en typisk Forskel mellem disse to Typer. Intet af de her nævnte Plantenæringsstoffer synes ophobet i nogen bestemt Horizont saaledes som

<sup>1</sup> I MÜLLERS foran citerede Arbejde, (»De jydske Hedesletter« S. 71), anfører han som en anden Ejendommelighed ved Hedesletternes Al (i Mod-sætning til Bakkeøernes), at denne ofte »sender Tunger og Tæpper, som hist og her udvider sig til større »Gryder«, ned i Undergrunden«. Noget lignende er fundet i Bakkeøernes Al (se Profilbeskrivelserne fra Mangehøje 8 og 15), og det bør tages op til nærmere Undersøgelse, om en saadan Væsensforskelse virkelig eksisterer, idet det modsatte Forhold vil modifcere MÜLLERS Hypotese om Hedesletternes Oprindelse fra en postglacial Tundraformation.

Kvælstoffet og Kolloiderne. De er derimod alle tilstede i omtrent de samme minimale Mængder i alle de undersøgte Horizonter, Fosforsyre og Svoevlsyre (samt Kulpsyre) endda i Regelen kun som Spor.

Man tør da sikkert betegne disse Jorder som nogle af de paa Plantenæringsstoffer — naar undtages Kvælstof — fattigste, der overhovedet findes. Og tidligere udførte kemiske Analyser (af TUXEN, RAMANN, RØRDAM m. fl.), der dog i Regelen har indskrænket sig til at omfatte de i varm Saltsyre opløselige Forbindelser, har givet lignende Resultater. Intet Under derfor, at man er veget tilbage for at anbefale at tage slige Jordbundstyper ind til Kultur, men at man har maattet erkende, at de Planter, som dog kunde vokse paa dem, har været mere fintmærkende end de omhyggeligst udarbejdede kemiske Analysemетодer. Det har da ogsaa kun været de mest nøjsomme Planter, af Træer kun saadanne med dybtgaaende eller vidtspændende Rødder, der har kunnet trives her. Og det siger sig selv, at der paa disse Jorder ikke kan blive Tale om mere intensiv Plantedyrkning uden Tilsættelse af de nødvendige Næringsstoffer i Form af Gødning.

## VI. Sammenfattende Oversigt over Resultaterne.

Ved at sammenholde Resultaterne af en praktisk Bedømmelse og en mere detailleret Jordbundsbeskrivelse med Hovedtræk af Analyseresultaterne er der indenfor den undersøgte Bakkeølokalitet (Mangehøje Plantage) opstillet 3 Bonitetsklasser, indenfor Hedefladelokaliteten derimod kun 1, der i Hovedsagen falder sammen med, omend den synes at være lidt bedre end, 3. Klasse paa Bakkeøen. Efter denne Inddeling er Analyseresultaterne grupperede i den tabelariske Fremstilling, medens Drøftelsen af dem følger Under-

søgelsens Art og jævnsides behandler fælles Træk og Ejendommeligheder ved de forskellige Jordbundstyper.

1. Den mekaniske Analyse har vist, at der er et vist lovmæssigt Forhold mellem Jordbundens Bonitet og dens Indhold af de finere Partikler (under 0,1 mm), andre Faktorer ellers lige. (Her spiller f. Eks. Partikernes petrografiske Beskaffenhed en vigtig Rolle). Alen har i alle Profiler haft et betydelig større Indhold af de fineste Partikler (under 0,05 mm) end de andre Lag, men Undergrunden derimod et ringere Indhold. Dog er to saa vigtige Egenskaber ved Jordbunden som dens Hygrokopicitet (dens vandholdende Evne) og dens Baseudvekslingsevne (Absorption af vigtige Plantenæringsstoffer) i saa ringe Grad afhængige af dens Mængde af de fineste Partikler, at disse ganske træder i Skygge for dens Kolloidindhold, hvortil i første Række de paagældende Egenskaber er knyttede. Disse Kolloider fjernes ikke med den fineste Fraktion ved en Slemningsanalyse, idet de er lejrede som Hinder udenom Sandkornene (ogsaa de grovere) og ikke løsnes fra disse under Slemningen.

2. Reaktionen ligger i den ubørte Hedejords øverste Lag, A<sub>1</sub>—A<sub>2</sub>-Horionterne, ved P<sub>H</sub>-Værdier omkring 4. Dette stemmer ogsaa med tidligere Undersøgelser. Reaktionstallet stiger imidlertid jævnt med Dybden, saaledes at det i den øverste Del af Undergrunden, C-Horizonten, ligger ved c. 5—5,5. Alt efter »Humus«indholdet skal der forskellige, og ofte meget store, Kalkmængder til for at bringe Reaktionen op til Neutralpunktet. Men hvis Jorden ikke til Stadighed bearbejdes, kan der gaa flere Aar, inden dette Punkt

er nææt, selv om der findes et tilsyneladende Overskud af Kalk i Form af tydelige Korn i Jorden, idet denne stadig reagerer stærk surt. Her spiller dog Arten af den anvendte Kalk en vigtig Rolle.

3. Mængden af **hygroskopisk bundet Vand**, der er et Udtryk for Jordbundens vandholdende Evne, er i Hedejorden kun for en ringe Del betinget af dens Indhold af finere, uorganiske, faste Partikler, men den er i ganske overvejende Grad knyttet til de kolloidale Humusstoffer og til de uorganiske Kolloider ( $\text{SiO}_2$ ,  $\text{Al}_2\text{O}_3$  og  $\text{Fe}_2\text{O}_3$ ). De ikke-kolloidale Humusstoffer har vel en betydelig, men dog langt ringere Hygroskopicitet end de kolloidale, og dette giver sig bl. a. tilkende ved, at **Hygroskopicitetsfaktoren** (d. e. Forholdet mellem hygroskopisk Vand og »Humus« + uorganiske Kolloider) stiger stærkt med Dybden i Forhold til Jordbundens Kolloidindhold, idet Humusstofferne her efterhaanden kun er tilstede i kolloidal Tilstand sammen med de uorganiske Kolloider. Sandsynligvis har de forskellige Kolloider en forskellig Hygroskopicitet, særlig høj for de uorganiske, saaledes at Hygroskopicitetsfaktorens Størrelse i et givet Jordlag er afhængig af de i dette fremherskende Kolloider.

4. Idet der er søgt skelnet mellem, hvad man sædvanlig kalder „**Humus**“ — der i Virkeligheden kun er en Fællesbetegnelse for alt i Jorden forekommende organisk Stof — og **virkelige Humusstoffer**, om hvis Definition man endnu ikke er helt enig, er den første Terminus dog bibeholdt for at kunne benytte Resultaterne af denne Undersøgelse til Sammenligning med de allerfleste tidligere udførte Arbejder over lignende Jordbundsformer, som netop benytter Ordet »**Humus**« i denne Betydning. — Den af P. E.

MÜLLER paastaaede Forskel paa Bakkeøernes Al som en særlig Jærnal og Hedefladernes som en særlig Humusal finder ingen Støtte i de foreliggende Undersøgelser. Forholdet synes snarere det omvendte. Megen Uklarhed og Forvirring i Spørgsmaalet om Alens Beskaffenhed hidrører fra, at der er kommen en beklagelig Usikkerhed i Nomenkaturen, hvor Benævnelser som Humusal, Humuspodsol, Tørveal, Jærnal, Jærnpodsol, sort Al, brun Al, ægte Al, Grundvandsal o. s. v. ofte bruges om Dannelser, der ikke dækker over det samme. Tørveal, Humusal og sort Al bruges f. Eks. snart om identiske Begreber, snart om henholdsvis A<sub>3</sub>- (A<sub>4</sub>-) og B<sub>1</sub>-Horizonten. Men naar der i Tørveal fra A<sub>3</sub>-Horizonten ofte findes langt større Jærmængder end i Jærnal eller Jærnpodsol fra B<sub>1</sub>-Horizonten i samme Profil; bliver den Slags Adskillelser kun vildledende. Fællesbetegnelsen »Al« bør derfor kunne benyttes for alle af Kolloider fast sammenkittede Lag i podsolerede Jorder, hvad enten de hører til en A-, en B- eller eventuelt en C-Horizont. De mere specielle Betegnelser som Tørve-, Humus-, Jærn- eller Grundvandsal (Glei) etc. kan da anvendes til en nærmere Karakteristik af Alformer med visse fremherskende kemiske og fysiske Egenskaber eller af en særlig Genese. Ogsaa af Hensyn til Praktikerne bør man ikke, før man har sikrere Holdepunkter for en videnskabelig Klassifikation, bringe Forvirring i den Terminologi, der har fundet Indpas i det daglige Sprog hos Hededyrkere.

5. Hedejordens Kvælstofindhold, der i Lyngmoren og Allaget i Regelen ligger mellem 0,1 og 0,3 Vægtprocent — alt efter Indholdet af »Humus«, hvortil Kvælstoffet saa nøje er knyttet — repræsenterer en

meget betydelig Værdi, for saa vidt det kan mobiliseres som Plantenæringsstof i dertil egnede Forbindelser (Ammoniak eller Salpetersyre). I hvilke organiske Forbindelser Kvælstoffet optræder, er endnu usikkert, men det er ofte som Stoffer med en meget høj Kvælstofprocent. I de øverste HORIZONTER (Lyngmor + Blegsand) fandtes Kvælstofindholdet i Procent af organisk Stof gennemsnitligt omkring ved 2, i Allagene ved c. 2,25, i Lagene under Alen ved c. 4 og i Undergrunden ved c. 7—10. I disse dybere Lag synes der at være en udpræget Forskel mellem de ældre Bakkeøers Humus med en højere (omkring 10) og de yngre Hedefladers Humus med en relativt lavere Kvælstofprocent (omkring 7). Der er endog fundet Humuslag med 13,33, 16,43, ja op til 22,22 % Kvælstof. Men hvor der findes saa stærkt kvælstofholdige Forbindelser (i de dybere Lag), er der til Gengæld saa meget mindre af organisk Stof. De Humusstoffer, der formaar at trænge dybest ned, er aabenbart de med den højeste Kvælstofprocent.

Undersøgelsen har vist, at det Kvælstof, som findes i de øverste Lag (Lyngmor+Blegsand) ved Kalkning og Bearbejdning, i hvert Fald delvis, let bringes i Cirkulation som Ammoniak og Salpetersyre, selv om Brintionkoncentrationen ligger ved pH-Værdier omkring 4, og Frigørelsen sker aabenbart ganske proportionalt med de organiske Stoffers Mineralisering (Formuldning). En Del af Alens Kvælstof kan sikkert ogsaa let mobiliseres. Men Kvælstoffet i de dybere Lag, f. Eks. den nederste Del af Alen eller alt det, der er Bestanddel af de ægte, kolloidale

Humusstoffer, bringes aabenbart vanskeligere i Cirkulation. Sandsynligvis vil dog ogsaa dette efterhaanden, naar Jorden opdyrkes paa den rigtige Maade, og de rigtige Mikroorganismer indfinder sig, omend langsomt, kunne frigøres som Plantenaeringsstoffer. Og det er for saa vidt kun heldigt, at det store Kvælstofforraad omsættes langsomt, som Planterne da ogsaa bedre kan udnytte det, og det ikke gaar til Spilde ved Udvaskning. Dette faar særlig Betydning, hvor Heden anvendes til Beplantning.

6. Foruden Humuskolloiderne og det til disse knyttede store Indhold af Kvælstof hører ogsaa det uorganiske Kolloidkompleks ( $\text{SiO}_2$ ,  $\text{Al}_2\text{O}_3$  og  $\text{Fe}_2\text{O}_3$ ) til Hedejordens meget verdifulde Bestandele, der er dannede og ophobede gennem lange Tidsrum. De repræsenterer en betydningsfuld Kapitalopsparing.

Kolloidernes Betydning i Almindelighed er, at de, foruden at være den vigtigste Bærer af Jordens vandholdende Evne, tillige repræsenterer dens absorptive Kompleks, til hvilket Fastholdelsen og Udvekslingen af de vigtigste Plantenaeringsstoffer er knyttet, og at de da tillige tjener som Stødpudestoffer ved Regulering af Reaktionen.

Af de uorganiske Kolloider er Kiselsyren og Aluminiumhydroksydet blandede i en kompleks Gel, med varierende indbyrdes Forhold mellem de to Komponenter, der tilsammen udgør et vigtigt Indhold af »Ler«, en Udvekslingszeolit, til hvilken den betydningsfulde Baseudveksling fortrinsvis er knyttet. Og Jærnhydroksydet, der ligesom Humuskolloiderne ogsaa kan deltagte i Baseudvekslingen, tjener

tillige bl. a. til at fastholde en saa vigtig Syre som Fosforsyren, der imidlertid ogsaa kan udfældes af frigjorte Aluminiumioner.

I de podsolerede Jorder, som her er behandlede, vandrer imidlertid disse uorganiske Kolloider i Soltilstand, beskyttede af Humuskolloider, fra de øvre Jordbundslag nedad, indtil de i Rødjords- eller Allaget udfældes som Geler og fastholdes og ophobes der. I Muld- eller Brunjorder er de derimod omtrent ligelig fordelt i alle Horizonter i hele Forvitringslaget. Udludgingen og den senere Udfældning af dem er da et Udtryk for en Degeneration af Jordbunden, og ved en kvantitativ Bestemmelse af deres Fordeling i de forskellige Horizonter faar man saaledes et Middel i Hænde til en relativ Bonitering af Jorden indenfor et bestemt Omraade, idet den stærkest podsolerede Jord altid er den vanskeligste at opdyrke. Fordelingen af de uorganiske Kolloider i de forskellige Horizonter er nemlig et fintmærkende Udtryk for Podsoleringsgraden, saaledes som det først er opdaget af OLOF TAMM og KARL LUNDBLAD.

De podsolerede Jorder med den stærke Ophobning af Kolloider i A<sub>3</sub>- og B<sub>1</sub>-Horizonterne hører til de absorptiv umættede, med den for Plantelivet ugunstige Enkelkonstruktur og et ofte for Planterødderne, Vandet og Ilten uigennemtrængeligt Allag. De ikke podsolerede Jorder med den ligelige Fordeling af Kolloider i hele Forvitringslaget er derimod absorptiv mættede, har den for Plante-

livet gunstige Krummestruktur og er let gennemtrængelige for Rødder, Vand og Hlt.

