

BIOLOGISKE

# MEDDELELSER

UDGIVNE AF

### DET KGL. DANSKE VIDENSKABERNES SELSKAB

# BIND XII

MED 49 TAVLER



# **KØBENHAVN**

LEVIN & MUNKSGAARD EJNAR MUNKSGAARD

1935-36

# INDHOLD

- 1. The Composition of the Forests in Northern Europe in Epipalæolithic Time. By KNUD JESSEN with the assistance of H. JONASSEN. With 3 Plates.
- 2. A list of Marine Algæ from Bombay. By F. Børgesen. With 10 Plates.
- 3. Recherches embryologiques sur les organes pariétaux chez certains reptiles. Par KNUD H. KRABBE. Avec 19 planches.
- 4. Eine Methode zur exakten Sedimentationsmessung. Studien über die Marschbildung auf der Halbinsel Skalling. Von NIELS NIELSEN. Mit 16 Tafeln.
- Marine Algæ from the Canary Islands especially from Teneriffe and Gran Canaria. IV. Cyanophyceæ. Collected by F. Bør-GESEN. Worked out P. FRÉMY.
- 6. Immunisation active contre la peste aviaire. Par S. SCHMIDT, J. OERSKOV et ELSE STEENBERG. Avec 1 planche.

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

# THE COMPOSITION OF THE FORESTS IN NORTHERN EUROPE IN EPIPALÆOLITHIC TIME

BY

# **KNUD JESSEN**

WITH THE ASSISTANCE OF H. JONASSEN

WITH 3 PLATES



# **KØBENHAVN**

LEVIN & MUNKSGAARD EJNAR MUNKSGAARD

Printed in Denmark. Bianco Lunos Bogtrykkeri A/S. 6

t the time when epipalæolithic culture<sup>1</sup> prevailed in Denmark, in the Mullerup or Maglemose period, a very peculiar composition of the vegetation was found here. Pinus silvestris was still the dominating tree in the upper vegetation layer of the forest, while at the same time Corulus. avellana must have been very common and may be supposed to have been a highly important component of its shrub growth, or perhaps in places it may have formed pure coppices<sup>2</sup>. But at the same time the trees advancing from the south such as Quercus robur, Ulmus glabra, Tilia cordata and Alnus glutinosa were about to colonize the Danish forests, that is to say the northernmost outposts of the central European deciduous forest, the advance of which in the countries south of the Baltic especially K. RUDOLPH<sup>3</sup> has described, were just gaining a footing in Denmark, associated with a great number of

<sup>1</sup> The term epipalæolithic will in this paper practically be taken as comprising the Azilian and the Tardenoisian even if it is still uncertain whether the younger Tardenoisian cultures can be contemporaneous with the boreal forest type in Denmark.

<sup>2</sup>) L. v. Post, Ur de sydsvenska Skogarnas regionala historia under postarktisk tid. Geol. Fören. i Stockholm Förhandl. 1923, p. 92. English Summary p. 123.

<sup>3</sup> K. RUDOLPH, Grundzüge der nacheiszeitlichen Waldgeschichte Mitteleuropas. Beihefte z. Bot. Centralbl. Bd. XLVII (1930) Abt. II. central European thermophilous plants which now also invaded the country<sup>1</sup>.

The synchronism of these two phases, the cultural and the forestal, in the biological development in Denmark in boreal time is shown particularly through the study of the plant remains in the peat and mud layers which contain the great culture layers of the well known Mullerup dwelling places in bogs on Sealand, the geological and botanical conditions of which have been discussed on different occasions, partly in connection with the treatment of the archæological material<sup>2</sup>.

A find in 1929 of a new Mullerup culture layer viz. in Lundby Bog in the vicinity of Sværdborg in southern Sealand, excavated by the Keeper of the National Museum

<sup>1</sup> KNUD JESSEN, Moseundersøgelser i det nordøstlige Sjælland. Danmark Geol. Undersøgelse. Il. Række. No. 34. København 1920, p. 229 f. English Summary p. 267.

<sup>2</sup> G. SARAUW, En Stenalders Boplads i Maglemose ved Mullerup Aarbøger for nord. Oldkyndighed og Historie. København 1903, p. 150 ff. Cfr. the same author, Maglemose. Ein steinzeitlicher Wohnplatz im Moor bei Mullerup auf Seeland. Prähist. Zeitschr. Berlin 1911, p. 52 ff.

LAUGE KOCH, Nye Bidrag til Mullerupkulturens Alder. Meddel. fra Dansk Geolog. Forening. Bd. 5. Nr. 6. Kbhvn. 1916.

KNUD JESSEN, De geologiske Forhold ved Stenalderbopladsen i Sværdborg Mose, in K. FRIIS JOHANSEN, En Boplads fra den ældste Stenalder i Sværdborg Mose. Aarb. f. nord. Oldk. & Hist. 1919, p. 121-127. Condition géologique d'une station du plus ancien âge de la pierre dans la tourbière de Sværdborg. Mém. de la soc. roy. des antiq. du nord. Copenhague 1919.

KNUD JESSEN 1920, p. 114, 252.

KNUD JESSEN, De geologiske Forhold ved de to Bopladser i Holmegaards Mose, in H. C. BROHOLM, Nye Fund fra den ældste Stenalder. Aarb. f. nord. Oldk. & Hist. 1925, p. 14–27. Conditions géologique des deux stations du plus ancien âge de la pierre dans la tourbière de Holmegaard. Mém. de la soc. roy. des antiq. du nord. 1926.

KNUD JESSEN, Senkvartære Studier fra Mors. Danm. geol. Unders. IV. Række, Bd. 2. No. 5, 1929, p. 11 f. Summary; Late Quaternary Studies from the Isle of Mors in Jutland, p. 21 f.

KNUD JESSEN, Bjørnen (Ursus arctus L.) i Danmark. Ibidem No. 6, 1929, p. 8. English Summary.

TH. THOMSEN, made it desirable to obtain a comprehensive view of the geological and botanical conditions of all the known Danish dwelling places of that type, and on the same occasion to work out a more detailed pollen analytic survey of the sections from the bogs in question than that to which they have hitherto been subject, based upon new collections of material where it would still be possible to obtain such. The results of this survey permit the discussion of the question on the relative age of the Danish Mullerup dwelling places. On the last pages the pollen analyses of epipalæolithic finds from other northern European countries will be discussed in connection with the Danish results.

#### Mullerup Bog.

#### (Maglemose at Mullerup).

With regard to the geographical and topographical features of this bog lying in western Sealand the reader is referred to the papers of G. SARAUW. In later excavations two other dwelling places have been studied in the vicinity of the clasical one partly by C. NEERGAARD in 1904 for the National Museum, partly by LAUGE KOCH and THERKEL MATHIASSEN in 1915. The situation of these three sites is shown on a map and in sections by LAUGE KOCH 1916 figs. 1 and 2. They lie on projections of an elongated rising of the diluvial ground of the lake, "Sarauw's Holm" southernmost, "Neergaard's Holm" and "Koch's Holm" near each other ca. 120 m more to the north. As LAUGE KOCH shows, the two northern dwelling places lay on forest clad holms in the lake when the Mullerup people lived there, while it was impossible definitively to point out what were the conditions at the same time on Sarauw's

Holm where the implements were mainly found in a layer of *Cyanophyceæ*-mud, because SARAUW dug through the whole culture layer.

In 1915 I had the opportunity to visit the locality when LAUGE KOCH and TH. MATHIASSEN undertook their excavation, and I then surveyed a section through the bog from the western part of the culture layer and towards the west (fig. 1). Below a layer of destroyed surface soil lay a stratum of



Fig. 1. Mullerup Bog 1915, section from Koch's Holm and towards the west. The western part af the culture layer proper is framed with heavy lines; at xx finds of flint implements and flint chips; at point 3 a pine stump. For explanation of the other signs see Pl. I.

forest peat with stumps of birch, as mentioned by LAUGE KOCH, changing over towards the west into a layer of swamp peat formed of a *Phragmites communis* and *Cladium mariscus*-vegetation. These upper peat layers rested upon mud the upper part of which was developed as a *Cyanophyceæ*mud. At the basis of the section is seen late glacial clay. According to LAUGE KOCH by far the greatest part of the implements were lying in the forest peat and in the surface soil, only some few pieces were found in the *Cyanophyceæ*mud or on the surface of the underlying snail mud, and a few flint chips were also found in the swamp peat west of the

culture layer proper, these shattered finds being things thrown out from the dwelling place proper. Some samples for pollen analyses were taken, but to get a complete series of samples the section shown in fig. 1, Pl. II was surveyed in 1933 at a point just at the site of the excavation of 1915. In this section the same sequence of layers was found as was seen in the 1915-section directly west of the forest layer, thus also a thin layer of fresh *Sphagnum*-peat resting on the surface of the *Phragmites-Cladium* peat. The pollen analyses of the samples from 1915 agree with the corresponding analyses in the pollen diagram in fig. 1, showing that the *Phragmites-Cladium* peat and the *Cyanophyceæ*-mud in that are synchronous with the culture layer.

In the upper part of the swamp peat which indicates the growing over of the deeper parts of the lake (cfr. fig. 1) there has been a rather close growth of stout pine trees (*Pinus silvestris*) some stumps of which still are left. M. J. MATHIASSEN<sup>1</sup> has mapped some of these stumps and levelled the height above the sea of their uppermost horizontal root; for the stump in fig. 1 4.04 m was found. The stumps were standing in one layer sloping slightly from the edge of the bog towards its more central parts, most of them between 4.05 and 3.75 m above sea level and no doubt constituting a single horizon.

In accordance with the sections of LAUGE KOCH the mud layer reached up to ca. 4.7 m above sea level on Neergaard's Holm, and since the base of the forest layer on Koch's Holm lies at ca. 4.2 m the water level in the lake must have been lowered at least half a metre before the birch forest settled on this Holm, for the compression of the thin mud

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> M. J. MATHIASSEN, Lidt om Nutids- og Fortids-Plantedækket i Maglemose ved Mullerup. Botanisk Tidsskr. Bd. 33. Kbhvn. 1912.

lavers cannot have been greater on Koch's Holm than on Neergaard's Holm. Even if it is uncertain if the water level in the lake sunk below the measured level for the lowermost pine stumps — for a certain compression may have taken place in the peat and mud layers, especially where they are thickest — the stump layer undoubtedly indicates a maximum of sinking of the water level. That, as KOCH mentions, this occured in the boreal time is evident, cfr. the pollen diagram in fig. 2, Pl. II, even if the pine stump in fig. 1 may be somewhat younger than the top of the culture layer on Sarauw's Holm. A comparison of the pollen diagrams figs. 1 and 2, Pl. II shows that the growing over of the lake west of Koch's Holm occured very quickly, most probably as a consequence of the sinking of the water level, and this feature in the hydrography of the boreal Mullerup Lake may be taken as one testimony among others of the drying effect of the boreal climate, compare e. g. the mould layers in well chalk deposits<sup>1</sup> and pine stump layers in many other bogs, especially in Jutland.

The pollen diagram from Sarauw's Holm, fig. 3, Pl. II is based upon a series of samples which were taken by Mr. M. J. MATHIASSEN in the mud layers below the swamp peat directly at the dwelling place<sup>2</sup>. The upper mud layer, SARAUW'S "Wassertorf" (Lebertorf), the *Cyanophyceæ*-mud contained, as is known, the main part of the cultural remains from this dwelling place. It has the same features

<sup>1</sup> KNUD JESSEN, Skandinaviske Kalktuffer. Naturens Verden. København 1922.

<sup>2</sup>) This samples were collected for the swedish state geologist N. O. HOLST, compare SARAUW 1911, p. 73, and by Professor LAGERHEIM, Stockholm given to me in 1914. Some of the analyses of them have previously been published in KNUD JESSEN 1920, p. 114 and elsewhere.

and the same content of plant remains as the corresponding mud layer on Koch's Holm. As confirmed by Dr. JOHS. BOYE PETERSEN, the elastic mass of this layer consisted mainly of remains of *Cyanophyceæ*, (closely interwoven sheats of *Lyngbya*?), *Chroococcus* sp. and *Gloeocapsa* sp. besides of species of *Cosmarium*, *Pediastrum boryanum*, *P. duplex*, *P. integrum*, *P. Kawraiskyi* and *P. muticum*, *Botryococcus Braunii*, *Scenedesmus quadricauda*, *Tetraedron minimum* and other plankton algæ, and of fruits of vascular plants, especially many of *Cladium mariscus* and *Najas marina*. The whole situation shows that this layer has been sedimented in shallow water near the border of the lake.

A comparison of the pollen diagrams in fig. 1 and fig. 3, Pl. II shows that the under borders of the two culture layers are in the main contemporaneous. Especially the parts in the diagrams where the rapidly rising hazel curve intersects the curves of the pine and the birch exhibit great congruity, showing that the transition from the snail mud to the *Cyanophyceæ*-mud is synchronous in the two sections. Some features mark that the upper part of the *Cyanophyceæ*-mud on Sarauw's Holm is younger than the culture layer on Koch's Holm, *Alnus* and *Tilia* only being found in that layer (fig. 3), in the upper part of which the *Ulmus* curve reaches a significant maximum, and

the index  $\frac{Q}{P}^1$  in pollen diagram fig. 1 spectra 2–6 being only

 $\frac{1}{P} = \frac{\text{pollem sum of oak} + \text{elm} + \text{lime}}{\text{pollen number of pine}}$ . This quotient gives an

expression for the constellation in the struggle between the pine and the trees of the oak mixed forest, and since as a rule it varies very regularly from 0 to 1 in boreal layers in Denmark, it is here of great value for relative age determinations of deposits (compare KNUD JESSEN, 1920, p. 113, 252).

0.04 and 0.08 in spectrum 1, while in the pollen diagram fig. 3 it rises from 0.06 in spectrum 5 to 0.26 in spectrum 2 and 0.24 in spectrum 1. Consequently in accordance with this, the pollen diagrams make it probable that in the composition of the surrounding forest a greater change has taken place at the time when the dwelling place on Sarauw's Holm was in use than while Koch's Holm was inhabited, so it may probably be assumed that this was left before Sarauw's Holm was left. One reason why it was given up may be the overgrowing of the lake and the developing of the bog vegetation, at least it was abandoned when the pine colonized the bog, for the 2—3 upper spectra in the pollen diagram from below the pine stump (Tab. II fig. 2) are younger than the upper part of the culture layer on Koch's Holm, cfr. the curves of *Ulmus*, *Alnus* and *Tilia*.

Since the implements found by SARAUW occured mainly in a water deposit, the *Cyanophyceæ*-mud, he discussed the possibility of the people living on rafts, a view which, however, does not seem to have been accepted, and of a pile dwelling he found no traces. How then did the people live on Sarauw's Holm? It seems worth while to consider that they may have lived on the mud surface directly, when this lay bare in the summer time due to the seasonal sinking of the water level in the lake, in other words that the site on Sarauw's Holm has been a summer dwelling place as is assumed for the contemporaneous dwelling places in southern Sealand, where e. g. in Holmegaard Bog hearths have been found in the mud<sup>1</sup>.

The common view of the climate in boreal time in Denmark is that the summer was at least as warm as and the winter somewhat cooler than in present

<sup>1</sup> H. C. BROHOLM 1926, p. 12, 18.

times<sup>1</sup>, that the climate had a drying effect on the bog surfaces, and that the main precipitation fell in the winter half-year<sup>2</sup>. If this is right, rather strong oscillations of the water level may have taken place in Mullerup Lake. The winter water level, however, did not reach higher than to ca. 4.2 m above sea level, the base of the birch peat on Koch's Holm lying at that level, but if as high as that level, the water, according to Koch's sections, would have covered the mud surface on Sarauw's Holm which was still without peat, while Koch's Holm was inhabited (cfr. figs. 1 and 3). A sinking of some dcm of the water level in the summer time would however have laid dry the mud surface on Sarauw's Holm which owing to its elastic condition and a certain drying up would be hard to walk on. The facts that the number of implements per square unit was less on Sarauw's Holm than on Koch's Holm (Косн р. 8) where the people could stay the whole year round, and that some of the remains of animals found on Sarauw's Holm point towards the using of this dwelling place in the summer half-year, none indicate the winter time, support this view. Against it speaks, that SARAUW did not find any actual hearth in the mud, only a great amount of charcoal<sup>3</sup>.

According to G. SARAUW (1911, p. 93) by far the greater part of this charcoal, as of the wood and of the bark found in the culture layer, was of *Pinus silvestris*, the following trees being

<sup>1</sup> KNUD JESSEN & JENS LIND, Det danske Markukrudts Historie. Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Skrifter, naturv. og mathem. Afd., 8. Række, VIII. Kbhvn. 1923, p. 58—59.

<sup>2</sup> L. VON POST, Gotlands-agen (*Cladium Mariscus*) R. Br.) i Sveriges postarktikum. Ymer, Stockholm 1925, p. 309.

<sup>3</sup> It is not possible to draw in in this discussion the position of the pine stumps since they may have sunk with the swamp peat owing to recent articifical lowering of the water level in the bog.

#### Nr. 1. KNUD JESSEN:

# Macroscopic plant remains from Mullerup bog at Sarauw's holm.

(ch = charcoal and wood or bark, fr = fruits, rh = rhizomes, s = seeds; cc = very common, c = common, + not rare, r = rare; an asterisc denotes that the horizon is only approximate).

Depth, cm	Section	Betula cfr. pubescens, fr, ch	Carex pseudocyperus, fr	Carex sp., fr	Cladium mariscus, fr	Corylus avellana, ch, fr	Frangula alnus, ch, s	Menyanthes trifoliata, s	Najas marina, fr	Nymphæa alba, s	Peucedanum palustre, fr	Phragmites communis, rh	Pinus silvestris, ch, s	Populus tremula, ch	Potamogeton natans, fr	Potamogeton sp., fr	Rubus saxatilis, fr	Rumex hydrolapathum, fr	Sambucus nigra, 1 fr-stone	Scirpus Tabernæmontani, fr	Ulmus glabra, ch
10	Moulded peat			+																+	
20						•••	•••		•••	•••		•••	•••	•••	•••	•••	•••	•••	•••	+	•••
30		•••	•••	+	•••	•••	•••	•••	•••	•••	•••	•••	•••	•••	•••	•••	•••	•••	•••	C	•••
40	Phragmites-	•••	•••	•••	c	•••	•••	•••	•••	•••	•••	•••	•••	•••	•••	•••	•••	•••	I	+.	•••
00 60	ciaatum	•••	•••	•••	C	•••	•••	· · ·	•••	•••	•••		•••			•••					
70	pear				c		r		r	+											
80	and some a work				+	r			r	+		c									
00	Culture laver				C	c	r		c	+				r		r	r	r			
100	(Cuanophmud)	r	r		r	c		r	c	+	r		cc					r			+
110 120	Snail mud	r r			r r				c c						r r	r					
120	AND DESCRIPTION OF THE OWNER OF T	r	• •	• •	r				c			• •			r		••	• •	• •		

represented among the rest mentioned according to decreasing frequency: *Corylus avellana* (of this also a lot of nuts were found, the short form f.silvestris Hort. as well as the more oblong ones f. ovata Willd. and f. oblonga G. Ands., the short form being here as in Sweden and in Norway by far the commonest<sup>1</sup>),

<sup>1</sup> G. ANDERSSON, Hasseln i Sverige fordom och nu. Sveriges geolog. Undersökning, Ser. Ca. No. 3. Stockholm 1902, p. 155 f., 167. Deutsches Résumé. — JENS HOLMBOE, Planterester i Norske torvmyrer. Videnskabsselskabets Skrifter. I. Mathem.-naturv. Klasse, No. 2, Kristiania 1903, p. 160 f.

Ulmus glabra, Populus tremula, Betula cfr. pubescens and Frangula alnus.

In the before standing list are specified together with these plant species some others found by Dr. N. HARTZ in different mud and peat layers from samples collected by G. SARAUW on the dwelling place, cfr. the report of N. HARTZ to the National Museum here used with the permission of the Museum.

#### Holmegaard Bog.

The archæological treatment of the two Mullerup culture dwelling places which the National Museum excavated in the years 1922—23 in Holmegaard Bog, lying north of Næstved in southern Sealand, is given by H. C. BROHOLM in the papers quoted, and on the same occasion the geological and botanical features of these sites were treated by KNUD JESSEN. Referring the reader to these papers, I shall give some pollen diagrams from these two culture layers even if they are rather imcomplete.

The two dwelling places lay at a reciprocal distance of 2.2 km both of them about 400 m from the southern border of the bog, and as the pollen diagrams show, the culture layers are contemporaneous with the zones V and VI characterized by dominance of pine and hazel and a relatively low frequency for the oak forest species.

From the western dwelling place the two pollen diagrams (fig. 1 and 2, Pl. III) indicate how the culture layer extended from the mud up into the *Phragmites-Cladium* peat, which covered the top of a little holm in the lake where the Mullerup people lived. The culture layer also here is contemporaneous with the *Corylus*-maximum. In the diagram fig. 2 this lie above the *Pinus*-maximum as in most of the danish pollen diagrams, this last mentioned maximum not being hit in the pollen diagram fig. 1 where the samples have too great intervals. The  $\frac{Q}{P}$  index in the spectra fig. 2 is reckoned from below upward 0.08 - 0.34 - 0.44, *Alnus* reaching a considerable frequency. That the *Tilia* pollen here is relatively common may perhaps be due to this pollen species being more durable than the pollen of the other deciduous trees which were here rather decayed.

On the eastern dwelling place nearly the whole culture layer had been dug away before the survey of the site could take place, but the implements found show coincidence with the western great find. The culture layer here covered a rise of the  $\frac{Q}{P}$  index from about 0.2 to 0.5 (fig. 4, Pl. II), and the two dwelling places in Holmegaard Bog may very likely in part have been inhabited contemporaneously. An attempt at a relative age determination of them based principally on the hazel curve, on the assumption that the hazel maximum is synchronous on the both sites, would show the eastern one to be essentially younger than the other<sup>1</sup>. But as it seems that the hazel maximum on the eastern site occurs extraordinarily early, before the beginning of the alder curve as far as can be judged from the incomplete diagram, a feature which is known but from some few other Danish pollen diagrams (cfr. Mullerup Bog), it may be safer to base the age comparison of the two sites

<sup>1</sup> L. VON POST in OTTO RYDBECK & L. V. POST, Ornerad skafthålsyxa av hjorthorn funnen i Höganäs. Fornvännen. Stockholm 1929, p. 151. Deutsche Zusammenfassung.

The Forests in Northern Europe in Epipalæolithic Time. 15

on the  $\frac{Q}{P}$  index, which expresses the state of competition between several trees, and on the alder curve; compare fig. 6 and p. 32.

Macroscopic plant remains found below, in and close above the culture layers in Holmegaard Bog. (ch = charcoal, fr = fruits, rh = rhizomes, s = seeds, w = wood; cc = very common, c = common, + not rare, r = rare, rr = very rare).

	Wester	n site	Eastern site			
Species <sup>1</sup>	Culture	alayer	Snail	Culture		
	Snail mud	Swamp peat	mud	Swamp peat		
Actæa spicata, s (fig. 4 a)		rr				
Alnus alutinosa, ch. fr		+		r		
Batrachium sp., fr		rr .	a summer	d annual a		
— sceleratum, fr.		c	moto con la cha	In the second		
Betula alba (coll), ch, fr	r	r	mining and	Anne gene		
— <i>pendula</i> , fr	rr		. the mid-			
— pubescens, fr	rr					
Carex lasiocarpa, fr				r		
— pseudocyperus, fr		с				
— <i>sp.</i> , fr		+				
Caryophyllaceæ, s (fig. $4i,k$ )		r				
Cladium mariscus, fr, rh	+	c		+		
Corylus avellana, fr	21	cc		+		
Eupatorium cannabinum, fr	and the	- Andrew		See in 24		
(fig. 4 <i>e</i> )		с				
Frangula alnus?, s		rr				
Hippuris vulgaris, fr	····	rr				
Iris pseudacorus, s (fig. 4 d)		rr	.1			
Mentha sp.? fr		r				
Menyanthes trifoliata, s		r		r		
Najas marina, fr	r	+	r	r		
Nuphar luteum, s		cc		r		

<sup>1</sup> Besides the pollen of the forest trees also some few pollen of *Typha latifolia* and many spores of *Dryopteris thelypteris* were found in the culture layers.

	commute	*)	100			
Contraction of the second s	Weste	rn site	Eastern site			
Species	Cultur Snail	e layer Swamp	Snail mud	Culture layer Swamp		
	mua	pear		peat		
Nymphæa alba, s	+	с		+		
Phragmites communis, rh	+	c		+		
Pinus silvestris, ch, w	cc	cc	cc	cc		
Potamogeton cfr. natans, fr	·	r		rr		
Quercus cfr. robur, ch		rr				
Ranunculus repens, fr		rr				
Rubus idœus, fr		c				
Rumex cfr. hydrolapa-	100 107					
<i>thum</i> , fr		rr		rr		
Salix sp., ch		r		r		
Scirpus lacuster, fr		с		rr		
Solamum dulcamara, s		+				
Sparganium minimum, fr		rr				
Ulmus glabra, ch		+		rr		
Umbelliferæ, fr	rr					
Urtica dioeca, fr		c				

Macroscopic Plant remains found below, in and close above the culture layers in Holmegaard Bog. (continued)

#### Sværdborg Bog.

The dwelling place in Sværdborg Bog (se fig. 2) lying 9 km north of Vordingborg in South Sealand was excavated for the National Museum in the years 1917—18 by K. FRIS JOHANSEN<sup>1</sup> who published the results, KNUD JESSEN on the same occasion describing the geological and botanical conditions of the site. Some supplementary remarks concerning the natural history of the bog shall here be given.

The sections figs. I, II, IV on Pl. I, constructed as mentioned p. 24, show the stratification of the eastern part of the bog,

<sup>1</sup> Cfr. p. 3.

the whole cross section of this from southeast to northwest being about 1.8 km long. In the central part of the bog the limnic layers reach a thickness of up to 2.4 m, late glacial clay and sand constituting the lower part of them; in the marginal zone no such are found. The sedimentation started here in preboreal time on a somewhat higher level than that to which the late glacial strata reach, as will be seen in the subjoined list of pollen spectra from mud samples taken at three points near the bottom of the bog.

Table 1. Sværdborg. Pollen spectra from the bottom of the mud in the border zone.

No.	Section II, points	Salix	Betula	Pinus	Corylus
1	4	1	69	30	4
2	12	2	71	26	
3	17	1	56	43	5

The main part of the mud is developed as a "snail mud" of white or grayish colour and very rich in chalk. According to Dr. V. NORDMANN it contains a mollusc fauna typical of the *Bithynia tentaculata-Planorbis stroemi* Zone<sup>1</sup>, i. e. besides these two species especially *Limnæa pereger*, *Physa fontinalis*, *Pisidium milium*, *Planorbis fontanus*, *P. nautileus*, *P. umbillicatus*, *Spærium corneum*, *Valvata cristata*, *V. piscinalis*. Of great interest was the find of shells of *Planorbis corneus* in the upper part of the mud below the culture layer, this snail being a southern type characteristic of the oak mixed forest zone in Danish bogs, and here,

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> A. C. JOHANSEN, Om den fossile kvartære Molluskfauna i Danmark og dens Relationer til Klimaet. Kbhvn. 1904.

Vidensk. Selsk. Biol. Medd., XII, 1.

together with other thermophilous species, indicating that the summer was rather warm in the Mullerup time in Denmark.

The growing over of the very shallow marginal zone of the lake started in early boreal time with a growth of a swamp vegetation dominated by Phragmites communis alone or in company i. a. with Cladium mariscus and species of Carex. In section II there occurs a layer of a rather fresh Phragmites peat, the most common form of the swamp peat having a strongly humified "dy"-like consistence. Peat of that type with remains of the swamp plants mentioned covered the top of a low cropping out of the diluvial lakebottom (boulder clay) around point 12, (this point being the same in the three sections), and here enclosed the culture layer. Particularly in section IV over the greater part of its length it is seen how the mud surface is covered with such a layer of "dy"-peat. In the other sections this peat layer has a greater extension than shown, but being very thin, the peat layer directly covering the mud in most of the drillings contained some remains of wood and has been drawn as forest peat like the layer above. At any rate a growth of Alnus glutinosa has quickly taken possession of the swamp, in places settling directly on the mud surface. That the growing over of the lake begun earliest nearest the border is indicated by the fact that the  $\frac{Q}{D}$  index in the very top of the mud in section II is 0.04 at point 4 but 0.15 at point 12.

The average position of the no doubt rather diffuse shore line of this shallow lake in Mullerup time is shown in fig. 2, the drawing of it being directed by the sections and by the determination of the  $\frac{Q}{P}$  index from the upper surface of the mud

#### The Forests in Northern Europe in Epipalæolithic Time.

layer, this index being lower than 0.39 inside this line and higher than 0.39 outside it corresponding to the fact that a raising from 0.15 to 0.39 of this index covers the time in which the site was inhabited. The pollen spectra in the following table give the details.

According to this the dwelling place must have been situated on a low swampy peninsula in the lake, clad with



Fig. 2. Swardborg Bog at the dwelling place. The line a-a is the eastern border of the bog. I–I, II–II etc. show the position of the sections, parts of which are represented on Pl. I. The sections cut each other at point 12. The hatched area shows the average extension of the culture layer according to K. FRIS JOHANSEN. The line b-b gives the average position of the shore line of the lake when the site was inhabited. The numbers in parenthesis give the  $\frac{Q}{P}$  index from the mud surface at different points. NW of x at section III the mud surface fell rather quickly.

a swamp vegetation mostly of a "dy"-forming nature and in places perhaps somewhat meadow-like harbouring herei.a. *Cirsium palustre* and *Lychnis flos cuculi*, and besides with a scattered growth of *Alnus* coppices.

As will appear from the comparison of the sections with the pollen spectra given in table 2, the mud surface was in places

2\*

<sup>19</sup> 

No.	Section Points	Salix	Betula	Pinus	Ulmus	Quercus	Tilia	Alnus	Corylus	Q P
1	II. 22		16	17	9	9	5	44	91	1.4
2	IV. 4		16	16	8	6	4	50	67	1.19
3	I, 21	+	31	19	7	6	7	30	62	1.04
4	I, 5		27	62	3	2	4	3	133	0,15
5	Section 1933, cfr.									
	fig. 3, Pl. III	1	22	61	7		2	7	87	0,15
6	II, 17	• •	40	53	5	1	1		177	0,13
7	I, 19		35	60	3		1	1	106	0,07
8	I, 25		<b>3</b> 9	57		·	3	1	89	0,05
9	II, 4		43	53	1		1	2	71	0,04
10	I, 8	1	47	51	1				31	0,01

Table 2. Sværdborg bog. Pollen spectra from the upper surface of the mud layer at different points.

where it may be older than the bottom of the culture layer situated at the same level as or at a somewhat higher level than this, this constellation being realized e. g. in section II between points 14 to 20 and 2 to 5 as well as in section I between points 3 to  $8^{1}$ .

According to these features it may be safe to say that a slight lowering of the water level in the lake has taken place just before the Mullerup people settled in the swamp. The formation of the strongly humified peat of the culture layer would otherwise be unintelligible as well as the fact that the people had their fires burning on the site. At least in the summer time the site must have been dry enough to permit the people to live there, on the other hand, however, the whole situation makes it very likely

<sup>1</sup> The determination of the pollen spectrum No. 4 in tab. 2 (point I, 5) is rather uncertain due to the pollen being much destroyed here, but the spectrum seems to indicate an age of the mud surface here very near the time for the starting of the settlement in the bog.

that this low lying swampy flat was inundated at high water in the winter time, as is also assumed for the dwelling places in Holmegaard bog owing to the nature of the plant community, a *Phragmites-Cladium* swamp, which enclosed the culture layer there too<sup>1</sup>; cfr. the remarks on the supposed nature of the boreal climate p. 10.

In order to get a better material for a pollen statistical comparison<sup>2</sup> with the diagrams from other Mullerup sites we undertook a digging in the bog in 1933 as close as possible to the area excavated by FRIIS JOHANSEN. The survey gave this section:

- 0-70 cm. In the upper part, nearest to the surface of the bog highly moulded peat downward turning into alder forest peat with numerous remains of branches and stumps of *Alnus glutinosa*.
- 70-78 cm. Dark brown swamp peat with "dy"-like matrix containing radicels of *Phragmites communis*, numerous spores of *Dryopteris thelypteris* and lumps of *Botryococcus Braunii*. Between 71 cm and 78 cm below the surface were found numerous flint chips, fragments of flakes, some microlithes and a core with very narrow cleavage flats.
- 78-85 cm. Light greyish brown chalk mud with shells.

85-87 cm. Brown elastic mud.

87-90 cm. + Gravel with many stones.

In the upper part of the upper layer the pollen was totally destroyed, being countable alone in the lower part of the section; the pollen diagram is seen in fig. 3, Pl. III. The culture layer covers the upper part of Zone V and the

<sup>2</sup> Pollen spectra from Sværdborg Bog have been published in KNUD JESSEN 1920, p. 114 and elsewhere.

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> KNUD JESSEN 1926, p. 18.

lower part of Zone VI, its lower part being contemporaneous with the here coinciding maxima of *Pinus* and *Corylus*, the *Alnus* curve starting close below it. The  $\frac{Q}{P}$  index is for the three spectra 4—3—2 from the culture layer respectively 0.15—0.3—0.39.

# Macroscopic Plant remains found below and in the Culture layer in Sværdborg Bog.

(ch = charcoal, fr = fruits, rh = rhizomes, w = wood; c = common, + not rare, r = rare, rr very rare).

Species	Mud below the culture layer	Culture layer Phragmites cladium peat
Alone glutinosg ob	Reading dark	r
Antium an 1	anth to areas	r
Potula publicana fr		
General publicents, II	. 1	
Carex pseudocyperus, 11		1
$- sp., \text{ If } \dots \text{ fr}$		Ŧ
Ceratophyllum demersum, Ir	Constant	rr
Cirsium palustre, fr (fig. $4 g$ )	of energy los	rr
Cladium mariscus, fr	r	+
Corylus avellana, ch		r
Lychnis flos cuculi, s		rr
Najas marina, fr	+	
Nymphæa alba, s	+.	
Oenanthe aquatica, fr		r
Pinus silvestris, w. ch	+	с
Phraamites communis, rh	r	+
Potamogeton cf natans, fr	r	in arth or to
perfoliatus fr (fig 4 c)	12	
Pumer en fr		PP
Science Igensten fr		
Scirpus lacuster, II	IL	
Solanum aulcamara, s		rr
Ulmus glabra, ch	••	r

<sup>1</sup> Charred stems determined by Mr. FR. J. MATHIESEN.

<sup>2</sup> 20 fruits from the layer of clay mud at point 4 in section IV.



Fig. 3. Section of the Ordnance maps Knudshoved and Vordingborg (1/40000) showing part of the bog complex at Sværdborg and Lundby. The situation of the two dwelling places is marked with dots. Contour lines for each 10 feet.

#### Lundby Bog.

As previously mentioned, the National Museum in 1929 undertook an excavation by the Keeper TH. THOMSEN of a culture layer with a typical Mullerup industry in Lundby Bog which constitutes part of the great bog complex also comprising the Sværdborg Bog in southern Sealand north of Vordingborg, cfr. the map fig. 3. Contemporaneously with the archæological survey I investigated the natural conditions of the site, and in the following the main results of the examination of the material collected on that occasion shall be communicated.

The procedure in examining the bog in the environs of the dwelling place was the same as used in Sværdborg Bog; along lines crossing the culture layer the strata of the bog were investigated in excavations, and by drillings with HILLER'S bog drill, the relative height of the surface at the surveyed points being fixed by levelling. A section from the eastern border of the bog cutting the dwelling place is shown in Plate I. The diluvial underground consisting of more or less stony sand, which probably covers boulder clay, is rather uneven, the section showing two basins the westernmost of which constitutes the main basin of the former lake. These basins are filled up with lake deposits mainly of late glacial and early post glacial age, as will appear from the pollen diagrams Plate III.

The late glacial layers were differentiated as follows, taken from above as found at point 26, cfr. the pollen diagram fig. 4, Pl. III.

#### (0-160 cm. Post glacial layers.)

160—217 cm. Greyish clay without stones, somewhat muddy; a leaf of *Betula nana* was found in the central part of the layer. (Upper Dryas clay).<sup>1</sup>

In the upper 18 cm of the clay layer at point 13 were found Potamogeton prælongus (1 fruit), P. filiformis (2 fruits, fig. 41), and

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> Concerning the Danish late glacial fresh water deposits cfr. Summary of the Geology of Denmark, Danmarks geolog. Undersøgelse. V. Række, No. 4, 1928, p. 132 f.



Fig. 4. Fruits and seeds. a Actwa spicata, a seed from the culture layer at the western dwelling place in Holmegaard bog,  ${}^6/_1$ ; b Ranunculus repens, two nuts from the upper Dryas clay in Lundby bog (cfr. the text),  ${}^6/_1$ ; c Potamogeton perfoliatus, a fruit stone from the clay mud in section IV, 4 in Sværdborg Bog,  ${}^6/_1$ ; d Iris pseudacorus, a seed from the culture layer at the western dwelling place in Holmegaard Bog,  ${}^2/_1$ ; e Eupatorium cannabinum, ibidem,  ${}^6/_1$ ; f Potamogeton alpinus, a fruit stone from the Allerød mud in Lundby Bog,  ${}^6/_1$ ; g Cirsium palustre, a nut from the culture layer in Sværdborg Bog,  ${}^6/_1$ ; h Potamogeton prælongus, a fruit stone from the Allerød mud in Lundby Bog,  ${}^2/_1$ ; i and k, seeds of two Caryophyllaceæ from the culture layer at the western dwelling place in Holmegaard Bog,  ${}^6/_1$ ; l Potamogeton filiformis, a fruit stone from the upper Dryas clay in Lundby Bog,  ${}^6/_1$ . Dr. K. GRAM, fot.

Ranunculus repens (2 fruits, fig. 4b); since Allerød mud was not met with here the age of these fruits seems somewhat uncertain, *Ranunculus repens* has previously been recorded from Denmark not earlier than from the pine-hazel zone<sup>1</sup>, and has no distribution in purely artic regions.

<sup>1</sup> KNUD JESSEN 1929 (a), p. 17.

Nr. 1. KNUD JESSEN:

217—260 cm. Mud estimated as Allerød mud and differentiated as follows taken from above:

13 cm greyish brown clay mud,

25 cm yellow brown chalk mud,

5 cm sandy clay mud.

In the Allerød mud at points 12 and 25 were found: Batrachium sp., 5 fruits, Betula nana, 1 fruit (point 12), Betula pubescens, 1 catkin scale (point 25), Potamogeton alpinus, 1 fruit (fig. 4f), — prælongus, 3 fruits (fig. 4h), Characeæ, many oospores.

260—346 cm. Grey sticky clay. (Lower Dryas clay). Sand.

In the pollen diagram from point 26 the upper peat lavers were destitute of countable pollen due to very great destruction of it. To the part of the diagram which covers zones IV-VI reference will be made later on. In the lower part of it the Salix curve shows maxima in zones I and III in which the remains of arctic willow species met with elsewhere in Danish fresh water deposits are common, Betula dominates, and there is much Pinus. Still there is no reason for estimating the pine curve as representing more than pollen transported by the wind from far away, no macroscopical remains of pine having hitherto been found in Danish late glacial deposits, even if such could be expected from the Allerød period, the summer temperature of which may have been high enough to permit the growth of pine. That the pine curve shows the greatest relative frequency of pine pollen in the two Drvas zones may be due to the fact that the local production of pollen in these periods with their dominating tundra vegetation must have been rather small. At the top of zone III the curves approximate to the vegetation condition known from zone IV

through macroscopical finds: Dominating *Betula pubescens* and upwards increasing *Pinus silvestris*. In the Allerød period too *Betula pubescens* was common and here in zone II the pollen diagram shows a birch maximum. It would be of special interest to know how great a part *Betula nana* takes in the birch curve, macroscopical remains of it being found in zones II and III. The pollen content, however, was very scanty, and it was necessary to treat the samples with fluor acid after the method of ASSARSSON & GRAN-LUND so as to work out the pollen diagram from these zones, but as the pollen may change size by this treatment we do not trust the results obtained by our measurings of the size of the birch pollen *B. nana*, however, very likely it shows maxima in zones I and III and a minimum in zone II.

The post glacial layers were developed very homogeneously through the marginal zone of the bog. As an example shall be quoted the survey of a section through the culture layer a few metres from point 21 in the section, cfr. the pollen diagram Pl. III, fig. 5.

- 0-10 cm. Surface soil.
- 10-40 cm. Dark brown strongly humified *Carex* peat without wood remains.
- 40-59 cm. Dark brown alder forest peat with trunks, branches and stumps of *Alnus glutinosa* and rhizomes of *Phragmiles communis* which increased downwards in frequency.
- 59-71 cm. Brown rather fresh *Phragmites* peat with roots of alder from the layer above. The culture layer was situated from 62 cm below the surface to the lower border of the layer; much charcoal of pine.
- 71-76 cm. Whitish snail mud containing the same fauna as mentioned p. 17 from Sværdborg, yet no *Planorbis corneus*.

The upper one or two cm of this layer could at other points be developed as a *Cyanophyceæ* mud; west of point 22 it grew thicker and contained fruits of *Najas marina*.

- 76-105 cm. Greyish white chalk mud with scattered fragments of shells.
- 105—112 cm. Light grey chalky clay mud. Bracts of *Myriophyllum verticillatum* were found in this layer at another point of the section. Sand.

The culture layer covers zone V and the lower part of zone VI. The maxima for the pine and the hazel coinciding here too lie above its central part just as the starting horizon for the alder curve. A rise of the  $\frac{Q}{P}$  index from 0.01 to ca. 0.3 covers the time when the site was inhabited. A comparison between zones V and VI in the two pollen diagrams from Lundby Bog permits the pointing out of synchronous horizons in the two sections with great certainty, and the same is the case on comparison of these diagrams with the pollen diagram from Sværdborg Bog. The changes in the composition of the forest vegetation must have been quite analogous in nearly all details here and at Lundby in the Mullerup time judging from the course of the curves, and have then very likely been contemporaneous on the two sites. On this supposition I have worked out the average diagram fig. 6, Pl. III, showing 4 pollen spectra from the time in which the Mullerup people lived in the two dwelling places and rendering it credible that the culture laver in Lundby Bog is somewhat older than the upper part of the culture layer in Sværdborg Bog; cfr. also the values

of the  $\frac{Q}{P}$  index from the two layers, p. 22 and p. 28.

As the section shows, the late glacial layers are not

found in the high lying parts of the bottom of the former lake, being perhaps replaced here by a deposition of sand; but in the preboreal time a sedimentation of mud started in this shallow zone of the lake, the pollen spectra from the bottom of the mud layer being here at various points very nearly the same as No 1 in Table 1. This feature, as will

No.	Points	Salix	Betula	Pinus	Ulmus	Quercus	Tilia	Alnus	Corylus	$\frac{Q}{P}$
1 2 3 4 5 6 7 8	26 27 31 12 34 <sup>1</sup> 18 near 21 6	··· ·· 1 ·· 2 1	20 25 34 27 37 30 68 69	23 23 25 25 39 56 29 30	16 9 14 12 15 7 1	5 7 3 4 1 1	5 8 7 4 7 3	31 28 17 27 1 3 	$     \begin{array}{r}       112 \\       135 \\       150 \\       112 \\       216 \\       164 \\       23 \\       2     \end{array} $	1,15 1,04 0,96 0,76 0,56 0,19 0,01

Table 3. Lundby bog. Pollen spectra from the upper border of the mud.

be remembered, is just what was found in Sværdborg Bog and is common met with in other Danish bogs<sup>2</sup>. It is, however, here not possible to clear up if it is due to a rising of the water level in the lake with the beginning of the post-glacial time, or to the changing sedimentation conditions in the lake conditional to the changes of the climate and in the vegetation cover of the surrounding land at this time.

The growing over of the lake was realized through a

<sup>1</sup> The sample taken 8 cm. below the mud surface.

<sup>2</sup> Cfr. also F. TIDELSKI, Untersuchungen über spät- und postglaziale Ablagerungen in der kuppigen Grundmoränenlandschaft Schleswig-Holsteins. Arch. f. Hydrobiologie, XX, p. 394. The greater part of the basins were without water in late glacial time, not containing lakes or bogs before in early post-glacial time. swamp vegetation, the dominant of which was *Phragmites communis*. In Table 3 are given some pollen spectra from the upper part or from the very top of the mud layer at various points seen on the map fig. 5.

The table makes it evident that the growing over of the border zone of the lake took place at rather different times at different points, the time being expressed through



Fig. 5. Lundby Bog at the dwelling place. The line a-a is the eastern border. The straight lines show the position of the sections, the line 1-26representing the section on Pl. I. TTTTT average position of the border of the *Phraqmites* swamp on the Holm and along the eastern border of the lake when the site was inhabited. Contour lines of the bottom of the lake basin, \_\_\_\_\_\_ 1m, \_\_\_\_\_ 2m, \_\_\_\_\_ 3m below the zero line in the section Pl. I. The hatched area shows the position of

the culture layer according to the excavations of TH. THOMSEN.

the  $\frac{Q}{P}$  index which shows that the swamp vegetation covered the lake earliest where it was most shallow, the deeper parts of it having still open water with mud sedimentation. At the time at which the dwelling place in Lundby Bog was in use, the  $\frac{Q}{P}$  index, as mentioned above, increased from 0.01 to ca. 0.3, and a glance at Table 3, the map fig. 5, and the section will make it evident that the dwelling place has been situated on a swamp island lying close outside the eastern shore of the lake which was also covered by a growth of Common Reed, while the free water surface still existed at points 26, 27, 31, 34 and 12 when the site was abandoned.

#### Concluding Remarks.

The survey here carried through has confirmed the view that the Mullerup culture throughout Sealand was contemporaneous with one and the same phase in the boreal forestal development, viz. the pine-hazel period, in which the central European deciduous forest advanced its northern-most outposts to Denmark. The steadily increasing value of the  $\frac{Q}{P}$  index from below upwards in zones V and VI gives a numerical expression for the beginning victorious struggle on Danish ground of this forest against the pine, and in the period in which the known Mullerup dwelling places in Sealand were inhabited the index rises from 0.01 to 0.5 in sharp contrast to its value in Ertebølle time when it was 2 or more. Simultaneously with this advancing of the oak mixed forest (oak, elm, lime) the alder also came in and increased in frequency, while the hazel attained a very significant maximum.

The various Mullerup culture layers are, however, hardly absolutely contemporaneous, some, as it seems, important pollen analytical differences between them being pointed out, especially relative to the value of the  $\frac{Q}{P}$  index, the position of the hazel maximum, and the starting of the alder curve. As I am inclined to ascribe to the variations of this index and to the alder curve a greater chronological value

#### Nr. 1. KNUD JESSEN:

within zones V and VI than to the hazel curve since they give expressions for the evenly advancing change in the competition between the forest trees without the degree of "capriciousness" which the hazel curve may show (cfr. p. 33), we have in fig. 4 tried to range the various culture



Fig. 6. Age determination of the Danish Mullerup culture layers in proportion to the values of the  $\frac{Q}{P}$  index which they cover. HE Holmegaard East, HW Holmegaard West, L Lundby, MK Koch's Holm and MS Sarauw's Holm in Mullerup Bog, Se Sejerslev, Sv Sværdborg.— The broken line connects the  $\frac{Q}{P}$  value of the horizons where the alder curve starts.

layers in agreement with the varying of the  $\frac{Q}{P}$  index as an expression of their reciprocal differences in age<sup>1</sup>, and besides the Sealandic sites is also drawn in in the figure the horizon in Sejerslev Bog on the island Mors in Jutland, in which has been found a core of the Mullerup type<sup>2</sup>.

The sequence of the localities in the figures from right to left is according to increasing values of the  $\frac{Q}{P}$  index of the lower side of the culture layers. This view of the proportional age of the starting of the settlements is in good agreement with the age determination of the lower side of

the culture layers relative to the *Alnus* curve, supposing that the rational border of it is synchronous in the pollen diagrams in

<sup>1</sup> Cfr. by L. von Post, in O. Rydbeck & L. von Post l. c.

<sup>2</sup> K<sub>NUD</sub> JESSEN 1929 (a) p. 9 and 12. — The harpoon from Taaderup (H. ØDUM. Et Elsdyrfund fra Taaderup paa Falster. Danmarks Geol. Undersøg. IV R. Bd. 1 Nr. 11. 1920) is not discussed here as it is somewhat younger than the Mullerup culture layers. question. According to this, Mullerup-Koch and the lower part of Lundby should be older than Mullerup-Sarauw and Holmegaard West as to the beginning of the settlement, this being latest at Sværdborg and Holmegaard East (the determination of the  $\frac{Q}{P}$  index for the *Alnus* border here is uncertain, cfr. the pollen diagram), the occupation at Mullerup-Koch should have been of comparatively short duration, and Holmegaard West and Holmegaard East should have been abandoned last.

Even if the hazel maximum is excellent as a leading horizon for the boreal period I find it, as mentioned p. 14, less valuable for relative age determinations of the Danish Mullerup culture layers, and in this view I find confirmation by a comparison of the pollen diagrams from the culture layers at Mullerup-Koch and at Holmegaard West, it being very improbable that the first mentioned should be on an average contemporaneous with the culture layer at Holmegaard West; cfr. fig. 1, Pl. II and fig. 2, Pl. III.

Not only the oak mixed forest trees invaded Denmark in the Mullerup period and the time just before. According to the geographical conditions there were at that time the best possible circumstances for the invasion of southern species (cfr. fig. 8) and the first discovery of a series of relative thermophilous plants and animals in zones IV, V and VI, especially in the two last of them tells us that the climatic conditions improved very much, and particularly the invasion in this period of such species as are checked in their distribution by lack of suitable summer warmth makes it evident that the summer isotherms were shifting towards the north. Besides the forest trees mentioned, such mainly southern Scandinavian species as the following are known

Vidensk. Selsk. Biol. Medd., XII, 1.

to have settled in preboreal and especially in boreal time in Denmark:<sup>1</sup> Carex pseudocyperus, Ceratophyllum demersum, Cladium mariscus, Druopteris thelupteris, Eupatorium cannabinum, Fraxinus excelsior, Iris pseudacorus, Najas marina, Peucedanum palustre. Rumex hydrolapathum, Solanum dulcamara. Since these species at present have their main distribution in Scandinavia in the southern and central part. they give evidence of a summer temperature in boreal time in Denmark not very different from the present, and considering the fact that Emys orbicularis and Planorbis corneus are found in the Mullerup culture layers, it is very likely that the summer temperature has been at least as high as now, as this snail has its present northern boundary running through Jutland, and the tortoise is unknown in the true wild state north of the Baltic<sup>2</sup>; the great frequency of Najas marina in boreal mud layers together with remains of the same water flora as is known from the present time in Denmark also induce the supposition of a rather high summer temperature, this species now having its main distribution farther to the south.

# Discussion of pollen-analysed epipalæolithic Culture Layers outside Denmark.

On the basis of the results of the pollen-statistical survey of the Danish Mullerup culture layers here advanced, we shall in the following consider some epipalæolithic bog finds in adjacent countries which have been analysed for pollen, such localities being known from southern Sweden, Esthonia

<sup>1</sup> Cfr. KNUD JESSEN 1920, p. 229 f., 240.

<sup>2</sup> C. KURCH, Den forntida ütbredningen af Kärrsköldpaddan Emys orbicularis (Lin.) i Sverige, Danmark och angränsande Länder. With a German Summary. Lunds Universitets Årsskrift. N. F. Avd. 2, Bd. 13, Nr. 9, Lund 1917.
and other regions around the Gulf of Finland, as well as from Germany and England.

Of bog finds of epipalæolithic type from Scania which have been submitted to pollen analytical investigations are known some "fowl-arrows" and a horn axe from Stora Dode Bog. The culture layer in Bare Bog may also be mentioned, even if this find typologically is uncertain<sup>1</sup>. L. v. Post<sup>2</sup>, to whom the pollen analyses of these finds are due, thinks it very likely that the fowl arrows are contemporaneous with that period in which the water level of the Baltic certainly was determined by the thresholds in the German-Danish sounds, but when the Ancylus transgression had been superseded by regression in its eastern parts, while, on the other hand, the oldest parts of the Danish Mullerup culture layers, as also the Bare Bog culture layer, may probably be nearly contemporaneous with the formation of the highest shore line of the Ancylus Lake<sup>3</sup>. In table 4 are given some of the pollen spectra of L. v. Post from these finds. They make it evident that the epipalæolithic culture in Scania too goes back to the period when the oak mixed

<sup>1</sup> R. SERNANDER, Om Ancylustidens människa och tallperioden i södra Skandinavien. Geol. Foren. Förhandl., Bd. 30, Stockholm 1908, p. 388 f.

Of other typological, uncertain finds from about this time determined by pollen analyses also may be mentioned two horn axes from Scania (O. ISBERG, Tvenne egenartade hornyxor och deres ålderbestämning. Ymer. Stockholm 1931, p. 169 ff.) and a reindeer antler worked by men and found in Hylteberga Bog, Scania, by O. ISBERG referred to the transition period of boreal and atlantic time (Till frågan om människans och renens första upträdande på den skandinaviska halvön under postarktisk tid, Ymer 1930, p. 381 f. Cfr. also O. Rydbeck, Aktuelle Steinzeitprobleme. Meddelanden från Lunds Universitets Historiska Museum. Lund 1934, p. 71 f.).

<sup>2</sup> O. RYDBECK & L. v. Post 1929, p. 145 ff. — L. v. Post, Svea Älvs geologiska tidsställning. Sveriges Geol. Undersökning. Ser. C. No. 347. Stockholm 1928, p. 67. English Summary.

<sup>3</sup> Cfr. H. MUNTHE, J. E. HEDE & L. v. Post, Gotlands Geologi. Sveriges Geol. Undersökning. Ser. C. No. 331. Stockholm 1925, Pl. 7.

Table 4. Epipalæolithic pollen spectra from Scania. Nos. 1—8 from samples fixed to the implements. After L. v. Post.

and a second character frame working Internite recent of the dependence Conference of the goal of the dependence of the enternite of the deput layering	No.	Salix	Betula	Pinus	Ulmus O	guercus of N	Lilia est	uns	Alnus	Corylus	Q P	Corylus-index (L. v. Posr)
and grant to and the starting	1											
Fowl-arrows	-			-	-						de la	1991
Åmossen (no. 3191 b)	1		18	19	8	2	11	21	42	20	1,1	0,3
Hylteberga Bog (no. 14053)	2		21	26	10	6	10	26	27	15	1,0	0,5
Stora Dode Bog (no. 1728)	3		19	30	13	3	11	27	24	36	0,9	0,7
Åmossen (no. 3191 a)	4		31	33	5	5	7	17	19	53	0,5	1,5
Stora Dode Bog (no. 2173)	5		25	35	5	2	6	13	27	32	0,37	0,8
Bussjö Bog (no. 13075)	6		31	40	3	3	3	8	21	48	0,2	1,6
Åmossen (no. 2918)	7		41	43	5	1		6	10	47	0,14	2,8
Horn ave												
Stora Dode Bog, sample close				- 0						00	0.00	10
the axe	8	+	24	53	+	• •	+	1	21	28	0,02	1,3
Stora Dode Bog, sample near												
below the axe	9	2	23	72	2	• •	• •	2	1	143	0,03	48
Bare Bog										-	3 .8	
Close above the culture laver	10		43	51	4	1		5	1	260	0.1	43
Culture layer, top	11		56	44						33	0.0	
— — middle	12	2	30	58	1			1		47	0.02	47
— — bottom	13	+	50	49	1			1		30	0.02	30
Dottom	10		00	10	-			-		00	0,01	00

forest started its colonizing in the pine woods, and the hazel was very common.

Assuming that the development of the boreal forest in southern Scania and Sealand, territories lying so near each other and having on an average the same edaphic conditions, has had a nearly synchronous progress, which seems to be in good accordance with the testimony of most of the pollen diagrams published from these areas, it is tempting to try a closer comparison of the epipalæolithic

37

layers in these territories, laying stress especially on the changing of the  $\frac{Q}{P}$  index and on the occurrence of the alder rather than on the pollen frequency of the hazel (cfr. p. 33).

A comparison of the pollen diagrams from Bare Bog (L. v. Post 1929) and Lundby Bog will make it evident that the culture layer in the first-named locality is somewhat older than even the lowermost part of the Lundby culture layer, which may be the oldest known in Denmark, a conception which also is supported by the hazel curve, the culture layer only in Bare Bog being older than the hazel maximum. The pollen spectrum from the axe from Stora Dode Bog is peculiar because of its high frequency of alder in connection with but traces of elm and lime and the absence of oak, a constellation which is unknown in Danish Mullerup spectra; yet it may very likely date from the Mullerup Time.

The arrangement of the pollen spectra from the fowlarrows according to the changing of the  $\frac{Q}{P}$  index makes it very propable that there is a not unessential difference in age between the uppermost and the lowermost of them in the table, the pine and the birch decreasing and the oak mixed forest species and the alder increasing upwards in the table. The pollen spectra nos. 4—7 are of nearly the same type as the Danish Mullerup spectra even if the frequency of hazel is rather low, its mean frequency in the four spectra being 45. The three upper spectra, however, are surely younger and may date from a somewhat later time than the Danish Mullerup culture layers, the sum of pollen of the oak mixed forest species being on an average as high as the sum of the pine pollen, the frequency of hazel is diminished, and the *Corylus* index is below 1. On this view it should thus be the three first mentioned fowl-arrows alone (Nos. 1-3) which date from the regression period of the Ancylus lake.

The fact that implements of epipalæolithical type, but vounger than the Danish Mullerup culture layers, are found in Sweden is probably also met with on Öland. Here G. LUNDQUIST<sup>1</sup> has given a pollen analytical survey of 4 such bone implements found in Öj Bog, and he points out that they fit in very well in a zone in the pollen diagrams from Öland which belongs to a period shortly before the entrance of the Litorina sea into the Baltic. According to the same author, two fowl-arrows or bone harpoons from Fuglasjö on Lister in county Blekinge should be of the same age, the site where they were found being pollen analytically investigated by U. SUNDELIN<sup>2</sup>, and H. THOMASSON<sup>3</sup> agrees in the main with LUNDQUIST about the age of these bone implements from Öland and Lister; but even if they are somewhat younger than the Danish Mullerup culture layers, vet their pollen spectra give evidence of a composition of the forest not unlike that which is known from Denmark in Mullerup time.

In the just cited paper of the stone age dwelling places on Sandarna at Gothenburg H. THOMASSON gives a thorough age determination of the culture layers imbedded in a strand

<sup>1</sup> G. LUNDQUIST, Studier i Ölands Myrmarker. Sveriges Geolog. Undersökning. Ser. C. No. 353. Stockholm 1928, p. 75 ff. Mit deutscher Zusammenfassung.

<sup>2</sup> U. SUNDELIN, Om Sydskandinaviens senkvartära nivåförändringar. Geolog. Fören. Förhand. Bd. 46, Stockholm 1924, p. 499 f.

<sup>3</sup> J. ALIN, N. NIKLASSON & H. THOMASSON, Stenåldersboplatsen på Sandarna vid Göteborg. Göteborgs Kungl. Vetenskaps- och Vitterhets-Samhälles Handlingar. Femte Följden. Ser. A, Bd. 3, No. 6, Göteborg 1934, p. 211 ff. With German Summary.

wall formation. According to its main character the flint industry from Sandarna is by N. NIKLASSON estimated as typologically essentially older than the Mullerup culture, but THOMASSON dates the central culture layer to be nearly contemporaneous with the Bare Bog laver, while other culture layers at Sandarna are contemporaneous with or younger than the Mullerup period. The forest at Gothenburg in the period of the central culture layer had a strongly northern character, being composed mainly of pine and birch, while the spectra commonly show but a very low frequency of hazel and scattered traces of alder, elm and oak, the continual alder curve only starting at a higher level. On the other hand, the pollen diagrams in the horizon which according to THOMASSON may be estimated as contemporaneous with at least the younger Danish Mullerup layers have an appearance much like the Danish Mullerup spectra with pine still dominating, low frequencies of alder and in many diagrams a pronounced hazel maximum and oak and often elm in continual curves. Discussing the age of the Danish Mullerup culture (p. 210), he refers the beginning of it to a zone between his pollen levels AIV (the beginning of the continual alder curve) and MI (transitional between his Ancylus and his Mastogloia or Tapes period<sup>1</sup>). As will appear from the analyses of the culture layers in Lundby Bog and at Koch's Holm in Mullerup Bog, the beginning of the settlement in these localities falls a good time before the start of the continual alder curve; it should then in age approach the top of the Bare Bog culture layer or correspond with a horizon between THOMASSON'S pollen levels AII and

<sup>1</sup> It seems unfortunate to use the term Tapes period for a transitional period between the Ancylus and the Litorina periods, as this term already is prooccupied in another sense in the literature. AIV, in his chronological diagram p. 215 fitting in between 6500 and 7000 BC.

THOMASSON synchronizes the pollen level of the upper surface of the youngest Danish Mullerup layers (Holmegaard) with the Tapes maximum which in his scheme p. 215 he places about 5500 BC, or about 1000 years earlier than the Litorina maximum. Probably this synchronizing is especially due to the lime curve which starts at that level at Gothenburg (Poppelmansgatan fig. 62), giving this horizon a certain similarity to the Danish layers mentioned. But if so, it may be worth while mentioning that the lime seems to have been much delayed on its way from Dano-Scania to the environs of Gothenburg, as the rational border of its curve in the west Baltic regions is most commonly placed at the same level where the continual curves of the alder and the oak start. That the connection mentioned must be uncertain will also be evident on looking at the composition of the pollen spectra from the time of the Tapes maximum in the north-eastern part of Denmark<sup>1</sup>; they all differ quite essentially even from the youngest Mullerup spectra, the  $\frac{Q}{D}$  index from them being more than 2. And there is no doubt that there is a long span of time between the youngest Mullerup culture layers and the Tapes maximum, which in Denmark is contemporaneous with the Ertebölle culture. Undoubtedly THOMASSON is wrong when on the basis of comparisons of pollen diagrams respectively from the east coast and from the west coast of Sweden he would place the Tapes maximum in Skager Rack about a thousand

<sup>1</sup> K. JESSEN 1920, p. 154 f., 1929, p. 18 f. The same Author, Et Kulturlag fra den ældre Stenalder ved Horsø. Medd. fra Dansk geol. Foren. Bd. 7. 1926, p. 135. — MAGNUS DEGERBÖL, Danmarks Pattedyr i Fortiden. I. København 1933, p. 381, English Summary p. 621. years before the Litorina maximum in the Baltic, and I must here agree with R. SANDEGREEN<sup>1</sup> in his criticism of this point and when he maintains that the Tapes maximum is identical in time with the Litorina maximum, falling about 4500 BC.

Of course it is only very approximately that the beginning of the Mullerup culture in Denmark can be fixed as attempted above, and at the present time it does not seem practicable to fix the age of the youngest Danish Mullerup layers by direct pollen diagrammatic comparisons; but presuming that these too are older than the entrance of the sea into the Baltic basin (cfr. p. 60), which is estimated to have taken place about 5500 BC, the Mullerup culture in Denmark as it is represented through the known layers should have developed within a period of about a thousand years<sup>2</sup>.

The much discussed Kunda find in Esthonia is by P.W. THOMSON<sup>3</sup> referred to boreal time due to stratigraphical facts. The great number of artefacts, among which harpoons of elk bone and scrapers prevail, and which are still insufficiently studied, were found mainly in the upper part of a boreal chalk mud lying above preboreal mud and late glacial Dryas clay formed in a former lake, which was dammed up by a strand wall of the Baltic ice lake. The upper part of the chalk mud contained a pollen flora giving evidence of a forest vegetation with dominating pine, much birch, and with just invading hazel, elm and alder. Peat and mud

<sup>1</sup> R. SANDEGREEN, Om den postglaciala havstransgressionen vid Sydsveriges kuster. Geol. Fören. i Stockholm Förhandl. 1934, p. 628.

<sup>2</sup> Cfr. MUNTHE, HEDE & v. POST 1925, Pl. 7.

<sup>3</sup> P. W. THOMSON, Die regionale Entwicklungsgeschichte der Wälder Estlands. Acta et Commentationes Universitatis Tartuensis (Dorpatensis) A XVII, 2. Dorpat 1929. The same Author, Geologische Datierungen archäologischer Funde in Estland. Fornvännen. Stockholm 1930, p. 238 ff. — Cfr. ALIN, NIKLASSON & THOMASSON p. 211. lavers in the bottom of bogs which are situated below the highest Ancylus strand walls in most cases contain a pollen flora of a late boreal type, still with much pine, but already much pollen of hazel, elm and alder, a marked boreal hazel maximum not being developed in Esthonia. THOMSON synchronizes this late boreal spectrum type with the pollen spectra just above the implementiferous horizon at Kunda from which follows that this very likely may be somewhat younger than the highest Ancylus walls. Notably in respect of the alder curve, the culture horizon at Kunda may be synchronized with the transition between zones VII and VIII on Gotland and Öland, that is, with a period probably nearly contemporaneous with the maximum of the Ancylus transgression<sup>1</sup>. Perhaps coming investigations will make it possible to arrive at a more definite age determination of the Kunda layer relative e.g. to the Swedish pollen diagrams, but on the basis of our present knowledge the reference of it to a later part of the Ancylus period seems plausible<sup>2</sup>, and it seems very likely that the Kunda layer may largely be estimated as contemporaneous with the vounger Danish Mullerup layers.

Also from Embachtal at Dorpat THOMSON mentions finds of bone implements of epipalæolithic type which seem

<sup>1</sup> Cfr. besides MUNTHE, HEDE & v. POST 1925 and G. LUNDQUIST 1928 also H. THOMASSON, Baltiska tidsbestämningar och baltisk tidindelning vid Kalmarsund. (With a summary in German). Geol. Föreningens i Stockholm Förhandl. 1927, p. 68.

<sup>2</sup> It may be mentioned here that H. THOMASSON 1934, p. 211 on the basis of the pollen diagrams of K. MARKOW from the lower part of the river Narva in Russia thinks it likely that the Kunda horizon is contemporaneous with the transition between zones VI and VII, which correspond with the transition from the Anculus lake to his Mastogloia sea in the Baltic. MARKOW's paper has not been available to me. — After this was set up THOMSON has published a new paper on this theme in Geol. Fören. I Stockh. Förhandl. 1935. to be contemporaneous with a pollen flora of just the same character as the Kunda find.

In southern Finland the oldest stone age find known from that country, viz. a fishing net with stone implements at Korpilathi in Antrea, has long ago been referred to the Ancylus period due to qualitative phytopalæontological facts. Now E. Hyyppä<sup>1</sup> has published a pollen diagram from the site where the fishing net was found, and asserts on the basis of this that the net dates from the earliest part of the Ancylus period. The first traces of the oak mixed forest in that region seem to be on an average of the same age as the net, but long before the alder was present, attaining in the pollen diagram a pollen frequency of up to  $15^{\circ}/_{0}$  in the layer below the net. A closer comparison of the pollen diagram in question particularly with the Swedish ones would be desirable for a further discussion on a pollen statistical basis of the age of this find, which from an archæological point of view has been estimated to be younger than the Ancylus period.

Of the Duvensee find, typologically closely allied to the Mullerup culture, G Schwantes<sup>2</sup> has given the archæological description. In the same paper M. BEYLE communicates the botanical survey of the site which is situated in a bog south of Lübeck. In the culture layers macroscopical remains of pine, birch and hazel were very common, and in the lower part of the mud layer below the nether culture horizon  $62^{0}/_{0}$  alder pollen was recorded together with  $38^{0}/_{0}$  pine

<sup>1</sup> Esa Hyyppä, Geologische Altersbestimmung des steinzeitlichen Netzfundes von Korpilathi in Antrea (Vuoksenranta). Finnish with German summary. Suomen Museo. XL. 1933.

<sup>2</sup> G. SCHWANTES, Nordisches Paläolithicum und Mesolithicum. Mitteillungen a. d. Museum f. Völkerkunde in Hamburg. XIII. Hamburg 1928.

pollen, this pollen species reaching its maximum  $70^{\circ}/_{\circ}$  in the nether culture layer but still showing  $56^{0/0}$  in the upper one. Shells of hazel nuts were found in such great quantities that SCHWANTES supposes that "die Hasel sheint fast die Stelle des Getreides vertreten zu haben" (p. 205). Even if no traces of oak have been recorded, the dating of BEYLE "dass der Beginn der Verlandung des Sees in das Ende der Birken-Espen Zeit zu setzen ist" (p. 204) is not convincing taking into consideration the rich occurrence of alder pollen just in the lower part of the mud layer, and the conclusion of SCHWANTES, so far as it is based on the floristical survey of the site, that the Duvensee culture must be older than the Sealandic Mullerup culture will be largely invalidated by a comparison of the finds of BEYLE with pollen diagrams known from the neighbouring regions. The pollen diagram of TIDELSKI<sup>1</sup> from Ellerbek bei Kiel (l. c. Taf. XIX) in agreement with the survey of C. A. WEBER of the same site shows a very great similarity as to the boreal zone with the Danish pollen diagrams, published as well as unpublished, as also with the pollen diagram before me from a bog south of Flensburg, i. a. by the curves of Ulmus, Quercus, Tilia and Alnus starting very nearly contemporaneously with the Corulus maximum. Just the same feature occurs e.g. in all the pollen diagrams published by E. SCHUBERT<sup>2</sup> from the region between Hamburg and Bremerhafen in which the boreal zone is represented. This contemporaneity must also be normal for Holstein as well as for the region south of Lübeck, and the following pollen spectrum from boreal chalk mud in Duvensee Bog (TIDELSKI l. c., p. 380) tells

<sup>1</sup> FRITZ TIDELSKI, l. c.

<sup>2</sup> ERICK SCHUBERT, Zur Geschichte der Moore, Marchen und Wälder Nordwestdeutschlands II. Mitteilungen d. Provinzialstelle für Naturdenkmalpflege Hannover. H. 4. Hannover 1933.

#### The Forests in Northern Europe in Epipalæolithic Time. 45

that the three main trees in the oak mixed forest very likely appeared at Duvensee even previous to the alder:

Pine	Birch	Elm	Oak	Lime	Willow	Hazel	$\frac{Q}{P}$
70	25.5		2.5		2	40	0.04

The finding on the site in Duvensee bog of alder pollen in great quantities below the culture layer which was very rich in hazel nuts then justifies the conclusion that this epipalæolithic culture layer also dates from that part of the boreal period in which the oak mixed forest began to assert itself, or in other words that the Duvensee culture just like the Sealandic Mullerup culture has developed in the border zone between the invading deciduous forest and the pine forest. I do not maintain an absolute coincidence in age between the two culture forms, but what has been mentioned makes it evident that the results of the botanical survey of the site cannot be used as a proof of the Duvensee culture being essentially older than the Mullerup culture on Sealand.

The large site at Friesack in Rhinluch, Brandenburg which has been excavated and treated in a monograph by MAX SCHNEIDER<sup>1</sup> is referred by this author to an early part of mesolithicum, consequently broadly contemporaneous with the epipalæolithic culture group; it differs much however from the other western European epipalæolithic cultures especially through its content of pottery i. a. the so called "Binzenkeramik". Pollen analytic investigations of the culture layer at III Rhinbrüche, deposited in connection with an outcropping of sand in the peat-covered "Berliner Urstromtal", were carried out first in 1923 by

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> MAX SCHNEIDER, Die Urkeramiker, Entstehung eines mesolithischen Volkes und seiner Kultur. Leipzig 1932.

KNUD JESSEN on some samples of peat and sandy matrix collected by MAX SCHNEIDER (cfr. this author p. 100). Later J. STOLLER<sup>1</sup> has procured a more extensive material by surveys in the field. His pollen diagram from one of the sections is reproduced in fig. 7. The lower part of



Fig. 7. Pollen diagram from Friesack after J. STOLLER. The black field shows the position of the culture layer in the section. For pollen signaturs see Pl. II.

preboreal type (Ru-DOLPH), here with great dominance of pine, a little of birch and small frequencies of alder; in another section STOL-LER mentions 9 º/o -9 % and 5 % of this species in three samples up to 1.1 m below the culture layer. In the upper part of this the pine curve falls quickly, corresponding with increasing frequency

of the oak which reaches 22% near its upper border; the counted number of pollen in the two upper samples, however, is rather small, 56 and 46 respectively. STOLLER has found no hazel pollen. But that this species as well as the elm and perhaps also the lime has been present in the neigh-

<sup>1</sup> J. STOLLER, Moorgeologische Untersuchung im Havelländischen Luche nordwestlich von Friesack zur Feststellung des Alters einer mesolithischen Kulturschicht an der III Rhinbrüche. Jahrb. d. Preuch. Geolog. Landesanstalt. Bd. XLVIII. Berlin 1927.

bourhood during the last time of occupation is very likely taking into consideration the great representation of the oak, for in the pollen diagrams from Brandenburg of HUECK<sup>1</sup> and HESMER<sup>2</sup> these species are represented in the horizon, where the continual oak curve starts, or the lime a little later, though it may be noted that the intervals between the samples are rather great. In the pollen spectra of JESSEN<sup>3</sup>, published by STOLLER, some of which may be nearly contemporaneous with the culture layer, small frequencies of hazel and lime besides of spruce were also found.

On the basis of his pollen analyses STOLLER refers the culture layer to an early part or at latest to the middle part of the Ancylus period. In this connection a comparison with pollen diagrams from other regions of central and northern Germany<sup>4</sup> will be of interest. In these regions the oak curve normally starts or bends strongly outwards after the pine maximum and just within the boreal hazel maximum

<sup>1</sup> K. HUECK, Die Vegetation und die Entwicklungsgeschichte des Hochmoores am Plötzendiebel (Uckermark). Beiträge zur Naturdenkmalpflege Bd. XIII, Heft 1, Berlin 1929, p. 209 ff.

<sup>2</sup> H. HESMER, Die natürliche Bestockung und die Waldentwicklung auf verschiedenartigen märkischen Standorten, Zeitsch. f. Forst- und Jagdwesen. Berlin 1933.

<sup>3</sup> When K. BERTSCH 1928, p. 34 in his paper, here cited p. 49, remarks that the number of counted pollen in the analyses of JESSEN is too low for the using of them he is speaking of analyses of STOLLER from »Profil Schneider-Ostrand«.

<sup>4</sup> H. FRENZEL, Entwicklungsgeschichte der sächsischen Moore und Wälder seit der letzten Eiszeit. Abhand. d. Sächsischen Geolog. Landesanstalt. Heft 9. Leipzig 1930. — P. STARK & F. OVERBECK, Zur Waldgeschichte Schlesiens. Planta. Bd. 8. Berlin 1929. — K. HUECK 1929. — K. v. BÜLOW, Drei Pollendiagramme aus Vor- und Ostpommern. Jahrb. d. Preusch. Geolog. Landesanstalt. Bd. XLIX. Berlin 1928. — K. PFAFFEN-BERG, Stratigraphische und pollenanalytische Untersuchungen in einigen Mooren nördlich des Wiehengebirges. Ibidem. Bd. 54. 1933. — F. TIDELski I. c. — E. SCHUBERT 1933. — often a little below the very top of the curve. We may then provisionally take it for granted that this will also prove to be the case in the environs of Friesack, and we may regard the upper part of the culture layer there as contemporaneous with the boreal hazel maximum as are the epipalæolithic culture layers in most cases elsewhere. In view of this consideration the reference of the upper part of the culture layer to the middle part of the Ancylus period may be found very likely, but the question can only be solved when a more definite knowledge of the forest development in Brandenburg relative to the history of the Baltic is procured (cfr. STOLLER p. 763).

The mesolithic station at Calbe a. d. Milde, Altmark in Brandenburg as to the age of which there has been much discussion<sup>1</sup> — typologically it seems to be much like Duvensee — is now by FRENZEL and GRAHMANN<sup>2</sup> owing especially to pollen investigations, referred to the first part of the Atlantic time. The following spectrum, taken from the authors mentioned may serve as a type of the pollen flora contemporaneous with the culture:

 Birch
 Pine
 Elm
 Oak
 Lime
 E.+O.+L.
 Alder
 Spruce
 Hazel

 8.21
 37.31
 0.75
 3.73
 9.70
 14.18
 39.55
 0.75
 3.73

To FRENZEL and GRAHMANN it is particularly the values of the alder as well as the pine and the oak mixed forest which point to the Atlantic time, and the lack of silver-fir, beech and common hornbeam which refer to the first part of this period. Especially perhaps the relatively high lime frequency may point in this direction, but it is difficult to form an opinion

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> J. ANDREE, Beitr. zur Kenntnis des norddeutschen Paläolithicums und Mesolithicums. Mannus-Bibliothek. No. 52. Leipzig 1932. No. 9, Der mesolithische Fundplatz von Calbe a. d. Milde (Altmark), p. 62 ff.

<sup>&</sup>lt;sup>2</sup> H. FRENZEL & R. GRAHMANN, Pollenanalytische Untersuchungen des mesolitischen Fundplatzes von Calbe a. d. Milde. Ibidem p. 64 ff.

on the conclusion of FRENZEL and GRAHMANN without knowing any complete pollen diagram from the locality, which could give the answer to the question e.g. of the age of these spectra in relation to the hazel maximum. The alder frequency is certainly very high, but in what degree may it be due to over-representation? It must here be remembered that the first alder maximum e.g. in Uckermark and elsewhere is boreal (HUECK fig. 105, 108), and that the hazel frequency of the spectrum at all events is extraordinarily low. A certain similarity may be seen between the Calbe spectra and the uppermost horizon of the Friesack diagram, (cfr. the pine, the birch, the hazel and the sum of the oak mixed forest pollen), but still a final decision as to the reciprocal age of these two horizons may be premature even if the Calbe spectra have the appearance of being somewhat younger than the other.