De her refererede Bestemmelser af Kolloidernes Mængde og Fordeling i Hede-Jorden, hvis Enkeltheder indgaaende illustreres af de vedføjede Tabeller og Kurver, bekræfter Formodningen om disse Bestemmelsers Anvendelighed til Bonitering af de paagældende Jorder, idet Resultaterne viser sig at være i den nøjeste Overensstemmelse med de andre hidtil anvendte Skøn ved Vurderingen af en Hedejords Brugbarhed i Kulturøjemed. Og Metoden vil da antagelig være et nyttigt Hjælpemiddel ved en finere Vurdering af en Jordbund, eller hvor det gælder om at finde en Forklaring paa det mer eller mindre gunstige Resultat af dens Opdyrkning. Den skulde bl. a. ogsaa kunne tjene som Vejledning under Beplantning ved Valget af mere eller mindre kræsne Træarter, hvilket ogsaa er sket i det foreliggende Tilsætte; det endelige Resultat heraf kan dog først opgøres senere.

Imidlertid kan en stærkt podsoleret, absorptiv umættet Jord med et stort Kolloidindhold ved mekanisk Bearbejdning, Kalkning (og eventuelt Tilførsel af Gødningsstoffer) forvandles til en absorptiv mættet Muld- eller Brunjord med alle dennes gode Egenskaber, især naar man lader Behandlingen udføre nogen Tid, før den tages i Kultur, saa der bliver Tid til Fjernelsen af visse, for Størstedelen ukendte, skadelige Faktorer.

Erkendelsen af disse Hedejordens værdifulde Komponenter bringer den under en anden Synsvinkel end den hidtil anlagte, idet den aabner For-

staaelsen af, at saadanne Jorder, hvor fattige de end af Naturen er paa de fleste almindelige Plantenæringsstoffer (med Undtagelse af Kvælstof), dog kan bringes til at blive et særdeles godt Substrat for Opdyrkning, rangerende med lette, sandede Muldjorder eller svagt lerede Sandjorder.

7. De fuldstændige kemiske Analyser (Bausch-Analyserne) af disse Jorder har endelig, foruden at bringe mere detaillerede Oplysninger om »Humus«stoffersnes og de uorganiske Kolloiders Mængder og Fordeling i forskellige Horizonter, bl. a. ogsaa vist:

a) At af den Kiselsyre, der udgør den alt overvejende Bestanddel, er kun en meget ringe Del tilstede i kolloidal Tilstand. Tager vi imidlertid dens forholdsvis ringe Molekularvægt i Betragtning, indtager den dog i Forhold til de andre uorganiske Kolloider med større Molekularvægt en ret betydelig Plads (se Tabellerne S. 117—120).

b) At af Aluminium- og Jærnindholdet kan relativt langt større Mængder, op imod Halvdelen eller mere, være tilstede som kolloidale Hydroksyder.

c) At den forskellige Fordeling af Jærnalte, Lerjød, Alkalier og alkaliske Jordarter, som P. E. MÜLLER, støttet til TUXENS Analyser og med Henvisning til, hvad FROSTERUS har fundet for finske Podsoljorder, finder karakteristisk for henholdsvis Bakkeøens og Hedefladens Aldannelser i B-Horizonten, finder ingen Støtte i de her foreliggende Analyser. Bakkeøernes Podsolering er yderst variabel og har ofte ført til Dannelser, der i Hovedtrækene ganske ligner Hedefladernes.

d) At de vigtigste Plantenæringsstoffer (med Undtagelse af Kvælstof), nemlig K, Ca, Mg, P og S, findes i saa minimale Mængder, (ret jævnt fordelte over de

forskellige Horizonter) og endda for Størstedelen i en for  
Plánterne saa uhyre vanskelig tilgængelig Form,  
at de paagældende Jorder i saa Henseende maa  
betegnes som nogle af de fattigste, der over-  
hovedet findes. At de af andre Grunde, gennem deres  
store Indhold af Kvælstof og Kolloider, dog kan have en  
betydelig Værdi som Kulturjord, er fremhævet i det fore  
gaaende.

---

## RESUMÉ

---

### **Physical and Chemical Investigations on Danish Heath Soils (Podsols), especially as to their Colloid and Nitrogen Content.**

---

#### **I. Introduction.**

The heath soils (podsol) of the present investigations are located in a broad belt which traverses the interior of the Danish peninsula, Jutland, but soils of practically the same nature and geological origins stretch from this point down through Slesvig and Holstein into Northern Germany where they spread on the east as far as Pomerania and Brandenburg, and on the west, including the Lüneburg Heath, as far as, and into Holland.

They are all ice formations from various glacial periods, and they appear as irregular hilly sections, "hill-islands", the oldest formation, and flat plains, "heath plains", of later date, which, in Jutland, slope slightly towards the west, with their highest parts adjacent to the border moraines, on the east. From these, during the latest glacial period, an enormous quantity of water poured towards the North Sea in a delta-like flow, carrying with it sand, gravel and stone, which were deposited between the arms of the streams which pursued their course through large and small erosion valleys. During this last ice period the hill islands were free from ice, but in previous glacial

periods they were intermittently subjected to similar washing-out processes. The literature on the subject contains interesting accounts of the matter, especially those by N. V. USSING, P. E. MÜLLER and P. GRAEBNER. (l. c.).

As the ice of the different glacial periods melted, both heath plains and hill islands were subjected to prolonged and thorough washings out, which, with the attendant weathering processes, liberated plant nutrients. As a result the soil is, almost without exception, poor, and is largely composed of quartz and quartzites intermixed with large and small stones of other minerals, granite, gneiss, porphyry, basalt, etc. Certain parts of the hill islands, however, comprise more fertile soil, in which are clay and marl, often in considerable quantities, with a rather perceptible content of potassium and phosphoric acid. Here forests flourished in earlier times, as relicts of stunted oak and several sylvan plants bear witness. However it is certain that other parts of the hill islands and all the heath plains (except the slopes in the erosion valleys) have never nurtured natural forests.

These unforested sections of the heaths were covered by the vegetation characteristic of North European heath (perhaps after a Tundra period in the case of the heath plains, P. E. MÜLLER) in which *Calluna vulgaris* is the dominating plant, largely intermixed with *Erica tetralix* in damp sections, and interspersed with other small semi-shrubs such as *Empetrum nigrum*, *Vaccinium vitis idaea*, *Aretostaphylos uva ursi*, *Genista anglica* and *pilosa*, *Sarothamnus scoparius*, as well as lime hostile herbaceous plants, such as *Drosera rotundifolia*, *Arnica montana*, *Narthecium ossifragum*, grasses and semi-grasses as *Aira (Deschampsia) flexuosa*, *Festuca ovina*, *Molinia coerulea*, *Nardus stricta*, *Weingärtneria canescens*, *Carex arenaria*, *Lycopodium-* and

*Polytrichum*-species, lichens as *Cladonia rangiferina* and others. As a rule, however, *Calluna vulgaris* outranks all the others. It gives the heath its barren characteristic appearance, while its annual residues furnish material for the raw humus formation, characteristic of heaths, and bring about the typical podsolization of their soils. However, as *Calluna vulgaris* also thrives and easily dominates on better soil, forest clad or perhaps abandoned farm lands in earlier times, it is not in itself an indicator of the quality of the soil, but covers soils of very different natures and very different values for cultivation.

The climate in these parts of Jutland is characterized by strongly dominating west winds, great air humidity, comparatively small precipitation (about 650—750 mm annually) but with so low a summer temperature and so slight evaporation that the annual production of waste matter from the vegetation is not completely mineralized. In other words, we are in a decidedly coldly temperate and humid climatic zone.

During the two preceding generations, large sections of these heaths have been brought under cultivation for forestry or agriculture. The tree species which has hitherto proved best adapted to this purpose is *Picea abies*, intermixed in its youth with *Pinus montana*, which on very poor soils is often used alone, as is *Picea canadensis (alba)*. The question has very naturally arisen as to whether or not some of the heath soils, especially the plains, are of such poor quality that it is economically unjustifiable to grow *Picea abies* there. In order to decide this matter, and with a chemical determination of the common plant nutrients in the soil as basis, efforts were made to classify the ability of heath soils to bear rentable growths of *Picea abies* (P. E. MÜLLER l.c.)

This attempt, however, as many others of a similar nature, whose aim was the classification of arable soils by chemical methods, has given negative results, and does not substantiate the expression found by W. SCHÜTZE for the ability of the north German heaths to bear forests of *Pinus silvestris*. Culture experiments render no assistance to forestry in this matter on account of their necessarily long duration. However of late years there is growing appreciation of the importance of other factors to plant life. The reaction and buffer content of the soil are very important, particularly because they so largely determine the micro-flora and micro-fauna of the soil, which, in turn, again determine the mineralization of organic substances and maintain the nitrogen cycle. The nitrification power of a soil, due to its content of certain micro-organisms, is often the criterion for its ability to maintain the conditions necessary for the optimal growth of many plants, even though a definite relation between the reaction of the soil and its power of nitrification is not always present (FR. WEIS, H. HESSELMANN). On the whole, however, the physical and microbiological conditions present in a soil ordinarily seem to be more important factors than the absolute content of plant nutrients.

It has been proved (K. K. GEDROIZ, H. J. PAGE, D. J. HISSINK, A. VON SIGMOND, GEORG WIEGNER, C. W. ROBINSON, OLOF TAMM and others) that physical conditions in a soil, such as its power of ad- and absorption of water and plant nutrients are primarily associated with certain colloids whose number and distribution largely determine the "normal" metabolism of the soil. These colloids are aluminum- and ferri-hydroxides, silicic acid and various humus substances and all show a decided power to bind

water and exchange cations of salts formed by weathering or added as fertilizers. They are in themselves neither plant nutrients or the raw material from which these are formed. When the author of the present article faced the problem of finding a basis for classification of the soil in stretches of heath selected for planting with different trees by means of an ordinary soil examination, a new method just worked out by OLOF TAMM for a quantitative determination of the inorganic gel complex ( $\text{SiO}_2$ ,  $\text{Al}_2\text{O}_3$ ,  $\text{Fe}_2\text{O}_3$ )<sup>1</sup> was included among many others, in the hope of discovering a possible way of classifying more or less strongly podsolized heath soils as to their value as substratum for trees.

## II. Description of the Heath Soils Investigated and of the Profiles Opened.

As far as is known, the experiment areas referred to above, in which the soil samples were drawn, have never been cultivated, and when selected by the Danish Heath Society for planting, they had been covered with heather a few years ago. One, about 30 ha. in extent, belonging to Mangehøje Plantation, is located on a hill island in north western Jutland, about 10 kilometres south of the Lim Fjord and about 20 kilometres from the North Sea, much exposed to strong western winds which bring great humidity to the air in a region with only 650—700 mm annual precipitation. The area is rough and soil conditions vary greatly; in certain sections strong podsolization with hard, thick hardpan ("ortstein"), in others medium or slight podsolization, sometimes almost mould. In this last section forests grew in historical times as such plants as *Trientalis*

<sup>1</sup> First successfully used by K. LUNDBLAD in a classification of Swedish podsols.

*Europaea* bear witness, but the strongly and medium podsolized sections have never been covered with forests. The second experiment area, which belongs to Skovsende Plantation, is located on Sønder Omme Heath plain in the southern part of Jutland, about 40 kilometres from the North Sea and 80 kilometres from the Kattegat, under the same wind conditions as the first experiment area, but with greater precipitation (over 750 mm annually). Figs. 1—6 (page 17—22) show the character of the landscape in the two areas, figs. 7—8 (page 23—24) the form of the experiment areas, the location of the soil profiles, and, in the case of the first experiment area, a practical classification made by the heath growers.

Both areas, which of course represent virgin soil, had been ploughed superficially before the samples were drawn, so the raw humus and the leached sand layers (horizons A<sub>1</sub> and A<sub>2</sub>) were thoroughly mixed. The Mangehøje area was limed, 9,000 kg CaCO<sub>3</sub> per ha; the northern half (Div. 1) of the Skovsende area was given 40,000 kg. marl with a 45 % content = 17,300 kg CaCO<sub>3</sub> per ha. In both areas profiles also were opened in the virgin heather covered heath just outside, or on untreated belts inside, the experiment areas (See figures on the maps, p. 23—24). The soil samples were drawn and the descriptions of the profiles made in October, 1924. In November, 1926, when planting and deep cultivation was begun, the geologist, Dr. H. ØDUM, visited the areas and made new descriptions of the profiles which, in the main, agreed with those of the author, and the details of which will only be briefly summarized (more detailed description in the Danish text, page 26—37).

The Experiment Area in Mangehøje Plantation is located on a hill island just outside USSING's ice border,

north west of Holstebro. The ground is rough, so the samples are drawn, in part on more even high ground (profiles Nos. 1—5, 13—14), in part on slopes; 6 and 6 a are from a hollow east of a high hill, 7 is from a steep, sloping east.

The subsoil is everywhere composed of slightly stony diluvial sand which, however, does not appear in clear strata in the profiles. The surface of the ground is more or less stony, as a rule the scattered stones are almost exclusively flint (small stones resulting from disintegration) intermixed with quartzites, some gneiss, more rarely granite, considerable rhomboid porphyry and Larvikite (Norwegian). Where the ground has been trenched, several eruptives are seen in the field, but these, and all the undisturbed surface stones, are very much weathered. The scarcity of stone containing feldspar is no doubt due to the fact that the ground has been subjected to weathering processes for long periods of time. Wind blown stones are very common.

Often, particularly near profiles 1—5 and 13—14, the surface is comparatively little stony, nor are stones found in the upper sand strata of these profiles. However at some depth, horizons with wind blown stones are found, in some of which sand has blown in (profiles 1—5, 13—14, and in particular 7), and in some sand has blown away, so the surface seems enriched with stone, — near 6 and 6 a, 12 and 12 a for instance.

The entire area was covered with heather until the plantation was laid out, but the cause of the comparative thinness of the heather and mould cover lies among other reasons in the fact that the heather has been burned away several times, and before the war, heath peat was cut in large sections. As hitherto stated, podsolization varies greatly in intensity within the experiment area; the depth

of the red soil and the hardpan layers also varies considerably as shown in Tables I—III and Fig. 11 (p. 122). On the whole, podsolization is of later date than sand drift, but both processes belong to a far distant time. Generally speaking, the hardpan can be divided into a darker layer of peat hardpan with clear leached grains of sand, and a lighter brown layer of more solid hardpan in which the grains of sand are covered with iron pellicles. Beside the ordinary hardpan layer, the subsoil often contains one or more horizontally curved thin layers of ground water hardpan, (glei).

The Experiment Area in Skovsende Plantation is located on Søndre Omme Heath plain where the ground is very slightly and flatly rolling, and, judging by the way in which the stones are scattered, this is its original condition. Even though sand has drifted considerably and the surface stones are windblown, this has had but little effect on the ground, and only in the northwestern corner of the area had sand drift been important.

The surface stones comprise flint, scattered far and wide; however this variety is more noticeable at a superficial glance than its amount warrants, for, as is always the case in ground such as this, it is more completely split asunder. Feldspar eruptives are plentiful but only slightly weathered, and Baltic Påskallavik porphyry occurs.