If the age determination of FRENZEL and GRAHMANN is accepted as safe, the Calbe culture may be placed with the younger mesolithic cultures, but like the younger part of the Friesack culture it has been contemporaneous with a forest vegetation in the pollen production of which the proportion of the pollen of the oak mixed forest and of the pine have on an average had the same value as in the Baltic regions and in eastern England in epipalæolithic time.

From southern Germany too we know the composition of the forest in epipalæolithical time, thanks to the extensive investigations of K. BERTSCH<sup>1</sup> in the renowned

<sup>1</sup> KARL BERTSCH, Klima, Pflanzendecke und Besiedlung Mitteleuropas in vor- und frühgeschichtlicher Zeit nach den Ergebnissen der pollenanalytischen Forschung. Sonderabdruck aus dem XVIII. Bericht der Römisch-Germanischen Kommission. Frankfurt a. M. 1928, p. 7, figs. 2 and 13. The same Author, Paläobotanische Monographie des Federseerieds. Bibliotheca Botanica. Heft 103. Stuttgart 1931, p. 15 ff., 111 ff., figs. 8, 9, 84.

Vidensk. Selsk. Biol, Medd., XII, 1.

Federseeried, a great bog in southern Würtemberg. The epipalæolithic culture layers here, which were stratified in the peat near the bottom of the bog, contained numerous bones and some flint knives, according to H. REINERTH<sup>1</sup> contemporaneous with the western European Azil-Tardenoisian. Pollen floristically the culture zone is characterized by a well marked hazel maximum following upon the old postglacial pine maximum, a falling pine curve and increasing of the curve for the pollen of the oak mixed forest trees which starts somewhat below the culture layer, and which in the Atlantic layers in most of the pollen diagrams from the bog far exceeds the pine curve. The continual alder curve starts in the horizon of the hazel maximum (cfr. the pollen tables in BERTSCH 1931).

On the supposition that the hazel maximum is caused by the post-glacial temperature optimum BERTSCH (1931, p. 112) assigns it to about 7000 BC by help of an oscillation of MILANKOWITSCH'S sun radiation curve at about 8000 BC. This determination perhaps may not be far wrong even if the premiss mentioned above seems uncertain, as the biological reactions of the post-glacial climate optimum in northern Europe, where they are fixed through the Swedish geochronology, were only realized some thousand years later, in Atlantic time.

### East England and the North Sea.

During recent years we have greatly increased our knowledge of the so called period A of the forest culture in England, correlated with the boreal climate period, thanks especially to LESLIE ARMSTRONG, V. G. CHILDE and J. G. D. CLARK,

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> HANS REINERTH, Oberschwäbisches Mesolithicum. Nachrichten d. Deutsch. Anthrop. Ges. 1928. Here cited from K. BERTSCH.

and since the method of pollen analysis also has made its way to England due to G. ERDTMAN, possibilities for comparing the forest conditions contemporaneous with the various archæological sites in England and on the continent have been procured, particularly through the work of H. and M. E. GODWIN.

In a paper, British Maglemose Harpoon Sites, these authors<sup>1</sup> have made a comparison of the epipalæolithic sites of Skipsea in Yorkshire, of the Leman and the Ower banks off the Norfolk coast of England, of Denmark and of Esthonia. At Skipsea, according to L. ARMSTRONG, a Mullerup flint industry associated with remains of reindeer is found in silt below peat, and at the Leman and the Ower banks a Mullerup harpoon has been taken in a lump of moorlog in about 19-20 fathoms (ca. 36 m) of water. The authors find that the pollen spectra from all these sites are practically identical with one another, and they point out that in so far as the spread of forest trees into Europe during this phase of post-glacial time was synchronous for Esthonia, Denmark and England, so far the cultures of these sites must be contemporaneous, in any case boreal in age.

Even if the pollen diagram from Skipsea in the horizon of the culture layer shows a curiously low frequency of pine and an uncommonly high amount of oak and elm — the bottom spectrum of it is seen in table 5, no. 1 other features, as the hazel maximum and the course of the curves in general, indicate very well what may be called a

<sup>1</sup> H. & M. E. GODWIN, British Maglemose Harpoon Sites. Antiquity. 1933. — Cfr. G. ERDTMAN, Some Indications of the Character of Climate and Vegetation in North-western Europe during the Mesolithic Age. Proceedings of the First International Congress of Prehistoric and Protohistoric Sciences; London 1932. Printed 1934.

late boreal age of the culture layer, especially when it is compared with a surely more typical pollen spectrum e. g. that from Judy Hard in Norfolk<sup>1</sup>.

Also some pollen spectra of the submerged peat from the Mullerup site at the Leman and the Ower banks taken from the papers of H. & M. E. GODWIN and G. ERDTMAN mentioned above are cited in table 5. Cfr. p. 56.

Besides these two, other south eastern English sites are to mention. Thus at Broxbourne in Lea Valley an epipalæolithic site sealed under boreal peat has been described2, and this site and the continental ones - on Sealand and at Duvensee-are in respect of their industry "substantially alike with chipped flint axes, microlithes, scrapers, burins (rare), and microburins" (l. c., p. 123). No bone and horn industry is known from Broxbourne. According to the section (l. c. p. 105) the basal part of the peat layer may very likely be a little younger than the industry imbedded in the sand below it. The lowermost spectrum of the pollen diagram taken 5 cm above the sand surface in a bore some hundred feet from the culture layer is here reproduced in table 5 no. 2. It is of boreal type. Upwards in the pollen diagram the pine curve is mainly decreasing, the sum of oak and elm mainly increasing, the hazel in the lower part steady, showing rather high frequency, the alder limit lying 25 cm above the sand surface.

Also at Plantation Farm in the south eastern Fens an epipalæolithic site in peat has been pollen analytically in-

<sup>1</sup> H. & M. E. GODWIN, Pollen Analysis of Peats at Scolt Head Island Norfolk. The Norfolk and Norwich Naturalists' Society's Scolt Head Island. Norwich 1934.

<sup>2</sup> S. HAZZLEDINE WARREN, J. G. D. CLARK, H. & M. E. GODWIN and W. A. MACFADYEN, An early mesolithic site at Broxbourne sealed under boreal peat. Journal of the Royal Anthropological Institute. LXIV. London 1934.

#### The Forests in Northern Europe in Epipalæolithic Time.

53

vestigated<sup>1</sup>. Some pieces of Tardenoisian flint were found here, most of them lying superficially, but one flint flake was taken by the drill in peat 5.26 m below the surface (l. c. p. 271, 283, Pl. XIVII). The pollen spectrum from the level of this flake is seen in table 5 no. 3. It does not seem possible with certainty to fit in this spectrum and the pollen diagram which H. & M. E. GODWIN give from the same peat layer in the other pollen diagrams known from SE. England, the alder very likely being much over represented especially in the upper part of the layer, but especially the great frequency of pine and the low value for the oak mixed forest point towards the boreal period<sup>2</sup>.

Taking into consideration, however, the main features of these epipalæolithic pollen spectra, it will be easy to point out the horizons for most of them e. g. in the boreal zone of the Judy Hard diagram which again is very similar to the boreal zone of pollen diagrams from the western part of the continent, Holland<sup>3</sup>, NW. Germany<sup>4</sup> etc., and it is seen that in East England also the epipalæolithic culture

<sup>1</sup> GRAHAME CLARK, in collaboration with H. & M. E. GODWIN and W. A. E. MACFADYEN, Report on an early Bronze age site in the southeastern Fens. The Antiquaries Journal. XIII, Nr. 2, London 1933.

<sup>2</sup> From Marsden moors in the southern Pennines T. W. WOODHEAH further describes two Tardenois flint workshops lying in sand below Atlantic peat. In the sand was found charcoal of birch and oak, pollen of the same species and of alder, on the surface of the sand pollen of pine. (History of the vegetation of the southern Pennines. The Journal of Ecology, Vol. XVII, 1929, p. 15 f. See also G. ERDTMAN, Studies in the post-arctic history of the forest of northwestern Europe. Geolog. Föreningens i Stockholm Förh. 1928, p. 131).

<sup>3</sup> F. FLORSCHUTZ, Resultate von Untersuchungen an einigen Niederländischen Mooren. Mededeelingen van het botanisch Museum en Herbarium van de Rijks Universiteit te Utrecht. Amsterdam 1932. Especially the pollen diagram of Soesterveen.

<sup>4</sup> F. OVERBECK & H. SCHMITZ, Zur Geschichte der Moore, Marchen und Wälder Nordwestdeutschlands. I. Mitteil. d. Provinzialstelle f. Naturdenkmalpflege Hannover. 1931.

#### Nr. 1. KNUD JESSEN:

Table 5. Boreal pollen spectra from East England and from moorlog samples from the North Sea. H. & M. E. GODWIN and G. ERDTMAN.

			1		Oak mixed forest					IS	
No.	Site		Betulo	Pinus	Ulmus	Quercus		Sum	Alnu	Coryl	
1	Skinson		00 19	10	00 20	00.15		00 17		200	
2	Broxhourne	T	ca. 40	Ca 68	ca. 52	ca. 15		ca. 47		ca.103	
3	Plantation Farm		5	73	3	2	3	8	14	29	
	The Leman % the Ower					-					
4	Banks, — 36 m		16	64		17		17		80	
5			12	74	2	12		14		47	
6		(+)	13	85		1,4		1,4		81	
7			43	57						39	
8	The Dogger Bank — 40 m.		52	46	1	1				20	
9	— — — 50 -		21	71						4	
10	41 -		16	84			• •			. 8	
11	32 -		15	85		•••	• •		••	••	

has been contemporaneous with the hazel maximum and the transition stage between the pine forest and the oakmixed forest.

### Remarks on the Map fig. 8.

Our knowledge of the distribution of land and water in the Baltic, Cattegat and Skager Rack in boreal time, as shown on the map fig. 8, is principally due to Swedish investigations<sup>1</sup>, while the probable southern coast line of the North Sea is drawn with due regard to the submerged peat-covered areas in the southern part of this sea as

<sup>1</sup> H. MUNTHE, Studier över Ancylussjöens avlopp. Sveriges geolog. Undersökning. Ser. C. No. 346. Stockholm 1927. Tavl. 4. English Summary. L. v. Post, Svea, Göta och Dana Älvar. Ymer. Stockholm 1929. Fig. 13.



The Forests in Northern Europe in Epipalæolithic Time.

mapped by SCHÜTTE<sup>1</sup>, for this author is surely right in maintaining that all the collected peat samples from these areas are largely taken on their original sites. The deepest lying of these are situated down to an average 50 m below the recent water level, but as is well known, besides those which are shown on the map, many other submerged peat bogs are registered due to finds of peat samples in more shallow water along the modern coasts of the southern part of the North Sea<sup>2</sup>. The peat bogs on the Dogger Bank lying from 18-50 m below sea level are some of the best known of the drowned land surfaces here, and H. SCHÜTTE refers to the various botanical surveys of moorlog samples taken up from them. It is evident on account of the pollen analysis of G. ERDTMAN<sup>3</sup> and H. & M. E. GODWIN of moorlog samples respectively from the Dogger Bank and from the deep between the Leman and the Ower banks (cfr. table 5) and on account of the finding of the Mullerup harpoon there, that the southern part of the North Sea, has been a part of the continent connecting Jutland and England in preboreal and boreal time.

Some of the pollen spectra from the Leman and the Ower banks (no. 4—6) are the youngest of the pollen spectra from the North Sea, and as the older looking spectra from the Dogger Bank originate from a somewhat greater depth, this could be suggestive of a submergence of the deepest lying land surfaces before the immigration of the oak (cfr.

<sup>1</sup> H. SCHÜTTE, Krustenbewegungen an der deutschen Nordseeküste. Aus der Heimat. 40. Jahrg. Stuttgart 1927. Fig. 2.

<sup>2</sup> O. PRATJE, Die Sedimente der deutschen Bucht. Wissenschaft. Meeresuntersuchungen. N. F. Abteil. Helgoland. Bd. 18, H. 2, 1931, p. 86.

<sup>3</sup> G. ERDTMAN, Some Micro-analyses of Moorlog from the Dogger Bank. The Essex Naturalist. Vol. 21, p. 107—112. Stratford, Essex 1925. Here cited after H. SCHÜTTE 1927. H. Schütte p. 335), but as we can have no idea of how much of the upper layers of the peat bogs has been washed away by the sea, the pollen spectra can only give a maximum determination of the age of the transgression. But it may be supposed that there were still in epipalæolithic time great areas of land where we now have the southern part of the North Sea, and that the shore line at some period of early post-glacial time may on an average have followed the recent —50 m contour line. The map of course does not postulate a precise synchronism of the shore lines in the Baltic and in the North Sea.

It seems as if the submergence of this North Sea continent was etablished rather quickly, for already towards the end of the boreal period, or before the oak mixed forest pollen produce dominated over that of the pine in SW. Jutland, brackish water had penetrated into the basin of Fil Lake 30 km NW of Esbjerg, the lowermost pollen spectrum (about 6 m below sea level) from the unpublished pollen diagram for this locality having the following composition: Salix 2 °/0, Betula 12 °/0, Pinus 31 °/0, Ulmus 6 °/0, Quercus 14 °/0, Tilia 2º/0, Alnus 30º/0, Picea 2º/0 and Corylus 14º/0. In good agreement with this OVERBECK & SCHMITZ (1931 p. 166) have found that the formation of the marine marshes in NW. Germany started "with the end of the boreal or in the beginning of the Atlantic period", that is, while the pine pollen still here also dominated over the pollen of the oak mixed forest. However a more detailed chronological comparison of the forest development in NW. Germany and SW. Jutland is not possible at present.

The last few years have given several details of great interest as to the submerged land surfaces in the Baltic especially in the waters around Bornholm and between Scania and Rügen, cfr. O. ISBERG, K. A. GRÖNWALL and O. PRATJE<sup>1</sup>. In addition I can submit some details relative to some new localities for submerged land surfaces here, which H. C. TERSLIN, teacher in Gilleleje, Sealand, has been kind enough to give me through The Geological Survey of Denmark. The observations are due to fishermen who have worked for many years in the Baltic.

1) North of Rügen rooted pine stumps and loose lying wood remains are found within a rather irregular area between  $54^{\circ}43'-54^{\circ}52'$  N and  $12^{\circ}55'-13^{\circ}29'$  E in about 22-40 m of water; the western part of the area, where the stumps are standing very close together and have up to 2.3 m long stems, is called by the fishermen "the forest" (Skoven). The bottom here consists mainly of fine sand.

2) Between Scania and the northern end of Bornholm  $55^{\circ}15'-55^{\circ}20'$  N and  $14^{\circ}19'-14^{\circ}32'$  E rooted stumps are met with in about 37-48 m of water.

3) Besides these submerged land surfaces not previously mentioned the Gilleleje-fishermen also know the long since recorded occurrence of remains of pine on the range from south of Bornholm towards Adler Grund, but our informers, as distinct from earlier statements, speak only of loose lying remains of trees from this part.

Besides the pollen spectra published by O. ISBERG from submarine peat samples off Kåseberga in Scania

<sup>1</sup> O. ISBERG, Beitrag zur Kenntnis der postarktischen Landbrücke. Geografiska Annaler. Stockholm 1927, p. 100 ff. — K.'A. GRÖNWALL, Till frågan om senglaciala och postglaciala nivåförändringar i södra Östersjöområdet. Meddelanden från Lunds Geologisk-Mineralogiska Institution. No. 34. Lund 1927, p. 27 f. Cfr. the same author in Sydsvenska Dagbladet Snällposten No. 6, 8. Jan. 1928. — O. PRATJE, Der glaciale Untergrund der heutigen Sedimente im Bornholmer Becken. Zeitschrift d. Deutschen Geolog. Gesellsch. Bd. 85, 1933. Berlin 1934, p. 730 ff. from about 37 m of water, which are discussed by L. v. Post (1928, p. 70f.) O. PRATJE communicates some pollen analyses of P. W. THOMSON from submarine peat samples from the southern part of the Baltic (cfr. the map) partly on Oder bank within the -20 m contour line (*Carex* peat with *Hypnum*) partly SE of Bornholm (*Sphagnum* peat with *Eriophorum vaginatum* and wood of *Pinus*) in 59 m of water; cfr. the table.

Table 6. Pollen spectra from submerged peat in the Baltic. No. 1 from Kongedyb at Copenhagen. No. 2 the average spectrum after O. Isberg. No. 3 and 4 after P. W. THOMSON.

No.	Station	Hippophaës	Salix	Bctula	Pinus	Ulmus	Quercus	Tilia	Alnus	Picea	Corylus
1	Kongedyb,—13 to—15 m.		1	13	78	4	2	1	1		58
2	Kåseberga, — 37 m		2	10	68	4.5	1.5	1	11	2	16
3	SE of Bornholm, - 59 m.			4.5	95.5						
4	Oder Bank, $< -20$ m	+		7	93						

There can be no doubt that the spectra nos. 3 and 4 are the oldest of these, and supposing that the two peat samples in question really represent submerged peat bogs, the find of the eastern locality is especially of great interest. The Kåseberga pollen spectrum according to L. v. Post (1928, p. 123) most likely dates from a time shortly after the transgression maximum of the Ancylus Lake in eastern Sweden, and the two first-mentioned must be older than this, as pollen of oak, elm, alder and hazel are found in peat below the highest Ancylus wall on Gotland (L. v. Post<sup>1</sup>). The

<sup>1</sup> H. MUNTHE, J. E. HEDE & L. v. POST 1925, p. 124.

lack of these pollen species, the dominance of pine pollen and the presense of pollen of *Hippophaës* (in spectrum 4) give these spectra a considerable similarity, apart from the lack of *Salix*, with spectra from zones IX and X in bogs from Öland (G. LUNDQUIST 1928), as also with the preboreal part of pollen diagrams from Bornholm, and the eastern deep lying peat bog was very likely drowned by the Ancylus Lake previous to its reaching its transgression maximum in eastern Sweden. On account of the great depth at which the forest bottom between Scania and Bornholm is situated it is most likely that this too is older than the Ancylus maximum even if we have no particulars as to its age.

The submerged peat bog in Kongedyb at Copenhagen has been mentioned by K. JESSEN (1920, p. 147). In 1928 The geological Survey of Denmark through the Sewerage of Copenhagen again had the opportunity of obtaining a peat sample from this bog. The peat layer, consisting partly of Phragmites peat, was found to be about 2 m thick, lying from 13 m to 15.25 m below sea level. The level in the bog section of the analysed peat sample is not known; of macroscopical plant remains it yielded i. a. Alnus glutinosa (branches), Betula pubescens (fruits, catkin scales), Cornus sanguinea (3 fruit stones), Corylus avellana (nuts) and Tillia cordata (one fruit). The pollen spectrum of the sample is given in table 6; it is of older Mullerup type, has a conspicuous resemblance to the Kåseberga spectrum, and gives further evidence that in Mullerup time there was no connection between the Baltic and the Cattegat through the Sound, as the threshold in the Sound between Amager south of Copenhagen and Malmö in Scania is about 7 m below the water level.

#### Discussion and Conclusions.

Without stating anything as to an absolute synchronism, the English and the Baltic epipalæolithic industries have been estimated to be of the same main type, and plant geographically all these cultures have developed in the boreal transition zone of the retreating pine forest and the expanding deciduous forest element, the hazel at the same time being very common. When further it is taken into consideration that the Dano-scanian Mullerup culture is contemporaneous with the Baltic continental facies, and that the continental period in the North Sea also was contemporaneous with the epipalæolithic culture, it is intelligible how the plantgeographical and the cultural development in the boreal period can show so striking a conformity over such widespread areas. But since this conformity on a large scale is also known so far to the south as in Würtemberg, it may further be asked whether it suggests a deeper connection and to what degree a synchronism of all these epipalæolithic cultures can be supposed, or, what will be the same thing, in what degree the boreal hazel maximum is synchronous within the area in question.

Relative to the first question certain conditions as they are known from Denmark may be of some interest and perhaps of wider bearing. In the Mullerup culture layers, just as from some of the other sites, are found numerous bones of the game which has been chased, and thanks to the zoologists HERLUF WINGE and MAGNUS DEGERBÖL (see the cited archæological papers) it may be maintained that in Denmark a richer animal life unfolded itself on the land and in the lakes in the boreal period than is known from earlier and later times. Several of the chasable animals most rich in meat, besides many other species, were common in that period, but are unknown previous to it, e.g. the urus, the stag, the roe-deer and the wild boar, and already in the Ertebölle period the elk and the urus were becoming rare. The special boreal climatical conditions with the rising temperature (cfr. p. 10) which to a high degree must have been determining for the composition of the vegetation now enriched with many new southern species, would also favour the immigration of many new animal species and thus create life conditions very favourable for hunters. This ensemble of the vegetation, the stock of animals and the epipalæolithic hunters, in the last resort depending on the climate, has formed as it were a kind of biocoenosis, which in northern Europe in its most clearly recognisable form has been confined to regions where the oak mixed forest has established itself, and which changed its composition and took other forms contemporaneously with the development of the Atlantic climate and with the change in vegetation which this involved.

The question of the synchronism in north western Europe of the *Corylus* maximum has been discussed by K. RUDOLPH (1930 p. 123ff.) who is inclined to answer it in the affirmative within the limits that the development of the culture type in question demands. As in large parts of central Europe, the hazel was undoubtedly also present in Denmark, Sweden and England (Judy Hard) in preboreal time, even though only in small quantities. The fact that the hazel curve over the whole of north western Europe, where the plant was thus an old inhabitant, suddenly shows this very strong and often actually explosion-like oscillation, corresponding to a mass distribution of the plant (cfr. the great amounts of macroscopical remains of hazel in the same horizon), may be regarded as the reaction of the plant to supervening highly favourable conditions, and as far as these have been of a climatic nature, as to which many authors now agree, they may have acted on a large scale contemporaneously over wide areas.

Here attention may be called to ERDTMAN's interesting attempt to explain the hazel maximum as principally a reaction of the climate not to the growth of the hazel itself but to the ability of the bog surfaces and the lakes to conserve the hazel pollen in the early spring when this shrub flowers<sup>1</sup>. But even if this view should prove to be safe, the boreal hazel maximum, as it is registered in the pollen diagrams, is still to be understood as dependent upon climatic factors, and so in this case too it must be estimated as having regional value. In both cases, however, we lack details to enable us to ascertain how large were the territories over which the hazel maximum may be reckoned as contemporaneous. But so much is probable that within large areas there may be ascribed to the epipalæolithic cultures a contemporaneity in the same degree as the Danish Mullerup cultures are contemporaneous, i. e. materialized within a period of about a thousand years.

The greater part of the material from Denmark published in this paper was collected by me as a member of the staff

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> G. ERDTMAN, The boreal hazel forests and the theory of pollen statistics. The Journal of Ecology. Vol. XIX, Nr. 1. Cambridge 1931, p. 158. — Compare H. GODWIN, Pollen analysis. An outline of the problems and potentialities of the method. The New Phytologist, Vol. XXXIII No. 4. 1934, p. 302.

of the Geological Survey of Denmark, and I am much obliged to the Director of this institution Dr. VICTOR MADSEN for permission to publish it here.

The greater part of the pollen analyses are carried out by Mr. H. JONASSEN owing to a subvention to me from the Carlsberg Foundation for which I here tender my best thanks.

> Forelagt paa Mødet den 20. April 1934. Færdig fra Trykkeriet den 29. Juni 1935.

# Plate I.

Sections of Sværdborg Bog and Lundby Bog in the environs of the culture layers. Only parts of these are shown, cfr. text figures 2 and 5.

The situation of the sections from Sværdborg Bog is shown in text figure 2, of that from Lundby bog in text figure 5.

Explanation of the stratigraphic signs.



## Plate II.

Pollen diagrams from Mullerup Bog and Holmegaard Bog.

- 1. Mullerup Bog at Koch's Holm.
- 2. Mullerup Bog west of Koch's Holm at point 3 in the section, text figure 1.
- 3. Mullerup Bog at Sarauw's Holm.
- 4. Holmegaard Bog at the eastern site.

Explanation of the pollen signs.

Explanation of the stratigraphic signs on Pl. I. The black field shows the position of the culture layer in the sections.

The roman figures on the pollen diagrams on Plates II and III mark the zones, I—III representing the late glacial time (I the older Dryas period, II the Alleröd period, III the younger Dryas period), IV the præboreal period or the birch-pine period, V and VI the boreal period or the pine-hazel period (V the pine maximum, VI the hazel maximum), VII the Atlantic period (dominating oak mixed forest pollen and minimum of pine pollen). The younger zones are not represented in the pollen diagrams here published. Compare KNUD JESSEN, Archæological Dating in the History of North Jutland's Vegetation. Acta Archaeologica. København 1935.

D. K. D. Vid. Selsk. Biol. Medd. XII, 1 [KNUD JESSEN]



### Plate III.

Pollen diagrams from Holmegaard Bog, Sværdborg Bog and Lundby Bog.

- 1. Holmegaard Bog at the western site, point 6 in the section of the bog (KNUD JESSEN 1926, p. 15).
- 2. Holmegaard Bog at the western site, point 7, 25 m SW of point 6.
- 3. Sværdborg Bog, section 1933.
- 4. Lundby Bog at point 26.
- 5. Lundby Bog near point 21.
- 6. Average pollen diagram from the culture layers in Sværdborg Bog (S) and in Lundby Bog (L).

Explanation of the stratigraphic signs on Pl. I.

The black field shows the position of the culture layer in the sections. Explanation of the pollen signs on Pl. II.

For the Roman figures see Pl. II.


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

# A LIST OF MARINE ALGAE FROM BOMBAY

BY

# F. BØRGESEN

WITH 10 PLATES



#### KØBENHAVN LEVIN & MUNKSGAARD EJNAR MUNKSGAARD

1935

Printed in Denmark. Bianco Lunos Bogtrykkeri A/S. -

t

Elsewhere I have given an account<sup>1</sup> of my voyage to India 1927—28 caused by an invitation from the University of Bombay, and I therefore refer the reader to this paper merely mentioning now that I stayed in Bombay from the middle of December to the end of January. During this time I was occupied with the examination of the algal vegetation of Bombay and its environs, only interrupted by two journeys northward. No luxuriant algal vegetation can be said to exist in the environs of Bombay. This is surely in a great measure due to the highly polluted water the colour of which is yellowish-grey and quite unclear. Furthermore, long stretches of the coasts consist of loose and soft material or are occupied by ports which are not good growing places for algae.

The gatherings were made in the early mornings while it was still fairly cool, partly on the peninsula Kolaba and along the shores of Back Bay and Malabar Hill and partly in different places to the north, e. g. Bandra and Santa Cruz. Dredgings in deep water were not attempted. The bottom is no doubt muddy in most places and the polluted water also makes dredgings in deep water difficult. It is therefore only the littoral and upper sublittoral algal vegetation which has been examined. The examination of the

<sup>1</sup> BØRGESEN, F., Fra en Rejse i Indien 1927–28. Botanisk Tidsskrift vol. 41, København 1930. material was carried out in the Royal Institute of Science, where I had a room for this work. I wish to thank the students and especially Messrs. S. C. DIXIT, GOPAL AVENGAR and K. G. NAIK for their valuable help in obtaining the gatherings.

Besides the species found in my own material the list contains too a few species from Bombay found in a collection of Indian Algæ, especially from Karachi, belonging to the British Museum (Natural History) which the Keeper of the Herbarium Dr. H. M. RAMSBOTTOM, and Dr. G. TANDY have most kindly sent me for examination.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> This collection belonging to the British Museum included a great number of species from Karachi collected by J. A. MURRAY. By far the greater part of these species were the same as those found in the collection of the Kew Herbarium; they therefore have been mentioned in my papers dealing with these. But the collection of the British Museum contained also some species from Karachi which were not present in the collection belonging to the Kew Herbarium and which therefore have not been mentioned in the paper in which I have summed up the algae found in the northern part of the Arabian Sea in K. Danske Videnskabernes Selskab, Biologiske Meddelelser XI, 6, København 1934. These species are: Ulva reticulata Forssk., Chamædoris auriculata Boergs. (this species is described on material from Dwarka and has been omitted from the list by a mistake), Caulerpa racemosa var. corynephora, Colpomenia sinuosa (Roth) Derb. et Sol., Rosenvingea orientalis (J. Ag.) Boergs., Sporochnus Gærtneri Ag., Spathoglossum asperum J. Ag., Padina tetrastromatica Hauck, Sarconema indicum (J. Ag.) Kylin, Gracilaria tænioides J. Ag. (of this species two specimens, male and female, are present in the collection. They were both gathered by MURRAY at Karachi. The female specimen agrees well with KÜTZING's figure in Tabulæ Phycologicæ, 18, pl. 75. The male specimen was quite like the one found in the Kew Herbarium which in my above quoted paper I have referred to Gr. confervoides. But when I now refer it to Gr. tænioides I wish to point out that I have not seen any original specimen of Gracilaria tanioides to compare with these specimens), Lophocladia Lallemandii (Mont.) Schmitz.

But the most important result of the examination of the collection of the British Museum was to establish that none of the northern and arctic algæ mentioned in my list were found in the collection. When I heard that the British Museum also possessed a

4

In this paper 82 species are mentioned, a number which after further examinations no doubt will be much increased. As will be seen from the list, the species found in the environs of Bombay differ much from those found in the northern part of the Arabian Sea, as most of the species found near Bombay are such as have their distribution in the tropical belt of the Indian Ocean with adjacent areas.

I wish to thank Dr. KAI GRAM for his valuable help with the photographs. The habit illustrations I owe to Mr. Allan Sjödal, cand. mag., who has also drawn most of the figures in Chinese ink for reproduction.

To the TRUSTEES OF THE CARLSBERG FOUNDATION I am greatly indebted for a grant, especially for the production of the drawings.

large collection of J. A. MURRAY'S Algæ from Karachi I was of course especially interested in finding out whether the northern species were found there too. This not being the case greatly increases my doubts as to whether they really live there, and seems to me to render it probable that they have come into MURRAY'S collection found in the Kew Herbarium by mistake.

# **CYANOPHYCE**Æ

Professor Abbé FRÉMY, Saint-Lo, France, has been so kind as to determine the few gatherings I have of this group of algae. The species are arranged after FRÉMY: Les Cyanophycées des Côtes d'Europe in Mémoires de la Société Nationale des Sciences Naturelles et Mathématiques de Cherbourg, t. XLI, Saint-Lo 1934.

# I. Hormogoneales.

## HOMOCYSTEÆ

#### Fam. 1. Oscillatoriacea.

#### Microcoleus Desm.

1. Microcoleus chthonoplastes Thur.

Frémy, l. c., p. 67.

Growing on various algae.

Bombay: Bandra Seaface. Geogr. Distrib.: Cosmopolitan.

#### Sirocoleum Kütz.

1. Sirocoleum Kurzii (Zell.) Gom.

FRÉMY, l. c., p. 71.

Found on various algae.

Bombay: Bandra Seaface, Malabar Hill.

Geogr. Distrib.: Atlantic Ocean, Mediterranean Sea, Guyana, Gulf of Bengal.

# Lyngbya Ag.

#### 1. Lyngbya majuscula Harv.

FRÉMY, l. с., р. 106.

Found intermingled among various algae.

Bombay: Kolaba. Geogr. Distrib.: In all seas.

#### 2. Lyngbya confervoides C. Ag.

FRÉMY, l. c., p. 106. Bombay: Bandra Seaface. Bandra, GOPAL IVENGAR. Geogr. Distrib.: Everywhere.

#### 3. Lyngbya infixa Frémy.

Fréмy, l. c., p. 110. Bombay: Bandra Seaface. Geogr. Distrib.: France, Mediterranean Sea, Canary Islands.

7

# CHLOROPHYCEÆ

# I. Ulothricales.

#### Fam. 1. Ulvaceæ.

#### Enteromorpha Link.

#### 1. Enteromorpha flexuosa (Wulf.) J. Ag.

J. AGARDH, Till Algernes Systematik, 3. afdeln., p. 126 (Lunds Universitets Årsskrift, t. XIX). *Ulva flexuosa* Wulf., Crypt. Aquat. no. I, p. 1.

This species seems to be common in the environs of Bombay. It resembles *Enteromorpha intestinalis* very much being, as pointed out by COLLINS (Green Algae of North America, p. 203), a southern substitute of this species. It differs from *Ent. intestinalis*, its cells being smaller and arranged more or less in rows.

Bombay: Back Bay, Koloba, Bandra, Napear Sea Road, Santa Cruz.

Geogr. Distrib.: Most probably widely spread in temperate and warm seas.

#### 2. Enteromorpha tubulosa Kütz.

KÜTZING, Tabulæ Phycologicæ, vol. VI, tab. 32, II. AHLNER, Bidrag till Kännedommen om de svenska Formerna af Algslägtet Enteromorpha, Stockholm 1877, p. 49, fig. 9 a, b. *Enteromorpha intestinalis* var. *tubulosa* Kütz., Spec. Alg., p. 478.

The specimens found are nearly terete, slender, up to 700  $\mu$  thick, and unramified. The cells are arranged in

regular rows; they are almost square, having a diameter of about 20  $\mu$ .

Bombay: Santa Cruz in tide pools. Geogr. Distrib.: Most probably widely distributed.

#### 3. Enteromorpha prolifera (Fl. Dan.) J. Ag.

J. AGARDH, Till Algernes Systematik, 3. afdeln. (Lunds Universitets Årsskrift t. XIX).

The cells in the thinner filaments are always arranged in longitudinal rows; this is not so clearly seen in the thicker and older parts of the filaments.

A thin form with numerous short proliferations arranged regularly up along the filaments and with rather large cells arranged in longitudinal rows was found at Koloba, forming entangled masses.

Bombay: Back Bay, Koloba. Geogr. Distrib.: Widely spread.

#### Ulva L.

#### 1. Ulva Lactuca (L.) Le Jolis.

Le Jolis, Liste Algues mar. de Cherbourg, 1880, p. 38. var. *rigida* (Ag.) Le Jolis, l. c.

Bombay: Back Bay, Koloba, Napear Sea Road, Malabar Hill, Bandra.

Geogr. Distrib.: Extensive.

#### 2. Ulva reticulata Forssk.

FORSSKÅL, Flora Ægypt.-arab., p. 187. J. AGARDH, Till Algernes Systematik, 3. afdeln., p. 166 (Lunds Universitets Årsskrift, t. XIX). ZANARDINI, Pl. mar. rubr., p. 294, no. 148. *Phycoseris reticulata* Kütz., Tab. Phycol., vol. VI, pl. 29.

The specimens found are very like Kützing's figure a, l. c. Compared with Forsskål's original specimens the reticulate tissue is broader in the Indian specimens which in this respect take an intermediate place between the figures of KÜTZING.

A transverse section of the thallus shows that the cells are almost square with rather thin cuticula; the thallus is about 45  $\mu$  thick.

Bombay: Bandra.

Geogr. Distrib.: Red Sea, Indian Ocean, Japan, Australia, Pacific coast of America.

# II. Siphonocladiales.

# Fam. 1. Boodleacece.

#### Cladophoropsis Boergs.

1. Cladophoropsis Zollingeri (Kütz.) Boergs.

The Journal of the Indian Bot. Society, vol. XII, 1933, p. 1, fig. 1.

Bombay: Malabar Hill, Bandra Seaface, Bandra (leg. GOPAL AYENGAR).

Geogr. Distrib.: Malayan Archipelago.

#### 2. Cladophoropsis sundanensis Reinbold.

REINBOLD, Einige neue Chlorophyceen aus dem Ind. Ozean (Nuova Notarisia, Ser. XVI, 1905, p. 147); Algues du Siboga, p. 77, fig. 18.

The specimens (Fig. 1) referred by me to this species are very like those referred to the above mentioned species, their thallus being only somewhat thinner, that is about 90—140  $\mu$  thick, thus thicker than the measurements given by REINBOLD for this species. The ramification is very irregular, long parts of the filaments are unramified, but in between they may be much ramified. As often with *Cladophoropsis* the ramification is in parts unilateral. The septation too is very irregular, rather long parts of the thallus not being septated whereas in other parts the cells are quite short. The plant agreed fairly well with the one

Fig. 1. Cladophoropsis sundanensis Reinb. Parts of the thallus.  $(\times 30).$ 

mentioned in my paper on the marine algae from the northern part of the Arabian Sea (Biol. Meddelelser, XI, 1934, p. 9), the only difference is that the plant from Bombay is a little thicker than the one from Dwarka.

Bombay: Worli Seaface. Geogr. Distrib.: Malayan Archipelago.

# Fam. 2. Cladophoraceæ.

#### Chætomorpha Kütz.

#### 1. Chætomorpha indica Kütz.

KÜTZING, Spec. alg., p. 376; Tabulæ Phycologicæ, vol. III, tab. 52, fig. III.

When I refer some specimens to this species, first described by KÜTZING upon specimens from the former



Danish colony Tranquebar in south-east India, I must point out that I have not seen any original specimens of it with which to compare my material. But the specimens from Bombay (Fig. 2) seem to agree very well with KÜTZING'S description and figure. The filaments are of somewhat varying breadth from  $40 \mu$ to  $100 \mu$  (as a rule about  $60 \mu$ ), and the length of the cells is from about half the breadth

Fig. 2. Chætomorpha indica Kütz. Part of a filament.(×100).

up to, in rare cases, about twice as long as broad; generally the cells are about as long as broad. The filaments are a little narrowed at the cross-walls. The

shape of the plant may remind one of *Ch*. *ærea*, but it is much thinner.

Bombay: Worli Seaface. Geogr. Distrib.: India, Samoa.

#### 2. Chætomorpha Linum (Muell.) Kütz.

KÜTZING, Phycologia germ., p. 204. HAUCK, Meeresalgen, p. 439. HAMEL, Chlorophycées des côtes Françaises, p. 125. *Conferva Linum* Müller, Flora Danica, tab. 771.

forma *brachyarthra* Kütz., Tabul. Phycologicæ, vol. III, tab. 53, fig. IV.



Fig. 3. Chætomorpha Linum (Muell.) Kütz. forma brachyarthra Kütz. (×100).

The Indian specimens (Fig. 3) are very like KÜTZING'S above quoted figure, the length of the cells being from about 1/s to as long as broad. The filaments are about 120  $\mu$  broad.

Bombay: Malabar Hill facing the Arabian Sea. Geogr. Distrib.: Widely distributed.

#### 3. Chætomorpha ærea (Dillw.) Kütz.

KÜTZING, Spec. Algarum, p. 379; Tabulæ Phycolog., vol. III, tab. 59. HAUCK, Meeresalgen, p. 438. HAMEL, Chlorophycées des côtes Françaises, p. 123.