Until recently the area was heather covered and the heather raw humus was quite heavy, but, due to the superficial trenching and cultivation with agricultural plants during two years in section 1, it is intermixed with leached sand and, in the latter case, partially moulded. Hardpan is found practically everywhere in solid layers and of nearly the same quality as in the strongly podsolized sections of

Mangehøje Plantation. Its depth is shown in Table IV and Fig. 12 (p. 123). The subsoil sometimes contains glei strata also.

In both experiment areas a description of the soil is made to a depth of 70—90 cm. (For details of the separate profiles see the Danish text).

### **III. Methods Used in Laboratory Investigations of the Soil Samples.**

In nearly all the profiles, soil samples were drawn at at least 4 different depths (in a single case in which podsolization was very slight at only 3); in the holes from which samples were drawn for the Bausch analyses they were drawn in 5 different horizons.

On arrival at the laboratory the samples were air-dried by spreading thinly on clean, smooth paper. During this process the very most solid hardpan lumps usually crumbled — if, however, lumps of hardpan remained, these were pressed out with a finger or a rubber pestle. The samples were stored for further investigations in powder glasses with glass stoppers and all were submitted to the tests indicated in Tables I—IV, while some were also submitted to those indicated in Tables V—VII.

The mechanical analysis was made in part by sifting in part by elutriation.

In sifting the air-dry material, the method used was that indicated by WAHNSCHAFFE-SCHUCHT: Wissenschaftliche Bodenuntersuchungen. IV Aufl. (1924) p. 17—18, by which particles of size groups: 1) over 2 mm, 2) 2—1 mm, 3) 1—0.5 mm in diameter were determined.

In elutriation, KOPECKY's apparatus was used, and the method indicated by WAHNSCHAFFE-SCHUCHT, pp. 20 and

48, followed. (At the time these determinations were made the common international method described by B. A. KEEN (l. c.) had not been generally adopted). By this method particles of the size groups: 4) 0.5—0.1 mm, 5) 0.1—0.05 mm, 6) 0.05—0.01 mm, and 7) less than 0.01 mm in diameter were determined.

#### Determination of the Hydrogen ion Concentration.

The pH determinations were made using BIILMANN's quinhydrone electrode. To about 10 gm air-dry soil 20 cc distilled water was added. This soil and water mixture was thoroughly shaken and after 1 or 2 hours the pH in the suspension measured. For this a small spatula full of quinhydrone (the Biilmann preparation) was added and the whole shaken, the electrode and the KCl-agar tube being submerged in the mixture. A measurement was made with polished platinum electrodes against VEIBEL's electrode using a potassium chloride agar bridge. In the measurement a potentiometer and a mirror galvanometer were used.

#### Chemical Analyses.

The soil samples to be submitted to chemical analysis were air-dried at room temperature and then sifted through a sieve with 2 mm meshes. Coarser particles were crushed in an agate mortar and then sifted again. Possible plant remains were removed. From the soil samples thus treated small portions were drawn for chemical analysis which was then made in air-dry substance. A determination of dry substance was made simultaneously and all the results of analysis given are based on dry matter.

"Hygroscopic" water is determined by drying 15 gm soil to constant weight at 110° C.

"Humus" (by which carbon in organic compounds is meant) is determined by wet combustion (KNOP'S method) with the addition of a quartz tube containing CuO and chromate of lead for complete oxidation. 3—10 gm soil is used in the analysis depending on the larger or smaller "humus" content. Each analysis required about 3 hours. The amount of "humus" is computed by multiplying the amount of carbonic acid with the factor 0.471 (see further WAHNSCHAFFE-SCHUCHT, p. 66).

The inorganic colloids ( $\text{SiO}_2$ ,  $\text{Al}_2\text{O}_3$ ,  $\text{Fe}_2\text{O}_3$ ) are determined by the OLOF TAMM (l. c.) method, by which the inorganic gel complex was extracted by a solution of acid oxalate of ammonia. 6 gm air-dry soil was shaken for 1 hour with 200 cc of the TAMM solution of acid oxalate (12.608 gm oxalic acid + 24.840 gm oxalate of ammonia,  $\text{pH} = \text{ca. } 3.25$ , both substances guaranteed pure from MERCK). After shaking, the solution was decanted from the soil through a filter, and the soil washed a couple of times with distilled water by decantation. The small amount of soil remaining in the filter was sprayed in an oxalate solution back into the extraction bottle, where it was again shaken for 1 hour with 200 cc oxalate solution. It was then again decanted into the same filter, and the entire quantity of the soil placed on the filter and washed out with distilled water. The total filtrate and washing water were evaporated in a platinum dish over a water bath to dryness, after which the ammonium salts were driven out by heating and the whole mass ignited until all "humus" was burnt away. The combustion residue was mixed with anhydrous soda and fused in a crucible

for 20 minutes using a blow lamp. The fusion was then dissolved in an excess of HCl and treated as an ordinary silicate analysis. In the filtrate from SiO<sub>2</sub>, after a surplus of phosphoric acid was added, iron and aluminum are precipitated as phosphates by adding an ammonium solution in accord with the GLASER-JONES method (l. c.) which has proved satisfactory in the present analysis, in which the solutions contain practically no Ca<sup>++</sup>. The sum of AlPO<sub>4</sub> and FePO<sub>4</sub> is found by ignition to constant weight and weighing the residue. After the last weighing the ignited phosphates were dissolved in conc. HCl and the amount of Fe determined iodometrically by MOHR's method. Aluminum was computed as the difference.

In some of the analyses the presence of manganese and titanium could be shown qualitatively, but the amounts were so small that a quantitative determination could hardly be made.

A few of the analyses were made in *dublo* for control, (see tables, p. 43) and gave results which may be considered satisfactory.

Total nitrogen was determined by KJELDAHL's method.

Ammonia and nitrate nitrogen were determined as follows:

To 100 gm soil was added 100 cc distilled water and a mixture of  $\frac{2}{3}$  CaCO<sub>3</sub> and  $\frac{1}{3}$  KAlSO<sub>4</sub> 12 aq. in a flask which was corked and placed aside for 1 hour, but shaken at intervals. The solution was then filtered and the soil from the filtrate washed out with water. In the soil extract thus obtained, a determination of the NH<sub>3</sub> and the HNO<sub>3</sub> content were made by the methods substantiated by FRODE HANSEN (l. c.), the ammonia being distilled off after the solution was made alkaline. It was then reduced

with the DEWARDAS alloy and distilled again. In titration n/70  $H_2SO_4$  and n/70 NaOH were used with methyl red as indicator. As glass retorts and glass receivers were used, a blind experiment with pure water was made, after which the figures found were corrected.

### Bausch Analyses.

Besides the determinations of "humus" content and "hygroscopic" water already referred to, 5 complete analyses were made in 5 different horizons of each of the 3 localities, that is to say, 15 Bausch analyses in all, which comprised the determinations described below and the determinations of colloidal silicic acid and iron- and aluminum-hydroxide.

"Chemically bound" water is computed as the difference between "ignition loss" and "hygroscopic" water + "humus".

To determine the content of  $SiO_2$ ,  $TiO_2$ ,  $Al_2O_3$ ,  $Fe_2O_3$ , CaO and MgO, 1 gm finely pulverized soil was opened up by fusion with anhydrous soda. The fusion mass was treated with HCl and the silicic acid separated in the usual way by 2 vaporisations. It was then filtered, washed out and ignited over a blow lamp to constant weight. In the total filtrate from this determination Al, Fe and Ti were precipitated by acetate hydrolysis. The residue after washing was ignited to constant weight as  $Al_2O_3 + Fe_2O_3 + TiO_2$ . After weighing the ignition residue was rendered soluble by fusion with  $KHSO_4$ . It was then reduced with  $SO_2$  and after boiling away the excess under the addition of  $CO_2$  the  $Fe_2O_3$  content was determined with  $KMnO_4$ . After titrating the solution and adding  $H_2O_2$  the titanium content was determined colorimetrically using a Krüss-colorimeter

and a solution of titanium sulphate with known content of  $TiO_2$  as standard. The  $Al_2O_3$  content was determined as the difference between the weighed sum of the oxides and the two last results. In the filtrate from the Al-, Fe- and Ti-residues, Ca was precipitated in the usual way as oxalate, then filtered away, ignited and weighed as  $CaO$ . In the filtrate from calcium oxalate, magnesium was precipitated as  $MgNH_4PO_4$ , and weighed after ignition as  $Mg_2P_2O_7$ .

$Mn_3O_4$  was determined in a specially prepared sample, the silicic acid being removed from 1 gm finely pulverized soil, as described by HILLEBRAND (l. c.). The manganese was dissolved in nitric acid oxidized with  $(NH_4)_2S_2O_8$  to permanganate which was then determined colorimetrically, a known solution of  $KMnO_4$  being used as standard.

$Na_2O$  and  $K_2O$  were determined by the LAWRENCE SMITH method (see HILLEBRAND l. c.), according to which the sum of the alkaline chlorides was first determined and then the potassium chloride as perchloride, and sodium as the difference. A blind experiment was made with the reagents used and the results obtained subtracted from the results of the original experiment.

$P_2O_5$  is precipitated in a nitric acid soil extract as ammonium phosphormolybdate and weighed as 24  $MoO_3$ ,  $P_2O_5$  by MITSCHERLICH's method.

$SO_3$  was tested in a nitric acid soil extract with a solution of  $BaCl_2$ .  $BaSO_4$  was not precipitated in weighable amounts in any of the analyses made.

$CO_2$  was determined directly by weighing.

#### IV. The Results of the Analyses

are grouped in the main tables (I--IV) which include the original determinations planned and in special tables

(V—VII) showing more detailed investigations (Bausch analyses) from single, typical localities on questions arising as the work progressed. From these tables selections of the numerical results were later made and the computations added to the text. This was found to give a review of important results of the investigations in general.

Based on the main point at issue, i. e. the question as to how far the distribution of colloids in the horizons from the various profiles determines the special characteristic qualities of the soils in question, which has been substantiated and in the figures found gives a striking expression for the degree of podsolization, the main table is divided into 3 groups for hill island localities (Mangehøje) and 1 for heath plain localities (Skovsende).

The division made here is not only based on the ordinary description and on what appeared as typical differences, but also on some of the most striking analytical results. The following types of soil are presented.

#### Mangehøje. Hill Island.

##### I. Quality. Profiles 10, 11 and 12. See Table I.

Typical heather covered heath though of new formation, which a short time previously was wooded. The soil, which is only slightly podsolized, forms a transition stage to the mould or brown soil type. Slight raw humus and leached sand formation, a soft diffuse hardpan or red soil zone without sharp boundaries at the top or bottom. No glei formation observed.

##### II. Quality. Profiles 8 and 9. See Table II.

Podsolization more strongly marked but leached sand and hardpan formations still slight. The latter are somewhat more plainly marked at the top and bottom but still rather

soft especially in the upper humus section. At greater depths (60—85 cm) slight, black glei stripes are seen here and there.

### III. Quality. Profiles 13, 14, 2, 4, 5, 6 and 7. See Table III.

Strongly podsolized with heavy leached sand formation and as a rule, sharply defined hardpan layers which it is necessary to penetrate to ensure a good foundation for planting. There are two different typical layers in the hardpan, uppermost, black peat hardpan, lowest down, brown, closely cemented, true hardpan. Often several horizontal glei stripes are seen, almost the entire section (except profile 6) has been subjected to sand drift, but so long ago that it preceded podsolization. This locality resembles the following in the main, but is slightly inferior in quality.

### Skovsende. Heath plains.

#### Profiles 1—10. See Table IV.

In spite of some variation in the physical structure of the soil (distribution of coarse and fine particles and humus content in the various horizons) between one spot and another, this entire locality is, generally speaking, homogenous in one very important feature, — podsolization — which is everywhere very apparent. Among the heath plain localities it is characterized by a large content of stones and coarse gravel, as is usually the case in soil near the borders of glaciers. Glei formation is sometimes found.

In none of the profiles opened, neither at Mangehøje nor Skovsende, was underground water reached, but the glei formation indicates that this had been higher in former times.

**Bausch Analyses.** (Profiles 6 a and 10 a at Mangehøje and 1 at Skovsende. See Tables V—VII) are made with

material from virgin heather covered heath, where a finer distinction is observed between the separate horizons than in the other profiles. In the place where Profile 6 a in Mangehøje was opened, sand has drifted away leaving a more stony soil and affecting the results of the analyses.

#### V. Discussion of the Analytical Results.

Based on the numerical material shown in Tables I—VII, an attempt was made to characterise the separate types of soil in order to classify them so that their practical valuation might rest on scientific methods of investigation. The present analyses are considered suitable for illustrating some of the most important physical and chemical characters of the soils, which, in turn, are determining factors for their biological characteristics.

However, the single figures in these tables only present a raw material, which even, though in many instances speaking clearly on its own account, especially when the tables are studied both vertically and horizontally, yet reserves the correct comprehension and deeper understanding of the facts for a more detailed study. We will try to give such an explanation of some of the most important results in the following in which the single groups of determinations are first studied separately and later in their mutual relation.

**1. The Mechanical Analyses.** In a critical study of the analysis material at hand the want of a homogeneous method for procuring this material is very great, and we warmly endorse the suggestion so strongly emphasized by B. A. KEEN (l. c.) of introducing everywhere an international standard method for mechanical analyses. In investigations of that nature made hitherto on soils of an origin similar

to the present by C. F. A. TUXEN, A. OPPERMANN and C. V. PRYTZ, T. WESTERMANN, C. H. BORNEBUSCH, R. ALBERT and HASSENKAMP (l. c.) either other apparatuses were used, or the particles classified according to other size groups, so that a comparison with results found hitherto is not always of value.

The hitherto prevailing theory that the quality of sandy soil besides depending on the petrological character of the soil itself, was also, among other factors, dependent on the content of finer particles, as emphasized for dune sand by R. ALBERT (l. c.) is substantiated in our investigations (see p. 54). We found by computing the average size of the particles in each quality class (including 3 for the hill island localities and 1 for the heath plain localities) that whereas the predominating size of particles (0.5—0.1 mm) in all classes is practically the same, 50 and 60 %, there was a clear and gradual decrease in the content of the smallest particles groups (0.05—0.01 and below 0.01 mm) from the best to the poorest qualities (see Table p. 55). A particular aggregation of particles from 0.1—0.05 mm in the III quality class from Mangehøje is due to the fact that we are there dealing with drift sand. This is illustrated by an analysis of the separate profiles within this quality class compared with the description of the distribution of drift sand (see the Table, p. 56 and 57). Particles of this size and those in the next group (0.5—0.1 mm) are just the ones which are most liable to form sediment during sand drift, while only a few of the coarser particles are carried by the wind, and the majority of those that are even finer are carried further away.