The filaments in the Indian specimens are about  $150 \mu$  thick.

Bombay: Bandra Seaface. Geogr. Distrib.: Widely distributed.

#### 4. Chætomorpha clavata (Ag.) Kütz.

KÜTZING in Bot. Zeitung, 1847, p. 166; Spec. Alg., p. 380. Conferva clavata Ag., Systema, p. 99.

Only a single filament was found. High up in the filament the very much inflated cells are 550  $\mu$  thick.

Bombay: Bandra Seaface.

Geogr. Distrib.: West Indies, Cape, Malayan Archipelago, Ceylon, Japan, Pacific coast of America etc.

#### Lola A. et G. Hamel.

#### 1. Lola(?) capillaris (Kütz.) A. et G. Hamel.

G. HAMEL, Chlorophycées des côtes françaises. Paris 1930, p. 120. *Rhizoclonium capillare* Kütz. in Bot. Zeitung, 1847, p. 166. BORNET, Algues de SCHOUSBOE, p. 205. *Chætomorpha capillaris* Boergs., Mar. Alg. from the Canary Islands, I, Chlorophyceæ, p. 45, fig. 13.

The specimens referred to this species seem to agree rather well with my description and figures. The filaments are about  $30-50 \ \mu$  thick and the cells about  $1^{1/2}-2$  times as long as broad; the cells contain 4-10 nuclei according to the size of the cells. Lateral rhizoids were not observed, but knee-like bent filaments occurred. The specimens formed entangled yellow-green masses in tide-pools.

HAMEL (l. c.) refers this species, though with a (?) to the genus *Lola* created by him; this genus differs from *Chætomorpha* by its heterogamous reproduction.

Bombay: Santa Cruz.

Geogr. Distrib.: Atlantic Ocean, Mediterranean Sea.

## Rhizoclonium Kütz.

#### 1. Rhizoclonium Kochianum Kütz.

KÜTZING, Phycologia germanica, 1845, p. 206. STOCKMAYER, Ueber die Algengattung *Rhizoclonium* (Verhandl. d. zool.-bot. Gesellsch. in Wien, 40, 1890, p. 522). VICKERS, Phycologia Barbadensis, 1904, p. 18, pl. XI. BOERGESEN, Mar. Alg. D. W. I., vol. I, p. 19, fig. 7.

The specimens found form intricate masses. The filaments are about  $12-13 \mu$  thick and the cells about  $1^{1/2}-2$  times the breadth (Fig. 4).

India: Bombay, Kolaba. Geogr. Distrib.: West Indies, Europe.

#### 2. Rhizoclonium grande Boergs. spec. nov.

Filamanta crassa,  $275-400 \mu$  lata, rigida, irregulariter curvata, cæspites subdensos, colore obscure-viridi in rupibus formantia. Filamenta ex cellulis diametro æqualibus vel 2-3plo longioribus, parietibus cellularum crassis et striatis composita.



Ramuli rhizoidei numerosi, firmiores, curti aut longiores, non septati, sæpe in parte basali disciferi.

India: Bombay, Worli Seaface, BOERGESEN 5130 (type), Bandra Seaface.

This very large *Rhizoclonium* (Figs. 5, 6) was found on rocks in exposed places in the littoral zone. It forms dark-



Fig. 5. Rhizoclonium grande Boergs. Part of a filament with rhizoids.  $(\times 20)$ .

green tufts fixed to the rocks by means of the numerous vigorous rhizoid-like branchlets. The stiff filaments are irregularly curved and felted together. They are from 275  $-400 \mu$  broad and the cells from 1-3 or sometimes 4



Fig. 6. Rhizoclonium grande Boergs. Part of a filament showing the stratified walls.  $(\times 45)$ .

times as long. The walls of the cells are very thick about  $33 \mu$  or even more and clearly stratified (Fig. 6). The darkgreen dense parietal chromatophores contain numerous pyrenoids. By its size this *Rhizoclonium* differs from all earlier known species. It seems nearest related to the plant which OKAMURA in Icones of Japanese Algæ, vol. VI, p. 16, pl. 260, figs. 9–11 refers to *Rhizoclonium Hookeri* Kütz. and to *Rh. samoense* Setch.<sup>1</sup> But both these plants are much smaller with fewer rhizoid-like branchlets.

#### Cladophora Kütz.

While trying to name some of the *Cladophora* in my collection I was able during visits to the Kew Herbarium and to the British Museum (Natural History) to compare my specimens with the large number of species found in these herbaria. I met with some specimens resembling those in my collection very much, and some of these specimens were named, but no description of them seemed to have been given.

#### 1. Cladophora saracenica n. sp.

*Cladophora* pulvinato-cæspitosa, ca. 10 cm alta, obscure viridis, ramosissima, axibus primariis distinctis, ramos breves ramulos emittentes gerentibus.

Rami nunc alterni, nunc oppositi plus minus curvati, ramulos aut oppositos aut unilaterales, apicibus obtusis gerentes.

Cellulæ in filamentis crassioribus ca.  $100-200 \mu$  crassæ, diametro ca. 5-10 plo longiores, in ramulis superioribus ca.  $30 \mu$  latæ.

<sup>1</sup> W. A. SETCHELL: Vegetation of Rose Atoll in Department of Marine Biology of the Carnegie Institution of Washington, vol. XX, 1924, p. 177, fig. 42.

#### A list of Marine Algae from Bombay.

Bombay: Santa Cruz, BOERGESEN no. 5081 (type).

The plant (Plate 1) forms about 10 cm. high, roundish tufts composed of the irregularly ramified and much interwoven filaments. The main filaments are about  $100-200 \mu$ thick and the length of the cells up to ten times as long or even more. The filaments are irregularly branched,



Fig. 7. Cladophora saracenica Boergs. Part of a main filament with opposite branches.  $(\times 30)$ .

branches being issued to all sides. A few of these occasionally grow out to main filaments; but by far the greater part of the branches remain short with definite growth. These short branch-systems (Figs. 7,8) are given off sometimes from each cell in the main branch, sometimes with intervals of bare cells, and sometimes only one branch is, given off or two oppositely placed. The short shoots are richly ramified. In some of these 2-3 pairs of ramuli are 2

Vidensk, Selsk, Biol, Medd, XII, 2,

issued from the main axis in the basal part, whereas higher up a single ramulus is given out from each joint. But in most of the short shoots the ramuli are unilaterally placed



Fig. 8. Cladophora saracenica Boergs. Branches with ramuli.  $(\times 30)$ .

on the convex side of the more or less curved main axis. In some cases two ramuli grow out from each joint on the convex side of the main axis. This is about  $100 \mu$  thick near the base tapering slowly upwards to about half this measure. Near the summit the ramuli are about  $50-30 \mu$ 

#### A list of Marine Algae from Bombay.

thick. The apices are obtuse. The cell wall is  $10-15 \mu$  thick in the main filaments, in the ramuli it is thin.

This species seems to come rather near to *Cladophora* boodleoides Boergs. from the Canary Islands; but this plant differs from the Indian one by its more irregular ramification, by the fact that the short shoots are often reduced to a single ramulus, by its somewhat shorter cells of more variable length, by the presence of rhizoidal discs in the summits of some of the ramuli etc. etc.

#### 2. Cladophora colabense n. sp.

*Cladophora* cæspitosa, ad 13 cm. alta, olivaceo-viridis in sicco, flexuosa-subpenicillata, irregulariter ramosa.

Rami principales di-trichotomi, in parte superiore ramulos breves, 1—3 cellulas continentes unilaterales, interdum oppositos gerentes.

Cellulæ subclavatæ-subcylindricæ superne crassiores in filamentis principalibus ca. 100  $\mu$  latæ et ca. 7 plo longiores, in ramulis ca. 30  $\mu$  latæ et ca. 4-7 plo longiores.

Bombay: Kolaba, BOERGESEN 5059 (type).

This plant (Plate 2) forms olive green tufts up to about 13 cm. high. The plant is rather irregularly ramified. The main filaments are divided at shorter or longer intervals, giving off a single or sometimes two branches from the same joint (Fig. 9). In the upper part of the thallus the filaments carry long rows of ramuli issued as a rule unilaterally one from each joint (Fig.10); sometimes, but rarely, two opposite ramuli are given off. The ramuli are short, consisting only of 1-3 cells. In the main filament the cells are about 100  $\mu$  broad and up to about 7 times as long; upwards the breadth decreases to  $40-50 \mu$  or less. The

19

2\*



Fig. 9. Cladophora colabense n. sp. Parts of the thallus.  $(\times 30)$ .

ramuli are about 30  $\mu$  thick. The apices of the ramuli are obtuse but often protruding somewhat uppermost, where they have very thick walls (Fig. 10 c). The cells are subclavate cylindrical and thickest at their upper ends except

a С

Fig. 10. Cladophora colabense n. sp. a-b. Upper ends of filaments with ramuli. ( $\times$  45); c, upper end of ramulus with thick-walled apex. ( $\times$  220).

in the ramuli where the cells are almost cylindrical. In the main filaments the cell wall is up to about  $12 \mu$  thick and clearly stratified; in the ramuli the wall is thin with the exception mentioned above.

21

This plant might perhaps be compared with *Cladophora flexnosa* (Griff.) Kütz.; see for instance HARVEY's figure in Phycologia Britannica, pl. 353 and G. HAMEL, Chlorophycées des côtes françaises, p. 20, fig. 16 c. But to mention other differences the Indian plant is less branched and compared with the measures given by HAMEL the ramuli of the Indian plant are thinner.

#### 3. Cladophora bombayensis n. sp.

Cæspites ca. 15 cm. alti, comose-subpenicillati, in sicco olivaceo-virides.

Filamenta a basi ramosa, di-trichotoma ad apicem versum unilateraliter ramulosa, partibus superioribus filamentorum nudis et longe productis. Ramulis suberectis, in seriebus longis uniseriatis ortis, cellulas ca. 10—20 et ultra continentibus. Cellulæ subcylindricæ, in filamentis crassioriobus ca. 130  $\mu$  latæ, diametro 4—5 plo longiores, in partibus superioribus nudis 40—70  $\mu$  crassæ, in ramulis 20—50  $\mu$ crassæ.

Bombay: Bandra, BOERGESEN 5035 (type).

This *Cladophora* (Plate 3) forms ca. 15 cm. high, dark green tufts. In the lower parts of the plant the main filaments are not much ramified, giving out at shorter or longer intervals branches scattered to all sides; as a rule only one branch is given out from each cell but sometimes two or rarely more (Fig. 11 a). Higher up the ramification becomes unilateral or almost so, long unbranched ramuli being issued pectinately often in long rows from nearly every joint (Fig. 11 b). At the upper ends the main branches are destitute of ramuli, running out into often rather long naked filaments; it is characteristic of these naked filaments that they do not taper upwards. The ramuli consist of a rather large number of cells 10-20 or more and 2-4 times as long as broad. Near the base the main filaments are about  $130 \mu$  thick and the



FIg. 11. Cladophora bombayensis n. sp. a. Part of main filament. (× 110).
b. Upper end of a filament with ramuli. (× 30).

length of the cells about 4—5 times the breadth, they decrease slowly upwards so that the naked upper ends are about 40—70  $\mu$  broad. Below the ramuli are about 40—50  $\mu$  thick, tapering upwards, their upper ends reaching only a breadth of about  $20-35 \mu$ . The upper ends of the ramuli are obtuse. The cells are almost cylindrical in the whole plant. The walls of the cells are thin, in the filaments near the base about  $5 \mu$  thick. The plant has a more or less penicillate appearance.

To this species too in my opinion belongs a plant from Bombay (5008) which also has a penicillate appearance; it is built up quite in the same way, the only difference being that the main filaments are a little thinner (about  $100 \mu$ ).

Still another specimen likewise from Bombay (5001) seems referable to this species, being built up very much like the above mentioned plants; its appearance is a little less penicillate though.

I feel a little doubtful in referring yet another plant (5078) from Santa Cruz near Bombay to this species. In this plant the penicillate appearance is less distinct the filaments are long and thin and more or less woven together in long flexuous rope-like strings. The main filaments in this plant are about 100  $\mu$  thick, in the upper naked parts about 50  $\mu$  whereas the ramuli taper to about 25–33  $\mu$ . The ramification is like the ramification of the above mentioned specimens but poorer.

The forms referred to this species might perhaps recall some of the species figured by Kützing in Tabulæ Phycologicæ, vol. IV, and by DE TONI in Sylloge Algarum, vol. I, p. 320 referred to *Cladophora nitida* Kütz.

#### 4. Cladophora monumentalis n. sp.

Cladophora permagna, cæspites ad 35 cm altos formans. Filamenta primaria setacea, elongata cylindrica, alterne aut irregulariter ramosa. Rami breves, erecti, sub angulo acutissimo egredientes, ramuliferi ramulis subsecundis erectis et fasciculatim conjunctis in latere interiore (ventrale) ramorum ortis instructi.

Cellulis in filamentis primariis ca. 300  $\mu$  crassis, diametro 6 plo longioribus, sursum tenuioribus et brevioribus; cellulis ramulorum ca. 40  $\mu$  latis. Apicibus ramulorum obtusis.

Bombay: Bandra, Boer-GESEN 5034 (type).

This large and stately plant (Plate 4) forms tufts up to 35 cm. high or more and when dry of an olive green colour. From the basal felted filaments erect sparingly branched filaments arise. The main filaments bear at short intervals short fascicle-like shoots with densely pectinately placed branchlets (Fig. 12); besides the short shoots still another but smaller branchsystem is sometimes given



Fig. 12. Cladophora monumentalis n. sp. Part of a principal filament with short branchlets. (× 30).

off from the same joint of the main branches. In the interstices between the short shoots the main stems of the branches are bare, or a few quite small branchlets, often unbranched and composed of a few cells only, issue.

Near the base the principal filaments are up to about  $300 \ \mu$  broad and the cells about 6 times as long; upwards the cells become gradually shorter to about 2—3 times the breadth, the breadth of the cells likewise slowly decreasing upwards.

The main axes in the short shoots are straight and erect. growing out at very acute angles from the main shoots. The ramuli given out from the main axes of the short shoots are likewise upwards directed; they are as a rule unilaterally placed on the inner ventral side of the main axis of the short shoots; but it happens especially in the larger short shoots near their upper end that some branchlets also become developed on the dorsal side of the main axis. The axes in the larger shoots are about  $170 \,\mu$  thick near the base, and the length of the cells is about  $400 \mu$ ; upwards the breadth decreases slowly and the uppermost cells in the ramuli are about 40 µ broad only. The apices of the ramuli are obtuse. The lowermost branchlets in the short shoots are often ramified, the upper ones not, consisting of a few cells only. The short shoots are about <sup>1</sup>/<sub>2</sub> cm. long. All cells with the exception of the apical ones are cylindrical.

This species is surely closely related to the West Indian *Cladophora fascicularis*, but in this species the fascicles are shorter, more loosely built and the ramuli not so pectinately arranged; furthermore the ramuli are thicker than in the Indian plant.

As to its outer appearance this plant resembles very much a specimen in the British Museum (FERGUSSON, Alg.

#### A list of Marine Algae from Bombay.

Ceylon, no. 18) called *Cladophora fascicularis* var. *ceylanica* Grun., a name which seems to be a nomen nudum; Dr. G. TANDY, who most kindly has made some search for it in the British Museum, is of this opinion too. But this plant when compared with the Indian plant has proportionally much longer cells and thicker cell walls; the short shoots are shorter and broader and the ramuli not so pectinately arranged and the cells of these are thicker and shorter.

Another specimen of FERGUSSON'S, Alg. Ceylon, found in the Kew Herbarium and most probably the same plant is named *Cladophora Thwaitesii*, a name which according to kind information from Dr. TANDY likewise seems to be a nomen nudum. Another specimen of *Cladophora* also found in the Kew Herbarium which likewise has a fasciculate appearance and very much resembles the plant from Ceylon is determined as *Conferva orientalis* J. Ag. ms., a name which surely also is a nomen nudum. Like the plant from Ceylon it has more loosely built short shoots, the ramuli are not so densely and pectinately arranged and the cells in the ramuli are shorter and much thicker. This plant was gathered near Karachi, 6/83 by J. A. MURRAY.

# Fam. 3. Siphonocladiaceæ. Struvea Sond.

#### 1. Struvea delicatula Kütz.

BOERGESEN in Journ. Ind. Bot. Society, vol. XII, 1933, p. 3. Bombay: Kolaba, leg. S. C. DIXIT; Bandra. Geogr. Distrib.: Found in most warm seas.

# III. Siphonales.Fam. 1. Bryopsidaceæ.Pseudobryopsis Berth.

#### 1. Pseudobryopsis mucronata Boergs.

BOERGESEN, in Journ. Indian Bot. Soc., vol. IX, 1930, p. 163, fig. 7.

Some time after I had described this interesting new species of this hitherto monotypic genus Dr. JEAN FELD-

Fig. 13. Pseudobryopsis mucronata Boergs. Piece a filament with chromatophores and a gametangium.  $(\times 330).$ 

MANN, Algeria, wrote to me that he had found near Banyuls in France a Pseudobryopsis which had mucronate gametangia in shape very much like those found by me in the Indian species, and he asked me if I could send him some material of the Indian plant with which to compare his specimens. After having made this comparison Dr. FELDMANN most kindly let me know that he found the shape of the sporangia in both plants to be very alike, but nevertheless the Indian plant differed essentially from his, the chromatophores being much larger in the Indian plant. Having omitted to mention this interesting fact in my description of the Indian plant (Fig. 13) I wish to communicate this fact here. The chromatophores in the Indian plant are like large roundish discs from  $5-12 \mu$  broad and in

the middle they contain a large pyrenoid. In a specimen from Banyuls which Dr. FELDMANN was so kind as to send

to me the chromatophores are rarely  $4 \mu$  broad, as a rule only  $2-3 \mu$ . In this plant the numerous small chromatophores were roundish of shape; in a specimen from the Canary Islands the chromatophores, having about the same size, were often a little more oval of shape.

# Fam. 2. Caulerpaceæ. Caulerpa Lamour.

1. Caulerpa fastigiata Mont.

Journ. Indian Bot. Soc., vol. XI, 1932, p. 55. Bombay in various localities. Geogr. Distrib: West Indies, Brazil, India, Pacific etc.

#### 2. Caulerpa scalpelliformis (R. Br.) Web. v. Bosse. var. intermedia Web. v. Bosse.

WEBER<sup>7</sup> VAN BOSSE, A., Monographie des Caulerpes, p. 287, pl. 23, figs. 5-7.

In the herbarium of the British Museum (Nat. Hist.), London a somewhat incomplete specimen is found, consisting of four assimilators but no stolon. The assimilators are rather slender only 7-9 mm. broad.

Bombay, leg. Major Hobson. Geogr. Distrib.: South India, Mauritius, Red Sea.

#### 3. Caulerpa sertularioides (Gmel.) Howe.

Journ. Indian Bot. Soc., vol. XI, 1932, p. 59. Bombay: Kolaba. Geogr. Distrib: Most tropical seas.

4. Caulerpa racemosa (Forssk.) Web. v. Bosse. Journ. Indian Bot. Soc., vol. XI, 1932, p. 59. Bombay, leg. Prof. HATE. Georg. Distrib: Most tropical seas.

#### Nr. 2. F. BØRGESEN:

# 5. Caulerpa peltata Lamour.

Journ. Indian Bot. Soc., vol. XI, 1932, p. 62, fig. 5.

Bombay, leg. Prof. HATE; Major HOBSON according to a specimen in the Herbarium of the Brit. Museum.

Geogr. Distrib: Canary Island, West Indies, Pacific and Indian Ocean.

# РНЕОРНУСЕЕ

# I. Ectocarpales. Ectocarpus Lyngb.

#### 1. Ectocarpus coniger Boergs. spec. nov.

Frons cæspitosa, ca. 7—10 cm. alta, quoquoversum irregulariter ramosa, ramis sparsis rarius secundis munita,

in parte basali longioribus ad apicem brevioribus et sursum tenuioribus. Filamenta crassiora ca.  $30\mu$  lata, minora  $15\mu$ vel minus, e cellulis diametro fere æqualibus vel duplo majoribus, in summis ramorum 3—4 plo longioribus, per divisionem intercalarem divisis composita.

Sporangia plurilocularia sparsa, sessilia aut interdum pedicellata, anguste ovato-ellipsoidea aut conico-elongata,magnitudine variabili, 22 -28 µ lata et 50-80µ



Fig. 14. Ectocarpus coniger Boergs. Parts of filaments.  $(\times 75)$ .

longa. Sporangia unilocularia sessilia aut pedicellata, oblonge-subcylindrica, ad basem et apicem late rotundata, ca.  $20\mu$  lata et  $52\mu$  longa.

Bombay: Back Bay, BOERGESEN 5030 (type).

The plant (Fig. 14) forms dense tufts up to about 7-10 cm. Its colour is brownish when living, olive-green when dried. It is fastened by means of rhizoids growing



Fig. 15. Ectocarpus coniger Boergs. Filament with rhizoids.  $(\times 220)$ .

out from the basal part of the filaments (Fig. 15). The ramification is monopodial so that the main filaments are easily seen. but otherwise it is very irregular, the branches being given out scattered or sometimes secund at short or long distances; the lowermost branches are generally the longer ones, but short and long branches are often found intermingled. The branches are upwards directed, given out at acute angles. The division of the cells takes place intercalarily. Towards the summits the branches taper gradually, the cells become longer but all contain chromatophores even if in scarce numbers, and the apical cells have obtuse ends except where the ends of the branches

are dying. Thus in its way of growing the plant agrees with group 2 (*Ectocarpus virescens*) as described in OLT-MANNS' Morphologie and Biologie der Algen, II Bd., Jena 1922, p. 6, fig. 289.

The plurilocular sporangia (Fig. 16) are of variable size, elongated ovate-elliptical, or conical rarely subfusiform; as a rule they are sessile, sometimes also placed upon an unicellular pedicell. Of unilocular sporangia (Fig. 16) I have seen only a few; they are almost cylindrical with broadly rounded apices and bases.

The shape of the sporangia in this plant may remind one of *Ectocarpus arabicus* Kütz., Tab. Phyc. V, pl. 72, from



Fig. 16. Ectocarpus coniger Boergs. a-e. plurilocular sporangia; f-g. unilocular sporangia. (× 330).

the Red Sea, but this is a quite small plant. Its sporangia remind one, too, of the *Ectocarpus* spec. mentioned and figured by M<sup>me</sup> WEBER v. Bosse in her list of the Siboga Algæ, p. 131, but this seems likewise to be a small plant and it has hairs with trichothallic growth. The shape of the sporangia in this plant seems furthermore to be rather like the conical shaped sporangia which ASKENASY (Flora, 1894, Vidensk. Selsk. Biol. Medd. XII, 2. p. 9) says he has found together with cylindrical, plurilocular sporangia, broadly rounded at both ends, in the plant he presumes to be like the much discussed *Ectocarpus indicus* Sonder. Even if Askenasy's plant, as pointed out by SAVAUGEAU already (in Journal de Botanique, 1896, p. 39), most probably comprises two different species and the one with conical sporangia shows much likeness to my plant, Askenasy points out that his plant has numerous hairs. Finally the shape of the sporangia of *Ectocarpus van Bosseæ* Setchell (in Department of Mar. Biology of the Carnegie Institution of Washington, vol. XX. American Samoa, 1924, pp. 170—171) shows some likeness to the Indian plant, but the sporangia in the plant of SETCHELL are somewhat broader and shorter, and it is, too, a smaller plant.

# Fam. 2. Scytosiphonaceæ. Rosenvingea Boergs.

1. Rosenvingea orientalis (J. Ag.) Boergs.

Journ. Indian Bot. Soc., vol. IX, 1930, p. 168. Bombay: Kolaba, Malabar Hill. Geogr. Distrib.: Indian Ocean.

## Fam. 3. Encoeliaceæ.

#### Colpomenia Derb. et Sol.

1. Colpomenia sinuosa (Roth) Derb. et Sol. India: Bombay.

Geogr. Distrib.: Widely spread in warmer seas.

# II. Dictyotales. Fam. 1. Dictyotaceæ. Spathoglossum Kütz.

1. Spathoglossum asperum J. Ag.

J. AGARDH, Analecta Algologica, Continuatio I, 1894, p. 36.

To this species I have referred some specimens which Mr. S. C. DIXIT, Wilson College has presented to me. The specimens (compare Plate 5) are about 20—25 cm. high. The thallus is palmate-subdichotomously divided in larger lobes attenuated towards base and summit. Along the margin short teeth are found especially in the lower parts of the thallus. The colour is dark brown. The fructiferous organs are found scattered on the surface of the thallus. I have not gathered this species myself at Bombay, but from Okha Port, Karvar and Tuticorin.

Bombay: Napear Sea Road, leg. S. C. DIXIT in the month of March.

Geogr. Distrib.: Ceylon.

#### Stoechospermum Kütz.

#### 1. Stoechospermum marginatum (Ag.) Kütz.

Journ. Indian Bot. Soc., vol. XI, 1932, p. 67, fig. 8.

Bombay: Malabar Hill, where besides by myself it has been gathered by Mr. S. C. DIXIT.

Geogr. Distrib.: Red Sea, Ceylon.

## Padina Adans.

#### 1. Padina tetrastromatica Hauck.

Journ. Indian Bot. Soc., vol. IX, 1930, p. 172, fig. 10, pl. II. Bombay: Kolaba, Back Bay, Malabar Hill, Bandra. Geogr. Distrib.: Malayan Archipelago, Somaliland. 35

3\*

#### Dictyopteris Lamour.

#### 1. Dictyopteris acrostichoides (J. Ag.).

Haliseris acrostichoides J. Ag., Till Algernes Systematik, V Dictyoteae, p. 133.

A few rather incomplete specimens most probably washed ashore might perhaps be referred to this species. I have been able to compare the specimens with a specimen in the Kew Herbarium referred to this species, and I have found that they agreed rather well with the exception that the fructifying stripes were much broader in the plant from the Kew Herbarium. In the specimens from Bombay the fructiferous stripes form a very narrow belt on both sides of the midrib only about 1 mm. broad. The thallus is about 3/4-1 cm. broad. The edges of the thallus are even and entire and only very seldom split.

Bombay: Kolaba, leg. Mr. S. C. DIXIT. Geogr. Distrib.: Australia.

## Dictyota Lamx.

#### 1. Dictyota Bartayresiana Lamour.

LAMOUROUX, Esposition des caractères ... Dictyota (Journ. de Bot., t. II, 1809, p. 43). J. AGARDH, Spec. Alg., vol. I, p. 94; Till Algernes Systematik, V, p. 97. HARVEY, Nereis Bor.-Am., p. 110, pl. VIII. C.

I feel rather doubtful in referring some sterile specimens to this species. The specimens are rather like HARvev's figure quoted above, but the ramification is not quite so much divaricate and the thallus is rather thin and sticks to the paper.

Some of the specimens from a sheltered locality in Back Bay were distinguished by the presence of numerous long thin proliferations growing out from the lower part
of the thallus; most probably they were specimens lying loose.

Bombay: Malabar Hill, Back Bay.

Geogr. Distrib.: West Indies, Indian Ocean, tropical Australia.

#### 2. Dictyota dumosa nov. spec.

Frons cæspitosa, ca. 12 cm. alta in parte basali ex filamentis decumbentibus, repentibus, rhizoideis substrato adfixis composita. Thallus erectus repetite dichotomus e segmentis late-linearibus, subcuneatis in parte basali latioribus, ca.  ${}^{3}/_{4}$ —1 ${}^{1}/_{2}$  cm. latis, sursum sensim attenuatis, in superiori parte 3—4 mm. latis compositus. Segmenta erecta, margine intergerrima, apicibus rotundatis, subparallela, sinubus rotundatis angustioribus discreta. Organis fructiferis per totam superficiem thalli sparsis.

India: Bombay in several localities: Back Bay, Bandra Seaface, Malabar Hill. BOERGESEN 5103 (type).

The plant (Plate 6) grows in dense tufts which are about 12 cm. high. The base consists of decumbent, creeping, subterete or somewhat flattened filaments from which rhizoids are formed. From these filaments erect shoots occasionally are developed. These are divided dichotomously several times, the distance between the dichotomies being about 2—3 cm. The lobes are broad linear-lingulate and quickly reach their greatest breadth near the base and then slowly taper towards the summits. In the lower part of the thallus just below the dichotomy the breadth is from  $\frac{3}{4}-\frac{11}{2}$  cm.; the uppermost parts of the lobes are about 3—4 mm. broad. The apices are obtuse. The sinus between the lobes is rounded and the margin of the lobes is even; only seldom have I seen a few proliferations. The lower part of the thallus is dark brown and rather thick, higher up it

bccomes thinner and becomes light olive-green of colour. It adheres fairly well to paper.

The fructiferous organs are found scattered over the surface of the thallus. In some of the specimens the spores had germinated in great numbers, giving the thallus a ciliate appearance.

As regards its whole habit this plant rather recalls *Dictyota ligulata* as I know it from the Canary Islands, but it differs by its much broader thallus and by the fact that the fructiferous organs are scattered over the whole surface of the thallus, whereas in *Dictyota ligulata* these are found in a belt along the middle of the thallus, leaving the margins free. In some respects our plant too shows some likeness to *Dictyota Bartayresiana* var. *denticulata* Kütz. mentioned and figured by M<sup>me</sup> WEBER in "Algues Siboga" p. 183, pl. III, fig. 4. But judging from M<sup>me</sup> WEBER's figure (I have not seen any specimen of it) the thallus in her plant is less broad in the basal part, reaching its greatest breadth near the middle of the thallus. Another difference is the sinus between the lobes being more narrow in the Indian plant and more divaricate in the Malayan plant.

#### 3. Dictyota maxima Zan.

ZANARDINI, Phycearum indicarum pugillus, p. 4, no. 12, pl. 1, figs. 1—3.

Two young specimens are perhaps referable to this species. The thallus is dichotomously divided with rather broad lobes up to 12 m.; the fructiferous organs are scattered over the whole surface of the thallus. The specimens from Bombay are olive green of colour whereas some larger and better developed specimens gathered by me at Karvar are more brown. The Indian specimens have no proliferations but these are found in ZANARDINI's figure.

I have compared my specimens with some of this species found in the Herbarium of the British Museum, London, and found that my specimens agree quite well with these.

Bombay: Bandra Causeway. Geogr. Distrib.: Sarawak.

#### 4. Dictyota Atomaria Hauck.

Journ. Indian Bot. Soc., vol. XI, 1932, p. 69, figs. 9, 10, pl. II. Bombay: Malabar Hill, Back Bay. Geogr. Distrib.: Bombay.

#### 5. Dictyota pinnatifida Kütz.

KÜTZING, Tab. Phyc., IX, p. 16, pl. 39, fig. 1. J. AGARDH, Till Algernes Systematik, V. p. 100.

In the Herbarium of the British Museum, London, a specimen is found which seems to agree quite well with KÜTZING'S description and figure. The specimen is rather large, but sterile. M<sup>me</sup> WEBER in Algues Siboga, p. 184 mentions this species from several localities in the Malay Archipelago. KÜTZING based his description upon a specimen from the West Indies.

Bombay: Major Hobson.

Geogr. Distrib.: West Indies, Malayan Archipelago.

## Dilophus J. Ag.

#### 1. Dilophus Fasciola (Roth) Howe.

Howe, M. A., in Memoirs Torr. Bot. Club. 15, 1914, p. 72. BOER-GESEN, Alg. Canary Islands in Biol. Medd. 6, 1926, p. 82. Fucus Fasciola Roth, Cat. Bot. I, p. 146, pl. 7, fig. 1. Dictyota repens J. Ag., Alg. Medit. p. 38. KÜTZING, Tab. Phyc., vol. 9, pl. 9, fig. 1. Dilophus repens J. Ag., Till Algernes System. 2. afd. p. 106. The genus *Dilophus* differs from *Dictyota*, its thallus at any rate in parts consisting of two layers of large cells besides the surrounding layer.

Only a few specimens were gathered by me. Furthermore I have seen a specimen in the Herbarium of the British Museum, London.

Bombay: Major Hobson, Kolaba (!).

Geogr. Distrib.: Mediterranean Sea, Red Sea, Canary Islands, Malayan Archipelago.

# III. Fucales. Fam. 1. Fucaceæ. Sargassum Ag.

#### 1. Sargassum tenerrimum J. Ag.

Journ. Indian Bot. Soc., vol. XII, 1933, p. 10, fig. 6, plate II.

As mentioned in the above quoted Journal, I owe to Professor W. A. SETCHELL, Berkeley, the determination of my material of *Sargassum*.

Bombay: Malabar Hill. Geogr. Distrib.: Arabian Sea along the Indian Coast.

## 2. Sargassum ilicifolium (Turn.) C. Ag. forma.

Journ. Indian Bot. Soc., vol. XII, 1933, p. 14. Bombay: Bandra Seaface. Geogr. Distrib.: Indian Ocean, Red Sea.

# RHODOPHYCEÆ

# A. Protoflorideæ.

I. Bangiales.

## Fam. 1. Bangiaceæ.

Erythrotrichia Aresch.

1. Erythrotrichia carnea J. Ag.

Kew Bulletin, 1932, no 3, p. 113.

Bombay: Santa Cruz.

Georg. Distrib.: Atlantic Ocean, Mediterranean Sea, Malayan Archipelago, Pacific coast of America.

# B. Florideæ.

I. Nemalionales.

Fam. 1. Chantransiaceæ.

## Acrochætium Nægl.

1. Acrochætium sargassicolum Boergs.

Kew Bulletin, 1932, no. 3, p. 115, figs. 3-5.

Bombay: Back Bay, growing socially on Sargassum tenerrimum J. Ag.

# II. Gelidiales.

## Fam. 1. Gelidiaceæ.

## Gelidium Lamour.

#### 1. Gelidium pusillum (Stackh.) Le Jolis.

Kew Bulletin, 1933, no. 3, p. 114.

Bombay: Malabar Hill.

Geogr. Distrib.: West coast of Europe, Mediterranean Sea, Red Sea, Malayan Archipelago, Japan etc.

#### 2. Gelidium pulvinatum (Kütz.) Thur.

THURET in BORNET, Algues de Schousboe, p. 268. Acrocarpus pulvinatus Kütz., Spec. Alg., p. 762; Tabulæ Phycologicæ, vol. 18, tab. 37.

### f. parvissima n. f.

This small plant (Fig. 17) in all respects resembles KÜTZING'S above quoted figure with the difference only that it is much smaller, only reaching a height of 1—2 mm. The plant has almost terete rhizome-like creeping filaments



Fig. 17. Gelidium pulvinatum (Kütz.) Thur. forma parvissima n. f. A small tuft. ( $\times$  30).

fixed by means of groups of rhizoids to the substratum. From these filaments the erect somewhat flattened parts of the thallus arise; along the margin of these short, scattered or sometimes nearly opposite, flattened branchlets are given out. The tetrasporangia are found in roundish groups near the upper broad ends of the erect parts of the thallus.

This little plant is most probably closely related to *G. pusillum* var. *conchicola* Picc. et Grun. forma *minuscula* Web. v. B. (Algues de Siboga, p. 226) but as the plant found by me in all respects seems to be a small copy of *G. pulvinatum* I prefer to refer it to this species. It was found in the littoral zone growing together with *Caloglossa Leprieurii* upon shells and stones.

Bombay: Bandra.

Geogr. Distrib.: Atlantic coast of France and Portugal.

#### 3. Gelidium heteroplatos Boergs.

Kew Bulletin, 1934, no. 1, p. 3, fig. 3, pl. I. Bombay: Malabar Hill, in the littoral zone on rocks facing the Arabian Sea.

#### 4. Gelidium corneum (Huds.) Lamour.

Kew Bulletin, 1934, no. 1, p. 5. Bombay: Malabar Hill, Back Bay. Geogr. Distrib.: Widely spread.

## Gelidiopsis Schmitz.

#### 1. Gelidiopsis variabilis (Grev.) Schmitz.

SCHMITZ in ENGLER'S Bot. Jahrb.vol. 21, 1895/6, p. 148. FELDMANN, J. in Recueil de Travaux Cryptogamiques dédiés à Louis MANGIN, Paris 1931, p. 156. *Gelidium variabile* (Grev.) J. Ag., Spec. Alg. II, p. 468. KÜTZING, Tab. Phycol., vol. 19, tab. 23 c, d. *Gigartina variabile* Grev. mscr. The specimens found by me are a little smaller than Kützing's figures but otherwise they agree quite well. The thallus is about  $350 \mu$  thick and the tufts 4-5 cm. high.

Bombay: Back Bay, Kolaba, Worli Seaface, Bandra. Geogr. Distrib.: Indian Ocean.

## Gelidiella Feldm. et Hamel.

(= Echinocaulon (Kütz.) Feldm. emend., non Spach).

FELDMANN, G. and G. HAMEL in Revue Générale, t. 46, 1934, p. 529.

#### 1. Gelidiella myrioclada (Boergs.) Feldm. et Hamel.

FELDMANN et HAMEL, l. c., p. 533. *Echinocaulon myriocladum* Boergs., in Kew Bulletin, 1934, no. 1, p. 5, figs. 4, 5.

Bombay: Malabar Hill, on rocks in exposed places near high water mark.

## Caulacanthus Kütz.

#### 1. Caulacanthus ustulatus (Mert.) Kütz.

Kew Bulletin, 1933, no. 3, p. 115.

Bombay: Malabar Hill, Back Bay, Kolaba.

Geogr. Distrib.: Atlantic Ocean, Mediterranean Sea, Cape, Malayan Archipelago.

# III. Cryptonemiales.

## Fam. 1. Squamariaceæ.

## Peyssonnelia Decaisne.

1. Peyssonnelia obscura Web. v. Bosse.

WEBER v. Bosse, Algues Siboga, p. 274-5, fig. 92.

## Var. bombayensis nov. spec.

A var. typica var. bombayensis præcipue differt cellulis superioribus perithalli paulo majoribus, crassitudine nematheciorum paulo minore et colore thalli obscure rubro. Bombay: Malabar Hill on stones in rock pools in exposed locality facing the Arabian Sea. BOERGESEN no. 5211 pro parte (type).

This plant seems to come so near to *P. obscura* according to the the description of it that I consider it a variety only of this species. The thallus adheres with all its under side to the substratum, stones, rocks, with the exception of the edge which in dried specimens is free and somewhat upward turned. The colour of the dried thallus is

a dirty red with a little brownish and violet tinge. The shape of the thallus is orbicular with more or less lobed edges. The surface is dull or sometimes a little shining. Concentric belts are not present, radial stripes in places are well developed, in others not.