It is of interest to note that the hardpan and the corresponding red soil layers are, as a rule, richer in particles

of the finest size than is the case in the average of all 4 horizons (except where sand has drifted, — Cf. Table, p. 58). The subsoil in all the localities revealed, on the other hand, a smaller, though varying, content of the finer particles than the upper layer. This evidently depends on disintegration due to weathering, and on the fact that the finer particles are retained under a washing down by the colloids collected in the hardpan and red soil layer.

However in these soils the hygroscopical and other adsorptive qualities of the fine particles play a subordinate part, for these characteristics are more closely bound to the colloids present as will be shown later.

**2. The Reaction (Hydrogen ion Concentration,  $p_H$ ).** A common characteristic for nearly all the profiles in both localities is the fact that in spite of liming the reaction in the upper layer (raw humus + leached sand, horizon  $A_1-A_2$ ) was acid,  $p_H$  4.0—4.5. As a rule the  $p_H$  increased gradually with the depth, so that the subsoil (horizon C) showed a  $p_H = 5.0-5.5$ . It is surprising that liming (in some instances also cultivation) has only shown a slight effect in bringing the reaction nearer the neutral point. However this agrees with observations made by the author in other series of liming experiments on heath soils in beech and spruce forests. In these experiments too, changes in the  $p_H$ -value in soils, not under continual mechanical treatment, take place very slowly, even though the total change in vegetation, especially the appearance of nitrate loving plants, and the arrival of numerous earth worms indicate that vigorous humification has begun and another type of soil is under formation. (See Tables, p. 61, 62 and 64).

In investigating the so-called "lime requirement" of

soils under continual cultivation, many determinations have been made of the amount of lime necessary to raise the pH from one value to another especially up to the neutral point, and, even though conditions vary in clay and sandy soils, so that the latter often require larger amounts of lime than the former. As a rule, by titrating a soil suspension with a base and an acid and constructing a titration curve of the amount of a base necessary to raise the reaction to the neutral point, it is possible to compute the amount of lime to be added in the field to obtain the same result. The amount used here is usually about 3 times greater than the amount used in the laboratory. (S. TOVBORG JENSEN, *l. c.*).

This, however, is mainly applicable to mineral soils. As soon as a greater amount of "humus" is present the definite titration factor to compute the amount of lime necessary to cause a definite reaction change has not yet been determined.

In reaction determinations in limed soil, rich in humus, it has been observed that in a suspension in which even undissolved lime particles are still present, the electrometric measurement often shows decided acid reaction. Even though an excess of lime is apparently present, the soil can show acid reaction. This is probably due to the fact that calcium carbonate is difficultly soluble (E. MANSHARD, *l. c.*) and that the calcium humate is quickly decomposed to carbonic acid with various organic acids as intermediate products. Under decomposition, nitrogen compounds and other mineral plant nutrients are liberated from the "humus" substances, and the soil, long before it is neutral, affords a much better layer for plant growth than before lime was added. (FR. WEIS, *l. c.*).

Seen from the point of view of the facts stated here, the small reaction change in the limed sections of the experiment areas does not seem surprising. Whether or not a complete neutralization should be attempted by the addition of lime to heath soil, or in fact to all soil rich in humus, is another question. Experiments in cultivating the heath and liming the soil in beech raw humus by renewing the beech indicate that plant growth can also be checked by the use of too large quantities of lime, even though these are less than the amounts required for a complete neutralization of the soil. (FR. WEIS, l. c.).

**3. Hygroscopic Water.** Determinations of hygroscopically bound water compared both with the mechanical analyses and with the amounts of colloid substances (humic and inorganic colloids) present problems of very great interest.

Until now it was generally believed that the power of a sandy soil to hold water bore a direct relation to its fineness and its content of those organic substances which, due to molecular structure or colloidal nature, act like the finest inorganic particles (clay). This theory is hardly substantiated by the investigations made here, in so far as the amount of hygroscopically bound water (i. e. water which does not evaporate under ordinary air drying but only at a temperature a little above 100° C.) is an expression for this.

In Tables I—IV we observe considerable variations in the content of finest particles (below 0.05 mm) in the single soil samples, but no corresponding variation in the content of hygroscopically bound water. Leached sand ("Bleich-sand"), although always relatively fine grained and besides

containing considerable "humus" particles, contains only a small amount of hygroscopic water (see Tables V—VII). Here this is mostly bound to the "humus" substances and the inorganic colloids. However that part of the humus substances which appears as solid carbon particles (raw humus) in the heather peat, leached sand and the upper part of the hardpan (peat hardpan) has apparently a smaller hygroscopicity than the part that is present in colloids (in the lowest part of the hardpan).

Computing the average figure for hygroscopically bound water and for "humus" + inorganic colloids in the particles under 0.05 mm., and taking all the horizons in each of the 3 quality classes in Mangehøje and Skovsende together we find, as the table p. 69 shows, that there is no direct, but rather a converse, relation between the content of the finest inorganic particles and hygroscopically bound water; and there seems to be an almost constant factor for the relation between hygroscopically bound water and "humus" + inorganic colloids. This latter, however, is only a chance result of the computations made. A closer analysis of the separate figures shows quite a different and most interesting state of affairs. If each horizon investigated in the two most strongly podsolized localities (Mangehøje, III. quality + Skovsende) is considered separately, the results are obtained which appear in the table p. 70. Here, as in the preceding table, the expression "colloids" is used in the widest sense as sum of all "humus" substances and inorganic colloids. If the relation between the figure for this and for hygroscopically bound water is computed, we find that the hygroscopicity factor is no longer constant but increases rapidly with the depth, apparently to the same degree in which

"humus" substances become more decidedly colloidal. This is even more apparent when the determinations of these factors in the Bausch analyses (Tables V—VII) were compared and arranged as appears in the table p. 72. Here, where the horizons are even more sharply separated than in the preceding summary, an even more decided rise in the hygroscopicity factor with the greater depth is observed, and we note that the raw humus layer (heather peat) in spite of an overwhelming content of organic substances, "humus", has but a slight hygroscopicity in comparison with the deeper horizons — no doubt because only a corresponding small amount of the "humus" is here present in colloidal form. The more pure the form in which the colloids appear, the greater the hygroscopicity. (Cf. FROSTERUS, l. c. p. 41, Fig. 14).

Taken as a whole, there seems to be no doubt but that the power of heath soils to retain water is only dependent to a slight extent on their content of finer inorganic solid particles and solid humus particles, but is very closely related to their colloidal humus substances and inorganic colloids. ( $\text{SiO}_2$ ,  $\text{Fe}_2\text{O}_3$  and  $\text{Al}_2\text{O}_3$ ).

4. "**Humus**". What we here designate as "humus" is, more exactly speaking, carbon in organic compounds, and the word is then used as a collective term to designate a motley mixture of dark coloured substances, for the most part of unknown chemical composition, whose decomposition by micro-organisms or chemical agents has entirely or partially ceased, and which therefore appear as difficultly decomposable remains of organic substances, — at any rate under the conditions present at their formation, and which still exist where they are found in or on the

soil. If these conditions are changed, if for instance the acid reaction characteristic for humus substances is neutralized, or if these substances are submitted to a thorough aeration (oxidation), they will easily be able to undergo further decomposition and mineralization.

Just what is true humus in this mixture of substances is a matter of much debate. The definition which, in the opinion of the author, best covers the probabilities, is that given by S. A. WAKSMAN (*l. c.*) also supported by a series of earlier investigations, (HOPPE-SEYLER, F. HOFMEISTER, P. P. DÉHÉRAIN, C. WEHMER) of which the gist is as follows: In the mixture of carbohydrates to be found in plants, lignin is particularly resistant to the action of microbes. While sugar, dextrines, celluloses, hemicelluloses, pectines, pentosans, etc., are readily decomposed to carbonic acid and water, the decomposition of lignin ceases with the formation of humic acid, which, with certain also difficultly reducible fats, waxes, resins, chitin, etc. accumulate in the soil. The comparatively large nitrogen content, which is characteristic of the humus substances, and which cannot be due to the nitrogen-free lignin, is mainly due to microbes, particularly fungi, with whose protoplasm combinations are formed with nitrogen in very stable compounds so that this substance accumulates, likewise bound by the "humic acids" present. (Concerning these, opinions also differ, BAUMANN and GULLY, Sv. ODÉN, *l. c.*). True humus then, is that part of the amorphous organic matter in soil, peat, etc., which is soluble in diluted alkalines and which may be precipitated by a surplus of heated HCl. It includes a series of different chemical compounds, varying in nitrogen content, but all presumably appearing as colloids. The variation is dependent on the plant material and the micro-

organisms which have contributed to their formation and on external conditions (reaction, presence or absence of oxygen, temperature) under which they are formed. However WAKSMAN and his collaborators have succeeded in creating humus substances from plant matter with a large lignin content mixed with other easily decomposable carbon and nitrogen compounds which serve as nutrients for the micro-organisms (especially fungi) which gradually accumulate nitrogen in their protoplasm. WAKSMAN discovered later that cellulose and hemi-cellulose in high and low bog peat ("Hoch- und Niedermoore") can also be used as raw material for humus substances.

Among the organic substances in the soil are many which are not actually humus, but which perhaps could be called "raw humus", being the material from which true humus substances are formed. There is no concise scientific definition of "raw humus" either, but some of that substance is certainly present in the form of colloids. A reliable and valuable method for determining the total organic colloid content in soil, which would be of very great value, is also wanting, and could therefore not be used in these investigations. However, when heath soils are apparently able to show comparatively large quantities both of true humus substances and of organic colloids, the fact is explainable by the wealth of shrubs, *Calluna*-, *Erica*-, *Empetrum*-, *Vaccinium*-, *Genista*-species, etc. to be found in heath vegetation, which in their hard wooded parts are very rich in lignin, and in their herbaceous parts, leaves and bark, furnish nutriment for fungi which bind nitrogen and contribute to the formation of humus substances. In the more deeply lying horizons of heath soil, organic matter is pre-eminently present as true humus substances

in the form of colloids, as in the hardpan and red soil formation in the B-horizon. The increasing nitrogen content in organic substances, the deeper we penetrate into the earth, substantiates this theory (see p. 176—182).

When however, in spite of this, I have retained the current nomenclature, "humus", for all organic matter in the soil, it is partly because at the present moment we are unable to draw a sharp quantitative demarcation line for the true humus, and partly to better compare my results with what the available literature on the subject has hitherto characterized as "humus".

**5. The "Humus" Content in the Hardpan.** Strongly podsolized soils, as those of the present investigations, are often characterized by the fact that, under more or less sharply defined and heavy layers of "raw humus" and leached sand, there is a characteristic hardpan formation, also varying in heaviness (thickness), hardness, color, etc. Below the hardpan, far below indeed, in the unweathered subsoil, can often be found one or more layers of a special reddish ground-water hardpan, *glei*, representing a so-called G-horizon.

The ordinary, typical hardpan is usually a rather complex formation, at the top rich in solid humus particles that have been washed down, and which give it a deep black color, intermixed with clear white quartz grains without gel membranes and belonging to the eluvial horizon,  $A_3$ , at the bottom without solid humus particles and of a lighter brown or yellow tone, intermixed with brownish yellow grains of sand, usually covered and cemented closely by the colloid membranes, which, for the most part, are composed of humus colloids with a strong intermixture of colloidal silicic acid, iron and aluminium hydroxide, and

belonging to the illuvial horizon  $B_1$ . As a rule the uppermost of these two layers is the largest, and certain authors, B. FROSTERUS, B. AARNIO and P. E. MÜLLER (l. c.), believe that it is particularly characteristic for certain localities. MÜLLER claims that the hardpan of the heath plains is a humus hardpan (humus podsol) of this type, while the hardpan of the hill islands, on account of a far slighter "humus" content and greater wealth of iron, represents what FROSTERUS calls an iron hardpan (or iron podsol).

A comparison between the content of humus and iron in the hardpan from the two equally strongly podsolized areas such as the hill island locality at Mangehøje, III. quality class, and the heath plain locality at Skovsende, (see Tables III and IV) furnishes no reasons for the distinction (see also Tables V—VII), and the analysis material collected by C. F. A. TUXEN, and which MÜLLER in particular uses as a basis, is, presumably, too little comprehensive to prove the differences claimed as regards the Danish heath soils. (FROSTERUS' investigations from Finland deal with soil types of essentially different geological and mineralogical origin and with another vegetation than the Danish heaths). See also the tables p. 83 and 86.

The results of a more detailed profile description, as made by Dr. ØDUM, appear in the tables, pages 84 and 85. Comparisons of "humus" and iron content in the hardpan from the hill islands and the hardpan from the heath plains in horizons  $A_3$  and  $B_1$  appear in the tables p. 83 and 86. Nor does any of this material substantiate the theory that, based on an intrinsic difference between the hardpan forms in the two localities, a sharp distinction can be drawn between a typical humus hardpan and a typical iron hardpan in the case of the Danish heath podsols.

The many different terms which have crept into recent Danish as well as foreign scientific litterature to characterize the different hardpan types are not, at present, sufficiently substantiated by scientific proof, and are more apt to bring confusion to the scientist as well as to the practical man who is obliged to use terms for the soil forms with which he works.

For the present then, the term "hardpan" should be kept as a common designation for all the hard cemented layers of a black, reddish brown, yellow or even grayish color, which appear in many strongly podsolized soils, whether these belong to A-, B- or C-horizon, and with special prefixes such as "peat"- "humus"- "iron"- or "ground water"-hardpan (*glei*) indicate specific characteristics in regard to its chemical nature and origin.

6. **Nitrogen Content in the "Humus".** In addition to an extremely small content of mineral plant nutrients such as Ca, K, Mg, P and S, as seen in Tables V—VII, the Danish heath soils contain an astonishing abundance of nitrogen, as a cursory glance at Tables I—IV plainly shows. This nitrogen is certainly present in virgin heath soil only in complex organic compounds, as parts of "humus" substances, but here it appears in such large quantities that the "total nitrogen" in the raw humus + leached sand is between 0.1 and 0.2 % (sometimes even more), in the hardpan layers between 0.2 and 0.3 %, while in the layer below these it is only found in very small quantities; the hardpan seemingly forms a barrier to the progress of nitrogen downwards, and so, in the course of time has caused it to accumulate there.

However, in spite of this nitrogen abundance, which to a depth of about 30 cm, averages 0.2 % and represents

about 15,000 kg per ha. (the specific weight of the soil being computed as 2) or corresponding to about 100,000 kg nitrate of soda, the fact remains that heath soil, especially virgin heath soil, affords very little nitrogen in a form available to plants, and nitrogen hunger is often observed in plants cultivated on the heaths, unless additional nitrogen fertilizer is given. It is evident that the nitrogen here appears in very difficultly available forms and this is the reason for its accumulation.

The question now arises, how and to what extent nitrogen can be mobilized in compounds such as ammonia and nitric acid available to the higher plants. If this can be done, the results will be of great economic importance, and heath soil, hitherto considered poor and unprofitable, will be placed in a new light.

At the outset there is a probability that nitrogen can be liberated to the same extent as the organic carbon to which it is bound is oxidized to carbon dioxide under the ordinary process of humification. Nitrogen will, moreover, probably be liberated as ammonia and nitric acid, which Tables I—IV indicate clearly. As soon as heath soils are cultivated and limed, considerable quantities of these substances are immediately released. Whether or not the entire nitrogen content can be rendered accessible in this way is another question.

According to the investigations of S. A. WAKSMAN (l. c.), to which reference has already been made, nitrogen is bound to the actual humus substances in some organic form, though hardly as free protein, even though it was originally present in this form as protoplasm in the cells of fungi and bacteria. The relation between carbon and nitrogen in these unknown organic compounds (true hu-

mus) should, according to WAKSMAN, be rather constant, and only vary between 12:1 and 8:1 and as a rule be as 10:1. If it were proteins, which, as he claims, are the organic substances richest in nitrogen, the nitrogen percentage would be higher, about 14—18 %. However, in spite of the claims of HILGARD and JOFFE and LOUGHridge (l. c.), who found up to 20 % nitrogen in "humus" from arid regions (a determination whose inaccuracy was noted by C. LIPMAN and H. F. PRESSEY, l. c.), WAKSMAN still believes that no natural organic substance can contain more nitrogen than the purest proteins.

By computing the nitrogen quantities found by the author of the present paper as percentage of the organic substance (humus) present in the same soil samples, considerably higher figures were found, i. e. 10, 11, 13.33, 16.43 and even up to 22.22 % N.<sup>1</sup> and these in the deepest layers of the profiles examined. By comparing all these figures (with the exception of 3 determinations which had a much smaller N-content, but which for other reasons may be considered inaccurate) it has been possible to show this not surprising, but still interesting, relation that the nitrogen percentage in organic matter increases at increasing depth. This appears in the tables, p. 94—95. Excluding the figures for profile 10 at Mangehøje and two in parentheses for profiles 4 and 10 at Skovsende Plantation, an average computation of all the other figures gives the following nitrogen percentage in the organic matter (p. 179):

The comparatively small increase in nitrogen content from the first to the second layer is, of course, because

<sup>1</sup> As it is a question of determinations of very small quantities of nitrogen, a possibility for error exists. However this is not probable, as all the high nitrogen percentages were found in the deepest horizons. (See tables, p. 94—95).

Raw humus + leached sand Horizon A <sub>1</sub> —A <sub>2</sub>	Hardpan Horizon A <sub>3</sub> —B <sub>1</sub> ,	Layer under hardpan Horizon B <sub>2</sub>	Subsoil Horizon C
2.08 %	2.24 %	3.99 %	8.44 %

the largest part of the hardpan layer belongs to the A-horizon (A<sub>3</sub>) in which there are considerable quantities of nitrogen-free organic substances not present in colloidal form. At the two following depths all the organic matter is no doubt true colloidal humus (except penetrating roots, etc.) and in each of these zone depths the nitrogen percentage is doubled from the zone above. The explanation for this lies in the fact that the organic matter lying deepest down is the oldest and that nitrogen is not decomposed as quickly as carbon<sup>1</sup>. The striking difference between the average nitrogen contents in the deepest layers at Mangehøje and Skovsende Plantation, 9.89 % N. and 6.77 % N. respectively, substantiates this fact, for the hill-island, Mangehøje, is of considerably older geological origin than the heath plain, Skovsende. The rule that of all organic substances the true colloidal humus substances, representing the greatest nitrogen content, have the greatest power of wandering down into the ground is applicable here. The fact that the nitrogen percentage increases with the depth, while the acidity decreases, has also been demonstrated by H. HESSELMAN and V. AALTONEN (l. c.) in Swedish and Finnish coniferous forests soils. The fact that the

<sup>1</sup> Similar conditions exist in high bog and Tchernosem soils, which, with an increase in N-percentage in the oldest layers, show a more complete binding of this substance. (See A. DOJARENKO: Landw. Versuchsst. 56. Bd. 1902, and P. E. MÜLLER and FR. WEIS: Naturw. Zeitsch. f. Land- und Forstwirtsch. Jahrg. 1907.

humus is so rich in nitrogen at great depths, is of smaller practical interest, for the amounts of organic matter are so small. However the great quantities of nitrogen present in the heath raw humus and the hardpan layers and representing an enormous depot of this most important element demand our keen attention.

That part of the organic nitrogen in heath soil, and especially that found in the raw humus, can be mineralized and liberated, even though the reaction of the soil is strongly acid, is very apparent from the figures for ammonia and nitric acid in Tables I—IV, (see also Figs. 10—11, p. 100 and 101, which show the quick appearance of the nitrate loving plant, *Chæmænerium*, as soon as the heath is treated) and from several earlier papers (FR. WEIS, P. E. MÜLLER, l. c.). For this, simple mechanical treatment or liming only is necessary, but on raw virgin heath this transformation does not take place. As the nitrification process is very active (vigorous growth of nitrate loving plants) when the hardpan after trenching is brought to the surface, a considerable amount of its nitrogen content is also transformed. (See Tables I—IV). To what extent the nitrogen in true humus substance is liberated is not yet known. Old heath soils, as well as other older raw humus formations, are less liable to nitrification than younger soils (FR. WEIS, H. HESSELMAN, P. E. MÜLLER, l. c.). And even in certain mould or brown soils, old beech forests, for instance, the same unwillingness is present (FR. WEIS).

The question remains: how is nitrogen mobilized? What factors hinder and what further the process?

Several possibilities present themselves. 1) Nitrogen is bound so fast that it cannot be mobilized. This explanation is unsatisfactory for many reasons. 2) No

ammonifying and nitrifying microbes are present in the soil. As these are everywhere present in the dust in the atmosphere, they will readily find their way into the soil and develop where conditions are favorable. 3) Conditions necessary for the development of the microbes in question are wanting. Such conditions can always be produced artificially. 4) The presence of very specific microbes is required to liberate nitrogen from certain humus substances. This is very probable, but at present our knowledge of the matter is limited. Experiments (by WAKSMAN and others) have shown, however, that extremely difficultly decomposable nitrogen compounds can be broken down when inoculated with certain micro-organisms.

We often observe in nature that incipient nitrification again ceases, for instance when the physical conditions in heath soils are unfavorable, — moss and lichen species or heather again cover the soil and earth worms and similar animals disappear. The cultivated plants growing on such soil soon show signs of nitrogen hunger. Renewed cultivation reopens the nitrogen source and the natural vegetation is again changed.

Means are surely then at hand, or can be found, to mobilise the nitrogen compounds in heath soils in the form of valuable plant nutrients such as ammonia and nitric acid. However the practical man is interested in preventing the mobilisation of nitrogen more quickly than cultivated plants can assimilate the nutrients freed and in avoiding too much nitric acid loss by washing out. By a selective use of the correct mechanical methods of cultivation by which heath raw humus and the hardpan layer are maintained and brought

to the surface layer, and there mixed with lime and manure which bring many micro-organisms to the soil, J. GÖRBING<sup>1</sup> has succeeded by intensive, but rather expensive, cultivation in bringing a very strongly podsolized Holstein heath soil in an excellent condition during 1 to 2 years. Many practical cultivators of the Danish heath have also solved the problem by similar but slower methods.

On the whole then, there seems to be a possibility for bringing the large valuable nitrogen accumulations in heath soils into circulation, though slowly, so that that substance becomes available for higher plants and can benefit them during a longer period. For further details as to how this is done, see the works of H. HESSELMAN, FR. WEIS, T. GAARDER and O. HAGEM, HALL, MILLER and GIMINGHAM and others (l. c.).

#### 7. The Inorganic Colloid Complex ( $\text{SiO}_2$ , $\text{Al}_2\text{O}_3$ and $\text{Fe}_2\text{O}_3$ ).

The qualities rendering a soil fertile and favorable for cultivation are not only its absolute content of actual plant nutrients, but to a far greater extent its physical structure, its living micro-flora and its content of substances able to hold water and other nutrients, or which regulate the reaction by acting as buffer agents. These latter qualities are closely related to the organic and inorganic colloids in the soil which appear commonly though in greatly varying quantities and unevenly distributed among the various soil types.

The inorganic colloids and their distribution deserve special attention. They are formed under the ordinary

<sup>1</sup> J. GÖRBING: Erfahrungen in der Ödlandkultur mit forstlichen und gärtnerischen Kulturpflanzen. Protokoll d. 89 Sitzung der Zentral-Moor Kommission am 16 und 17 Februar, 1928.

weathering processes of the minerals in the natural crust of the earth, and as quartz, silicates, aluminum and iron compounds are nearly always present among them, a possibility exists for the formation of larger or smaller quantities of colloidal silicic acid and aluminum and iron hydroxides which comprise the most important inorganic colloids. As a rule they are found as sols, but where negatively charged silicic acid encounters positively charged aluminum or iron hydroxides, these substances are mutually able to precipitate each other as gels unless one part is so much more strongly charged than the other that it becomes reversely charged by the effect of the first, or a sufficient number of negatively charged humus substances appear at the same time and act as protective colloids ("Schutzkolloide") and keep the colloidal complex in a state of sols. This makes possible the elutriation of colloids from the upper horizons of the soil and precipitation as gels first in the deeper layers, where especially the bases, present as iron hydroxides or cations of different electrolytes, neutralize the negatively charged anions of silicic acid and humic acids.

As a rule mixed gels of silicic acid and aluminum hydroxide are formed under this process and the two components are present in mutually varying relative amounts and represent the exchange zeolites. These play an important part in soil processes due to their power of retaining ammonium and potassium ions tightly bound and sodium and calcium ions loosely bound, at the same time liberating aluminum and hydrogen ions. These then, are the main support of the very important base exchange which takes place, partly by the liberation of electrolytes under weathering processes, partly by the addition of lime

and fertilizers to the soil by which it attains a crumbling physical structure (German: "Krümelstruktur") due to dissolved colloids being precipitated out as gels, and which is most favorable to the higher and lower plants (bacteria). The great hygroscopicity of the gels (see p. 170) and their effect on the power of the soil to hold water increases their importance. While in a naturally fertile soil, (mould or brown soil) rich in basic elements and not covered by an acid reacting raw humus layer, these colloids will be precipitated as gels where they are formed, and remain there (especially in the upper horizons), and the same distribution can be made by mechanical treatment and manuring of cultivated soil, — in the cold and coldly temperate, humid, climatic regions, in a natural, uncultivated soil, where raw humus readily accumulates, and especially where the soil is poor in basic elements, podsolization occurs under which the colloids are entirely dislocated. In the Danish heath soils investigated, which were very poor in basic elements, the typical structure is one in which the upper raw humus layer, together with a leached sand layer (often very large) whose lowest section passes into a "peat hardpan layer" (also often very large), represents an elutriation zone or eluvial horizon (A), while the colloids in gel form are first precipitated entirely and retained in the illuvial horizon (B) just below, which is either a looser red soil zone or a more or less fast cemented hardpan from which only very small quantities of colloids are allowed to penetrate into the unweathered subsoil (C-horizon), or into the layer of partially weathered soil found between that and the hardpan layer ( $B_2$  horizon). In the C-horizon there are one or more thin layers of ground water hardpan or glei (G-horizon) also rich in colloids, especially

iron hydroxide, but with a very different origin from the other hardpan formations.

However, originally healthy mould or brown soil of crumbling structure, absorptive saturated, and with colloids diminishing gradually from the upper layers downwards, can degenerate and become absorptive unsaturated soil of single grain structure, with colloids elutriated in the upper layers (especially the leached sand layers) and accumulated in the red soil or hardpan zone, in other words a typical podsol. This readily occurs, most often in forest soil under shade trees where raw humus accumulates. Degeneration of this nature comes rather quickly, but before it is visible to the naked eye it can be revealed by a quantitative determination of the distribution of the inorganic gel complex at various depths of the soil, as shown by O. TAMM and K. LUNDBLAD (*l. c.*) using TAMM's original method.

Comparing the results found by those scientists, some of which are seen in the tables p. 111—114, with my analyses of heath soils of varying grades of podsolization, fine agreement is noted.

The results of my analyses are shown in the tables p. 114—116 in the same way as in TAMM's and LUNDBLAD's tables, but with the addition of the average figure for each quality class from Mangehøje and for all the profiles from Skovsende (see further Tables I—IV). However, as the soil samples from different profiles in the 4 horizons are not always drawn at the same depth (among other reasons because the depth of the hardpan layer varies) the exact average figure for this cannot be given.

In all the comparisons made silicic acid seems to play a less important part as compared to the two other colloids.

However this is otherwise if all the colloids are computed in molecular percentage of the total inorganic colloid content, for silicic acid has a much lower molecular weight ( $\text{SiO}_2 = 60.4$ ) than aluminum hydroxide ( $\text{Al}_2\text{O}_3 = 102.2$ ) and iron hydroxide ( $\text{Fe}_2\text{O}_3 = 159.8$ ). This is seen in the tables, p. 117—120, where, to the amount of the single colloids in weight percentage of the total amount of soil, is added, in one column their weight percentage, in another their molecular percentage of the total colloidal content.

This better illustrates the importance of silicic acid in the total colloid complex, and the distribution of all 3 colloids appears otherwise when their amount is expressed in this way. As it is impossible to express the molecular weight of the humus substances which is an important part of the total amount of soil (at all events in certain horizons) the molecular percentage of all the colloids could not of course be computed.

The colloid determinations given in Tables V—VII which are not included in the average figures of the separate quality classes, substantiate this most satisfactorily. Another interesting relation is seen from this which did not appear in the analyses in which raw humus and leached sand are mixed, namely that in the leached sand layer only a very small colloid content is found and that this is only composed of silicic acid.

Practically all my profiles substantiate the facts noted by TAMM and LUNDBLAD, GLINKA, FROSTERUS and others, that iron hydroxide is precipitated before aluminum hydroxide and silicic acid; the two latter usually remain together as a complex gel. A comparatively larger part of the iron is retained in the hardpan and already in the peat hardpan ( $\text{A}_3$ -horizon). Where it appears

in the glei-horizon it has seeped up with the ground water and is not due to elutriation from the upper layers. On the whole my analyses substantiate TAMM's and LUNDBLAD's discovery that the distribution of the inorganic colloids in the different horizons is a sensitive expression for the degree of podsolization.

If the results of the colloid determinations are expressed graphically (in weight percentage of the total amount of soil) for each separate profile, as seen in Figs. 11 and 12 (p. 122—123), we note that from Mangehøje we can construct 3 characteristic types of curve corresponding to 3 different quality classes, of which the first practically coincides with the curves constructed by LUNDBLAD for brown soil in Swedish beech forests (very slight podsolization), the second indicates a plainly degenerated soil (medium podsolization) and the third a strongly podsolized soil of the same character as the soil in Skovsende Plantation. Particularly characteristic for this last type is the extremely small amount of colloids in the upper layers of soil (the curves begin very near the axis of the abscissa) with the greatest accumulation in the hardpan layers, with an equally abrupt decrease towards the layers below. Among the Skovsende soils, a single profile, (No. 8), deviates from the others and follows a curve lying between I. and II. quality class from Mangehøje. However just such spots in an otherwise apparently homogeneous heath plain can be detected by the method used here.