The cells of the hypothallium are arranged in long parallel rows; the cells are about 35 (30-38)  $\mu$  long and about 15-19  $\mu$  broad; a transverse section shows that they are about 25-30 $\mu$  high (Fig. 18). The arch-shaped upward



Fig. 18. Peyssonnelia obscura Web. v. Bosse var. bombayensis Boergs. Radial transverse section of sterile thallus ( $\times$  500).

directed, dichotomously divided, short filaments issue from the cells of the hypothallium and, forming together the perithallium, are below composed of large cells having about the same size and shape as those in the hypothallium, being about  $32-34 \mu$  long and  $17-22 \mu$  high. The following cells in the filaments are divided and therefore longer than broad, namely about  $14-23 \mu$  long and  $9-13 \mu$  broad; above these 2—3 cells, rarely more, are found in each filament; the cells become shorter upwards, the uppermost being only 4—8 $\mu$  high. When seen from above the surface cells are arranged in long straightrows consisting of roundish-polygonal almost isodiametric cells about 12 $\mu$  broad. The under side of the thallus is covered by a layer of chalk about as thick as the numerous rhizoids growing out from



Fig. 19. Peyssonnelia obscura Web. v. Bosse var. bombayensis Boergs. Transverse section of thallus with tetrasporic nemathecium ( $\times$  330).

the cells of the hypothallium are long; their tips are often just protruding from the chalk.

Nemathecia with tetraspores (Fig. 19) and cystocarps were found. They form low roundish irregular elevations scattered over the surface of the thallus. A transverse section of the thallus with a tetrasporic nemathecium is about  $200\mu$ thick, the nemathecium alone about  $90-110\mu$ . The cells of the paraphyces in the middle are about double as long as broad with shorter cells above and below. The tetrasporangia are cruciately divided, about  $50-70 \mu$  long and  $25-30 \mu$  broad. The female nemathecium has almost the same size; the carpospores are ball shaped or somewhat more irregularly formed; their diameter is about  $30-35 \mu$ .

It is evident from this description and the accompanying figures that the Indian plant must be said to be closely related to Madame WEBER's plant. In this connection the large size of the lowermost cells in the perithallium must especially be pointed out, these cells often almost reaching the size of those in the hypothallium, a fact which Madame WEBER shows to be especially characteristic of this species. But it differs from Madame WEBER's plant by its colour and the nemathecium which is somewhat higher.

## Crouoriella Crouan.

#### 1. Cruoriella bicolor nov. spec.

Frons orbiculata, membranacea, obscure purpureoviolacea, tota superficie inferiore substrato adhærens, discum primo rotundatum, postea magis irregularem formans, margine plus minus sinuato aut lobato, lobis interdum superpositer instructa.

Hypothallium e cellulis ca.  $20-25 \mu$  longis, ca.  $8-12 \mu$ latis et ca.  $20 \mu$  altis compositum est. Perithallium e filamentis arcuatis adscendentibus, dichotomis compositum; cellulis filamentorum ad basin majoribus, ca.  $16 \mu$  longis et  $7-8 \mu$  latis sursum longioribus cellulis supremis brevioribus.

Nemathecia verrucas humiles sparsas, irregulariter maculæformes clarius purpurascentes formantia.

Paranemata nematheciorum e cellulis 6-8 iunctis, basi

latioriobus, in media parte tenuioribus, superiorbus ca. 8 $\mu$ latis composita.

Tetrasporangia irregulariter cruciatim divisa, ca.  $32-45 \mu$ lata et 50-84  $\mu$  longa. Carposporæ subsphæricæ aut magis irregulares, ca. 40  $\mu$  diametro.

Thallus sterilis ca. 50—130  $\mu$  altus, stratum fructiferum ca. 80  $\mu$  altum.

Bombay: Malabar Hill on stones in rock pools in exposed locality. Boergesen no. 5211 pro parte (type).

When dry the thallus is of a dark purplish violet colour, only the edge is not so dark; when moistened with fresh water the colour of the thallus becomes lighter reddish violet. The plant adheres strongly to the substratum. The surface is shining and without concentric or radial stripes but rather uneven, shaping itself according to the substratum. The young thallus forms circular discs, the older ones have a more irregular circumference forming up to 5—6 cm. broad discs which are often enlarged coalescing with neighbouring discs.

The nemathecia are scattered over the surface of the thallus. The female ones form small irregularly shaped 1/2-1 mm. broad elevations of a light reddish violet colour contrasting clearly with the much darker sterile thallus; the tetrasporic nemathecia are larger and of various extension forming irregularly shaped cushions which often coalesce with neighbouring nemathecia; their colour too is somewhat lighter reddish violet.

The height of the sterile thallus varies from about  $50\mu$   $-130\mu$ . The nemathecia are up to about  $80\mu$  and the fertile thallus up to about  $200\mu$  thick. In the thin thallus (Fig. 20) besides the hypothallium the erect filaments in the perithallium were composed of about 5 cells only, whereas in

the thick thallus the rows had 13-14 cells. A transverse section of the thallus shows furthermore that it is composed of two layers of rather different colour; the lowermost layer is bluish violet, the uppermost reddish purple. In the above-mentioned thin part of the thallus the bluish violet layer comprehended the hypothallium and two layers of the perithallium, whereas in the thick part of the thallus

besides the hypothallium 5-6 layers of the perithallium belonged to the bluish violet part and the remaining upper parts of the perithallium to the reddish purple part. The colour of the nemathecia in transverse sections is rosy red and the reddish purple part most probably becomes gradually fertile.

The cells of the hypothallium are about 20-25 µ long, 8-10-12 µ broad and about 20  $\mu$  high. In radial sections (Fig. 20) they are seen to be irregularly

rectangular, somewhat longer than high. In transverse sections they are about double as high as broad. When the thallus is seen from underneath it is noticed that the hypothallium is composed of more or less curved, ramified and coalescing filaments forming the fanshaped figures which are characteristic of Cruoriella. On the under side from the cells of the hypothallium short unicellular rhizoids grow out here and there, often several together, whereas other parts of the thallus are destitute of these. The rhizoids are immersed in a layer of chalk.

The lowermost cells of the perithallium very much resemble those of the hypothallium, but they are smaller. Above this layer the filaments are divided; they are about Vidensk, Selsk, Biol. Medd. XII, 2.



Fig. 20. Cruoriella bicolor Boergs. Radial section of sterile thallus.  $(\times 400)$ .

4

7—8  $\mu$  thick, keeping this size throughout their length, while the cells upwards becomes gradually shorter. The top cells are roundish or a little broader than long, 7—8  $\mu$  thick. When seen from above these cells form a layer of densely placed cells arranged in rows often forming fanlike parts.

The cells of the paraphyses in the nemathecia are thin,



Fig. 21. Cruoriella bicolor Boergs. Transverse section of thallus with tetrasporic nemathecium. ( $\times$  375).

those in the middle of the filaments reaching only a breadth of about  $2-3 \mu$ ; towards the summits they increase to almost the same size as of those in the vegetative thallus, namely about 8 µ (Fig. 21). The sporangia are cruciately divided, though often rather irregularly, their size also varying rather, for instance one was 50  $\mu$  long and 32  $\mu$ broad, another one 64  $\mu$ long and  $38 \mu$  broad and a third one 57  $\mu$  long and 45 µ broad.

The carpospores too vary much as to size and shape, their diameter being about 40  $\mu$ .

# Fam. 2. Hildenbrandiaceæ. Hildenbrandia Nardo.

1. Hildenbrandia prototypus Nardo.

NARDO, De novo genere Algarum cui nomen est *Hildbrandtia* prototypus. OKEN'S Isis 1843, p. 675. HAUCK, Meeresalgen, p. 38.

ROSENVINGE, L. KOLDERUP, The Marine Algae of Denmark, Rhodophyceæ II, p. 202–07, figs. 121–124, where more litterature is quoted.

The Indian specimens agree very well with ROSENVINGE'S minute description and good figures. The vertical rows of

cells in the crust are about  $4-6 \mu$  thick; the lowermost cells in the filaments are about as long as broad, the uppermost about double as long as broad. The shape and size of the sporangia vary much (Fig. 22). The sporangia are divided by oblique walls.



Fig.22. Hildenbrandia prototypus Nardo. Tetrasporangia. ( $\times$  375 and 525).

In Back Bay the plant forms extensive dark purpleviolet coverings upon horizontal or slightly declining smooth rocks. During low tide the nearly black rocks upon which the alga is found become burning hot from the sun.

Bombay: Back Bay, Bandra.

Geogr. Distrib.: Cosmopolitan, occurs both in cold and warm seas.

# Fam. 3. Corallinaceæ. Amphiroa Lamour.

#### 1. Amphiroa fragilissima (L.) Lamour.

Kew Bulletin, 1934, no. 1, p. 7.

Bombay: Kolaba, Back Bay.

Geogr. Distrib.: West Indies, Mediterranean Sea, Indian Ocean, Malay Archipelago, Pacific Ocean.

## Cheilosporum Aresch.

#### 1. Cheilosporum spectabile Harv.

HARVEY, Friendly Island Algæ no. 31 (nomen nudum). WEBER VAN BOSSE, A. and M. FOSLIE, The Corallinaceæ of the Siboga-Expedition, p. 106. The Indian form is a small one, the thallus reaching only a breadth of  $1^{1/2}$ -2 mm. The specimens (Fig. 23) are



Fig, 23. Cheilosporum spectabile Harv. Part of a tuft. ( $\times$  6).

rather like a specimen No. 1203 collected by SETCHELL at Tutuila Island (1924, p. 152) which he was so kind as to send to me, but the Indian form is smaller.

Bombay: Bandra Seaface, forming tufts on the rocks in the littoral zone often intermingled with *Amphiroa fragilissima*.

Geogr. Distrib.: Malayan Archipelago, Polynesia.

## Jania Lamour.

1. Jania rubens (L.) Lamour.

LAMOUROUX, Hist. Polyp. Corallig. Flex., p. 272 (1816). ARE-SCHOUGH, in J. AGARDH, Spec. Alg. II, p. 557. KÜTZING, Tab. Phycol. vol. VIII, tab. 84.

Only a few specimens were found which seem referable to this species; the thallus was 150  $\mu$  thick.

Bombay: Bandra Seaface.

Geogr. Distrib.: Atlantic Ocean, Mediterranean Sea, Red Sea, Natal, Malay Archipelago, Australia, Polynesia.

# *Fam. 4. Grateloupiaceæ.* Grateloupia C. Ag.

#### 1. Grateloupia filicina (Wulf.) Ag.

AGARDH, C., Spec. Alg., p. 223. J. AGARDH, Spec. Alg. vol. II, p. 180; Epicrisis, p. 153. HARVEY, Phycol. Brit., pl. C. KÜTZING, Tab. Phycol., vol. XVII, pl. 22. KYLIN, H., Ueber die Entwicklungsgeschichte der Florideen, p. 19, figs. 10, 11. (Lunds Universitets Årsskrift, N. F., Avd. 2, Bd. 26, 1930). *Fucus filicinus* Wulf. in JACQUIN, Collectanea, vol. III, 1789, p. 157, tab. 5, fig. 2. TURNER, Hist. Fucorum, pl. 150.

The appearance of this plant varies much according to the external conditions influencing it, some of the forms being so heterogeneous that KÜTZING considered them independent species. Also at the shores of Bombay the habit of this species varies much, which may be seen from the specimens shown on plates 7—9. Plate 7 shows a form from a very exposed coast. The plant grows here in dense tufts on declining rocks between tide marks. The thallus is flat, up to 1/2 cm broad, and up along the margins numerous unilaterally and densely placed proliferations are issued. This form seems to be like *Gr. horrida* Kütz. (Tabulæ Phycologicæ, 17, pl. 29) from the Mediterranean Sea and may be called forma *horrida*.

Another form (pl. 8) from a more sheltered coast has a much more narrow thallus, only up to about 1 mm broad, and numerous narrow almost linear flat proliferations given off from the edges of the thallus. Therefore this form gets a pectinate appearance and may be called forma *pectinata*.

Finally a third form is pictured upon plate 9. This plant was found in a quite sheltered locality; it is distinguishable by its very irregular ramification with numerous proliferous branches and branchlets growing out from the main filaments. An especially interesting feature was that many of the branchlets ended in tendrils and consequently this form may be called f. *cirrhosa*.

The anatomical structure of the thallus is quite the same in all three forms. As described by KYLIN (l. c.) the growth of the thallus is developed in the way of the fountain type (Springbrunnentypus). Near the periphery the flat thallus consists of a cortical layer of densely placed cells inwards slowly increasing in size, and in the middle there is a tissue composed of stellate cells with very long arms between which rhizoids are running; compare KYLIN's figure 9 C and my figure 136 in Marine Algae of the Danish West Indies, vol. II, p. 127 of similar cells found in *Gratelonpia caneifolia* J. Ag. The tetrasporangia are formed in the cortical tissue scattered over the whole thallus and are cruciately divided. Sexual plants were not observed.

Bombay: Back Bay, Kolaba, Malabar Hill, Bandra. Geogr. Distrib.: Seems to occur in all warm seas.

# IV. Gigartinales.

# Fam. 1. Solieriaceæ. Solieria J. Ag.

1. Solieria robusta (Grev.) Kylin.

Kew Bulletin, 1934, no. 1, p. 10.

Several specimens of this species are found in the herbarium of the British Museum (Nat. Hist.) London; they are referable to the var. *Wightii*.

Bombay: Major Hobson. Geogr. Distrib.: Australia, Japan, Malayan Archipelago.

54

## Sarconema Zanard.

#### 1. Sarconema filiforme (Sond.) Kylin.

Kew Bulletin, 1934, no. 1, p. 11, fig. 7. Bombay: Back Bay, Malabar Hill. Geogr. Distrib.: West Australia, Arabian Sea.

# Fam. 2. Rhabdoniaceæ. Catenella Grev.

## 1. Catenella repens (Lightf.) Batt.

Kew Bulletin, 1933, no. 3, p. 116. Bombay: Malabar Hill. Geogr. Distrib.: Most warm seas.

## Fam. 3. Hypneaceæ.

#### Hypnea Lamour.

## 1. Hypnea Valentiæ (Turn.) Mont.

Kew Bulletin, 1934, p. 17.

Bombay: Back Bay, Malabar Hill, Bandra, Santa Cruz. Geogr. Distrib.: Most warm seas.

#### 2. Hypnea musciformis (Wulf.) Lamour.

Kew Bulletin, 1934, p. 17. Bombay: Back Bay. Geogr. Distrib.: Most warm seas.

# Fam. 4. Gracilariaceæ.

## Gracilaria Grev.

#### 1. Graciliara foliifera (Forssk.) Boergs

Kew Bulletin, 1933, no. 3, p. 124.

Bombay: Kolaba, leg. S. C. DIXIT.

Geogr. Distrib.: Warmer Atlantic coast of Europe and America, Mediterranean Sea, Red Sea, Indian Ocean etc.

#### Nr. 2. F. Børgesen:

#### 2. Gracilaria corticata J. Ag.

#### var. ramalinoides J. Ag.

Kew Bulletin, 1933, no. 3, p. 124.

Bombay: Malabar Hill, Kolaba, Back Bay, Bandra. Geogr. Distrib.: Indian Ocean, Red Sea.

# Fam. 5. Gigartinaceæ. Gigartina Stackh.

#### 1. Gigartina acicularis (Wulff.) Lamour.

LAMOUROUX, Essai Thalassiophytes, 1813, p. 48. J. AGARDH, Spec. Alg., vol. II, p. 263; Epicr., p. 190. KÜTZING, Tab. Phycol. Vol. XVIII, tab. 1. *Fucus acicularis* Wulf., Crypt. aquat. 1803, p. 63, no. 50. TURNER, Hist. Fucorum, tab. 126. For more literature compare DE TONI, Syll. Alg., vol. IV, Florideæ, p. 198.

Only a few sterile specimens were found.

Bombay: Bandra Seaface.

Geogr. Distrib.: Seems to occur in most warm seas.

## V. Rhodymeniales.

# Fam. 1. Rhodymeniaceæ. Rhodymenia Grev.

#### Di la la la la la la c

1. Rhodymenia australis Sond.

Sonder in Bot. Zeitung 1845, p. 56. HARVEY Phycologia Australica, tab. 146. Acropeltis australis Kütz., Tab. Phycol., vol. 19, tab. 34. Børgesen, Algae ... Arabian Sea in Biologiske Meddelelser, XI, 6, København 1934, p. 41.

I think a few sterile specimens presented to me by Mr. S. C. DIXIT are referable to this species.

Bombay: Kolaba, S. C. DIXIT. Geogr. Distrib: West Australia. A list of Marine Algae from Bombay.

## VI. Ceramiales.

## Fam. 1. Ceramiaceæ.

## Monospora Solier.

#### 1. Monospora indica Boergs.

Kew Bulletin, 1931, no. 1, p. 12, fig. 8. Bombay: Kolaba, leg. K. GOPAL AYENGAR.

## Spyridia Harv.

#### 1. Spyridia filamentosa (Wulf.) Harv.

Kew Bulletin, 1931, no. 1, p. 14. Bombay: Back Bay, Kolaba. Geogr. Distrib.: Most warm seas.

## Centroceras Kütz.

#### 1. Centroceras clavulatum (Ag.) Mont.

Kew Bulletin, 1934, n. 1, p. 18. Bombay: Back Bay, Malabar Hill, Bandra. Geogr. Distrib.: All warm seas.

# Fam. 2. Delesseriaceæ. Myriogramme Kylin.

#### 1. Myriogramme bombayensis Boergs.

Kew Bulletin, 1931, no. 1, p. 23, fig. 15, pl. II, fig. 4.

Reexamining my material of this plant, I found some tetrasporic specimens. The tetrasporangia are developed in the proliferations, forming roundish groups containing numerous sporangia. If a nerve is present in the fertile proliferation the tetrasporangial group is found on both sides of the nerve, but as a rule the proliferations are destitute of nerves. Fig. 24 shows part of a tuft with



Fig. 24. Myriogramme bombayensis Boergs. Part of the thallus.  $(\times 3)$ .



58

groups of rhizoids growing out from the nerves; when these become fixed to the rocks they are able to give rise to new tufts. Along the margin of the figure several proliferations are seen, one of which with a group of tetrasporangia. Magnified still more this sporangial group is shown in fig. 25 a; and fig. 25 b shows a part of the upper end of the lacinulate thallus with proliferations and rhizoids growing out from the margin.

Bombay: Malabar Hill, on rocks facing the open sea.

## Caloglossa J. Ag.

#### 1. Caloglossa Leprieurii (Mont.) J. Ag.

Kew Bulletin, 1933, no. 3, p. 127. Bombay: Malabar Hill. Geogr. Distrib.: Widely distributed in warmer seas.

#### 2. Caloglossa bombayensis Boergs.

Kew Bulletin, 1933, no. 3, p. 127, figs. 10, 11, 12. Bombay: Malabar Hill.

# Fam. 3. Rhodomelaceæ.

## Laurencia Lamour.

1. Laurencia papillosa (Forssk.) Grev.

Kew Bulletin, 1933, no. 3, p. 134. Bombay: Malabar Hill, Kolaba. Geogr. Distrib.: Most warm seas.

## Chondria (C. Ag.) Harv.

#### 1. Chondria dasyphylla (Woodw.) Ag.

AGARDH, C., Sp. Alg., p. 350. *Fucus dasyphyllus* Woodw. in Transact. Linn. Soc. II, p. 239, pl. 23, figs. 1—3. For more litterature compare DE TONI, Syll. Alg. vol. IV, p. 842. Tetrasporic specimens were collected in the month of January.

Bombay: Bandra Seaface. Geogr. Distrib.: Seems to occur in most warm seas.

#### 2. Chondria cornuta Boergs.

Kew Bulletin, 1932, no. 3, p. 130, figs. 15, 16. Bombay: Malabar Hill, Santa Cruz.

## Acanthophora Lamx.

#### 1. Acanthophora Delilei Lamx.

Kew Bulletin, 1933, no. 3, p. 134.

On referring my material of *Acanthophora* from Bombay (compare Plate 10) to this species, I wish to point out that my specimens are not quite typically developed, and the material being sterile, the determination of it was not quite satisfactory.

My specimens are very like a specimen of FERGUSSON'S Ceylon Algae no. 29 found in the herbarium of the British Museum, London and determined as *Acanthophora Delilei*.

Bombay: Bandra Seaface, Malabar Hill in various places, Kolaba.

Geogr. Distrib.: Mediterranean and Black Sea, Red Sea, shores of Samoli.

## Polysiphonia Grev.

#### 1. Polysiphonia platycarpa Boergs.

Kew Bulletin, no. 1, 1934, p. 23, figs. 15, 16, 17.

Referring the reader to my description and figures of the plant I wish to point out that after a visit to London in the spring 1934 where in the Kew Herbarium I have been able to compare my plant with authentic cystocarpic

material of HARVEY'S Polysiphonia mollis (HARVEY'S Alg. austr. no. 168 A, Fremantle, West Australia) I have come to the conclusion that my plant seems to be very closely related to this species. And the Indian plant too seems to resemble very much the plant which ASKENASY in Flora. 1894, p. 13, pl. 3, fig. 13, has referred to Polysiphonia mollis. that is, with a ? after the specific name. As pointed out in my description, the branches in the Indian plant appear in the places of the trichoblasts and according to Askenasy's description this seems to be the case too in the Australian plant. As to the length of the cells it was in my specimens from about  $1^{1/2}$ -3 which seems to agree rather well with ASKENASY's statement and with the measures found by YENDO (in Botanical Magazine, vol. 30, Tokyo 1916, p. 261) and by Mme WEBER (in "Algues du Siboga", p. 356) respectively in plants from Japan and the Malavan Archipelago. Both these investigators point out that their plants have shorter cells than P. mollis. Therefore these two authors, just as ASKENASY, place a ? after the specific name.

Cystocarpic specimens have not been found by the last mentioned investigators. According to my observations the size of the cystocarps in the Indian plant varies rather much, those I have figured in the figures quoted above being respectively 250 and 320  $\mu$  long and 280 and 340  $\mu$ broad. The measures given by Askenasy for the size of the cystocarps are 250  $\mu$  for the length and 260  $\mu$  for the breadth. In the original description of *Polysiphonia mollis* Hook. and Harv. in "Nereis Australis", p. 43, the cystocarps are described in this way: "Ceramidia very numerous, minute, shortly stalked, ovate, acute". This cannot be said to correspond very well with the Indian plant nor with the Australian one examined by me, a cystocarp of this plant in the Kew Herbarium measured by me reaching a length of 420  $\mu$  and a breadth of 460  $\mu$ , thus it is a good deal larger than those found in the Indian plant. According to these various observations it seems to be a very heterogeneous number of forms which are referred (and generally with doubt) to *Polysiphonia mollis*, and therefore I think it most preferable until further examination of fruiting material has been made to consider the Indian plant a proper species.

The plant seems to be common in rather sheltered places by the shores near Bombay.

Bombay: Back Bay, Kolaba, Bandra Seaface, Bandra.

#### 1. Polysiphonia variegata (C. Ag.) Zan.

Kew Bulletin, 1934, no. 1, p. 26, fig. 18.

In the collection of the British Museum two small specimens from Bombay are present. The specimens have about 6 pericentral cells which are about as long as the breadth of the segments. From the material I was not able to see whether the branches are found at the base of the trichoblast or not; compare my figure quoted above.

Bombay: Major Hobson.

Geogr. Distrib.: Mediterranean Sea, warmer Atlantic coasts of Europe and America, West Indies.

## CONTENTS

	Page
Introduction	3
Cyanophyceæ	6
Lyngbya confervoides C. Ag	7
Lyngbya infixa Frémy	7
Lyngbya majuscula Harv	7
Microcoleus chthonoplastes Thur.	6
Sirocoleum Kurzii (Zell.) Gom	6
Chlorophyceæ	. 8
Caulerpa fastigiata Mont	29
Caulerpa peltata Lamour	30
Caulerpa racemosa (Forssk.) Web. v. Bosse	29
Caulerpa scalpelliformis (R. Br.) Web. v. Bosse	29
Caulerpa sertularioides (Gmel.) Howe	29
Chætomorpha ærea (Dillw.) Kütz	13
Chætomorpha clavata (Ag.) Kütz.	13
Chætomorpha indica Kütz.	12
Chætomorpha Linum (Müll.) Kütz	12
Cladophora bombayensis Boergs	22
Cladophora colabense Boergs	19
Cladophora monumentalis Boergs	24
Cladophora saracenica Boergs.	16
Cladophoropsis sundanensis Reinb	10
Cladophoropsis Zollingeri (Kütz.) Boergs	10
Enteromorpha flexuosa (Wulf.) J. Ag	8
Enteromorpha prolifera (Fl. Dan.) J. Ag.	9
Enteromorpha tubulosa Kütz	8
Lola (?) capillaris (Kütz.) A. et G. Hamel	13
Pseudobryopsis mucronata Boergs.	28
Rhizoclonium grande Boergs.	14
Rhizoclonium Kochianum Kütz	14
Struvea delicatula Kütz	27
Ulva Lactuca (L.) Le Jolis	9
Ulva reticulata Forssk	9
Phæophyceæ	31
Colpomenia sinuosa (Roth.) Derb. et Sol.	34
Dictvopteris achrostichoides (J. Ag.)	36
Dictvota Atomaria Hauck	39
Dictvota Bartavresiana Lamour	36
Dictvota dumosa Boergs.	37
Dilophus Fasciola (Roth.) Howe	39
Dictvota maxima Zan.	38
Dictvota pinnatifida Kütz	39
	00

## 64 Nr. 2. F. BØRGESEN: A list of Marine Algae from Bombay.

	Page
Ectocarpus coniger Boergs.	31
Padina tetrastromatica Hauck	35
Rosenvingea orientalis (J. Ag.) Boergs.	34
Sargassum ilicifolium (Turn.) C. Ag.	40
Sargassum tenerrimum J. Ag	40
Spathoglossum asperum J. Ag.	35
Stoechospermum marginatum (Ag.) Kütz	35
Rhodophyceæ	41
Acanthophora Delilei Lamx	60
Acrochaetium sargassicolum Boergs.	41
Amphiroa fragilissima (L.) Lamour.	51
Caloglossa hombavensis Boergs	59
Caloglossa Lenrieurii (Mont.) J. Ag.	59
Catenella renens (Lightf) Batt	55
Canlacanthus ustulatus (Mert.) Kütz	44
Centroceres clavulatum (Ag) Mont	57
Cheilosporum spectabile Harv	51
Chendria corputa Boards	60
Chondria dosuphylla (Woodw) Ag	59
Cruonialla bisolor Boards	47
Enthrotrichia connec L Ag	11
Calidialla mamicalada (Pasarta) Faldra at Ham	44
Gelidienia myriociada (Boergs.) Feldin, et Ham	44
Gendiopsis variabilis (Grev.) Schmitz	40
Gelidium corneum (Huds.) Lamour	40
Gelidium neteropiatos boergs	40
Gendium pulvinatum (Kutz.) Thur. 1. parvissina boergs.	44
Gendrum pusinum (Stacki.) Le Jons	56
Gigartina acicularis (wuill.) Lamour	56
Gracilaria corticata J. Ag.	55
Gracharia follicing (Wulf) Ag	59
Grateloupia micina (wuii.) Ag	50
Hindenbrandia prototypus Nardo	55
Hypnea muschormis (Wull.) Lamour	55
Hypnea Valentiæ (Turn.) Mont	50
Jania rubens (L.) Lamour	52
Laurencia papillosa (Forssk.) Grev	57
Monospora indica Boergs.	57
Myriogramme bombayensis Boergs	11
Peyssonnelia obscura Web. v. B. var. bombayensis Boergs	44
Polysiphonia platycarpa Boergs	00
Polysiphonia variegata (C. Ag.) Zan	62
Rhodymenia australis Sond.	50
Sarconema filiforme (Sond.) Kylin	55
Solieria robusta (Grev.) Kylin	54
Spyridia filamentosa (Wulf.) Hary	57

Færdig fra Trykkeriet den 25. Juni 1935.



Cladophora saracenica Boergs.



Cladophora colabense Boergs.



Cladophora bombayensis Boergs.



Cladophora monumentalis Boergs.



Spathoglossum asperum J. Ag.



Dictyota dumosa Boergs.



Grateloupia filicina (Wulf.) Ag. forma horrida (Kütz.).



Grateloupia filicina (Wulf.) Ag. forma pectinala.


Grateloupia filicina (Wulf.) Ag. forma cirrhosa.



Acanthophora Delilei Lamx.

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

# RECHERCHES EMBRYOLOGIQUES SUR LES ORGANES PARIÉTAUX CHEZ CERTAINS REPTILES

PAR

# KNUD H. KRABBE

AVEC 19 PLANCHES (53 FIGURES)



# KØBENHAVN

LEVIN & MUNKSGAARD EJNAR MUNKSGAARD

Printed in Denmark. Bianco Lunos Bogtrykkeri A/S.

#### INTRODUCTION

La connaissance que nous avons du développement fétades organes pariétaux chez les reptiles est assez fragmentaire. Il existe, il est vrai, des observations assez détaill lées sur le développement de ces organes chez certains reptiles. Nous nous référons en premier lieu aux recherches de Sorensen, de KLINCKOWSTRÖM, STUDNIČKA, LEGGE, NOWI-KOFF, W. SCHMIDT, VOELTZKOW et BOVERI.

Cependant, il y a de vastes domaines qui ne sont pas encore explorés. Par exemple, il n'existe pas dans la littérature des descriptions sur l'évolution du cerveau chez les caméléons. De même, en ce qui concerne beaucoup des espèces examinées peu de phases seulement de l'évolution embryonnaire ont pu être soumises à l'observation.

C'est pourquoi il y a un certain intérêt à suppléer notre connaissance par l'examen des organes pariétaux chez les fétus qui n'ont pas été décrits jusqu'à présent.

L'Institut Tornblad pour Embryologie Comparative à Lund possède une merveilleuse collection de séries complètes d'embryons. Il s'agit en première ligne de chamaeleo bitaeniatus, alligator missisippiensis, gongylus ocellatus, chrysemys, chelydra serpentina et tropidonotus natrix.

Nous avons eu l'occasion d'examiner ces préparations et nous présentons nos remerciements les plus cordiaux au

1\*

Professeur IVAR BROMAN, Directeur de L'Institut Tornblad pour l'autorisation qu'il a bien voulu nous donner d'examiner ces belles séries.

Les recherches embryologiques ont été suppléées par l'examen de quelques individus adultes. Ces recherches ont été faites dans le laboratoire du service neurologique de Kommunehospitalet, Copenhague.

## MATÉRIEL ET TECHNIQUE

Tous les embryons ont été fixés au formol inclus en paraffine et coupés en séries continuelles. Quant aux embryons les plus petits, les coupures ont 10  $\mu$  d'épaisseur, les embryons les plus grands sont coupés en coupes 15  $\mu$ d'épaisseur. Toutes les préparations sont colorées à l'hématoxyline de Hansen et éosine.

La plupart des embryons ont été coupés en direction frontale. C'est le procédé le plus commode pour la plupart des examens faits à l'institut. Cependant, pour nos recherches des organes pariétaux qui sont situés dans le plan médian, des coupes sagittales donnent les meilleurs résultats.

M. le Professeur BROMAN a eu la grande amabilité de nous faire préparer un grand nombre de coupes sagittales des caméléons et des alligateurs.

De plus, nous avons fait des reconstructions (en carton) d'un certain nombre des embryons coupés en direction frontale. Généralement ces reconstructions ont été agrandies de cent fois.

Les reptiles adultes examinés à Kommunehospitalet ont été fixés au formol, décalcinés, inclus en paraffine et coupés en séries sagittales. Les cerveaux sont colorés à l'hématoxyline de Hansen et éosine, pour une certaine partie selon la méthode de Heidenhain.

## MESURES ET DIMENSIONS DES EMBRYONS ET DE LEURS ORGANES

La longueur des embryons est indiquée en distance pariéto-caudale. Cette distance diffère avec les variations individuelles de la courbure du dos et de la queue de l'embryon. Cependant, la détermination de cette distance, représente la méthode la plus pratique pour mesurer les embryons. Seulement il faut se souvenir que cette diversité dans la longueur des embryons ne correspond pas toujours aux différences d'âge du développement des embryons. Un embryon peut très bien être moins développé qu'un autre chez lequel la distance pariéto-caudale est plus grande.

Nous avons indiqué chez un certain nombre des embryons, les dimensions des organes pariétaux. Toutefois, il faut considérer ces chiffres avec une certaine retenue. Il faut supposer pour tous les chiffres indiqués qu'on doive ajouter le mot »environ«. C'est seulement pour des raisons d'ordre pratique que nous ne l'avons pas ajouté devant les nombreux chiffres mentionnés.

Tout d'abord, la fixation et l'inclusion des embryons peut modifier quelque peu les dimensions. Mais il faut supposer que, dans les différentes dimensions ces modifications sont proportionelles.

Par suite de la difficulté qu'il y a à mesurer la longueur et la hauteur des organes coupés par coupes frontales et la largeur des organes coupés en direction sagittale, les résultats obtenus souffrent d'un manque d'exactitude encore plus prononcé.

Cependant, la largeur des épiphyses et des paraphyses coupées en direction frontale peut être indiquée avec une. certaine exactitude (la plupart des embryons sont coupés en direction frontale). Les coupes frontales forment des angles très variables avec l'axe du cerveau. C'est pourquoi on peut en mesurer la hauteur et la longueur sur les reconstructions. Chez les embryons non-reconstruits, on peut additionner le nombre de coupes (généralement de 10  $\mu$ ) et par cette addition obtenir les mesures approximatives (mais quelque peu inexactes) de la longueur de l'organe en direction sagittale. De même, on peut faire une mesuration dans les coupes de l'hauteur des organes, sachant bien que lorsque les coupes sont faites en direction oblique, cette dimension est inexacte.

Cependant, dans les grandes lignes, ces mesures peuvent indiquer à un certain degré, si les organes suivent en augmentant de volume, la croissance des embryons, ou s'il y a au cours du développement une diminution relative.

Sachant d'avance, pour les motifs exposés ci-dessus, que nous ne pourrions arriver à des résultats d'une exactitude absolue, nous avons tout de même procédé à ces mesurations, étant donné qu'il doit sans doute y avoir une avenir pour ce qu'on peut dénommer une embryologie comparative quantitative. La variation des proportions du volume des organes pendant le développement embryonnaire, est indubitablement l'expression de lois concernant tout le développement ontogénétique et phylogénétique.

#### TERMINOLOGIE

Pour prévenir les erreurs, il y a lieu de faire quelques remarques terminologiques.

Les dénominations de la commissure postérieure, la commissure habénulaire, la paraphyse et le sac dorsal sont si bien fixées qu'il faut les conserver sans autre. Le sac dorsal présente quelques fois un récès antérieure et très souvent un récès postérieur. Ce dernier est ordinairement dénommé chez les mammifères le récès suprapinéal. Chez les reptiles, le récès est très souvent situé audessous de l'épiphyse (glande pinéale); il n'est pas justifié de le dénommer »supra-pinéal«. Nous préférons l'appeler le récès postérieur du sac dorsal.

Pour l'organe développé de la partie entre la commissure postérieure et la commissure habénulaire nous proposons de conserver le nom de l'épiphyse indépendamment de la forme ou du développement qu'atteint cette formation.

Quelques auteurs ne dénomment que sa partie proximale, l'épiphyse, la partie distale, la vésicule terminale. Nous proposons de conserver le nom l'épiphyse pour toute la formation d'autant plus qu'il semble dans certains cas que c'est par erreur que la partie proximale aít été considérée comme une formation »glandulaire«. Il s'agit probablement d'une certaine évolution du sac dorsal.

Enfin, nous avons conservé la dénomination »l'œil pariétal« pour la formation spéciale développée devant l'épiphyse (non »l'organe pariétal antérieur« ou »organe parapinéal«). Il n'y a aucun doute que chez certains reptiles cet organe affecte la forme d'un œil. Il est plus commode d'employer le nom d'œil pariétal, même dans les cas, où l'organe est tout à fait rudimentaire. Enfin, nous dénommons tous les organes par leur nom dès la première phase de leur développement. Il ne serait guère pratique, dans un traité embryologique d'avoir toujours à mettre le mot »anlage« devant les organes, même s'il n'existe que sous forme de toutes petites traces.

## Saurii. Scincidae.

Gongylus ocellatus Forsk.

Les seules descriptions de l'évolution embryologique chez les gongylus ocellatus sont celles de Legge de 1897 et de W. J. SCHMIDT de 1907. Legge a examiné une série d'embryons de gongylus dans diverses phases.

Chez l'embryon le plus petit (6 mm.), l'épiphyse apparaît comme un petit diverticule dont la cavité communique largement avec le troisième ventricule. Chez un embryon, 10 mm. de longueur, on voit l'épiphyse divisée en deux parties dont celle qui est antérieure représente l'œil pariétal avec une lentille et une partie rétinale. Cependant, la cavité de l'œil communique avec la cavité épiphysaire. Les parois de l'épiphyse et de l'œil pariétal sont différentes des parois avoisinantes de l'encéphale. L'auteur relève que la lentille se développe en continuation avec la rétine, elle n'est pas d'origine ectodermale, ainsi que dans les deux yeux latéraux.

Chez les embryons suivants on voit que la partie distale de la formation épiphysaire prend de plus en plus le caractère d'un organ oculaire qui se sépare de l'épiphyse réelle. L'auteur fait une description détaillée de la construction de l'œil pariétal. Chez un embryon 14 mm. de longueur, on peut observer déjà des granules pigmentaires dans la rétine.

Tandis que la cavité de l'œil pariétal est tout à fait fermée, la cavité de l'épiphyse communique encore avec la cavité du troisième ventricule.

Pendant le développement subséquent l'épiphyse conserve la forme d'un sac, s'incurvant en avant, qui se prolonge en une tige, mais sans communication avec le cerveau. Cependant, LEGGE n'a trouvé aucun œil pariétal chez les embryons plus âgés, ni chez les gongylus adultes, et il pense que cet organe est tout à fait résorbé pendant le développement.

Chez les embryons qui possèdent encore un œil pariétal, Legge n'a pas observé de nerf pariétal.

WILH. J. SCHMIDT, dans un travail important sur les organes pariétaux chez les sauriens, mentionne qu'il a examiné des embryons de chalcides (gongylus) ocellatus, mais il n'en donne qu'une très courte description. Par opposition avec Legge, il a trouvé chez les gongylus adultes ainsi que chez les embryons plus âgés, un œil pariétal. L'œil pariétal est complètement séparé de l'épiphyse.

SCHMIDT ne semble avoir observé aucune trace de nerf pariétal chez les gongylus ocellatus.

#### Recherches personnelles.

Chez un embryon, 3 mm. de longueur (coupé en direction frontale ainsi que tous les embryons de gongylus et reconstruit) aucune trace de paraphyse n'est observée. Par contre, l'épiphyse est déjà bien marquée. Celle-ci a la forme d'un bouton arrondi, situé entre la commissure postérieure faiblement développée et la partie du toit encéphalique représentant le futur sac dorsal. Dans le bouton il se trouve une cavité dont l'entrée est située dans la partie postérieure du bouton; déjà dans cette phase l'organe peut être considéré comme dirigé en avant.