Fig. 13 (p. 124) shows curves expressing the average figure for the distribution of the single inorganic colloids in weight percentage of the total amount of the soil mass, in which the course of the iron curve is interesting. The graphic representation, Fig. 14 (p. 125), of the mutual distribution of the

colloids in molecular percentage in the various horizons gives another picture than that seen in Fig. 13, but substantiates in the prettiest manner possible the fact that iron hydroxide is precipitated more quickly than the other colloids, while silicic acid appears in relatively larger quantities in the deeper horizons.

If these results are compared with the descriptions of the single profiles we note that where no definite hardpan formation is found the colloids are more evenly distributed through the entire profile, in the upper as well as in the deeper layers of the actual soil, whereas the hard hardpan has apparently absorbed and precipitated as gels the greatest part of the total colloid complex. This applies, moreover, not only to the inorganic parts of this but also to the organic colloids (the true humus substances).

It may perhaps seem presumptuous, on the basis of a so comparatively limited analysis material, to draw extensive general conclusions as to the distribution of the colloids in various horizons as a criterion for the quality of the soil. Two questions immediately arise: 1) Is the material at hand sufficiently large to prove a law abiding relation between the distribution of colloids and the degree of podsolization? 2) Is the colloid complex really such valuable soil material that it may be considered one of the vital fertility factors?

In regard to the first question we possess in the literature on the subject a series of determinations made by TUXEN, RAMANN, FROSTERUS, AARNIO and others (l. c.) not indeed of the colloid content, but of the distribution of the sesqui-oxides in podsolized and non-podsolized soils

which agree entirely with my own results. (Part of these compounds are, without doubt, colloidal hydroxides). However particularly important seem to me the determinations made by TAMM and LUNDBLAD of the 3 colloids in question, which beautifully illustrate the regular variation in distribution in accord with the degree of podsolization and, not only when a brown soil degenerates to a podsol, but also when a podsol regenerates to brown soil, and in soils of a totally different geological origin. By private information from Dr. TAMM I have been informed that a slight error (of 0.2 %) is to be found in his method for the determination of the inorganic colloid complex as applied to soils with a large clay content. However when this is taken into consideration, the theory is well adapted for general use in the classification of soil, not only for determining the distribution but also the amounts of colloids, and it is especially recommendable in light sandy soils.

The importance of colloids in general as a substratum for adsorption of water and various bases used as plant nutrients is not to be questioned. In the soils treated here, the organic colloids which can appear in great quantities, should also come under consideration. It is true that these can disappear gradually as the humus substances are mineralized, but on the other hand new will be formed from plant and animal residues. Generally speaking the inorganic gel complex has probably a more permanent character, even though on occasion it may possibly be subjected to elutriation by peptization: at all events it comprises a considerable content of clay-like substance (the combined gel of silicic acid and aluminum hydroxide).

Therefore heath soils, which otherwise have generally been considered extremely poor sandy

soils, should, in the future, be considered from another point of view, for they contain very considerable quantities of the same material as is found in the fertile mould and clay soils. The difference in consistency between heath soils and clay soils depends on the fact that in the former the colloidal matter is elutriated as thin membranes enclosing the grains of sand (hard and uneven quartz particles) and does not produce the same physical, plastic structure as a typical clay soil. These membranes do not disappear under the finest fractions of a elutriation analysis (for they also stick to the surface of the larger grains of sand) so that such an analysis gives here no information concerning the total colloid content.

There is no doubt but that the inorganic colloids play a very important part in the base and acid exchange taking place in cultivated soils, especially when ordinary plant nutrients are added as fertilizers. In heath soils, poor in bases, and without the addition of fertilizers, practically no other exchange will take place than that occasioned by the adsorption or absorption of the ammonia liberated by the decomposition of humus substances containing nitrogen. For the amount of bases as lime, magnesia, potassium and sodium which are liberated under the weathering processes, is inappreciable. However when these soils are limed or manured with ordinary fertilizing salts (or manure) it is of the greatest importance that they contain a considerable absorptive colloid complex which is able to bind the nutrients added. Although, lime is largely bound to the humus colloids, which, on the change in reaction towards the neutral point, are subjected to a rapid decomposition, it is, like

other basic ions, also able to enter into the zeolite complex, and, finally, it can be exchanged with other valuable, cations. In this base absorption, to be sure, the harmful hydrogen, aluminum and iron ions are liberated. Part of the hydrogen ions liberated can be absorbed, while part unite with hydroxyl ions to form water, thus becoming harmless. Aluminum and iron ions are easily precipitated into gel form when various anions, such as sulphuric acid and phosphoric acid, are present at pH-values considerably lower than the reaction figures for heath soils (JOFFE and MC. LEAN *i. c.*). Among the important plant nutrients, potassium, ammonium, and phosphoric acid ions are bound particularly fast, next come calcium, magnesium and sulphate ions, while nitrate ions and the harmful chlorine ions are not held but are washed out by rain water.

A heath soil with appreciable colloid content, as is just the case with the strongly podsolized forms, after cultivation, by which the large colloid content of the hardpan layer is mixed in the upper layer and preferably with the humus layer, and then limed or marled, cannot be considered an ordinary poor sandy soil. On the contrary, by the addition of fertilizers, and with correct mechanical treatment, it may be classified with light mouldy soils and mineral soils with slight clay content, as soon as the absorbing capacity of the humus colloids and clay-like zeolites are respectively saturated with bases and the liberated aluminum and iron ions are precipitated by phosphoric acid.

If, at the same time, we consider the enormous

nitrogen deposit, which, in the course of ages, has been stored up in the strongly podsolized heath soils, the colloid accumulation forms a rational basis for a new valuation of these soils for cultivation, not only for forestry, but to an even greater extent for farming purposes.

This theory is also substantiated by the fact that after trenching, liming and the selection of suitable kinds of tree, it has been possible to establish very sucessful plantations, while the cultivation of the heath for agriculture has made such progress that more and more fastidious agricultural plants are grown — not only on hill islands but also on the hitherto more despised heath plains. A correct understanding of the means that have brought this about, and of what can be accomplished when heath soil is treated as it should be, will lead cultivation of the heath along more certain lines and bring it further than has been the case earlier. A preliminary classification of the soils by means of a determination of the amount and distribution of the inorganic colloid complex will, among other matters, contribute to an indication of the way in which heath soil should be cultivated.

8) **The Complete Chemical (Bausch) Analyses.** The analyses shown in Tables V—VII in the 3 profiles (2 from Mangehøje and 1 from Skovsende) in which 5 different horizons appear distinctly, give further important informations as to the nature of the heath soil in question.

The figures in these tables speak for themselves. Besides the amount and distribution of the inorganic colloids and humus substances in the various horizons, we note only the following main results:

a) Of the silicic acid which forms the main ingredient of soils, only a very small amount is present in colloidal form. If, however, we take its comparatively small molecular weight into consideration, it occupies a very considerable place in relation to other inorganic colloids with greater molecular weight.

b) Of the aluminum and iron content, relatively greater amounts (50 % or more) can be present as colloidal hydroxides.

c) The various distributions of the oxides of Fe, Al, K, Ca, Mg which P. E. MÜLLER, with TUXEN'S analyses as basis, and referring to facts found by FROSTERUS applicable to Finnish podsols, claimed to be characteristic of the hardpan formation in the B-horizons of hill islands and heath plains respectively, is not substantiated by the present analyses (see the table p. 137). The podsolization of the hill islands is very variable, and has often led to formations which, in the main, quite resemble those of the heath plains. An absolute integral difference between hill islands and heath plains as regards their value for cultivation can not be maintained when the nitrogen and colloid content of these soils is taken into consideration.

d) The important plant nutrients (except nitrogen), K, Ca, Mg, P and S are found in such minimal amounts (comparatively evenly distributed in the various horizons) and too, in forms so extremely little available for plants, that the soils in question, from this point of view are some of the poorest existing. However, as from other points of view, the large content of nitrogen and col-

loids in the soils render them very valuable for cultivation, the lack of actual plant nutrients is a matter of less importance: the missing nutrient can always be added in the form of fertilizers.

---

## INDHOLD. CONTENT

	Side
<b>Forord .....</b>	<b>3</b>
<b>I. Indledning .....</b>	<b>5</b>
<b>II. Beskrivelser af de undersøgte Hedejorder og de i dem aabnede</b>	
Profiler .....	16
Mangehoje Plantage .....	26
Skovsende Plantage .....	33
<b>III. De ved Laboratorieundersøgelse af Jordprøverne anvendte Me-</b>	
toder .....	37
Den mekaniske Analyse .....	38
Maaling af Brintionkoncentrationen .....	39
De kemiske Analyser .....	40
Bausch-Analyser .....	44
<b>IV. Analyseresultaterne .....</b>	<b>46</b>
<b>V. Diskussion af Analyseresultaterne .....</b>	<b>50</b>
De mekaniske Analyser .....	52
Reaktionen (Brintionkoncentrationen, pH) .....	59
Hygroskopisk bundet Vand .....	66
»Humus« .....	73
Alens »Humus«indhold .....	79
»Humus«ens Kvælstofindhold .....	90
Det uorganiske Kolloidkompleks ( $\text{SiO}_2$ , $\text{Al}_2\text{O}_3$ , $\text{Fe}_2\text{O}_3$ ) .....	106
De fuldstændige kemiske Analyser (Bausch-Analyserne) .....	135
<b>VI. Sammenfattende Oversigt over Resultaterne .....</b>	<b>139</b>
Resumé.	
Physical and Chemical Investigations on Danish Heath Soils (Podsols) especially as to their Colloid and Nitrogen Content	149
I. Introduction .....	149
II. Description of the Heath Soils investigated and the Profiles opened .....	153
III. Methods used in Laboratory Investigations of the Soil Samples .....	157
IV. The Results of the Analyses .....	162
V. Discussion of the Analytical Results .....	165
1. The Mechanical Analyses .....	165

	Side
2. The Reaction (Hydrogen ion concentration, pH) . . . . .	167
3. Hygroscopic Water . . . . .	169
4. "Humus" . . . . .	171
5. The "Humus" Content in the Hardpan . . . . .	174
6. Nitrogen Content in the "Humus" . . . . .	176
7. The Inorganic Colloid Complex ( $\text{SiO}_2$ , $\text{Al}_2\text{O}_3$ , $\text{Fe}_2\text{O}_3$ ) . . . . .	182
8. The Complete Chemical (Bausch) Analyses . . . . .	192

Bilag. Appendix. Tabeller. Tables I—VII.

Tabel I. Table I.

## Mangehøje Plantage. Mangehøje Plantation.

Bakkeø. Hill island.

Svagt podsoleret Jordbund. Slightly podsolised soil.

Profil Numer og Lokalitet Number of profile locality	Lag, hvorfra Jordprøverne er udtagne Layers from which the soil samples are drawn			Mekanisk Analyse Mechanical Analysis									Kemisk Analyse Chemical analysis						
				Partiklernes Størrelse Size of particles									pH	% H <sub>2</sub> O	% »Humus«	Det uorg. Kolloid- kompleks Inorganic colloid complex			
	Horizont Horizon	Jordlagets Beskaffenhed Nature of stratum	Dybde Depth cm	% over 2 mm	% 2–1 mm	% 1–0,5 mm	% 0,5–0,1 mm	% 0,1–0,05 mm	% 0,05–0,01 mm	% under 0,01 mm	% SiO <sub>2</sub>	% Al <sub>2</sub> O <sub>3</sub>	% Fe <sub>2</sub> O <sub>3</sub>	% Total Mængde	% Total N	mg NH <sub>3</sub> -N pr. kg	mg NO <sub>3</sub> -N pr. kg		
Nr. 10 Pløjte Hede Treated heath	A <sub>1</sub> —A <sub>3</sub>	Muld lignende Overgrund .... Mouldlike upper soil	0—25	2,4	4,3	8,5	39,3	16,9	20,6	8,3	4,3	2,44	8,4	0,05	0,87	0,44	1,36	0,079	Spor Trace      13,6
	B <sub>1</sub>	Laget herunder..... Next layer	25—30	3,0	4,4	9,3	50,4	11,6	12,8	8,0	5,0	1,36	2,4	0,13	0,49	0,66	1,28	0,175	0      0
	C	Undergrunden .....Subsoil	50—70	0,9	2,8	8,1	84,8	1,6	0,7	1,1	6,0	0,22	0,19	0,09	0,12	0,12	0,33	0,019	15,8      0
Nr. 11 Pløjte Hede Treated heath	A <sub>1</sub> —A <sub>2</sub>	Lyngmor + Blegsand .....Raw humus + leached sand	0—12	2,5	1,9	3,0	68,0	14,3	8,8	1,6	5,0	1,00	4,5	0,05	0,21	0,24	0,50	0,103	4,6      11,6
	A <sub>3</sub> —B <sub>1</sub>	Alen..... Hardpan. »Ortstein«	12—15	7,1	14,6	13,2	35,7	9,1	13,4	7,0	4,3	2,02	5,4	0,21	0,55	0,92	1,68	0,129	3,0      0
	B <sub>2</sub>	Laget under Alen..... Layer under hardpan	15—60	11,0	28,0	34,5	20,4	1,7	2,0	2,3	5,3	0,36	0,34	0,13	0,23	0,17	0,53	0,022	0      0
	C	Undergrunden .....Subsoil	60—70	2,5	8,2	29,8	56,7	0,3	1,0	1,4	5,3	0,29	0,16	0,09	0,11	0,06	0,26	0,015	0      0
Nr. 12 Pløjte Hede Treated heath	A <sub>1</sub> —A <sub>3</sub>	Muld lignende Overgrund .... Mouldlike upper soil	0—20	3,4	2,4	4,4	41,1	23,7	19,1	5,9	4,5	1,81	8,5	0,05	0,10	0,18	0,33	0,215	11,2      50,0
	B <sub>1</sub>	Laget herunder..... Next layer	20—30	19,1	2,0	3,5	36,2	16,8	13,9	8,5	4,8	1,45	3,0	0,16	0,50	0,62	1,28	0,091	4,0      0
	C <sub>1</sub>	Undergrunden .....Subsoil	30—50	14,5	2,3	4,9	46,5	18,2	9,7	3,9	4,9	1,11	1,3	0,15	0,91	0,33	1,39	0,060	0      0
	C <sub>2</sub>	Undergrunden .....Subsoil	60—70	6,2	1,7	4,3	54,0	24,2	6,9	2,7	5,1	0,67	0,37	0,23	0,26	0,09	0,58	0,025	0      0

Tabel II. Table II.

**Mangehøje Plantage.** Mangehøje Plantation.

Bakkeø. Hill island.

Middel-podsoleret Jordbund. Medium podsolised soil.

Profil Numer og Lokalitet Number of profile locality	Lag, hvorfra Jordprøverne er udtagne Layers from which the soil samples are drawn			Mekanisk Analyse Mechanical analysis								Kemisk Analyse Chemical analysis								
				Partiklernes Størrelse Size of particles								pH	% H <sub>2</sub> O	% »Humus«	Det uorg. Kolloid- kompleks Inorganic colloid complex			Kvælstofforbin- delser Nitrogen compounds		
	Horizont Horizon	Jordlagets Beskaffenhed Nature of stratum	Dybde Depth cm	% over 2 mm	% 2-1 mm	% 1-0,5 mm	% 0,5-0,1 mm	% 0,1-0,05 mm	% 0,05-0,01 mm	% under 0,01 mm	% SiO <sub>2</sub>	% Al <sub>2</sub> O <sub>3</sub>	% Fe <sub>2</sub> O <sub>3</sub>	% Total Mengden	% Total N	mg NH <sub>3</sub> -N pr. kg	mg NO <sub>3</sub> -N pr. kg			
Nr. 8 Pløjte Hede Treated heath	A <sub>1</sub> -A <sub>2</sub>	Lyngmor + Blegsand..... Raw humus + leached sand	0-15	1,6	3,9	11,7	50,5	12,3	14,0	6,0	4,3	1,58	6,9	0,07	0,15	0,22	0,44	0,155	Spor Trace	35,2
	A <sub>3</sub> -B <sub>1</sub>	Alen..... Hardpan. »Ortstein«	15-20	0,9	2,9	9,8	48,6	15,4	16,1	6,3	4,3	3,60	8,0	0,08	1,11	2,30	3,49	0,174	Spor	25,6
	B <sub>2</sub>	Laget under Alen..... Layer under hardpan	20-60	8,7	4,3	9,1	51,3	12,8	10,2	3,6	5,2	0,65	0,59	0,13	0,42	0,16	0,71	0,033	Spor	Spor
	C	Undergrunden..... Subsoil	60-70	1,1	4,3	23,6	68,2	1,5	0,6	0,7	5,5	0,18	0,14	0,07	0,08	0,09	0,24	0,023	Spor	Spor
Nr. 9 Pløjte Hede Treated heath	A <sub>1</sub> -A <sub>2</sub>	Lyngmor + Blegsand..... Raw humus + leached sand	0-10	2,0	2,7	0,5	67,3	13,4	9,4	4,7	4,3	1,22	4,6	0,05	0,29	0,26	0,60	0,114	0	15,2
	A <sub>3</sub> -B <sub>1</sub>	Alen..... Hardpan. »Ortstein«	10-25	3,7	5,7	9,1	51,0	14,6	9,6	6,3	4,4	3,11	7,7	0,07	1,33	2,12	3,52	0,195	Spor	9,6
	B <sub>2</sub>	Laget under Alen..... Layer under hardpan	25-50	26,6	8,9	13,3	48,0	1,0	1,0	1,2	5,5	0,65	0,37	0,12	0,72	0,47	1,31	0,029	Spor	3,8
	C	Undergrunden..... Subsoil	50-60	0,4	0,0	0,3	89,0	7,4	0,9	2,0	5,2	0,26	0,09	0,10	0,14	0,05	0,29	0,020	Spor	9,6

Tabel III. Table III.

## Mangehøje Plantage. Mangehøje Plantation.

Bakkeø. Hill island.

Stærkt podsoleret Jordbund. Decidedly podsolised soil.

Profil Numer og Lokalitet Number of profile locality	Lag, hvorfra Jordprøverne er udtagne Layers, from which the soil samples are drawn			Mekanisk Analyse Mechanical analysis								Kemisk Analyse Chemical analysis								
				Partiklernes Størrelse Size of particles								pH	% H <sub>2</sub> O (hygr.)	% Humus	Det uorg. Kolloid- kompleks Inorganic colloid complex				Kvælstofforbin- delsrer Nitrogen compounds	
	Horizont Horizon	Jordlagets Beskaffenhed Nature of stratum	Dybde Depth cm	% over 2 mm	% 2-1 mm	% 1-0,5 mm	% 0,5-0,1 mm	% 0,1-0,05 mm	% 0,05-0,01 mm	% under 0,01 mm	% SiO <sub>2</sub>			% Al <sub>2</sub> O <sub>3</sub>	% Fe <sub>2</sub> O <sub>3</sub>	% Total Mængden	% Total N	mg NH <sub>4</sub> -N pr. kg	mg NO <sub>3</sub> -N pr. kg	
Nr. 13 Pløjet, dyrket Hede Treated, culti- vated heath	A <sub>1</sub> -A <sub>2</sub>	Lyngmor + Blegsand .....	0-20	0,4	0,7	3,4	56,5	24,9	11,0	3,2	4,2	1,01	5,5	0,06	0,08	0,08	0,22	0,100	7,6	20,4
	A <sub>3</sub> -B <sub>1</sub>	Alen .....	20-40	0,0	3,5	7,6	33,9	31,3	10,1	13,6	4,8	4,78	11,6	0,13	1,65	2,00	3,78	0,226	6,0	Spor Trace
	B <sub>2</sub>	Hardpan. »Ortstein«																		
	C	Laget under Alen .....	40-60	2,0	1,4	4,0	58,6	21,9	8,3	3,8	5,1	0,78	0,62	0,15	0,50	0,12	0,77	0,029	0	0
Nr. 14 Pløjet Hede Treated heath	A <sub>1</sub> -A <sub>2</sub>	Lyngmor + Blegsand .....	0-20	0,2	0,1	1,2	52,7	34,3	8,7	2,7	4,1	0,73	3,9	0,07	0,07	0,09	0,23	0,075	21,0	14,2
	A <sub>3</sub> -B <sub>1</sub>	Alen .....	20-40	0,2	7,4	6,3	47,1	29,9	5,9	3,2	4,6	4,19	6,9	0,12	1,81	1,50	3,43	0,177	14,0	5,2
	B <sub>2</sub>	Hardpan. »Ortstein«																		
	C	Laget under Alen .....	40-60	11,7	0,1	2,0	50,3	27,6	5,4	2,9	5,1	0,73	0,59	0,14	0,61	0,14	0,89	0,031	0	0
Nr. 2 Pløjet, dyrket Hede Treated, culti- vated heath	A <sub>1</sub> -A <sub>2</sub>	Lyngmor + Blegsand .....	0-20	0,3	0,5	3,3	62,4	23,2	6,9	3,4	6,2	0,66	4,1	0,07	0,08	0,06	0,21	0,079	2,8	10,8
	A <sub>3</sub> -B <sub>1</sub>	Alen .....	20-30	0,4	3,9	6,4	63,2	16,6	6,5	3,0	4,7	....	9,3	0,08	1,73	0,78	2,59	0,268	21,6	Spor
	B <sub>2</sub>	Hardpan. »Ortstein«																		
	C	Laget under Alen .....	30-40	0,1	0,4	6,4	76,6	14,7	0,8	1,0	5,0	0,50	0,72	0,09	0,26	0,13	0,48	0,016	0	0
Nr. 4 Pløjet, dyrket Hede Treated, culti- vated heath	A <sub>1</sub> -A <sub>2</sub>	Lyngmor + Blegsand .....	0-15	1,9	0,1	5,6	71,1	15,2	4,1	2,0	6,2	0,59	3,2	0,06	0,06	0,05	0,17	0,051	Spor	3,0
	A <sub>3</sub> -B <sub>1</sub>	Alen .....	15-30	0,1	4,4	8,0	66,7	10,5	6,9	3,4	4,5	5,58	11,7	0,11	1,39	1,09	2,59	0,284	5,6	Spor
	B <sub>2</sub>	Hardpan. »Ortstein«																		
	C	Laget under Alen .....	30-50	0,1	0,6	5,1	82,1	9,1	0,9	2,1	6,3	0,75	1,2	0,12	0,39	0,24	0,75	0,029	Spor	0
Nr. 5 Pløjet, dyrket Hede Treated, culti- vated heath	A <sub>1</sub> -A <sub>2</sub>	Lyngmor + Blegsand .....	0-20	0,3	0,3	1,3	41,6	42,5	10,0	4,0	4,2	0,67	4,3	0,05	0,05	0,06	0,16	0,067	8,0	17,6
	A <sub>3</sub> -B <sub>1</sub>	Alen .....	20-35	0,5	2,5	3,5	34,4	41,1	11,8	6,2	4,4	5,70	12,9	0,08	1,61	1,25	2,94	0,231	8,0	7,8
	B <sub>2</sub>	Hardpan. »Ortstein«																		
	C	Laget under Alen .....	35-50	0,1	0,3	0,4	39,7	51,8	5,2	2,5	4,9	1,32	1,5	0,14	0,68	0,20	1,02	0,038	Spor	6,4
Nr. 6 Pløjet, dyrket Hede Treated, culti- vated heath	A <sub>1</sub> -A <sub>2</sub>	Lyngmor + Blegsand .....	0-20	3,2	1,3	3,6	63,5	19,7	5,9	2,8	4,1	0,38	2,5	0,05	0,04	0,05	0,14	0,051	4,0	10,8
	A <sub>3</sub> -B <sub>1</sub>	Alen .....	20-40	10,0	10,3	9,7	49,5	10,7	7,0	2,8	4,4	4,36	11,0	0,10	1,86	1,46	3,42	0,249	19,2	37,2
	B <sub>2</sub>	Hardpan. »Ortstein«																		
	C	Laget under Alen .....	40-60	0,2	0,1	0,9	87,1	9,9	0,7	1,1	4,9	0,42	1,8	0,07	0,21	0,10	0,38	0,022	0	Spor
Nr. 7 Pløjet, dyrket Hede Treated, culti- vated heath	A <sub>1</sub> -A <sub>2</sub>	Lyngmor + Blegsand .....	0-25	1,0	1,1	4,9	62,0	17,1	10,0	3,9	4,3	0,98	5,4	0,06	0,09	0,07	0,22	0,102	5,6	22,0
	A <sub>3</sub> -B <sub>1</sub>	Alen .....	25-40	1,6	3,8	6,8	61,1	13,4	7,3	6,0	4,3	3,43	7,2	0,15	1,12	1,52	2,79	0,188	4,4	11,4
	B <sub>2</sub>	Hardpan. »Ortstein«																		
	C	Laget under Alen .....	40-60	0,0	0,4	5,1	78,8	12,2	1,7	1,8	5,2	0,81	1,1	0,20	0,66	0,31	1,12	0,032	Spor	0
Nr. 7 Pløjet, dyrket Hede Treated, culti- vated heath	A <sub>1</sub> -A <sub>2</sub>	Lyngmor + Blegsand .....	60-70	2,0	0,5	3,0	70,5	20,2	1,8	2,0	5,5	0,51	0,35	0,17	0,35	0,13	0,65	0,023	Spor	0

Tabel IV. Table IV.

## Skovsende Plantage. Skovsende Plantation.

Hedeflade. Heath plain.

Stærkt podsoleret Jordbund. Decidedly podsolised soil.