Tandis que la commissure et le sac dorsal sont séparés de l'ectoderme par une couche de mésenchyme, l'épiphyse est en contact étroit avec l'ectoderme, ce qui produit une petite proéminence.

La paroi de l'épiphyse est formée de cellules à noyaux

oblongs, posés en direction radiaire sur 2—3 rangs. Le protoplasma des cellules est assez parcimonieux.

Il y a lieu de signaler que l'hypophyse est de même bien développée dans cette phase. Les cristallins ont pénétré dans les globes oculaires (latéraux).

Un autre embryon, **3 mm.** de longueur, présente une construction de l'épiphyse tout à fait semblable.

Chez un embryon, **3,5 mm.** de longueur (reconstruit), la commissure postérieure a un myélosponge bien développé.

Devant cette commissure on observe une épiphyse un peu plus grande que chez l'embryon précédent. Du reste, la construction n'en est guère modifiée. Pourtant, il y a quelques caractères spéciaux. La partie antérieure de l'épiphyse est située tout près de l'ectoderme et tout près du sac dorsal, ce qui presse légèrement la paroi dans la cavité ventriculaire. Ce qui est encore plus particulier, c'est la forme de la partie distale de l'épiphyse. On observe une dissociation débutante en »lentille« et en »rétine«. Le diagramme de la cavité a une forme semilunaire, convexe vers le ventricule encéphalique et concave vers l'ectoderme. La partie de l'épiphyse, située près du sac dorsal est relativement uniforme dans sa construction. La partie, par contre, qui donne sur l'ectoderme est construite par des cellules cylindriques très hautes au milieu, plus basses dans les parties périphériques, de sorte qu'une coupe de cette partie superficielle de l'épiphyse présente la forme du diagramme d'une lentille. Les hautes cellules ont le protoplasma situé vers la face superficielle, les noyaux vers la cavité (fig. 1). Il y a beacoup de mitoses dans l'épiphyse. C'est dans cette phase du développement, qu'on observe les premières traces de la paraphyse. Un petit diverticule en forme de pivot creux 50 µ environ de diamètre, se

rattache au bout antérieur du sac dorsal. La paraphyse n'est pas en contact avec l'ectoderme, elle est séparée de celle-ci par une couche de mésenchyme.

Chez un embryon, **3**,8 mm. de longueur (reconstruit), la construction ne diffère guère de celle dans la préparation précédente. La partie distale de l'épiphyse présente une forme lenticulaire, peut-être à un degré moins marqué que dans les préparations de l'embryon 3,5 mm. De même la paraphyse est moins développée, signe du fait que le développement n'est pas tout à fait parallèle avec les dimensions cranio-caudales.

De même, un embryon 4 mm. de longueur, présente des rapports semblables. Il semble, cependant, y avoir une modification. La cavité de l'épiphyse est fermée, séparée de la cavité encéphalique. Il est pourtant un peu difficile de juger de sa construction, les coupes étant obliques.

Chez un embryon, 4,3 mm. de longueur (reconstruit), l'occlusion de la cavité est plus marquée. L'épiphyse consiste en une partie distale, une vésicule fermée, et une partie proximale, une tige unissant la vésicule au toit encéphalique. Cette partie est creuse dans sa partie proximale, puisque la cavité encéphalique émet une prolongation dans la tige.

La vésicule distale que nous allons dénommer maintenant l'œil pariétal est située immédiatement au-dessous de l'ectoderme. Sa construction ressemble à celle de la partie distale des préparations précédentes. Cependant, sa forme est encore plus oculaire. La lentille consiste en cellules cylindriques munies d'une couche de protoplasma assez épaisse vers l'ectoderme, les noyaux étant ramassés vers la cavité semilunaire. Sur la partie extérieure, la lentille n'est munie que d'une couche ectodermale mince. Dans l'autre partie (»rétinale«) de la vésicule, les noyaux sont distribués sur plusieurs rangs, sans stratification régulière.

Le protoplasma est un peu plus abondant dans la partie qui se trouve près de la cavité. De nombreuses mitoses s'observent dans la paroi.

La tige joignant l'œil pariétal au toit encéphalique, présente des noyaux un peu plus irréguliers.

Chez un embryon, 4,8 mm. de longueur (reconstruit), on distingue très nettement l'anlage de ce que l'on peut dénommer l'épiphyse en sens plus étroit et l'œil pariétal situé devant l'épiphyse.

En ce qui concerne les commissures il y a lieu de faire remarquer ce qui suit:

La commissure postérieure présente maintenant un myélosponge bien développé et un manteau intérieur (correspondant à l'organe sous-commissural). L'épiphyse ne sort pas directement de la commissure, un petit tissu nerveux non différencié s'interpose. La commissure habénulaire n'est pas encore développée. Devant cette lame intermédiaire, l'épiphyse se présente comme une petite évagination sacciforme. Ses parois sont lisses, formées par un épendyme unistratifié. L'entrée du sac épiphysaire est plus étroite que le lumen de sa partie distale.

Sur la face antério-inférieure du bout distal de ce sac, on voit une formation qui adhère intimement à la paroi de l'épiphyse. De plus, cette formation qui doit être considérée comme l'œil pariétal touche aussi bien le toit encéphalique que l'ectoderme. Elle est de forme vésiculaire, avec une lentille donnant sur l'ectoderme et une partie rétinale donnant vers le toit encéphalique.

230 µ environ devant l'épiphyse, le sac dorsal présente

une série de diverticules. La plus antérieure de ceux-ci a une forme tubulaire assez marquée, et elle doit probablement être considérée comme la paraphyse.

Un embryon, **5 mm.** de longueur, présente une formation analogue. Devant la commissure postérieure, on voit une proéminence épiphysaire sacciforme à l'entrée étroite.

L'œil pariétal est situé immédiatement au-dessous de l'ectoderme dont il n'est séparé par aucun mésenchyme. Par contre, il est séparé du sac dorsal par une mince couche mésenchymale ou sur une petite partie limitée par une membrane.

Il présente une lentille assez épaisse dont les noyaux sont accumulés vers la cavité, le protoplasma abondant vers la surface extérieure. Dans sa partie postérieure, l'œil pariétal est relié à l'épiphyse.

La paraphyse forme un tube qui est entouré par un grand nombre de vaisseaux.

Chez un embryon, 5,3 mm. de longueur (reconstruit), l'entrée de la vésicule épiphysaire est à peu près fermée. La partie antérieure de l'épiphyse est en connexion avec l'œil pariétal, de sorte que la partie communicante est située près du toit encéphalique, séparée de celui-ci seulement par une mince membrane. La face extérieure de l'œil pariétal touche à l'ectoderme.

Le sac dorsal, sans sinuosités, forme un plancher faiblement courbé au-dessous de la cavité ventriculaire. En avant de la partie antérieure du sac dorsal, on voit un long tube paraphysaire, dirigé vers l'arrière. Dans les coupes transversales, la paraphyse est à peu près carrée. Son bout distal est un peu ramifié.

L'embryon 6 mm. de longueur (reconstruit), est d'une construction semblable. Une entrée fine comme un cheveu conduit de la cavité encéphalique dans la vésicule épiphysaire. L'épiphyse et l'œil pariétal sont toujours en continuité, mais le point de contact est maintenant séparé du toit encéphalique (rétrécissement?). La partie lenticulaire, située immédiatement au-dessous de l'ectoderme, est moins prononcée que chez l'embryon précédent.

Chez un embryon, 6,5 mm. de longueur, les conditions sont légèrement modifiées. L'épiphyse aussi bien que l'œil pariétal se sont agrandis, et quoiqu'ils soient en contact, l'un avec l'autre, ils sont séparés maintenant par des membranes et par une mince couche de mésenchyme.

Les parois de l'épiphyse consistent en un épendyme cylindrique pluristratifié à protoplasma abondant vers le lumen, qui maintenant est formé, séparé de la cavité encéphalique. Il n'y a contact de l'épiphyse et du toit encéphalique que sur un point. L'œil pariétal accuse une formation de lentille très marquée (fig. 3), dans laquelle le protoplasma est plus abondant vers la surface extérieure qui est en contact avec l'ectoderme. Dans la partie rétinienne reposant sur le toit encéphalique le protoplasma est assez abondant vers la cavité de l'œil.

L'œil pariétal présente une petite prolongation en pivot dirigée vers l'épiphyse. Cependant, ce pivot est séparé de l'épiphyse par du mésenchyme. Le sac dorsal qui possède un petit réces postérieur, s'étend de l'épiphyse 620  $\mu$  en avant jusqu'à la paraphyse (fig. 2) et forme un toit faiblement voûté au-dessous de la cavité diencéphalique.

Un embryon, 7,5 mm. de longueur (reconstruit), présente une construction semblable. L'épiphyse apparaît (dans la reconstruction) comme un tube court, incurvé en avant, fermé dans les deux bouts et rattaché au toit diencéphalique devant la commissure postérieure.

La lentille de l'œil pariétal est située immédiatement au-dessous de l'ectoderme; mais l'œil est séparé du toit encéphalique par une couche de mésenchyme. De plus, il est séparé de l'épiphyse par une membrane, non par mésenchyme.

Le sac dorsal se termine vers l'arrière en un petit récès postérieur. Dans la partie antérieure on trouve une paraphyse dirigée en arrière. Ses dimensions ont augmenté en direction transversale, de sorte qu'elle est plutôt sacciforme que tubuliforme. Ses parois sont minces et lisses, l'entrée de sa cavité est très étroite et un certain nombre de petits diverticules sortent de la cavité.

Un embryon, 9,7 mm. de longueur, présente une épiphyse en forme d'un tube à parois épaisses, construites par cellules cylindriques dont les noyaux oblongs sont rangés en 4—5 séries; le protoplasma est rare. Elle est liée par une petite tige, à la partie devant la commissure postérieure. Cette tige est un peu plus massive que chez les embryons précédents. Sa cavité est fermée, ses parois sont lisses. L'épiphyse est dans toute son extension, séparée de l'ectoderme par une couche de mésenchyme assez épaisse.

De même, elle est tout à fait séparée de l'œil pariétal. Celui-ci est situé immédiatement au-dessous de l'ectoderme formant une petite proéminence. L'œil a la forme d'une vésicule arrondie, un peu aplatie, entourée d'une membrane. La cavité a un diagramme semilunaire et elle présente un dessin rétiforme (probablement parce que son contenu protéinique est coagulé en fibres très fines. La lentille est nettement limitée vers la rétine. Elle consiste en cellules cylindriques à noyaux ramassés vers la cavité.

La rétine a des parois assez épaisses consistant en un épendyme cylindrique à noyaux sur 3-6 rangs et un protoplasma assez rare. Dans la couche intérieure, le protoplasma contient du pigment.

De la partie postérieure et proximale de l'œil pariétal, il sort un petit cordon dirigé vers l'épiphyse, sans toutefois entrer dans celle-ci. Ce cordon est strié et entouré de novaux oblongs, ressemblant plutôt à du tissu nerveux qu'à du mésenchyme.

La paraphyse est bien développée; elle s'étend en arrière sur une longueur de 480  $\mu$  environ. Ses parois sont minces et sa partie distale présente de petites ramifications. Sur tout son cours elle est située immédiatement au-dessus du sac dorsal, prolongé en arrière sur une longueur de 120  $\mu$ en un récès postérieur. Ces deux tubes se prolongent entre l'épiphyse et l'œil pariétal.

Chez un embryon 10 mm. de longueur ainsi que dans les préparations précédentes, l'épiphyse est couverte dans sa partie antérieure par le récès postérieur du sac dorsal et par la paraphyse.

La partie proximale de l'épiphyse est beaucoup plus mince que la partie distale, sa cavité est très étroite. L'épiphyse est toujours rattachée à la partie qui se trouve entre la commissure postérieure et la commissure habénulaire.

L'œil pariétal ne diffère guère de celui de la préparation précédente. De la face infério-postérieure de l'œil, il sort une proéminence coniforme dont le bout distal se prolonge par un court cordon dirigé vers l'épiphyse, où il suit la face antério-extérieure de celle-ci sur une petite distance. Puis il se perd dans le mésenchyme sans pénétrer dans l'épiphyse et sans avoir aucun point de contact avec le toit encéphalique. Le parenchyme du cordon ressemble au tissu nerveux de l'encéphale, et dans sa partie périphérique, il est entouré

de noyaux oblongs. Dans la partie où il sort de l'œil pariétal, il est en contact intime avec sa rétine.

Le sac dorsal et la paraphyse présentent le même aspect que chez l'embryon précédent. Les parois de la paraphyse sont plus épaisses que celles du sac dorsal, les cellules épendymaires étant plus hautes et de forme cylindrique.

Dans le voisinage du point de l'attachement à la paraphyse, on voit la commissure aberrante.

Un embryon, 10,3 mm. de longueur (reconstruit), présente presque la même construction. L'épiphyse est tout à fait séparée de l'œil pariétal non seulement par du mésenchyme, mais en outre par la paraphyse et le récès postérieur du sac dorsal. L'épiphyse s'est approchée de l'ectoderme dans sa partie distale, et l'œil pariétal est toujours en contact avec l'ectoderme. Le cordon (nerf pariétal) sortant de la partie postérieure de l'œil pariétal se prolonge vers l'épiphyse; son parenchyme ressemble à du tissu nerveux entouré de noyaux. Un petit vaisseau suit le nerf pariétal.

Chez un embryon, 13 mm. de longueur (reconstruit fig. 7), l'épiphyse a plutôt la forme d'une poire un peu comprimée sur les côtés et dirigée en arrière. La masse essentielle de l'épiphyse se continue, d'une façon, dans la tige assez mince qui relie la partie se trouvant entre la commissure habénulaire et la commissure postérieure.

La cavité de l'épiphyse a environ le même diamètre que l'épaisseur de ses parois (fig. 4). De nombreuses fibres croisées consistant probablement d'albumine coagulé se trouvent dans la cavité. Les parois sont formées par un épendyme cylindrique à noyaux sur 4—5 rangs; le protoplasma se porte vers le lumen. L'épiphyse est, pour une certaine partie, entourée par des vaisseaux et dans la partie distale où elle est située près de l'ectoderme, le mésenchyme

Vidensk.Selsk. Biol. Medd. XII, 3.

qu'il entoure est plus épais et plus riche en protoplasma. L'œil pariétal présente un aspect peu différent des stades précédents. Il ne s'est guère agrandi en volume et la forme est la même que chez les embryons précédents. Dans l'intérieur du protoplasma de la partie rétinale, il se trouve une masse abondante de pigment, apparémment rangé en stries radiales.

Du côté du pôle postério-inférieur de l'œil pariétal, un cordon est dirigé en arrière vers le bout distal ramifié de la paraphyse, puis il est incurvé vers l'intérieur, dans la direction de l'épiphyse. Il se perd dans le mésenchyme entre l'épiphyse et la paraphyse, et il ne semble pas atteindre le toit encéphalique.

Dans les coupes transversales ce cordon présente un parenchyme ressemblant tout à fait à la substance nerveuse du cerveau. Dans les coupes qui vont en direction longitudinale, il présente une striation longitudinale. Il est entouré par des noyaux oblongs.

L'œil pariétal, situé immédiatement au-dessous de l'ectoderme, dans cette phase du développement, est situé largement de l'épiphyse. La paraphyse, formant un tube, dirigé en arrière, seulement recourbé en avant dans sa partie distale ramifiée, a pénétré complètement entre l'épiphyse et l'œil pariétal. De plus, la paraphyse, qui touche presque à l'épiphyse, est séparée de l'œil pariétal par une masse riche de mésenchyme. Le point de contact entre la paraphyse et l'épiphyse est situé sur la face supérieure de celle-ci, un peu en avant du bout distal. C'est dans cette partie que la paraphyse se courbe en avant et commence à se ramifier.

Les parois de la paraphyse sont lisses et minces, elles consistent en un épendyme cubique.

Le sac dorsal présente un récès postérieur, situé entre l'épiphyse et la paraphyse; celle-ci repose dans une excavation de la face supérieure du sac dorsal (fig. 5). Le sac dorsal, cependant, n'atteint pas si loin en arrière que la paraphyse.

Le plus grand des embryons de gongylus que nous ayons examinés, est 45 mm. de longueur.

L'épiphyse est toujours reliée, par une tige très mince, riche en noyaux, à la partie qui se trouve entre les deux commissures, dont la commissure postérieure est assez faiblement développée par comparaison avec la commissure habénulaire; cependant, on voit un organe sous-commissural bien prononcé. L'épiphyse forme un tube allongé, muni d'une petite cavité. Ainsi que chez les embryons précédents, il y a beaucoup de protoplasma vers la cavité, les noyaux (en 3-4 séries) s'accumulant vers la surface. L'épiphyse ne contient pas de pigment. — La partie distale est plutôt en forme de baïonette. Elle se rapproche dans cette partie de l'épiderme, bien qu'elle en soit toujours séparée par une couche de tissu conjonctif.

L'œil pariétal (fig. 6) n'a guère augmenté de volume. La lentille présente à peu près le même aspect que chez l'embryon 13 mm. de longueur, mais la rétine est divisée d'une façon très visible en une couche intérieure, très épaisse, remplie de pigment, et une couche extérieure plus mince, dépourvue de pigment. Tandis que la face intérieure de la lentille est lisse, on voit sur la partie rétinale une forêt épaisse de filaments courts donnant sur la cavité. Le tissu conjonctif séparant l'œil pariétal de l'épiderme, est plus régulier dans sa construction que le tissu conjonctif avoisinant. Ses noyaux sont posés en amas touffu et le protoplasma est plus fortement coloré. L'épiderme qui se trouve

2\*

au-dessus de l'œil pariétal semble de même être plus régulier. Il n'y a aucun pigment dans le corium et dans le tissu sous-cutané au-dehors de l'œil pariétal, tandis que les parties avoisinantes sont riches en pigment. — Dans cette phase il n'est pas possible de découvrir un nerf pariétal.

La paraphyse forme un long tube à parois sinueuses dirigé vers l'arrière. Sur la plus grande partie de sa longueur, elle suit le récès postérieur du sac dorsal. Ce récès est tubuliforme de sorte que les deux tubes sont enfermés en une capsule commune. Dans l'intérieur du récès postérieur se trouvent de nombreux vili chorioïdéaux.

Nous avons fait des reconstructions des organes pariétaux des gongylus embryons 3, 3,5, 3,8, 4,3, 5,3, 6, 7,5, 10,3, 13 et 45 mm. de longueur. Dans ces reconstructions nous avons mesuré les dimensions de l'épiphyse et de l'œil pariétal. Nous avons obtenu les résultats suivants:

#### Epiphyse (+ œil pariétal).

			. 1	ongueur	Largeur	Hauteu	
Embryon	3 n	nm		110	100	60	
Ser state	3,5			150	100	40	
STAL STAR	3,8			80	100	50	
Partie	pro	oximal	e (épi	physaire	e) de l'épi	physe.	
Embryon	4,3	mm.		100	70	50	
-	5,3	-		70	130	100	
-	6	-		80	90	100	
Epiphyse (détachée de l'œil pariétal).							
Embryon	7,5	mm.		260	110	100	

Linbiye	11 1,0 1	uuu.	 200	110	100
an <u>-</u> Si	10,3		 320	140	160
1 10-14	13	-	 450	150	200
-	45	-	 700	140	120

L'œil pariétal.

			Longueur		Largeur	Hauteur
Embryon	4,3	mm.		100	100	50
	5,3	-		80	130	100
chair	6	-		80	130	100
staund_aprice	7,5	-		130	150	100
- 1	0,3	-		100	180	120
- 1	.3	-		200	200	100
- 4	15	-		170	170	110

Nous avons précisé auparavant que ces chiffres ne sont pas scrupuleusement exacts. Des variations dans le rétrécissement par la fixation etc. sont des sources d'erreur. On est donc obligé de ne considérer les chiffres que d'un point de vue d'orientation dans les grandes lignes. Il semblerait en effet que l'épiphyse pendant la vie fétale chez les gongylus se prolonge à peu près proportionellement avec la prolongation du corps. Cependant, les dimensions d'une coupe transversale n'accuse pas une augmentation correspondante. L'œil pariétal présente une petite augmentation de volume à partir des phases précoces et jusqu'aux phases tardives de la vie embryonnaire. Mais cette augmentation n'est pas importante par comparaison avec l'augmentation du volume du corps. —

Il n'y a pas lieu de tirer d'autre conclusion de ces données puisque de par la nature des choses elles sont malheureusement si peu exactes.

#### Résumé.

Nos examens ont confirmé pour une certaine partie les examens de Legge en ce qui concerne le développement chez le Gongylus dans les premières phases de la vie embryonnaire.

Nous pouvons ajouter que l'épiphyse est développée déjà chez l'embryon 3 mm. de longueur; cependant, il est possible que les embryons 3 mm. en direction pariétocaudale, correspondent aux embryons 6 mm. de longueur totale chez Legge.

Déjà chez un embryon 4 mm. de longueur, la cavité de l'épiphyse ne communique pas avec la partie distale (œil pariétal).

Chez un embryon 6 mm. de longueur il y a toujours connexion entre l'épiphyse et l'œil pariétal. L'épiphyse a encore une communication, fine comme un cheveu, avec le troisième ventricule.

Chez un embryon, 9,7 mm. de longueur, l'œil pariétal est séparé de l'épiphyse et il contient maintenant du pigment dans sa partie rétinale; cependant, il y a un cordon de tissu conjonctif qui relie l'œil pariétal à l'épiphyse.

Dans ces phases de développement, il y a un trait caractéristique. La paraphyse et le récès postérieur du sac dorsal forment deux tubes qui se prolongent beaucoup en arrière, de sorte qu'ils couvrent l'épiphyse et la séparent de plus en plus de l'œil pariétal.

Nous avons trouvé encore chez un embryon 45 mm. de longueur, un œil pariétal avec une lentille et une partie rétinale, divisée en deux couches: une couche interne pigmentée et une couche externe dépourvue de pigment. L'œil est séparé de l'épiderme par une petite couche de tissu conjonctif régulier, et l'épiderme qui couvre l'œil semble être très régulier et dépourvu de pigment. Dans cette phase, l'épiphyse a la forme d'un tube dont les parois

sont épaisses et la cavité étroite. Dans sa partie distale elle s'approche de la surface.

Malheureusement, nous n'avons pas eu l'occasion d'examiner des embryons plus grands. Il n'est pas impossible que Legge ait raison lorsqu'il dit que l'œil pariétal disparaît souvent dans les dernières phases de la vie embryonnaire. Pourtant, il faut se souvenir qu'un embryon 45 mm. de longueur est dans une phase embryonnaire assez tardive, peu de temps avant la naissance.

Pendant la vie embryonnaire l'épiphyse présente une augmentation progressive en volume. Cette augmentation, cependant, porte surtout sur la longueur, les dimensions transversales ne sont guère augmentées.

L'œil pariétal se développe sans aucun doute comme une vésicule séparée par un rétrécissement du bout distal de l'épiphyse. Pendant la vie fétale, elle s'accroît un peu en volume, mais pas à un degré correspondant à celui de l'épiphyse. La paraphyse se développe comme un tube qui se prolonge toujours pendant toute la vie fétale tandis que sa hauteur et sa largeur n'augmentent guère. Pendant la croissance, elle se rapproche de l'épiphyse en la pressant vers l'arrière et en la séparant largement de l'œil pariétal.

#### Chalcides tridactylus. Laur.

(Seps chalcidica Merr., Seps tridactylus Daud.).

La seule description du développement embryonnaire des chalcides tridactylus que l'on ait, est celle de VICTOIRE BOVERI 1925 qui a examiné un matériel très complet.

BOVERI donne une description très détaillée, surtout en ce qui concerne la structure de l'œil pariétal. Les points les plus importants pour les recherches des stades primitifs sont les suivants: Dans le premier stade examiné, l'auteur observe deux petits diverticules dont l'antérieur (l'œil pariétal futur) est le plus grand. Les novaux sont distribués sur deux rangs. Dans la phase suivante le diverticule antérieur s'est incurvé en avant, il a recu une forme plus oculaire et il est en contact avec le toit encéphalique. Sa cavité ne communique que par un mince canal avec le diverticule antérieur. Dans le stade suivant, l'œil pariétal s'est séparé complètement du diverticule postérieur et on peut observer un nerf pariétal très court, reliant l'œil pariétal au toit encéphalique. Le nerf semble être sorti de l'œil et avoir crû dans la direction de la commissure habénulaire. Chez les embryons dans des phases ultérieures, l'œil se trouve de plus en plus en avant; en même temps l'épiphyse est pressée en arrière par la paraphyse qui croît. Le nerf pariétal s'est beaucoup prolongé, mais il se perd entre l'épiphyse et le sac dorsal et sa nature nerveuse ne peut être déterminée d'une facon plus précise.

Dans l'épiphyse, l'auteur trouve des cellules pigmentaires et des éléments ressemblant à des cellules du corps vitré de l'œil pariétal. En général, l'épiphyse présente une structure plus compliquée que celle de l'œil pariétal.

#### Recherches personnelles.

La collection contenait un seul embryon 20 mm. de longueur, coupé en direction frontale.

Sa construction ressemblait beaucoup à celle du gongylus.

L'épiphyse consiste en une tige et une vésicule terminale qui ne sont pas distinctement séparées. La tige est creuse dans sa partie plus distale; la partie proximale qui est en connexion avec le toit encéphalique, est solide.

La vésicule distale a des parois lisses consistant en un épendyme cylindrique aux noyaux sur 4-5 rangs.

L'épiphyse est dirigée vers la surface extérieure et elle semble être dirigée vers l'arrière pressée dans cette direction par la paraphyse et le sac dorsal. Devant le sac dorsal on observe une paraphyse très longue, dirigée en arrière audessus du sac dorsal, à une certaine distance de l'épiderme. Les parois sont lisses et présentent ça et là de petites évaginations. Elles consistent en un épendyme cylindrique bas à noyaux sur 1-2 rangs. La partie distale, postérieure, située au-dessus du récès postérieur du sac dorsal et au-dessus de l'épiphyse est ramifiée.

L'œil pariétal est bien développé, construit de la même façon que chez le gongylus avec une partie lenticulaire et une partie rétinale très distinctes. — La lentille est courbée encore plus que chez le gongylus. L'œil pariétal est situé immédiatement au-dessous de l'ectoderme.

Sur un point, cependant, la construction diffère de celle chez le gongylus. L'œil pariétal n'est pas libre, il est relié d'une façon intime dans sa partie postérieure, avec la partie antérieure de l'épiphyse (fig. 8). Il n'y a aucune membrane entre les deux formations.

Sur ce point, cet embryon semble de même présenter une certaine différence de ceux de VICTOIRE BOVERI. Cependant ils sont un peu difficiles à comparer puisque les stades des embryons sont indiqués d'une manière différente chez BOVERI que chez nous. Pourtant, il est d'un certain intérêt que l'œil pariétal puisse communiquer avec l'épiphyse dans une phase si avancée.

### Iguanidae.

#### (Iguana tuberculata.)

DE KLINCKOWSTRÖM en 1893 a examiné une série d'embryons d'Iguana tuberculata, de 9-40 jours. Chez le plus jeune embryon (reconstruit) il trouve que l'épiphyse se présente comme une boule creuse, proéminente au-dessus du toit du cerveau intermédiaire, en touchant avec sa face dorsale à l'ectoderme. A la paroi supérieure de l'épiphyse se trouve attachée une vésicule oblongue, touchant, elle aussi, à l'ectoderme. La cavité de cette vésicule communique avec celle de l'épiphyse. Les parois des deux organes sont en prolongation.

Dans la phase suivante, l'œil pariétal est entièrement séparé de l'épiphyse proximale. L'œil pariétal, situé audessous de l'ectoderme, présente une lentille. L'épiphyse a pris la forme allongée, sa cavité est toujours en communication avec le troisième ventricule. Sur la face antérieure du diverticule épiphysaire, l'auteur trouve un petit amas de cellules pigmentées, probablement le dernier reste de la séparation entre l'œil pariétal et l'épiphyse. Ce pigment semble disparaître plus tard. — Dans la phase suivante, il observe un »nerf pariétal« qui relie la rétine de l'œil pariétal à la voûte du thalamencéphale, où se trouve un petit amas de cellules en avant et à droite de la base de l'épiphyse.

L'auteur polémise contre BÉRANECK, en maintenant que l'œil pariétal est un diverticule de la glande pinéale ou plutôt qu'il en est originairement le bout distal; il se forme aux depens de l'épiphyse et non parallèlement avec elle.

BÉRANECK polémise contre DE KLINCKOWSTRÖM qui considère l'œil pariétal chez l'iguana comme provenant de la glande pinéale. BÉRANECK soutient que le troisième œil des sauriens n'est pas une différenciation de l'extrêmité distale de la glande pinéale. Il se réfère aux figures dessinées par HOFFMANN et aux siennes (1887) où l'on reconnaît aisément que l'œil pariétal ne provient pas d'une différenciation de

l'extrémité distale de l'épiphyse. (Chez la lacerta, la voûte du cerveau intermédiaire se plisse en deux évaginations séparées par une cloison médiane dorsale encore incomplète).

En 1894 KLINCKOWSTRÖM a publié un nouveau travail dans lequel il donne une description encore plus détaillée que dans son travail précédent.

#### Anolis.

SPENCER a donné en 1886 une description des organes pariétaux chez un anolis adulte. L'œil pariétal diffère de celui des autres reptiles; en effet il est oblong, il n'est pas plat, situé dans un trou pariétal du crâne. Un cordon (nerf pariétal) sort de la partie rétinale de l'œil pariétal.

Le développement embryonnaire ne semble pas avoir été décrit auparavant.

#### Anolis carolinensis.

Recherches personnelles.

Un embryon, **3 mm.** de longueur, présente dans la région pariétale, une vésicule 60  $\mu$  de longueur, 60  $\mu$  de hauteur, 100  $\mu$  de largeur. Cette vésicule est en contact avec le plancher encéphalique aussi bien qu'avec l'ectoderme qui est bombée par la vésicule. Sa paroi extérieure est un peu plus épaisse que la paroi intérieure, et elle présente un soupçon de formation lenticulaire. Cette lentille consiste en cellules cylindriques à noyaux oblongs. L'autre partie de la vésicule est construite par des cellules à noyaux ronds ou de forme ovale courte. La vésicule est séparée du toit encéphalique par une membrane, mais dans sa partie postérieure elle pénètre si profondément dans celui-ci qu'elle semble former elle-même le toit, sans aucune autre couche de cellules au-dessous. Cette formation (fig. 9) doit, sans doute, être considérée comme l'œil pariétal.

Immédiatement en arrière de cette vésicule se trouve une faible anlage de l'épiphyse, la phase la plus primitive que nous ayons observée. Elle consiste en une petite évagination du toit encéphalique (fig. 10). Cette évagination est faiblement voûtée et on en voit assez distinctement la limite parce qu'il y a un angle entre le diamètre long des noyaux de l'épiphyse primitive et celui des parties avoisinantes du toit encéphalique. La partie antérieure de l'épiphyse se voit dans la coupe immédiatement en arrière de la coupe dans laquelle se trouve la partie postérieure de l'œil pariétal. Il semble donc, que chez l'anolis les deux organes se développent l'un à côté de l'autre; mais l'œil pariétal qui est développé le plus tard, ne se développe pas hors de l'épiphyse mais à côté de celle-ci et toujours en contact avec elle.

Le sac dorsal a un petit récès dans sa partie antérieure et un peu en avant de ce récès, il y a une petite paraphyse à parois minces. Il faut ajouter que dans cette phase du développement embryonnaire, les yeux latéraux sont bien développés et la lentille a pénétré dans le bulbe.

Chez un embryon, **3,5 mm.** de longueur, la construction présente un caractère semblable. Pourtant la paroi extérieure de l'œil pariétal n'est pas plus épaisse que la paroi intérieure. L'évagination épiphysaire est un peu plus profonde.

La paraphyse ne diffère guère de la paraphyse de l'embryon précédent.

Chez un embryon, 4 mm. de longueur, l'épiphyse se présente plus développée, formant une petite évagination dirigée vers l'arrière. Elle atteint maintenant l'ectoderme. Devant l'épiphyse se trouve un œil pariétal, mais, la préparation étant un peu dilacérée, les détails ne peuvent pas s'observer d'une façon suffisamment distincte.

La paraphyse est un petit pivot creux sortant du bout antérieur du sac dorsal.

Un embryon, 4,5 mm. de longueur, montre un petit diverticule épiphysaire dirigé en avant. L'épiphyse est séparée de l'ectoderme par une petite couche de mésenchyme; elle n'est en contact avec l'ectoderme qu'en une toute petite partie. En avant de l'épiphyse se trouve l'œil pariétal qui a 80  $\mu$  de longueur, 80  $\mu$  de largeur et 60  $\mu$  de hauteur.

La paroi extérieure et la paroi intérieure sont uniformes, construites en cellules cylindriques à noyaux ovales, posés en direction radiaire, sur 2—3 rangs. L'œil pariétal touche à l'ectoderme. Son bout postérieur et sa partie antérieure sont en contact sur une petite plaque. Ici ils semblent directement reliés sans aucune couche mésenchymale les séparant.

Devant le sac dorsal se trouve une petite paraphyse à parois minces.

L'embryon le plus grand était 5 mm. de longueur. L'œil pariétal est 100  $\mu$  de longueur, 120  $\mu$  de largeur, 100  $\mu$  de hauteur. Il consiste en une vésicule entourée par une membrane; et il est en contact intime avec le toit encéphalique, ainsi qu'avec l'ectoderme, formant une voûte de la surface. La paroi extérieure est un peu plus épaisse que la paroi intérieure, et ses noyaux sont un peu plus longs; du reste sa construction ressemble à celle de l'embryon précédent. Dans la cavité se voit une substance rétiforme.

En arrière de l'œil pariétal se trouve l'épiphyse en forme de bouton creux, 130  $\mu$  en longueur, 110  $\mu$  en largeur, 70  $\mu$ en hauteur. Sa cavité est toujours en communication avec le ventricule encéphalique. Le bout antérieur de l'épiphyse est en contact direct avec l'œil pariétal; cependant, l'espace sur lequel il y a contact est très minime, 50  $\mu$  de diamètre.

Au bout antérieur du sac dorsal se trouve une petite paraphyse tubuliforme.

#### Anguidae.

#### Pseudopus Pallasii. L.

OWSJANNIKOW (1888), HOFFMANN (1890) et STUDNČIKA (1905) ont donné des descriptions des organes pariétaux chez les adultes, où ils ont trouvé un œil pariétal, une épiphyse et un nerf pariétal reliant ceux-ci. Chez l'épiphyse, il semble que la construction soit très spécialisée.

La littérature ne donne aucune description de l'évolution dans la vie fétale.

#### Recherches personnelles.

Les préparations quoique légèrement autolysées, permettaient pourtant d'en observer la construction d'un point de vue général.

Chez un embryon, 7 mm. de longueur on voit, devant la commissure postérieure, une petite évagination épiphysaire. En prolongement de son bout antérieur, il se trouve une vésicule fermée, 130  $\mu$  de longueur, 130  $\mu$  de hauteur, 170  $\mu$  de largeur. La cavité de cette vésicule est sans aucune communication avec la cavité de l'épiphyse elle-même. La face extérieure s'appuie vers l'ectoderme un peu proéminent. Cette vésicule doit être considérée comme un œil pariétal quoique ses parois soient parfaitement régulières et qu'il n'y ait aucune formation de lentille. La masse principale de l'œil pariétal est située en avant de l'épiphyse, et repose sur la partie postérieure du sac dorsal.

La paraphyse forme de même un sac,  $130 \mu$  de longueur, 130  $\mu$  de largeur, 80  $\mu$  de hauteur. Elle est dirigée vers l'arrière, située au-dessus de la partie antérieure du sac dorsal.

Chez un embryon, 7,5 mm. de longueur, la paraphyse est 240  $\mu$  de longueur, 120  $\mu$  de hauteur et 120  $\mu$  de largeur. Elle a la forme d'un tube à parois lisses, dirigé vers l'arrière. Elle est située à quelque distance de l'ectoderme entre celui-ci et le sac dorsal.

L'épiphyse forme une petite évagination du toit encéphalique apparemment dirigée vers l'arrière. L'œil pariétal se trouve à l'extérieur et un peu en avant de celle-ci; il est 110  $\mu$  de longueur, 110  $\mu$  de hauteur 150  $\mu$  de largeur. Il est séparé de l'ectoderme par une mince couche mésenchymale. Il repose directement sur le sac dorsal, et il semble être en contact avec le bout intérieur de l'épiphyse, sans être séparé de celle-ci par du mésenchyme (sur la préparation, l'œil pariétal est séparé un peu de l'épiphyse causé par rétraction dans la fixation). La cavité de l'œil pariétal est fermée sans aucune communication avec la cavité épiphysaire ou le troisième ventricule. Les parois ont partout la même épaisseur, il n'y a aucune tendance à formation lenticulaire.

Chez un embryon, 8,5 mm. de longueur, la paraphyse est 180  $\mu$  de longueur; sa construction ressemble à celle de la préparation précédente; seulement la paraphyse est munie maintenant de petits récès dans la partie proximale.

Les rapports entre l'épiphyse et l'œil pariétal sont semblables à ceux de la préparation précédente, mais il est difficile d'en juger, puisque la préparation est un peu dilacérée.

Un embryon, 9 mm. de longueur, présente un état un peu modifié. Maintenant l'épiphyse forme un sac fermé qui est relié au toit encéphalique par sa base; elle a des parois assez minces, consistant en cellules cylindriques.

L'œil pariétal est tout à fait séparé de l'épiphyse, à 90  $\mu$  de longueur, 130  $\mu$  de hauteur, 130  $\mu$  de largeur. Il ne présente aucune formation de lentille, et d'une façon générale il est plus irrégulier dans sa construction, surtout dans sa partie postérieure dont la surface présente plusieurs sinuosités.

La paraphyse, de même, est plus irrégulière dans sa construction. Un tube —  $50 \mu$  de diamètre — se prolonge  $130 \mu$  en arrière hors d'un diverticule sacciforme devant le sac dorsal. Mais de la partie proximale de ce tube, sortent de nombreux petits récès allant dans diverses directions.

Chez un embryon, 13,5 mm. de longueur, l'épiphyse a la forme d'un sac aplati, posé en direction sagittale, 130  $\mu$ de longueur, 190  $\mu \times 210 \mu$  hauteur-largeur. La partie proximale est relativement plus large que la partie distale. Les parois, étant moins épaisses que la largeur de la cavité, sont formées d'un épendyme cylindrique aux noyaux sur 3-4 rangs. La cavité est remplie d'une masse fibrillaire, probablement le produit de coagulation d'une substance protéïnique.

L'épiphyse est, dans presque toute sa longueur, séparée du toit diencéphalique par du mésenchyme. Dans une seule coupe on voit que le bout postérieur mince de l'épiphyse est en contact avec le toit encéphalique, sur un point entre la commissure postérieure et la commissure habénulaire.