Profil Numer og Lokalitet Number of profile locality Se ogsaa Kortet, Fig. 8 See also map, fig. 8	Lag, hvorfra Jordprøverne er udtagne Layers from which the soil samples are drawn			Mekanisk Analyse Mechanical analysis								Kemisk Analyse Chemical analysis								
				Partiklernes Størrelse Size of particles								pH	% H <sub>2</sub> O (hygr.)	% »Humus«	Det uorg. Kolloid-kompleks Inorganic colloid complex				Kvalstofferbindelser Nitrogenous compounds	
	Horizont Horizon	Jordlagets Beskaffenhed Nature of stratum	Dybde Depth cm	% over 2 mm	% 2-1 mm	% 1-0,5 mm	% 0,5-0,1 mm	% 0,1-0,05 mm	% 0,05-0,01 mm	% under 0,01 mm					% SiO <sub>2</sub>	% Al <sub>2</sub> O <sub>3</sub>	% Fe <sub>2</sub> O <sub>3</sub>	% Total Mengden	% Total N	mg NH <sub>3</sub> -N pr. kg
Nr. 1 Raa Hede Virgin heath	A <sub>1</sub> -A <sub>2</sub>	Lyngmor + Blegsand . . . . . Raw humus + leached sand	0-15	3,0	1,9	7,3	64,0	15,7	6,5	1,9	4,0	0,51	3,2	0,06	0,05	0,08	0,19	0,072	Spor Trace	0
	A <sub>3</sub> -B <sub>1</sub>	Alen . . . . . Hardpan. »Ortstein«	15-20	3,5	2,9	8,2	51,0	19,0	10,5	4,9	4,6	3,54	10,1	0,08	1,87	2,11	4,06	0,238	2,6	0
	B <sub>2</sub>	Laget under Alen . . . . . Layer under hardpan	20-30	23,3	4,3	17,1	45,7	6,3	1,9	1,7	4,9	0,35	1,5	0,09	0,38	0,29	0,76	0,051	2,8	0
	C	Undergrunden . . . . . Subsoil	50-60	24,3	2,7	4,6	43,5	16,4	7,3	2,2	5,0	0,57	0,44	0,20	0,37	0,11	0,68	0,028	0	0
Nr. 2 Raa Hede Virgin heath	A <sub>1</sub> -A <sub>2</sub>	Lyngmor + Blegsand . . . . . Raw humus + leached sand	0-15	25,0	3,5	8,5	41,9	11,7	7,0	2,4	4,0	1,01	6,5	0,10	0,06	0,10	0,26	0,123	2,6	0
	A <sub>3</sub> -B <sub>1</sub>	Alen . . . . . Hardpan. »Ortstein«	15-25	16,7	3,9	7,8	43,4	15,3	8,8	4,1	4,4	4,00	10,4	0,15	1,57	2,08	3,80	0,226	Spor	0
	B <sub>2</sub>	Laget under Alen . . . . . Layer under hardpan	40-50	10,4	3,8	9,2	55,0	11,3	7,1	3,2	4,9	1,00	1,4	0,29	0,83	0,20	1,32	0,055	—	—
	C	Undergrunden . . . . . Subsoil	60-80	29,0	5,1	6,5	30,5	11,1	7,0	10,8	5,0	1,18	0,49	0,22	0,70	0,20	1,12	0,033	0	0
Nr. 3 Pløjet Hede Treated heath	A <sub>1</sub> -A <sub>2</sub>	Lyngmor + Blegsand . . . . . Raw humus + leached sand	0-15	2,4	3,4	10,5	55,7	11,2	12,5	4,3	4,3	1,64	11,0	0,05	0,17	0,13	0,35	0,189	13,2	156,0
	A <sub>3</sub> -B <sub>1</sub>	Alen . . . . . Hardpan. »Ortstein«	15-20	2,0	3,8	10,3	48,0	13,6	13,9	8,4	4,3	4,22	17,0	0,11	1,03	1,23	2,37	0,305	38,8	40,0
	B <sub>2</sub>	Laget under Alen . . . . . Layer under hardpan	30-50	3,0	5,5	17,3	57,6	4,4	6,5	5,7	4,8	0,87	1,9	0,05	0,47	0,35	0,87	0,070	5,4	0
	C	Undergrunden . . . . . Subsoil	50-70	1,2	4,6	17,9	61,8	1,3	10,0	3,2	5,2	0,24	0,36	0,08	0,16	0,12	0,36	0,019	Spor	0
Nr. 4 Pløjet Hede Treated heath	A <sub>1</sub> -A <sub>2</sub>	Lyngmor + Blegsand . . . . . Raw humus + leached sand	0-15	3,1	9,7	18,8	50,0	6,2	8,3	3,9	4,8	0,91	2,2	0,04	0,11	0,13	0,28	0,130	4,0	132,0
	A <sub>3</sub> -B <sub>1</sub>	Alen . . . . . Hardpan. »Ortstein«	15-20	3,4	9,0	16,7	43,1	10,6	11,4	5,8	4,3	3,56	11,2	0,13	1,34	1,89	3,36	0,220	2,6	12,4
	B <sub>2</sub>	Laget under Alen . . . . . Layer under hardpan	30-50	19,1	20,6	22,4	32,6	1,1	2,0	2,2	4,8	0,51	0,79	0,07	0,17	0,19	0,43	0,031	Spor	5,6
	C	Undergrunden . . . . . Subsoil	50-70	21,9	26,4	23,7	23,8	1,8	1,7	0,7	5,1	0,29	0,21	0,13	0,34	0,25	0,72	0,023	0	0
Nr. 5 Pløjet, dyrket Hede Treated, culti- vated heath	A <sub>1</sub> -A <sub>2</sub>	Lyngmor + Blegsand . . . . . Raw humus + leached sand	0-30	0,6	1,9	6,8	56,4	6,1	6,3	21,9	4,8	0,53	2,8	0,11	0,07	0,04	0,22	0,070	4,8	7,8
	A <sub>3</sub> -B <sub>1</sub>	Alen . . . . . Hardpan. »Ortstein«	30-35	2,5	2,8	6,0	65,7	9,7	9,4	3,9	4,4	3,50	8,4	0,18	0,68	1,15	2,01	0,210	13,2	8,2
	B <sub>2</sub>	Laget under Alen . . . . . Layer under hardpan	35-55	0,2	0,3	3,7	86,1	1,5	5,5	2,7	4,8	0,31	0,52	0,08	0,24	0,14	0,46	0,021	0	Spor
	C	Undergrunden . . . . . Subsoil	55-75	0,1	0,2	2,9	93,9	0,9	0,9	0,1	5,4	0,09	0,37	0,08	0,10	0,04	0,22	0,014	0	0
Nr. 6 Pløjet, dyrket Hede Treated, culti- vated heath	A <sub>1</sub> -A <sub>2</sub>	Lyngmor + Blegsand . . . . . Raw humus + leached sand	0-10	1,4	8,0	25,3	46,4	8,0	8,8	2,1	4,4	1,30	6,4	0,04	0,15	0,17	0,36	0,169	19,4	35,0
	A <sub>3</sub> -B <sub>1</sub>	Alen . . . . . Hardpan. »Ortstein«	10-15	2,2	6,6	25,1	43,2	10,0	8,4	4,5	4,7	3,51	7,3	0,19	1,06	1,35	2,60	0,196	7,0	6,2
	B <sub>2</sub>	Laget under Alen . . . . . Layer under hardpan	30-50	10,0	4,4	9,6	61,4	8,4	4,7	1,5	5,0	0,68	0,89	0,27	0,70	0,20	1,17	0,035	0	0
	C	Undergrunden . . . . . Subsoil	50-70	6,0	7,7	37,5	46,4	0,6	0,3	1,5	5,6	0,24	0,21	0,13	0,20	0,19	0,52	0,020	0	0
Nr. 7 Pløjet, dyrket Hede Treated, culti- vated heath	A <sub>1</sub> -A <sub>2</sub>	Lyngmor + Blegsand . . . . . Raw humus + leached sand	0-25	0,4	1,9	7,8	65,0	11,1	9,7	4,1	4,0	0,22	7,3	0,10	0,09	0,09	0,28	0,151	41,0	12,0
	A <sub>3</sub> -B <sub>1</sub>	Alen . . . . . Hardpan. »Ortstein«	25-30	1,9	3,6	8,3	62,6	12,8	7,8	3,0	4,6	2,48	6,3	0,20	0,82	1,33	2,35	0,135	5,4	16,0
	B <sub>2</sub>	Laget under Alen . . . . . Layer under hardpan	30-50	3,4	3,0	7,8	64,5	12,1	6,8	2,4	4,8	1,32	1,1	0,06	0,60	0,56	1,22	0,031	Spor	0
	C	Undergrunden . . . . . Subsoil	50-70	26,2	11,4	18,6	31,8	2,5	4,9	4,6	5,0	0,24	0,48	0,13	0,44	0,21	0,78	0,022	Spor	0
Nr. 8 Pløjet, dyrket Hede Treated, culti- vated heath	A <sub>1</sub> -A <sub>2</sub>	Lyngmor + Blegsand . . . . . Raw humus + leached sand	0-15	1,0	1,8	6,7	58,8	13,4	13,0	5,3	4,0	2,21	7,1	0,07	0,19	0,22	0,48	0,170	47,2	6,0
	A <sub>3</sub> -B <sub>1</sub>	Alen . . . . . Hardpan. »Ortstein«	15-20	10,6	2,7	5,5	47,4	14,3	10,9	8,6	4,6	2,09	4,9	0,13	0,46	0,88	1,47	0,105	Spor	3,8
	B <sub>2</sub>	Laget under Alen . . . . . Layer under hardpan	20-50	17,1	4,7	8,8	52,4	10,3	4,4	2,3	4,7	1,35	1,6	0,23	0,88	0,16	1,27	0,034	Spor	0
	C	Undergrunden . . . . . Subsoil	50-70	1,6	2,3	9,8	81,8	3,1	0,8	0,6	5,0	0,28	0,21	0,17	0,16	0,10	0,43	0,016	0	0
Nr. 9 Pløjet Hede Treated heath	A <sub>1</sub> -A <sub>2</sub>	Lyngmor + Blegsand . . . . . Raw humus + leached sand	0-15	0,5	1,9	8,8	64,2	14,2	8,5	1,9	4,0	1,23	6,0	0						

Tabel V. Table V.

**Mangehøje Plantage.**

Mangehøje Plantation.

Ubehandlet, raa Hede. Bakkeø. Svagt podsoleret Jordbund.  
Virgin, untreated heath. Hill-island. Slightly podsolised soil.

Profil 10 a.

**BAUSCH-ANALYSE**

Lagene Layers	Lyngmor Raw humus	Graat Blegsand Grey leached sand	Sort Tørve-Al Black peat hardpan	Gulbrun Al Yellowish- brown hardpan	Sandet uforvitret Undergrund Unweathered subsoil
Horizont Horizon	A <sub>1</sub>	A <sub>2</sub>	A <sub>3</sub>	B <sub>1</sub>	C
Dybde Depth	0—15 cm	15—23 cm	23—30 cm	30—40 cm	40—65 cm
H <sub>2</sub> O »hygroskopisk« .. »hygroscopic«	3,76	0,27	2,86	1,42	0,99
H <sub>2</sub> O »kemisk bundet« .. »chemically bound«	5,29	0,28	0,85	0,05	0,41
»Humus« .....	23,55	0,55	10,71	2,85	0,62
SiO <sub>2</sub> .....	61,22	94,82	74,93	86,66	88,93
TiO <sub>2</sub> .....	0,33	0,39	0,44	0,35	0,30
Al <sub>2</sub> O <sub>3</sub> .....	2,55	2,06	4,11	4,08	5,10
Fe <sub>2</sub> O <sub>3</sub> .....	1,00	0,47	3,24	1,74	1,58
Mn <sub>3</sub> O <sub>4</sub> .....	0,02	0,05	0,02	0,01	0,02
CaO .....	0,47	0,32	0,40	0,41	0,64
MgO .....	0,09	0,06	0,07	0,02	0,03
Na <sub>2</sub> O .....	0,92	0,68	0,86	1,56	0,56
K <sub>2</sub> O .....	0,75	0,56	0,64	0,92	0,26
P <sub>2</sub> O <sub>5</sub> .....	0,04	Spor	0,06	0,05	0,01
SO <sub>3</sub> .....	Spor, trace	0	0	Spor	0
CO <sub>2</sub> .....	0,10	0,06	0,12	0,11	0,05
Ialt... Total	100,09	100,57	99,31	100,23	99,50
Det uorganiske Kolloid- kompleks: The inorganic colloid complex:					
SiO <sub>2</sub> .....	0,11	0,15	0,16	0,15	0,20
Fe <sub>2</sub> O <sub>3</sub> .....	0,58	0,00	1,78	0,68	0,11
Al <sub>2</sub> O <sub>3</sub> .....	0,47	0,00	0,47	0,13	0,10
Ialt... Total	1,16	0,15	2,41	0,96	0,41

Tabel VI. Table VI.

**Mangehøje Plantage.**

Mangehøje Plantation.

Ubehandlet, raa Hede. Bakkeø. Stærkt podsoleret Jordbund.  
Virgin, untreated heath. Hill-island. Decidedly podsolised soil.

Profil Nr. 6 a.

**BAUSCH-ANALYSE**

Lagene Layers	Lyngmor Raw humus	Graat Blegsand Grey leached sand	Sort Tørve-Al Black peat hardpan	Gulbrun Al Yellowish- brown hardpan	Sandet uforvitret Undergrund Unweathered subsoil
Horizont Horizon	A <sub>1</sub>	A <sub>2</sub>	A <sub>3</sub>	B <sub>1</sub>	C
Dybde Depth	0—5 cm	5—23 cm	23—31 cm	31—43 cm	60—70 cm
H <sub>2</sub> O »hygroskopisk« .. »hygroscopic«	0%	0%	0%	0%	0%
H <sub>2</sub> O »kemisk bundet« .. »chemically bound«	5,29	0,28	0,85	0,05	0,41
»Humus« .....	23,55	0,55	10,71	2,85	0,62
SiO <sub>2</sub> .....	61,22	94,82	74,93	86,66	88,93
TiO <sub>2</sub> .....	0,33	0,39	0,44	0,35	0,30
Al <sub>2</sub> O <sub>3</sub> .....	2,55	2,06	4,11	4,08	5,10
Fe <sub>2</sub> O <sub>3</sub> .....	1,00	0,47	3,24	1,74	1,58
Mn <sub>3</sub> O <sub>4</sub> .....	0,02	0,05	0,02	0,01	0,02
CaO .....	0,47	0,32	0,40	0,41	0,64
MgO .....	0,09	0,06	0,07	0,02	0,03
Na <sub>2</sub> O .....	0,92	0,68	0,86	1,56	0,56
K <sub>2</sub> O .....	0,75	0,56	0,64	0,92	0,26
P <sub>2</sub> O <sub>5</sub> .....	0,04	Spor	0,06	0,05	0,01
SO <sub>3</sub> .....	Spor, trace	0	0	Spor	0
CO <sub>2</sub> .....	0,10	0,06	0,12	0,11	0,05
Ialt... Total	99,37	99,60	99,74	100,37	101,61
Det uorganiske Kolloid- kompleks: The inorganic colloid complex:					
SiO <sub>2</sub> .....	0,13	0,07	0,07	0,13	0,09
Fe <sub>2</sub> O <sub>3</sub> .....	0,17	0,00	0,07	0,33	0,19
Al <sub>2</sub> O <sub>3</sub> .....	0,08	0,00	0,12	0,26	0,24
Ialt... Total	0,38	0,07	0,26	0,72	0,52

Tabel VII. Table VII.

**Skovsende Plantage.**

Skovsende Plantation.

Ubehandlet, raa Hedelade. Stærkt podsoleret Jordbund.  
Virgin, untreated heath plain. Decidedly podsolised soil.

Profil Nr. 1.

**BAUSCH-ANALYSE**

Lagene Layers	Lyngmor Raw humus	Graat Blegsand Grey leached sand	Sort Tørve-Al Black peat hardpan	Gulbrun Al Yellowish- brown hardpan	Sandet uforvitret Undergrund Unweathered subsoil
Horizont Horizon	A <sub>1</sub>	A <sub>2</sub>	A <sub>3</sub>	B <sub>1</sub>	C
Dybde Depth	0—7 cm	7—15 cm	15—22 cm	22—29 cm	75—85 cm
H <sub>2</sub> O »hygroskopisk« .. »hygroscopic«	2,70	0,34	1,50	0,72	0,30
H <sub>2</sub> O »kemisk bundet« .. »chemically bound«	1,43	0,27	1,14	0,09	0,32
»Humus« .....	16,92	0,99	5,27	1,22	0,19
SiO <sub>2</sub> .....	73,48	93,95	87,46	93,45	96,20
TiO <sub>2</sub> .....	0,24	0,71	0,13	0,12	0,10
Al <sub>2</sub> O <sub>3</sub> .....	2,14	1,07	2,36	2,17	1,70
Fe <sub>2</sub> O <sub>3</sub> .....	0,68	0,83	0,19	0,63	0,79
Mn <sub>3</sub> O <sub>4</sub> .....	0,03	0,12	Spor	Spor	Spor
CaO .....	0,45	0,28	0,31	0,35	0,42
MgO .....	0,02	0,03	0,04	0,10	0,06
Na <sub>2</sub> O .....	0,91	0,52	0,74	0,90	0,98
K <sub>2</sub> O .....	0,22	0,34	0,51	0,60	0,48
P <sub>2</sub> O <sub>5</sub> .....	0,02	Spor	0,01	0,04	0,02
SO <sub>3</sub> .....	Spor	0	0	Spor	0
CO <sub>2</sub> .....	0,13	0,15	0,08	0,00	0,05
Ialt... Total	100,81	101,06	100,00	99,79	99,96
Det uorganiske Kolloid- kompleks: The inorganic colloid complex:					
SiO <sub>2</sub> .....	0,13	0,08	0,12	0,06	0,16
Fe <sub>2</sub> O <sub>3</sub> .....	0,04	0,00	3,09	0,44	0,04
Al <sub>2</sub> O <sub>3</sub> .....	0,02	0,00	1,49	0,13	0,02
Ialt... Total	0,19	0,08	4,70	0,63	0,22