Contrairement à la préparation précédente, l'œil pariétal se présente bien développé et construit d'une manière très régulière. Sa longueur est 250  $\mu$ , hauteur-largeur 180  $\mu \times$ 140  $\mu$ .

Une partie limitée de la paroi extérieure forme une lentille faiblement prononcée. Cette lentille est dépourvue de pigment; du reste, toute la paroi est divisée en deux couches: la couche intérieure fortement pigmentée, la couche extérieure sans pigment.

L'œil pariétal (fig. 11) est séparé de l'ectoderme par une mince couche de mésenchyme. Sa paroi intérieure est en contact étroit avec la vésicule épiphysaire dont elle n'est pas séparée par du mésenchyme. Cependant, dans cette phase, l'œil pariétal et l'épiphyse sont indépendants l'un de l'autre. Etant donné la rétraction due à la fixation, ils se sont séparés, mais en conservant des surfaces lisses (entourées par une membrane?).

#### Anguis fragilis L.

FRANCOTTE (1887) a examiné des embryons depuis 4 mm. de longueur. L'épiphyse se présente d'abord comme un diverticule creux ayant l'aspect d'un champignon sans stype; le creux communique largement avec la cavité du troisième ventricule.

Le diverticule s'allonge en même temps qu'il se porte en avant. Par sa face supérieure, l'épiphyse est en contact avec l'épiblaste; par sa face inférieure elle repose sur la voûte du thalamencéphale.

Il apparaît en même temps à la limite du cerveau antérieur un autre diverticule d'abord indécis, mais qui ne tarde pas à ressembler quelque peu à la glande pinéale. Ce creux reste largement ouvert; la paroi de cette cavité tue l'ébauche du plexus choroïde du troisième ventricule (en effet c'est la paraphyse qui est décrite ici par FRAN-COTTE). Dans les phases suivantes, la partie libre de l'épiphyse s'épaissit considérablement, et il est possible de

Vidensk. Selsk. Biol. Medd. XII, 3.

distinguer quelles seront les cellules du cristallin et celles qui formeront la rétine.

Sur des embryons un peu plus développés, un étranglement apparaît et sépare bientôt la partie distale différenciée.

L'année suivante, FRANCOTTE donne une description un peu plus détaillée de ces rapports.

BÉRANECK a, de même, en 1887, publié ses recherches sur le développement des organes pariétaux chez l'anguis fragilis. Ses observations sont basées sur des embryons 25-63 mm. de longueur.

Chez les embryons les plus petits, l'œil pariétal est déjà bien développé, quoiqu'il ne contienne pas de pigment. Il est situé au-dessous de l'épiderme, et séparé de celui-ci par un mésoderme très mince. La partie postéroinférieure de l'œil touche le bout distal de l'épiphyse, mais il n'en est pas un prolongement direct. L'auteur donne une description détaillée de l'œil. Il observe une fascicule qui va de l'œil pariétal à la partie antérieure de l'épiphyse, où il se perd — c'est probablement un nerf optique rudimentaire.

Les embryons les plus âgés présentaient une construction semblable en ce qui concerne les organes pariétaux pourtant à un état plus développé. L'épiphyse devint plus anguleuse avec un pied supérieur et un pied inférieur. — Le nerf pariétal a disparu dans les phases plus âgées.

BÉRANECK regarde dans ce travail l'œil pariétal comme le produit de différenciation de l'épiphyse.

STRAHL et MARTIN (1888) ont examiné une série d'embryons assez complète. Chez des embryons, 4,6 mm. de longueur, on observe déjà l'œil pariétal fermé, formant un anneau ovale dont la paroi est construite de même façon que la paroi du système nerveux central. L'épiphyse
située au-dessus de l'œil est beaucoup plus petite que celui-ci. Elle forme une évagination courte du toit encéphalique, étant reliée à l'œil par un large pont.

Dans la phase suivante (6,5 mm.) l'œil est plus grand et présente une lentille et une rétine. L'épiphyse également plus développée possède une cavité qui débouche dans la cavité encéphalique. Dans les phases suivantes les organes sont devenus encore plus grands. Du côté de la rétine un cordon mince se prolonge vers la commissure habénulaire; il s'agit probablement d'un nerf pariétal. — Chez les embryons les plus grands, la rétine de l'œil pariétal est divisée en quatre couches. L'épiphyse est un sac anguleux dont le bout antérieur n'est plus en communication avec l'œil. Toute l'épiphyse est richement pigmentée.

### Recherches personnelles.

Chez un embryon, **35 mm.** de longueur, l'épiphyse consiste en une vésicule distale et une tige.

La vésicule distale est située au-dessous de l'ectoderme, séparée de celui-ci par une mince couche de tissu conjonctif. Elle a la forme d'un tube à parois assez épaisses, non pigmentées. La tige est dirigée vers la partie entre la commissure postérieure et la commissure habénulaire, de sorte qu'elle forme un angle avec le tube distal; ses parois sont lisses.

Le bout antérieur de la vésicule distale de l'épiphyse est en contact avec l'œil pariétal qui est situé, pour sa partie postérieure, au-dessus du bout de l'épiphyse, séparé de celui-ci par une membrane. L'œil pariétal qui a une lentille et une rétine est situé immédiatement au-dessous de l'ectoderme.

La paraphyse a la forme d'un long tube, dirigé vers

l'arrière, situé au-dessus du sac dorsal, formant une rainure dans celui-ci. La partie médiale de la paraphyse est un peu élargie. Son bout postérieur est situé plus en arrière que le récès postérieur du sac dorsal.

Chez un embryon, 45 mm. de longueur, l'épiphyse est toujours en connexion avec le toit encéphalique. Dans sa partie proximale elle forme une tige mince, dirigée vers l'arrière, solide dans sa partie proximale, creuse dans la partie distale. La tige est située sur la face inférieure du récès postérieur du sac dorsal, formant un rainure dans celui-ci. Le tube terminal est court, consistant en un épendyme cylindrique aux noyaux sur 3-4 séries et un protoplasma vers la cavité. Ce tube est situé immédiatement au-dessous du tissu conjonctif du corium. L'œil pariétal est séparé de l'épiphyse par une membrane, séparé de l'ectoderme par une petite couche de tissu conjonctif. Cette couche de tissu conjonctif est intensément colorée. Elle forme une sorte de capsule entourant l'œil pariétal et cette capsule se continue de sorte qu'elle entoure la vésicule distale de l'épiphyse (fig. 12).

Le tissu conjonctif au-dessus de l'œil pariétal est dépourvu de pigment, contrairement au tissu conjonctif avoisinant.

La paraphyse a la forme d'un long tube, situé audessus du sac dorsal et dirigé vers l'arrière. Elle se rapproche de l'épiphyse de sorte que celle-ci est »pressée« vers l'arrière dans la partie où la tige se continue dans le tube distal.

Chez un embryon, 78 mm. de longueur, l'épiphyse est située dans un creux de la paroi cranienne. L'épiderme au-dessus de l'épiphyse est divisé en deux prolongations excavées. Les parois de cette partie sont pigmentées dans

36

la couche intérieure. Le bout distal de l'épiphyse semble être situé tout près de l'œil pariétal.

Celui-ci qui est bien développé avec une lentille et une rétine tristratifiée, présente une pigmentation de la couche intérieure. L'œil pariétal est situé dans un creux de l'os et dans la partie qui se trouve au-dessus de celui-ci, le nombre de cellules est plus petit que dans les parties avoisinantes (fig. 13). L'épiderme qui couvre cette partie du crâne est dépourvu de pigment et sa construction est plus régulière que celle de l'épiderme avoisinant.

La paraphyse est un long tube dont le diagramme a la forme d'une étoile. Elle s'étend en direction vers l'arrière reposant sur une rainure du sac dorsal. Elle s'étend sur une longue distance, au-dessous de l'œil pariétal et se rapproche de l'épiphyse au bout antérieur.

Le nombre de préparations est trop petit pour permettre de tirer des conclusions d'ordre général.

Cependant, il y a un point sur lequel il faut corriger les opinions anciennes. Dans les descriptions de plusieurs auteurs (voir la figure 97 de STUDNIČKA) on a considéré la partie proximale de l'épiphyse comme une formation assez grande, irrégulière et sinueuse. Nous sommes portés à supposer que cette formation est en effet le récès postérieur du sac dorsal dont les parois sont très sinueuses, tandis que la partie proximale de l'épiphyse est représentée par une tige mince et lisse.

### Lacertidae.

Il existe une littérature assez abondante sur le développement embryonnaire des lacertidiens. Nous allons donner ci-après un petit résumé de cette littérature en nous réferant du reste aux œuvres de Studnička, W. Schmidt et Nowikoff.

STRAHL (1884) a démontré que chez les jeunes embryons de lacerta, une partie antérieure de l'épiphyse se trouve placée ainsi au-dessous de la paroi cranienne ce qui lui donne la forme de l'organe de Leydig.

HOFFMANN a décrit en 1886, les organes pariétaux chez quelques embryons d'un lézard. Il a observé une paraphyse à laquelle il ne donne pas ce nom, mais qu'il dénomme simplement »l'évagination antérieure du toit encéphalique«. L'épiphyse se développe dans les débuts, comme une simple évagination. Bientôt une autre évagination se développe du bout antérieur de l'épiphyse primitive. Toutes deux sont formées de cellules cylindriques. La partie antérieure se lace et forme un organe correspondant à celui de Leydig, situé au-dessous de l'épiderme et séparé de celui-ci par une mince couche de mésoblaste. L'épiphyse s'agrandit, forme une vésicule dirigée en arrière du fait que »l'évagination antérieure« se prolonge vers l'arrière et se rapproche alors de l'épiphyse.

BÉRANECK avait trouvé, en 1887, une autre forme de développement chez la lacerta agilis.

Chez les embryons, 3 mm. de longueur, il a observé deux vésicules ayant une entrée commune et bombant le toit encéphalique. Chez les embryons, 4 mm. de longueur, les deux vésicules sont nettement séparées. L'œil pariétal est déjà fermé, tandis que l'épiphyse communique avec la cavité encéphalique. Tous ces deux organes sont situés immédiatement au-dessous de l'ectoderme qu'ils surélèvent un peu.

Chez l'embryon, 6 mm. de longueur, l'épiphyse et l'œil pariétal sont tout à fait séparés, ayant chacun sa membrane; cependant, ils se touchent encore. L'œil seulement est situé sous l'ectoderme, l'épiphyse s'est déjà éloigné considérablement de celui-ci, et elle est fermée maintenant. L'embryon le plus grand, 28 mm. de longueur, présente un œil plus large mais moins haut. Sa rétine ne contient que très peu de pigment. L'épiphyse est encore plus allongée, éloignée de l'œil. L'auteur n'a observé aucun nerf pariétal. Il tire la conclusion suivante: »Das Parietalauge ist infolge einer sekundären Anpassung der Epiphyse entstanden, welche nur bei einzelnen Gruppen von Wirbelthieren eintrat. Es ist ein abgeleitetes, kein primäres Organ«.

STRAHL et MARTIN (1888) trouvent que l'évagination du toit encéphalique se divise en deux parties égales: l'épiphyse et l'œil pariétal. Puis un nerf pariétal se développe. Dans les dernières phases de la vie fétale, on observe une certaine réduction de l'œil pariétal.

OwSJANNIKOW (1888) a examiné un seul embryon de lacerta vivipara, 26 mm. de longueur. Il a observé un œil pariétal avec une lentille et une rétine. L'épiphyse sacciforme est située un peu en arrière de l'œil pariétal, reliée à celui-ci par un vaisseau et quelques fibres de tissu conjonctif. Les cellules de l'épiphyse sont pigmentées dans une certaine partie.

FRANCOTTE (1888) ayant étudié en premier lieu le développement chez l'anguis fragilis ajoute qu'il a trouvé chez la lacerta muralis, une structure de l'épiphyse semblable à celle des orvets dans les moments précoces. Au stade plus avancé l'œil pariétal diffère du même organe chez l'orvet en ce qui concerne le cristallin.

En 1891—93, BÉRANECK polémise contre les recherches de Leydig et de KLINCKOWSTRÖM. Il maintient que les deux évaginations du thalamencéphale chez la lacerta, apparaissent simultanément. Selon les figures de KLINCKOWSTRÖM, l'œil pariétal n'est pas une différenciation de l'extrémité distale de l'épiphyse, mais plutôt un diverticule latéral de celle-ci. Du reste, il pense (ce qui paraît justifié) que le développement des organes pariétaux varie chez les différents sauriens.

Après cette discussion il y eut une intervalle de 15 ans environ dans les recherches du développement embryonnaire des organes pariétaux chez les lacertidiens.

En 1909, WILH. J. SCHMIDT publia une grande série d'examens de ces organes chez les sauriens. Il a entre autres examiné un grand nombre d'embryons de lacerta agilis et de lacerta vivipara. Il a pu confirmer les examens des auteurs précédents, mais il a trouvé, en outre, certaines variations dans le développement qui pourraient contribuer à la solution du problème qui consiste à savoir si l'œil pariétal est une formation indépendante de l'épiphyse (BÉRANECK) ou s'il est une différenciation de la paroi antérieure de l'épiphyse (KLINCKOWSTRÖM). Chez deux embryons du même âge et de la même mère, il a trouvé des variations considérables. Chez l'un l'œil pariétal est tout à fait séparé de l'épiphyse, relié à la commissure habénulaire par un nerf pariétal. Chez l'autre, l'œil pariétal présente une évagination de la partie distale et antérieure de l'épiphyse de sorte que leurs cavités communiquent.

Chez un embryon plus âgé, il trouve également une telle communication entre les cavités. SCHMIDT est plutôt enclin à considérer l'œil pariétal comme s'étant développé secondairement de l'épiphyse.

Enfin Nowikoff en 1910 a donné une description très détaillée du développement embryonnaire des organes pariétaux chez les lacerta agilis, muralis et vivipara.

NOWINOFF a examiné un stade encore plus précoce que les auteurs précédents ont pu le faire, un embryon 3 mm. de longueur, chez lequel on observe deux épaississements du toit encéphalique. Ces épaississements sont causés par le fait que les cellules cubiques sont devenues cylindriques. L'auteur trouve dans ce fait une certaine confirmation des opinions de BÉRANECK. Cependant, les phases suivantes ne confirment pas autant ce point de vue. Chez un embryon, 4 mm. de longueur, on voit l'anlage de l'œil pariétal déjà comme un diverticule sortant de la partie antérieure de l'épiphyse. Pourtant il y a un stade entre ces deux, où il y a une cavité lisse de l'anlage, mais où la face montre une faible séparation entre une partie épiphysaire et une partie antérieure, oculaire.

L'auteur estime que les deux opinions peuvent être soutenues et que les uns et les autres de ces auteurs ont raison puisqu'il y a des variations dans le développement au cours de ces phases précoces.

De plus, l'auteur donne une description très minutieuse du développement des organes dans des phases ultérieures.

### Lacerta viridis Gessn.

SPENCER (1886) et LEVDIG (1891) ont donné des descriptions des organes pariétaux chez des individus adultes. Cependant, le développement embryonnaire ne semble pas avoir été examiné auparavant, et comme les différentes espèces de la même famille semblent pouvoir présenter des variations notoires, nous allons donner une description des examens du matériel de l'Institut Tornblad.

### Recherches personnelles.

L'embryon le plus petit de la collection est 3,8 mm. de longueur, coupé en direction frontale. On voit distinctement l'anlage de l'épiphyse et de l'œil pariétal. L'épiphyse a la forme d'un bouton creux dont la cavité sort de la cavité encéphalique. Les parois de l'épiphyse consistent en un épendyme pluristratifié. L'œil pariétal est à peu près globuliforme, un peu plat, muni d'une cavité qui ne communique pas avec la cavité de l'épiphyse. L'œil pariétal semble reposer dans une fossette de la partie antérieure de l'épiphyse, les deux organes étant séparés par une membrane. L'œil pariétal produit comme une petite perforation de la paroi épiphysaire, de sorte qu'il atteint la cavité de l'épiphyse sur une partie très limitée de sa surface.

Le sac dorsal a un petit récès antérieur et devant celuí-ci on observe une petite paraphyse tubuliforme, un peu sinueuse.

Un embryon, 4 mm. de longueur (peut-être plus jeune que l'embryon précédent) présente l'œil pariétal comme un diverticule sortant de l'épiphyse, de sorte que la cavité de l'œil pariétal débouche dans la cavité épiphysaire. La paroi extérieure de l'œil pariétal est plus épaisse que la paroi intérieure, plus lentiforme; les noyaux sont situés vers la surface et le protoplasma vers la cavité.

Chez cet embryon, la paraphyse présente une singularité, en ce qu'il y a deux paraphyses, une de chaque côté (fig. 14). Les paraphyses sont tubuliformes et dirigées vers la surface.

Chez un embryon, 5 mm. de longueur, la commissure postérieure est bien développée; la commissure habénulaire est à peine ébauchée; entre celles-ci l'épiphyse se présente comme une évagination; de la face antérieure de celle-ci, sort l'œil pariétal dont la cavité communique avec la cavité de l'épiphyse. L'œil pariétal a des parois uniformes, sans formation de lentille. Une paraphyse 240  $\mu$  de longueur, s'étend vers l'arrière, sortant de la partie antérieure du sac dorsal. Elle est située au-dessus du sac dorsal, séparée de celui-ci par une petite couche de mésenchyme. Une couche mésenchymale plus épaisse sépare la paraphyse de l'ectoderme. La paroi de la paraphyse consiste en cellules cylindriques avec noyaux, posés en direction radiale sur un rang, quelquefois sur deux rangs. Le bout distal de la paraphyse est divisé en deux tubes courts.

Un embryon, 5,5 mm. de longueur, présente une épiphyse bien développée. L'œil pariétal se trouve situé sur la face antérieure de l'épiphyse comme un bouton avec une cavité très insignifiante communiquant avec la cavité épiphysaire.

L'œil pariétal semble donc être moins développé que chez les embryons précédents.

La paraphyse est un petit tube légèrement irrégulier et sinueux dans toute son extension. Elle est dirigée obliquement vers l'arrière, de sa racine jusqu'à son bout distal. Elle se rapproche de l'ectoderme, tout en étant séparée de celui-ci par une couche mésenchymale.

Un embryon, 5,7 mm. de longueur (reconstruit) présente l'épiphyse (fig. 16) comme un pivot creux, poiriforme, dirigé vers la surface et incurvé un peu en avant. Cependant, elle est séparée de l'ectoderme par une couche de mésenchyme. De même, elle est séparée tout à fait de l'œil pariétal par une couche de mésenchyme, sans avoir aucun rapport avec celui-ci.

L'œil pariétal (fig. 15) présente une différence marquée entre une partie lenticulaire et une partie rétinale.

La lentille se voûte dans la cavité oculaire qui est fermée et qui se présente dans les coupes sous une forme semilunaire. Les noyaux et le protoplasma semblent être répartis d'une façon assez uniforme dans la lentille. La partie rétinale consiste en cellules cylindriques aux noyaux placés sur plusieures séries.

L'œil pariétal est séparé de l'ectoderme par une couche mince de mésenchyme (dans la microphotographie, la distance est augmentée par le rétrécissement). Il n'y a aucune connexion entre l'œil pariétal et l'épiphyse rsp. le cerveau, ni par tissu conjonctif ni par autre tissu représentant un nerf pariétal.

La paraphyse se présente comme un tube ramifié au bout distal. Un tube terminal court est tordu en arrière, un autre tube terminal plus long est dirigé en avant. Aucun de ces tubes n'atteint l'ectoderme.

Chez un embryon, 8 mm. de longueur, coupé en direction sagittale, on voit parfaitement comment l'épiphyse et l'œil pariétal communiquent. L'épiphyse se présente comme une évagination devant la commissure postérieure, une évagination qui est dirigée un peu vers l'avant.

L'œil pariétal sort de la partie antérieure et distale de l'épiphyse comme une évagination sacciforme. La cavité de l'œil pariétal communique avec celle de l'épiphyse par un canal si mince qu'il n'apparaît que dans la moitié supérieure de la seule coupe dans laquelle on a pu l'observer. Dans la partie profonde de cette coupe on voit une cloison entre les deux cavités, (celle-ci se présente dans la microphotographie (fig. 18) comme une nébulation du canal).

Une mince membrane semble séparer les parois de l'épiphyse des parois de l'œil pariétal. Ces parois présentent la même construction dans les deux organes, consistant en cellules cylindriques à noyaux ovoïdes, posées sur deux rangs en direction radiale.

44

Le bout distal de l'œil pariétal n'atteint pas l'ectoderme, il semble être séparé de celui-ci par une mince couche mésenchymale.

Le sac dorsal est long, faiblement voûté. Un peu devant son bout antérieur, on voit une paraphyse dirigée obliquement en arrière, vers l'ectoderme sans toucher celui-ci (fig. 17).

Il y a lieu de faire remarquer que dans cette phase, l'hypophyse pharyngéenne est dans son premier stade de développement, tandis que la neuro-hypophyse n'apparaît pas encore.

Un embryon, 9 mm. de longueur, coupé en direction frontale se trouve dans une phase de développement beaucoup plus tardive.

L'épiphyse a la forme d'un tube long et mince, dont la partie distale est dilatée. La partie proximale forme une tige sortant de la masse solide qui se trouve entre la commissure postérieure et la commissure habénulaire.

Cette tige se porte vers l'arrière, au-dessous du récès postérieur du sac dorsal. Au bout postérieur de ce sac, l'épiphyse s'incurve en avant, étant située au-dessus du sac dorsal. Cette partie distale de l'épiphyse est, par son bout antérieur, en contact avec l'œil pariétal.

L'épiphyse est creuse dans toute sa longueur, et, contrairement au gongylus, la cavité communique avec la cavité encéphalique en ce que la cavité traverse, comme un petit canal, la masse du toit encéphalique qui est située entre la commissure habénulaire et la commissure postérieure.

Les parois de l'épiphyse consistent en un épendyme cylindrique aux noyaux placés sur 4-5 rangs.

L'œil pariétal qui, par sa partie postérieure, est en con-

tact avec la partie terminale de l'épiphyse, est situé immédiatement au-dessous de l'ectoderme. L'épiphyse et l'œil pariétal sont enveloppés par une capsule commune. L'œil consiste en une partie lenticulaire et une partie rétinale, nettement séparées. La rétine est stratifiée; la couche interne est abondamment pigmentée. La lentille est aplatie à sa surface extérieure, tandis que la surface intérieure est voûtée. Dans la lentille, les noyaux sont distribués d'une manière assez égale dans les cellules, cylindriques — ils ne sont pas accumulés ni vers la surface extérieure, ni vers la surface intérieure.

Il nous a été impossible d'observer un nerf pariétal. Le sac dorsal présente un récès postérieur à parois sinueuses. Comme il a été dit, l'épiphyse entoure ce récès postérieur. Du reste, il faut remarquer que ce récès forme avec la paraphyse, un tube commun avec une cloison entre le récès postérieur et la paraphyse, allant en direction longitudinale.

La paraphyse dont l'origine se trouve devant une commissure aberrante s'étend en arrière, au-dessus de la face supérieure du sac dorsal. A sa racine, la paraphyse s'est éloignée de l'ectoderme, étant séparée de celui-ci par les hémisphères cérébraux qui ont atteint dans cette phase du développement un volume assez grand. Plus en arrière, la paraphyse se rapproche de l'ectoderme et dans sa partie postérieure, distale, où elle est située au-dessous de l'œil pariétal, elle n'est séparée de celui-ci que par une couche de tissu conjonctif très mince.

Un embryon, 10,5 mm. de longueur, (reconstruit) présente une construction semblable.

Un embryon, 13 mm. de longueur, a l'épiphyse située de même au-dessous de l'ectoderme, séparée de celui-ci par une petite couche de mésenchyme. La partie terminale vésiculaire de l'épiphyse consiste en cellules cylindriques dont le protoplasma est le plus abondant vers la cavité qui est fissiforme. Cette cavité est toujours en communication avec la cavité encéphalique.

L'œil pariétal est en contact avec le bout antérieur de l'épiphyse. Il est situé au-dessous de l'ectoderme, séparé de cellui-ci par un peu de mésenchyme et il produit une petite proéminence de l'ectoderme situé au-dessus.

L'œil pariétal semble être plus réduit que dans les phases précédentes. La lentille remplit la cavité de sorte que celle-ci a presque disparu. Le pigment de la rétine est distribué d'une façon plus irrégulière.

Chez un embryon, 45 mm. de longueur, l'épiphyse consiste encore en une vésicule située au-dessous de l'ectoderme, et une tige qui relie cette vésicule au toit encéphalique. L'ectoderme, séparé de l'épiphyse par une mince couche de mésenchyme, forme un petit ébauchement au-dessus de celle-ci.

La vésicule épiphysaire qui est assez grande par comparaison avec les stades précédents, consiste en cellules fusiformes dépourvues de pigment. Les noyaux sont situés vers la surface externe, le protoplasma vers la cavité. Cette cavité se prolonge dans la cavité de la tige, et de plus elle communique avec la cavité cérébrale.

Le bout antérieur de l'épiphyse est en contact avec l'œil pariétal qui est encore plus aplati que chez l'embryon précédent (fig. 19), mais qui est construit, du reste, d'une manière assez régulière. La cavité entre la rétine et la lentille est une fissure, à peu près fermée. La rétine est pigmentée dans sa couche intérieure.

L'ectoderme qui couvre l'œil pariétal a la caractère

d'une »cornea pariétal«. Il consiste en cellules cubiques régulières, et le tissu conjonctif au-dessous de l'épiderme est beaucoup plus régulier dans sa construction que le tissu conjonctif avoisinant.

La paraphyse est un long tube, situé au-dessus du sac dorsal. Son diagramme est étoiliforme. Du reste, la partie postérieure du sac dorsal présente la même construction que chez l'embryon précédent.

Enfin, nous avons examiné un embryon, 63 mm. de longueur.

L'épiphyse consiste toujours en une tige tubuliforme, adhérente à la partie entre les deux commissures, et une vésicule terminale, aplatie, située sous l'épiderme, séparée de celui-ci par une mince couche de tissu conjonctif pigmenté.

Le bout antérieur de l'épiphyse est en contact intime avec le bout postérieur de l'œil pariétal, les deux organes ne semblant être séparés par aucune membrane.

L'œil pariétal très aplati est séparé de l'épiderme par une couche de tissu conjonctif qui n'est pas pigmenté. Dans l'œil pariétal, la lentille est très diminuée, ne formant qu'une petite partie de la paroi extérieure de l'œil. La cavité oculaire est en forme de fissure.

La partie distale de l'épiphyse forme une vésicule très longue, aplatie, située au-dessous de l'épiderme. Sa partie inférieure est pigmentée de sorte que nous avions pensé au début de nos recherches qu'il s'agissait d'un œil pariétal allongé et modifié. Cependant, on peut suivre cette formation tubuliforme sous-cutanée jusqu'à son point de départ entre la commissure habénulaire et la commissure postérieure.

# Résumé.

Le développement des organes pariétaux chez la lacerta viridis peut présenter dans quelques phases (embryons 3,8 mm. et 5,7 mm. dans notre matériel) certaines variations.

Ces variations mises à part, on peut tirer les conclusions suivantes :

L'épiphyse se développe comme une évagination du toit encéphalique, une évagination qui est dirigée en avant. Le bout distal de ce diverticule présente un étranglement de sorte que la partie distale présente une forme oculaire avec une lentille et une partie rétinale. Cette forme est prononcée déjà à un stade où la cavité de la partie oculaire et la partie épiphysaire communiquent encore.

Cependant le canal communiquant diminue de plus en plus et enfin l'œil pariétal est complètement séparé de l'épiphyse essentielle. L'œil pariétal conserve sa forme oculaire, mais il s'aplatit plus que chez le gongylus et sa cavité devient de plus en plus fissiforme. Pendant toute la vie fétale, l'œil, quoique séparé par une mince membrane de l'épiphyse reste en contact avec celle-ci. Seulement chez un embryon (5,7 mm.) l'œil s'est éloigné un peu du bout de l'épiphyse.

L'épiphyse qui se dirige au début en avant, est pressée en arrière dans les phases tardives. C'est le récès postérieur du sac dorsal qui cause cette modification de sa forme et de sa position. L'épiphyse consiste alors en une tige dirigée vers l'arrière et une partie distale tubuliforme dirigée en avant.

Il y a une cavité dans toute l'épiphyse et, chez un embryon 45 mm. de longueur, cette cavité communique encore avec la cavité encéphalique.

Les rapports de ces organes avec l'ectoderme ont un certain intérêt. L'œil pariétal se rapproche de l'ectoderme,

Vidensk. Selsk. Biol. Medd. XII, 3.

mais chez tous les embryons examinés, il est séparé de celui-ci par une mince couche de mésenchyme. L'épiphyse se rapproche également de l'ectoderme et chez quelques embryons (9 mm. et 63 mm.) sa partie distale est située immédiatement au-dessous de l'ectoderme. Chez les autres, elle est séparée de celui-ci par une couche mésenchymale. Nous n'avons observé dans aucune phase de la vie embryonnaire, de nerf pariétal.

L'embryon 3,8 mm. présente une construction extraordinaire. Quoiqu'il en soit dans une phase très précoce, l'œil pariétal est fermé. De plus, il est situé dans une ouverture de l'épiphyse, qu'il ferme comme un bouchon. Nous n'avons pas observé de traits semblables chez d'autres embryons. Mais on peut dire, en général, qu'il y aurait encore grande utilité à approfondir les recherches dans ces phases primitives (voir les observations de Nowikoff) qui semblent présenter des variations appréciables.

La paraphyse se développe comme un diverticule qui se prolonge toujours en arrière. Il se rapproche de l'ectoderme, mais il est généralement séparé de celui-ci par une couche mésenchymale. Il est curieux que chez l'embryon 4 mm. de longueur, on observe deux paraphyses. Du reste, la paraphyse peut être divisée en deux rameaux dans sa partie distale.

En comparaison avec le gongylus ocellatus, l'œil pariétal de la lacerta viridis semble se trouver à un stade plus rudimentaire. Il n'arrive pas à la position indépendante de l'œil pariétal du gongylus.

# Geckonidae.

Nous n'avons pas eu l'occasion de faire des observations sur le développement des organes pariétaux chez des

Geckonides, étant donné que les préparations de l'institut ne sont pas suffisamment bien fixées.

Comme la position biologique des organes pariétaux chez ces animaux présente un certain intérêt, nous allons donner un bref résumé de la littérature à ce sujet.

STEMMLER (1900) a examiné 15 embryons de Géhyra oceanica 3-6 mm. de longueur et 20 embryons de Hémidactylus mabouia, 3-25 mm. de longueur.

Chez les embryons les plus petits de Géhyra, l'épiphyse se développe comme une petite évagination du toit encéphalique. Celle-ci se prolonge et s'incurve en avant. De plus en plus, son bout distal se rapproche de l'ectoderme. La paraphyse se développe un peu plus tard, et les parties distales des deux organes se rapprochent l'une de l'autre.

Dans les phases suivantes, l'épiphyse présente deux parties différentes, une tige et une vésicule terminale. La cavité se ferme et la tige devient solide. La vésicule distale s'incurve de plus en avant, en se rapprochant de l'ectoderme. En même temps, la paraphyse, dirigée en arrière, se prolonge, de sorte que son bout ramifié est alors situé audessous de la partie distale de l'épiphyse. — La tige, aussi bien que la partie distale de l'épiphyse contiennent du pigment dans les phases tardives de la vie embryonnaire.

Chez Hémidactylus mabouia le développement ressemble à celui chez Géhyra. Cependant, il y a certaines différences. L'épiphyse est plus petite et elle se développe plus lentement au début. La vésicule distale n'est pas dirigée en avant mais en arrière. L'épiphyse ne contient aucun pigment.

MELCHERT (1900) a examiné 39 embryons de Platydactylus facetanus Ald. dans les phases de 4,5 mm. de longueur jusqu'à la naissance.

4\*

L'épiphyse débute comme une petite évagination qui se prolonge et s'incurve en avant. L'entrée de la cavité se ferme de plus en plus, de sorte que l'organe forme une vésicule fermée chez les embryons 20 mm. de longueur.

La paraphyse se développe en un long tube, dirigé en arrière, ramifié au bout distal. Celui-ci se rapproche de plus en plus du bout distal de l'épiphyse.

Chez un embryon, 33 mm. de longueur, l'épiphyse consiste en une vésicule terminale et une tige solide adhérant au toit encéphalique.

L'auteur n'a observé en aucune période un œil pariétal.

L'épiphyse semble subir un développement régressif après la naissance. La continuité entre l'épiphyse et le toit encéphalique est tout à fait rompue.

WILH. J. SCHMIDT a examiné quelques embryons de Geckonides; il n'a observé chez ces embryons aucune connexion entre l'épiphyse et le cerveau. La partie proximale de l'épiphyse était située à une distance considérable de la commissure habénulaire et de la commissure postérieure.

# Chamaeleonidae.

Il n'existe dans la littérature aucune description du développement fétal des organes pariétaux chez les caméléons. La littérature sur ces organes chez des adultes n'est pas non plus abondante.

BALDWIN SPENCER donne en 1887 la première description d'un organe pariétal chez le caméléon. Il écrit entre autre: L'organe se trouve chez le caméléon et il reste en connexion avec la partie proximale de l'épiphyse quoiqu'il se trouve dans un stade de développement assez primitif. La structure de la vésicule est assez simple, elle a la forme d'une sphère creuse dont les parois sont comprimées en

direction dorso-ventrale. — La tige pinéale est dirigée en bas et un peu en arrière de la face inférieure de la vésicule.

OWSJANNIKOW donne l'année suivante une description de ce qu'il regarde comme un œil pariétal chez le caméléon; il a trouvé une lentille et une rétine. Cette observation, tout à fait en opposition à celle de Spencer, provient probablement de ce qu'il n'a pas examiné un caméléon, mais quelque autre saurien; OWSJANNIKOW écrit lui-même: Du reste ma préparation est si différente de celle de Spencer que j'avais cru pendant longtemps que j'avais confondu la préparation avec une autre.

Quoiqu'il faille envisager l'éventualité que les organes pariétaux puissent varier dans une certaine mesure chez la même espèce, il semble très probable (comme STUDNIČKA le suppose) qu'OwSJANNIKOW ait effectivement confondu deux préparations. STUDNIČKA a examiné de même quelques caméléons adultes et il arrive au même résultat que SPENCER.

Ramón dans sa description du cerveau des caméléons ne mentionne pas les organes pariétaux.

WILH. J. SCHMIDT décrit l'œil pariétal comme une vésicule un peu aplatie, prolongée en direction sagittale, comprimée en direction dorso-ventrale. Il ne peut constater aucune différenciation en une lentille et une rétine. Du reste il donne une description détaillée de la structure chez chamaeleo pardalis et chamaeleo gracilis. Quant à l'épiphyse, il a trouvé qu'elle s'est détachée de l'encéphale chez chamaeleo gracilis.

TILNEY et WARREN, dans leur monographie de 1919, ne présentent pas de recherches nouvelles, ils citent les anciens auteurs. SHANKLIN, dans sa description du cerveau de chamaeleo vulgaris (1930) ne mentionne pas les organes pariétaux.

Du reste, il ressort de ces examens que les organes pariétaux varient considérablement chez les diverses espèces de caméléons.

Chamaeleo bitaeniatus Fischer.

Recherches personnelles.

Le plus petit embryon examiné a une longueur de 4,5 mm. Il est coupé en direction frontale.

Au point confluent de la commissure postérieure et des ganglions habénulaires fusionnés, l'épiphyse se présente comme une formation oblongue, se dirigeant vers la surface de la tête (fig. 20). Cette formation est creuse dans presque toute son extension, c'est seulement à la racine qu'elle est solide. Elle est plus large en direction frontale qu'en direction sagittale, et elle est faiblement incurvée en avant.

La paroi consiste en un épendyme pluristratifié a cellules munies de noyaux ovoïdes, posés radialement. Les cellules ne sont pas pigmentées. Dans la cavité, de petits cordons protoplasmiques se croisent d'une paroi à l'autre, et dans quelques-uns des cordons on voit des noyaux oblongs, intensément colorés.

En avant des ganglions habénulaires, se présente le sac dorsal, encore très plat, 160  $\mu$  en avant de l'épiphyse la paraphyse, formation tubuliforme, se dirige vers la surface. Elle est droite, non incurvée. La paroi de la paraphyse est encore plus mince que celle de l'épiphyse étant unistratifiée dans la partie distale, pluristratifiée dans la partie proximale. Les parois de la paraphyse sont lisses, ne présentent aucune sinuosité ou proéminence.

Dans deux coupes, on voit qu'il se trouve au-dehors du sac dorsal, une petite masse ronde de cellules avec une cavité centrale et une couche de cellules rondes dans la paroi. Probablement qu'il s'agit d'une petite partie de la paroi du sac qui est affranchie et qui correspond peut-être à ce que l'on a dénommé: organe pinéal accessoire.

Chez un autre embryon, 4,5 mm. de longueur (reconstruit) (fig. 30), l'épiphyse a une longueur de 200  $\mu$ . Elle présente la même forme que l'autre embryon 4,5 mm. de longueur, creuse dans presque toute son extension, solide à la racine.

La paroi consiste en un épendyme pluristratifié dont la plupart des noyaux sont ronds; seuls les noyaux situés vers la cavité sont oblongs. Il n'y a aucune pigmentation des cellules.

Le bout distal de l'épiphyse est entouré par des vaisseaux. Il ne se trouve pas de cordons protoplasmiques dans la cavité. La paraphyse est un tube droit,  $350 \mu$  de longueur, avec des parois minces.

L'embryon suivant est 5 mm. de longueur (reconstruit), coupé en direction sagittale.

Probablement qu'il est plus jeune que les embryons précédents.

La construction de l'épiphyse ressemble à celle des préparations décrites auparavant. Seulement la racine se présente d'une façon plus distincte. Comme on l'observe dans la microphotographie (fig. 21) il y a au point confluent de la commissure postérieure et des ganglions habénulaires, une petite fossette dans la surface ventriculaire, une excavation qui se dirige vers la racine de l'épiphyse. Dans cette racine, il se trouve une petite cavité isolée, séparée de la cavité ventriculaire aussi bien que de la cavité de l'épiphyse. Au fond de la cavité du tube, une petite masse de cellules saillissent dans la cavité. L'épiphyse est incurvée en avant et elle se rapproche de l'ectoderme dont elle est séparée par une petite couche mésenchymale. Les parois sont pluristratifiées, mais la stratification n'est pas distincte. Les cellules ne sont pas pigmentées. Devant les ganglions habénulaires, le sac dorsal est faiblement voûté, et en avant de celui-ci, la paraphyse est dirigée vers l'ectoderme, dont elle est séparée par une mince couche de mésenchyme. La paraphyse est un peu incurvée dans son bout distal; par ailleurs, elle est droite, creuse dans toute sa longueur, consistant en une épendyme, unistratifié dans sa partie distale.

Le mésenchyme qui est situé au dehors de l'épiphyse et de la paraphyse ne présente aucune particularité dans cette phase du développement.

Un embryon, 5,5 mm. de longueur, ainsi qu'un embryon 7 mm. de longueur (reconstruit, fig. 31) ne présentent pas de modifications considérables des phases précédentes.

Un embryon, 8,5 mm. de longueur, coupé en direction sagittale présente des modifications plus marquées.

L'épiphyse de cet embryon est une vésicule allongée, dirigée en avant au-dessus de l'ectoderme, séparée de celuici par une mince couche de mésenchyme. Le bout antérieur est un peu plus gros que le bout postérieur. La vésicule forme maintenant un angle; elle consiste en une partie plus large située au-dessous de l'ectoderme en direction sagittale, et une tige plus mince dirigée vers la partie entre les ganglions habénulaires et la commissure postérieure.

La paroi est divisée en deux couches. La couche externe consiste en cellules à noyaux ronds. La couche interne, un peu plus épaisse est munie de noyaux oblongs, situés en direction radiaire. Le protoplasma de la couche interne est rempli de nombreuses petites granules de pigment. Le lumen de l'épiphyse est traversé par des filaments protoplasmiques. Une fibre, un peu plus épaisse est située dans la partie centrale, s'étend sur tout l'axe longitudinal de la vésicule. Cette fibre centrale possède un nombre de noyaux oblongs, intensément colorés. Devant les ganglions habénulaires se trouve le sac dorsal, assez volumineux. A sa terminaison antérieure, une paraphyse est dirigée vers l'ectoderme.

Chez un embryon, 10 mm. de longueur, coupé en direction sagittale, les organes pariétaux sont encore plus développés. La tige de l'épiphyse est solide dès son origine. C'est seulement dans la partie plus proximale qu'il y a de petites cavités centrales isolées (fig. 22). La paroi de la partie distale de la vésicule pariétale présente une stratification moins distincte, mais une pigmentation plus marquée que chez les embryons précédents. Dans la cavité il se trouve un cordon central, fixé à la paroi par de minces filaments protoplasmiques. La paraphyse (fig. 23) ressemble à celle de l'embryon 8,5 mm. de longueur. L'épiphyse aussi bien que la paraphyse, sont entourées par de nombreux vaisseaux.

Chez un embryon, 14 mm. de longueur, l'épiphyse (fig. 24) est séparée du toit encéphalique. Un cordon très mince seulement relie le bout postérieur de l'épiphyse à la partie située entre les ganglions habénulaires et la commissure postérieure. La masse capitale de l'épiphyse est située au-dessous de l'ectoderme. La tige qui forme un angle de 90° environ avec la partie capitale de l'épiphyse est maintenant très courte. Une petite partie de la cavité se prolonge encore dans la tige. Les cellules de la partie antérieure de l'épiphyse présentent une pigmentation, mais aucune stratification typique.

La paraphyse est un tube long, mince, dirigé vers l'ectoderme. Son bout distal est en contact avec le bout distal de l'épiphyse. Le sac dorsal est assez profond, ses parois sont minces et sinueuses. On observe dans la partie située entre le sac dorsal et la paraphyse, le myélospongium de la commissure aberrante.

L'épiphyse est située au-dessous de l'ectoderme dans presque toute sa longueur; la tige est très courte. La paroi de l'épiphyse est légèrement stratifiée, les cellules sont pigmentées pour une certaine partie. Un cordon central, muni de nombreux noyaux, est situé dans la cavité.

Dans cette phase, la paraphyse est très réduite, représentée seulement par un tube court devant le sac dorsal. Elle touche à peu près à la partie antérieure de l'épiphyse, de la même manière que chez l'embryon 14 mm. de longueur.

Les parois du sac dorsal sont très sinueuses, présentant les premiers stades de développement de plexus choroïde, sortant des parois.

Chez un embryon, 22 mm. de longueur, les organes pariétaux sont encore plus développés que chez le fétus précédent. L'épiphyse conserve toujours un certain contact avec l'ectoderme, dont elle est séparée par une mince couche de mésenchyme. Elle présente un lumen, relativement plus étroit que chez les embryons précédents. Les parois sont plus épaisses, leur stratification plus marquée. La couche extérieure qui est la plus mince, possède des noyaux ronds. La couche interne a des noyaux à peu près en forme de bâtonnets et un protoplasma richement pigmenté dans la partie avoisinant la cavité. La fibre centrale est bien développée et reliée aux parois par de nombreuses fibrilles protoplasmiques très fines.

La tige de l'épiphyse est courte, dépourvue de pigment. Il n'y a aucune connexion entre l'épiphyse et le toit encéphalique. La partie entre les ganglions habénulaires et la commissure postérieure présente une petite proéminence filiforme, qui est probablement les restes de la racine de l'épiphyse.

La paraphyse est un peu pliée dans sa partie proximale. Ses parois consistent en un épendyme à peu près cubique, avec les noyaux sur 1-2 séries.

Un embryon 24 mm. de longueur (reconstruit, fig. 32), présente le même aspect (fig. 25—26), seulement on observe entre la tige de l'épiphyse et la partie entre les ganglions habénulaires et la commissure habénulaire une connexion par de minces fibres de tissu conjonctif.

Le plus grand des embryons examinés est 35 mm. de longueur (reconstruit), coupé en direction frontale. L'épiphyse se trouve maintenant à une assez grande distance des ganglions habénulaires et, de plus, elle est séparée de ceux-ci par les hémisphères cérébraux qui sont bien développés dans cette phase. Elle se trouve maintenant audessous de l'ectoderme, séparée de celui-ci par une couche de mésenchyme, et elle n'a aucune connexion avec le cerveau.

L'épiphyse qui est dans ce stade 670  $\mu$  de longueur, a la forme d'un sac oblong, excavé dans toute sa longueur. La partie postérieure forme une tige qui est également excavée; sa cavité forme une continuation de celle de la partie distale de l'épiphyse qui, du reste, est assez étroite. Les parois de l'épiphyse consistent en deux couches dont l'interne est pigmentée. On voit une fibre centrale, s'étendant à travers toute la cavité épiphysaire. La paraphyse est très réduite, ainsi que chez l'embryon 22 mm. de longueur. Elle est un petit diverticule devant le sac dorsal. Celui-ci est maintenant rempli de plexus choroïde.

Enfin nous avons examiné deux exemplaires adultes (femelles) de chamaeleo bitaeniatus (reconstruit, fig. 33). La région pariétale a été coupée en direction frontale chez un des exemplaires, en direction sagittale chez l'autre. Nous avons fait une reconstruction de celui-ci.

L'épiphyse forme un sac fermé (fig. 27—28), situé dans la partie sagittale médiane ainsi que chez les embryons. Sa forme se rapproche un peu de celle d'une poire aplatie. La partie plus grosse est située en arrière et en bas. La longueur de l'épiphyse est 1,4 mm., la largeur 0,6 mm. et la hauteur varie de 0,2 à 0,4 mm.

L'organe est excavé dans toute sa longueur. Dans la partie antérieure, les parois de la cavité sont lisses, tandis qu'elles sont sinueuses dans la partie postérieure. La cavité est remplie par des détritus, mais on n'observe aucune fibre centrale.

Les parois de l'épiphyse sont divisées en deux couches, dont l'interne est intensément pigmentée, tandis que la couche externe ne présente qu'une pigmentation pauvre. Du reste, le tissu conjonctif qui entoure l'épiphyse présente de même une pigmentation, mais pas aussi prononcée que la couche intérieure de l'épiphyse.

Il n'y a aucune trace de nerf pariétal et aucune connexion visible entre l'épiphyse et le toit encéphalique. L'organe épiphysaire est représenté seulement par le sac décrit plus haut. Il ne se trouve aucune formation épiphysaire proximalement à celui-ci.

La difficulté de couper ces tissus dissemblables (quoique décalcinés) est causée de ce que le sac dorsal et la paraphyse

sont un peu dilacérés. C'est pourquoi il est difficile de déterminer d'une façon précise la construction de ces organes. Cependant, les préparations laissent l'impression suivante: Le sac dorsal et la paraphyse sont réduits encore plus que chez l'embryon 35 mm. de longueur. Spécialement ils sont comprimés en direction sagittale. Dans la partie qui est située devant les ganglions habénulaires, un fascicule de sacs pliés, à peu près tubuliformes, est dirigé du côté du toit diencéphalique vers l'épiphyse, de sorte que le bout distal de la paraphyse réduite est en contact intime avec celle-ci. Ces deux organes sont séparés par une mince couche de tissu conjonctif. Les parois de la paraphyse et du sac dorsal sont minces, et elles sont pigmentées de même que le tissu méningéal avoisiné.

Nous avons décrit, dans ce qui précède, les organes pariétaux eux-mêmes. Cependant, il faut mentionner quelques traits, caractéristiques pour les tissus qui couvrent ces organes: la peau et la paroi cranienne.

Dans les stades les plus précoces de la vie fétale, l'ectoderme et le mésenchyme sous-cutané qui couvrent les organes pariétaux ne sont guère différents des intéguments de l'autre partie de la tête. Dans les phases dernières de la vie fétale une épine cartilagineuse se développe du côté de l'os occipital. Elle se pousse en avant au-dessus du diencéphale, de sorte que l'épiphyse est couverte par cette épine cartilagineuse.

Chez l'embryon le plus grand, 35 mm. de longueur, la couche intérieure de l'épiderme est remplie avec des cellules pigmentaires, et cette pigmentation n'est pas diminuée au-dessus de l'épiphyse. Par conséquent, il ne semble y avoir aucune »plaque transparente« dans la peau qui couvre l'épiphyse. Chez chamaeleo bitaeniatus adulte, aucun trou pariétal ne s'observe dans la paroi cranienne. L'épiphyse est située au-dessous de la face intérieure du crâne (fig. 28). Il se trouve dans la substance osseuse les restes de l'épine cartilagineuse (fig. 27).

Afin d'établir une comparaison entre différentes espèces, nous avons examiné la région pariétale d'un chamaeleo vulgaris adulte, coupée en direction sagittale (fig. 29).

Les préparations de cette espèce présentent une différence très importante en comparaison avec celles du chamaeleo bitaeniatus. Nos recherches ont confirmé celles de SPENCER, W. SCHMIDT et BOVERI en ce qui concerne le fait qu'OWSJAN-NIKOW a sans doute confondu ses préparations de chamaeleo avec celles d'un autre reptile.

Dans le crâne du chamaeleo vulgaris adulte, il se trouve un foramen pariétal très distinct (fig. 29), et l'épiphyse est, pour la plus grande partie, située dans ce trou du crâne.

Du reste, l'épiphyse est simplement sacciforme. Elle ne présente pas la moindre différenciation en une lentille et une rétine.

## Résumé.

Quoique nous n'ayons pas observé les premières phases du développement il ne semble pas y avoir de doute qu'à l'origine l'épiphyse est développée comme un diverticule du toit encéphalique. Ce diverticule se ferme bientôt dans son embouchure vers la cavité encéphalique, et il forme alors un sac légèrement incurvé en avant. Dans les phases suivantes, l'épiphyse s'incurve de plus en plus en avant, formant un long tube arciforme qui n'est rattaché au toit encéphalique que par une toute petite tige solide. Dans les phases tardives, l'épiphyse est tout à fait détachée du toit diencéphalique, rattachée à celui-ci seulement par un cordon mince de tissu conjonctif. La partie distale de l'épiphyse devient plus grosse et plus irrégulière dans sa forme. Chez le chamaeleo bitaeniatus adulte, on ne trouve aucune Ȏpiphyse proximale«. La formation épiphysaire s'est modifiée en un sac aplati, sinueux et irrégulier dans la partie originairement proximale, plus plat et plus lis dans sa partie distale. Cette épiphyse est située au-dessous de la paroi cranienne, formant ici une lame cartilagineuse.

Dans les phases tardives de la vie embryonnaire, il se trouve, à l'intérieur de la cavité épiphysaire, un cordon filamenteux avec de nombreux noyaux.

Déjà dans les phases fétales assez précoces et également chez l'adulte, cette vésicule épiphysaire est richement pigmentée.

La paraphyse est développée en un tube qui s'allonge et qui se met à un certain stade en contact avec une partie de l'épiphyse qui est située un peu en arrière de son bout distal. Dans les phases suivantes, la paraphyse semble être réduite et ses parois deviennent très sinueuses.

Il faut remarquer que le chamaeleo bitaeniatus et le chamaeleo vulgaris présentent une différence remarquable en ce qui concerne un foramen pariétal: chez chamaeleo vulgaris la formation épiphysaire est située dans un trou pariétal. Chez chamaeleo bitaeniatus le foramen n'existe pas, la formation épiphysaire est située au-dessus de la paroi cranienne.

# Chelonia.

Les descriptions du développement embryonnaire des organes pariétaux chez les tortues sont assez rares.

HOFFMANN (1886) est le premier qui ait examiné les organes pariétaux chez un embryon d'une tortue (dans une phase avancée). Celui-ci présente plusieurs évaginations du toit encéphalique. La plus postérieure parmi celles-ci représente l'épiphyse qui est un diverticule ne différent pas beaucoup des autres évaginations.

HUMPHREY (1894) a fait des recherches sur quelques embryons dans des phases avancées. Il n'a observé aucun œil pariétal. L'épiphyse prend son origine derrière la supracommissure et elle est dirigée en avant. Elle a la forme d'un sac, relié au diencéphale par une mince tige et incurvé en avant, au-dessus du sac dorsal. Les parois consistent en cellules cylindriques. Devant le sac dorsal, il se trouve une paraphyse à parois consistant en cellules cubiques.

VOELTZKOW (1902) est le seul auteur qui ait donné des recherches détaillées, chez chélone imbricata.

Il a observé qu'un embryon chez lequel les extrémités sont encore en forme de liste, ne présente aucune ébauche de l'épiphyse, ni de la paraphyse. Chez un embryon, un peu plus âgé, l'épiphyse aussi bien que la paraphyse sont ébauchées. Un embryon, 15 jours après la ponte des œufs présente une épiphyse tubuliforme, dirigée un peu en avant, se rapprochant de l'ectoderme. La paraphyse est un tube à parois plus minces, dirigé vers l'arrière, se rapprochant de l'ectoderme. Chez des embryons un mois après la ponte des œufs, et chez des embryons encore plus âgés, l'épiphyse s'est agrandie. Elle forme un long tube à cavité étroite, dirigée en avant, reposant sur le sac dorsal. La paraphyse est un sac plus volumineux, dirigé en arrière, dont les parois sont sinueuses. Dans les phases ultérieures, l'épiphyse s'est détachée du toit encéphalique, et forme un sac fermé à parois un peu sinueuses, reposant sur le sac dorsal. La paraphyse est un sac à parois minces, très plissées, incurvé un peu en arrière.

Chelydra serpentina Gray.

Recherches personnelles.

Chez un embryon, 1,8 mm. de longueur, le tube médullaire n'est pas encore fermé.

Un embryon, 4 mm. de longueur, présente une épiphyse bien développée. Elle est située devant la commissure postérieure, et elle a la forme d'un sac un peu étroit dans sa base aussi bien que dans la partie distale. Elle s'élève à 90  $\mu$  du toit encéphalique. En direction sagittale elle est 80  $\mu$ , sa largeur est 80  $\mu$  à la base, 120  $\mu$ , à la partie la plus large. La partie distale est située immédiatement audessous de l'ectoderme.

Le sac dorsal qui est assez plat, se trouve sur une longueur de 100  $\mu$  devant l'épiphyse. Il est plus étroit dans sa partie antérieure où il forme un petit récès antérieur. La paraphyse, cependant, n'est pas encore ébauchée.

Un embryon, 5 mm. de longueur, présente une épiphyse un peu moins développée; c'est une évagination du toit encéphalique, 50  $\mu$  de longueur. De l'autre côté, cet embryon présente une petite paraphyse tubuliforme.

De plus, l'embryon présente une petite formation singulière. Au niveau des yeux et des organes olfactifs entre l'épiphyse et la paraphyse, il y a une petite masse globulaire munie d'une cavité fermée. Cette formation est située immédiatement au-dessous de l'ectoderme avec lequel elle est en contact intime. Mais elle ne semble pas prendre son origine dans l'ectoderme. Elle est située un peu du côté du plan sagittal médian il n'y a aucune formation correspondante de l'autre côté. Les parois consistent en un épendyme, dont les cellules sont placées sur plusieurs rangs. Le diamètre de cette formation est de 60  $\mu$ .

Il est difficile de déterminer cette formation. Il y a Vidensk. Selsk. Biol. Medd. XII, 3. 5 quelques traits dans la position de l'organe et dans sa forme qui pourraient rappeler un œil pariétal rudimentaire. Gependant, il n'est pas probable qu'il s'agisse d'une telle formation. Elle est située trop loin de l'épiphyse et elle ne présente aucune connexion avec celle-ci. Il semble plus probable que ce soit une sorte de déformation transitoire. Dans les phases suivantes, on n'observe aucune formation de ce genre.

Chez un embryon, 5,5 mm. de longueur, les organes pariétaux sont de même peu développés. La paraphyse n'est pas distincte et l'épiphyse se présente comme un petit diverticule simple sortant du toit encéphalique.

Par contre, un embryon, 6,5 mm. de longueur (reconstruit), présente les organes pariétaux bien développés.

Il est un peu difficile de juger des rapports de l'épiphyse, puisque dans cette préparation, elle est arrachée du toit encéphalique mais sans doute elle est dirigée vers l'arrière. Elle semble avoir la forme d'un sac à parois minces consistant en un épendyme avec noyaux sur deux séries. Le sac est relié au toit encéphalique par une tige dont la cavité est plus petite et les parois sont plus épaisses que celles du sac. La cavité de l'épiphyse communique avec la cavité encéphalique.

Le sac dorsal présente un petit récès antérieur.

La paraphyse a la forme d'un petit tube incurvé en avant. Sa partie distale qui est ramifiée, est située audessous de l'ectoderme. Ses parois consistent en un épendyme unistratifié dont les noyaux ovoïdes sont disposés en direction radiale.

Chez un embryon, 8,5 mm. de longueur (reconstruit), l'épiphyse est bien développée, formant un pivot dirigé en avant. Sa partie distale est plus large que la partie proximale,

ayant une grande cavité, tandis que la partie proximale est solide.

A partir de cette phase, la cavité de l'épiphyse a perdusa communication avec la cavité encéphalique.

La paroi présente, dans la partie distale, une épaisseur double à celle du diamètre de la cavité. Les noyaux, distribués sur 1—2 rangs, sont situés dans la partie extérieure, tandis que le protoplasma se trouve plus abondant vers la cavité. L'épiphyse est séparée de l'ectoderme par une couche de tissu conjonctif, un peu plus mince que l'épiphyse elle-même.

La paraphyse forme un petit tube à parois minces.

Un autre embryon, 8,5 mm. de longueur, coupé en direction sagittale, a une construction semblable.

Chez un embryon, 9 mm. de longueur, les dimensions sont beaucoup plus grandes.

L'épiphyse consiste maintenant en une tige creuse adhérant à la partie située entre la commissure postérieure et la commissure habénulaire et un sac (»vésicule terminale«) à parois minces. La tige est dirigée vers l'ectoderme, s'incurvant un peu en arrière, tandis que la vésicule distale est dirigée en avant, reposant sur le récès postérieur (assez grand) du sac dorsal.

Les parois de l'épiphyse consistent en un épendyme cylindrique pluristratifié à noyaux ovoïdes situés en direction radiale sur 3—4 rangs; le protoplasma est assez parcimonieux.

La paraphyse est un petit tube à parois minces, dirigé vers l'arrière, courant parallèlement avec la surface encéphalique. Sa longueur est 270  $\mu$ , la largeur 100  $\mu$ , la hauteur 70  $\mu$ . Les parois consistent en un épendyme cubique dont les noyaux sont situés près de la cavité.

5\*

Un embryon, 10 mm. de longueur, coupé en direction sagittale, présente une construction semblable. Cependant, il y a lieu de signaler un trait caractéristique. L'épiphyse semble être pressée vers l'arrière par le récès postérieur du sac dorsal, de sorte que la plus grande partie de sa masse repose sur la commissure postérieure. La partie proximale de la tige est encore reliée à la partie entre les deux commissures, mais elle est très réduite, de sorte qu'il est difficile de la distinguer du tissu conjonctif environnant. Étant donné cette situation, l'épiphyse paraît partir du milieu de la commissure postérieure bien que ce ne soit pas le cas. Ce fait trompeur a un certain intérêt en raison de son analogie avec la partie de l'œil pariétal chez certains sauriens où il semble se développer de la commissure habénulaire quoiqu'il ait son origine dans l'épiphyse.

Un embryon, **11 mm.** de longueur, coupé en direction frontale présente une construction semblable.

Chez un embryon, 11,3 mm. de longueur, coupé en direction frontale, l'épiphyse consiste toujours en une vésicule terminale plus grande et une tige proximale plus mince. Les cavités de la vésicule et de la tige sont séparées. La vésicule est située au-dessous de l'ectoderme, mais séparée de celui-ci par une couche mésenchymale de la même épaisseur que celle de la vésicule.

Cette vésicule terminale a une longueur (dimension sagittale) de 110  $\mu$ ; sa largeur est 260  $\mu$ , sa hauteur 100  $\mu$ .

La tige est 140  $\mu$  de longueur, son diamètre 100—140  $\mu$ ; son lumen est relativement petit.

Les parois de la vésicule terminale ont les noyaux arrondis sur 3-4 séries. Le protoplasma est assez rare.

La paraphyse se présente comme un long tube,  $480 \mu$ de longueur,  $90 \mu$  en diamètre. Maintenant ce tube est

situé dans une fissure du sac dorsal, éloigné de l'épiderme en ce que les hémisphères du cerveau sont poussés en avant au-dessus de la paraphyse.

Dans toute la partie distale, le tube paraphysaire a des parois lisses; c'est seulement à l'embouchure, où la cavité est plus étroite, qu'un nombre de récès et de sinuosités sortent de la paroi.

La paraphyse a son bout postérieur (distal) au-dessus de la commissure habénulaire, mais elle est séparée de celle-ci par le récès postérieur du sac dorsal, qui est maintenant assez profond.

Un embryon, 17 mm. de longueur, coupé en direction sagittale, présente ainsi que les préparations précédentes, une épiphyse qui consiste en une tige et une vésicule terminale.

Toutes les deux sont creuses et les cavités semblent communiquer par un canal très étroit. Mais les cavités ne communiquent pas avec la cavité encéphalique.

L'épiphyse (fig. 34) s'incurve en avant, reposant sur le sac dorsal assez grand, dont le plancher possède maintenant de nombreux vili chorioïdéaux.

Les parois de la vésicule terminale ont la même épaisseur environ que la cavité qui est devenue fissiforme. Les parois sont uniformes dans leur construction, consistant en cellules dont les noyaux sont arrondis, et en un protoplasma rare, dépourvu de pigment.

La paraphyse est un long tube, dont les parois sont plissées et sinueuses. Son bout postérieur, distal n'est que très peu éloigné du bout antérieur, distal, de l'épiphyse. Les parois consistent en un épendyme cubique, différent de l'épendyme du sac dorsal et du plexus choroïde (fig. 34). Les cellules de la paraphyse sont pauvres en protoplasma, les noyaux sont colorés intensément. Un embryon, 20 mm. de longueur, a été coupé occasionellement de façon à ce que les coupes ont touché les bouts de l'épiphyse, aussi bien que la paraphyse (fig. 35).

La tige épiphysaire et la paraphyse se présentent coupées transversalement sur les deux côtés du sac dorsal. Du reste, la construction n'est pas très différente de celle de la préparation précédente. La cavité est séparée de la cavité diencéphalique, mais la tige adhère toujours à la partie entre les deux commissures.

L'embryon le plus grand, 26 mm. de longueur présente la construction suivante.

La tige épiphysaire est toujours reliée au cerveau et sa masse cellulaire présente une transition égale avec l'organe sous-commissural qui maintenant est bien développé. La cavité de la tige, séparée de la cavité encéphalique, communique toujours avec la cavité de la vésicule terminale. Cette vésicule s'incurve en avant de sorte que toute l'épiphyse repose sur la partie postérieure du sac dorsal. Elle est éloignée de l'ectoderme. L'épiphyse forme un sac large et bas dont les parois consistent en cellules pauvres en protoplasma et munies de novaux ronds sur 4-5 rangs.

Le sac dorsal est 250  $\mu$  de longueur, 300  $\mu$  de largeur.

La paraphyse est un tube dirigé vers l'arrière, reposant sur le sac dorsal. Son bout distal, postérieur, atteint à peu près le bout antérieur distal de l'épiphyse. Les parois de la paraphyse sont sinueuses et plissées. Le bout distal de l'organe est ramifié, divisé en petits récès.

. Toute la paraphyse est construite en un épendyme cubique, pauvre en protoplasma.
# chrysemys picta, man a ball of standard the and a

Recherches personelles.

Chez l'embryon le plus petit, 4 mm. de longueur (reconstruit), l'épiphyse et la paraphyse sont légèrement ébauchées.

L'épiphyse forme une petite proéminence en forme de bouton dans la région pariétale. La cavité encéphalique émet une petite prolongation dans l'épiphyse.

Le sac dorsal est situé immédiatement devant l'épiphyse, il êst 70  $\mu$  de longueur. Devant le bout antérieur du sac dorsal, la paraphyse se présente comme un petit diverticule.

Dans cette phase du développement, les yeux (latéraux) sont bien prononcés, ayant un bulbe  $250 \mu$  en diamètre. La lentille a pénétré à l'intérieur du bulbe. L'hypophyse pharyngéen est tendue vers la neurohypophyse, mais celle-ci n'est que faiblement ébauchée.

Chez un embryon, 4,5 mm. de longueur (reconstruit) les organes sont un peu plus développés. Trois coupes de la préparation, sur lesquelles devraient se trouver l'origine de l'épiphyse sont déchirées, mais on peut, cependant, reconnaître l'épiphyse comme une proéminence sacciforme, dirigée en avant.

La paraphyse se trouve 200  $\mu$  devant l'épiphyse; c'est un tube court qui s'incurve un peu en arrière.

Les préparations d'un embryon, 5 mm. de longueur, ne sont pas tout à fait bien fixées, mais on peut reconnaître leurs contours et leurs dimensions.

L'épiphyse s'est allongée. L'embouchure de la cavité est assez étroite, mais la cavité s'élargit en avant.

Le sac dorsal a une longueur de 250  $\mu$  et la paraphyse prend son origine devant celui-ci. Elle est d'une formation sacciforme, dirigée vers l'arrière.

Dans cette phase du développement, l'épiphyse et la paraphyse se ressemblent pour la forme et les dimensions, et elles sont tournées l'une vers l'autre.

Chez un embryon, 6 mm. de longueur, l'épiphyse a la forme d'un sac aplati. L'entrée de la cavité est très étroite, 10  $\mu$  seulement, tandis que la cavité est 80  $\mu$  dans la partie la plus large.

Le sac épiphysaire est situé dans toute sa longueur immédiatement au-dessus du toit encéphalique, relié à celui-ci par la racine seulement. Il est situé, de même immédiatement au-dessous de l'ectoderme, séparé de celui-ci par une couche mésenchymale très mince (fig. 36).

Les parois de l'épiphyse sont tout à fait lisses. Il n'y a pas de détritus, ni de cellules dans la cavité. Les parois consistent en cellules à noyaux arrondis, dont le contenu de chromatine correspond à celui des autres noyaux du toit encéphalique. Les noyaux sont distribués, d'une facon irrégulière, sur 2-3 rangs. On observe, surtout dans les couches internes, beaucoup de figures mitotiques. Les cellules ne contiennent aucun pigment; on ne voit pas non plus des cilies vers la cavité.

Un embryon, 6,5 mm. de longueur, est d'une construction un peu modifiée.

L'épiphyse est un peu éloignée du toit encéphalique, séparée de celui-ci par une mince couche de mésenchyme. Elle est en outre, séparée de l'ectoderme.

La partie proximale de l'épiphyse forme une tige assez mince; dans celle-ci, il se trouve une petite cavité fermée, sans connexion avec la cavité encéphalique, ni avec la cavité de la partie distale de l'épiphyse. Cette partie distale est plus aplatie que dans la phase précédente. On observe, dans deux coupes, une petite excroissance en forme de bouton. Du reste, la paroi présente une construction peu différente de celle des embryons précédents.

Il y a une certaine quantité de vaisseaux autour de l'épiphyse. Le sac dorsal a une longueur de  $360 \mu$ . Sa partie antérieure forme un récès antérieur.

La paraphyse, dirigée vers l'arrière, forme un pivot creux, divisé dans sa partie distale (fig. 37). Elle est plus éloignée de l'ectoderme que l'épiphyse. Les parois consistent en cellules, dont les noyaux sont oblongs, posés en direction radiale. Elles semblent être unistratifiées, mais les noyaux sont déplacés, de sorte que l'épendyme a un aspect presque bistratifié. Le contenu de cromatine correspond à celui de l'épiphyse. Le nombre de mitoses est beaucoup plus petit que dans l'épiphyse.

Chez un embryon, 7 mm. de longueur, la tige de l'épiphyse est plus large que chez l'embryon précédent; sa cavité (séparée de la cavité encéphalique) communique avec celle de la partie distale. Il n'y a pas de boutons latéraux.

L'épiphyse est située très près du sac dorsal, séparée de celui-ci par une mince couche de mésenchyme. Sa distance de l'ectoderme est plus forte que celle du sac dorsal.

Celui-ci consiste en un épendyme cubique, et il se termine en avant en un récès antérieur, 70  $\mu$  de profondeur.

La paraphyse forme toujours un tube dirigé vers l'arrière. Ses parois sont légèrement sinueuses.

Un autre embryon, 7 mm. de longueur, présente une épiphyse, semblable à celle du premier embryon 7 mm. de longueur. Seulement celle-ci est munie d'une petite excroissance en bouton, dans laquelle il se trouve une petite cavité fermée. La paraphyse, dont le bout distal est incurvé un peu en avant, possède un petit diverticule.

### 74 .... Nr. 3. Knud H. KRABBE: ....

Un embryon, 9 mm. de longueur (reconstruit, fig. 40) donne ce qui suit:

La connexion de l'épiphyse avec le cerveau est moins marquée que dans les phases précédentes. Dans celles-ci on avait observé, entre la commissure postérieure et la commissure habénulaire, un petit récès, résidu de la communication entre la cavité encéphalique et la cavité de l'épiphyse. Chez l'embryon de 9 mm., cette communication avait à peu près disparu. Dans les parties latérales, les deux commissures sont tout à fait fusionnées. Dans la partie centrale seule, un petit cordon de cellules à noyaux ronds pressés sortent de l'épiphyse.

Celle-ci est excavée dans toute son extension. Sa partie postérieure s'étend vers l'arrière au-dessous de la partie antérieure de la commissure postérieure. En avant de celle-ci, l'épiphyse est située au-dessus de la commissure habénulaire, puis un petit récès se dirige en arrière du sac dorsal, entre l'épiphyse et la commissure habénulaire. Dans la partie antérieure, l'épiphyse est située au-dessus du sac dorsal, séparée de celui-ci par une mince couche de mésenchyme. Sur les parties latérales, il y a un groupe de vaisseaux.

Les parois sont un peu plus épaisses, aux noyaux sur 3-4 séries, dispersés d'une manière irrégulière; de plus ils sont un peu irréguliers dans la forme. Vers la cavité, le protoplasma est plus abondant. Le nombre de mitoses semble avoir diminué. Du reste, la paroi est construite de même manière que chez les embryons précédents.

Le sac dorsal s'étend du bout postérieur du récès postérieur 550  $\mu$  en avant; puis il se continue 120  $\mu$  dans un profond récès antérieur. Ce récès couvre la paraphyse dans toute son extension. La paraphyse est construite maintenant en forme d'un tube un peu irrégulier. Les parois sont de même formation que dans les phases antérieures.

Chrysemys marginalis.

Recherches personnelles.

Un embryon, 13 mm. de longueur, montre une épiphyse, dont la partie proximale est circulaire en coupe transversale; dans la partie distale elle est plus plate.

Ainsi que chez l'embryon précédent, elle montre une connexion avec le cerveau qui se limite à un point seulement, à l'endroit où la commissure postérieure et la commissure habénulaire se rencontrent. D'ailleurs, elle est posée librement, tout près du sac dorsal, séparée de celui-ci par une mince couche de mésenchyme. Elle est séparée de l'ectoderme par une couche beaucoup plus épaisse. Le sac dorsal présente un récès postérieur qui s'avance entre l'épiphyse et la partie antérieure de la commissure postérieure.

Les parois de l'épiphyse ressemblent à celles des préparations précédentes et présentent maintenant les noyaux sur 4-5 rangs.

Le sac dorsal se continue du bout antérieur de l'épiphyse, 260  $\mu$  en avant, puis il s'amincit en un récès antérieur.

La paraphyse prend son origine au-dessus de celui-ci. Au commencement elle est dirigée en avant mais elle va en haut à la face antérieure du récès antérieur et, sur la face supérieure de celui-ci, elle est dirigée de nouveau vers l'arrière. Dans la partie proximale, les parois sont sinueuses, de sorte que les coupes transversales présentent la forme d'une étoile. De plus en avant, elle devient plus tubuliforme, à parois lisses. Mais elle s'incurve vers l'arrière au-dessus du récès antérieur; on observe une petite proéminence sacciforme. Les parois sont construites comme dans les préparations précédentes.

Chez, un embryon, 22 mm. de longueur, les relations sont modifiées à un certain degré. L'épiphyse consiste en une tige courte et un sac terminal plus volumineux. La tige est dirigée vers l'arrière, elle adhère au toit encéphalique, étant solide dans sa partie proximale; la partie distale de la tige est excavée, la cavité se continuant dans la cavité du sac terminal. Celui-ci est aplati, ayant une paroi externe et une paroi interne. La surface extérieure de ces parois est lisse tandis que la surface intérieure est sinueuse et bosselée, surtout dans la partie distale (fig. 38). La largeur du sac dorsal est 420  $\mu$  dans la partie la plus large, dont la hauteur est 150  $\mu$ .

La paroi est construite de cellules avec des noyaux arrondis sur 6—7 rangs. Le protoplasma est assez rare, de même vers le lumen. Il n'y a aucun pigment, et la structure est relativement uniforme, sans stratification et sans formation de follicules.

Le sac épiphysaire est situé dans toute sa partie antérieure tout près du sac dorsal. Ce sac qui presse vers l'arrière la partie qui relie la tige et le sac terminal de l'épiphyse, forme dans les parties latérales de larges récès avec un plexus choroïde bien développé.

L'épiphyse est séparée du sac dorsal par une mince couche de tissu conjonctif et de nombreux petits vaisseaux. A cette époque, elle est située beaucoup plus près de la peau que dans les phases précédentes, mais elle est séparée de celle-ci par un vaisseau plus grand, allant en direction sagittale, formant une empreinte dans l'épiphyse.

De même la paraphyse a modifié son caractère (fig. 41).

Elle est représentée maintenant par une tubule à parois minces, très sinueuses. La coupe transversale présente la forme d'une étoile dans certaines parties, la forme d'une fissure dans d'autres. La tubule sort du bout antérieur du sac dorsal, ayant une entrée étroite sur le ventricule encéphalique.

La paraphyse est complètement dirigée vers l'arrière et elle est placée parallèlement avec la peau, séparée de celle-ci par des vaisseaux assez grands. Les parois sont formées par un épendyme cubique, différent de l'épendyme du plexus choroïde, en ce qu'il est beaucoup plus pauvre en protoplasma.

Le récès antérieur du sac dorsal a modifié son caractère; les parois du sac dorsal sont beaucoup plus sinueuses et munies de plexus choroïde.

Chez un embryon, 27 mm. de longueur (reconstruit, fig. 40), l'épiphyse est dirigée en avant et la partie distale forme un sac aplati ainsi que chez l'embryon précédent. Le lumen est une fissure aplatie, mais les parois sont plus lisses que chez l'embryon de 22 mm. On n'observe aucune formation de follicules, il n'y a ni stratification, ni pigmentation à part quelques petits amas de pigment (artéfacts?) près de l'endroit de rattachement.

Dans la partie proximale, l'épiphyse présente quelques irrégularités, elle est divisée en deux moitiés, l'une à droite, l'autre à gauche.

L'épiphyse est fixée à la confluence des commissures par une tige mince. La paraphyse présente une construction semblable à celle de l'embryon précédent; elle est un tube ayant une petite ouverture dans le troisième ventricule à la partie antérieure du sac dorsal. Elle s'étend vers l'arrière, au-dessus du sac dorsal. Son bout postérieur est situé 120  $\mu$  devant le bout antérieur de l'épiphyse. Les parois sont plissées et sinueuses, de sorte que la section prend tantôt la forme d'une fissure, tantôt celle d'une étoile. La cavité est assez grande dans la partie antérieure, proximale; puis elle devient plus étroite à cause des sinuosités des parois.

Chez un embryon, 35 mm. de longueur, on n'a coupé que la partie antérieure de la tête. On peut observer la partie antérieure de la paraphyse. L'entrée du ventricule à la cavité paraphysaire n'est que 30  $\mu$  en direction sagittale. La paraphyse est, ainsi que dans les préparations précédentes, tubuliforme à parois sinueuses (fig. 39) consistant en un épendyme cubique unistratifié, plus pauvre en protoplasma que l'épendyme du plexus choroïde. Le lumen est tantôt plus étroit, tantôt plus large. La partie de la paraphyse qui se trouve sur les coupes, a une longueur de 510  $\mu$ , mais en réalité, l'organe doit avoir été beaucoup plus long.

Ainsi que chez le gongylus, nous avons fait des comparaisons des dimensions de l'épiphyse et de la paraphyse. Les résultats de ces mesurations chez les chrysemys sont les suivants:

Epiphyse.

	Longueur	Largeur	Hauteur
Embryon 4 mm		100	30
- 4,5		130	70
- 5	110	110	50
- 6	180	100	80
- 6,5	230	.110	80
······································	270	120	70
	. 330	180	100
- 13	570	210	130
22	450	450	150
27 1-5	510	470 000	90

edesinguranes alaiser Paraphyse. Such alast servicing it.				
Longueur Lar	geur Hauteur			
Embryon 4,5 mm 150 10	00 100			
- 5 mm 90	80 70			
- 6 160 8	80 80			
-6,5 200	80 110			
- 7 ? 10	00 100			
- 9 230 10	00 ?			
-22 450	? ?			
- 27 480	? ?			
-35 $510+$	30 30			

Nous pensons que l'on peut conclure, avec toutes les reserves nécessaires, que l'épiphyse et la paraphyse se développent d'une manière progressive en ce qui concerne leurs dimensions. Tandis que l'embryon s'agrandit 7 fois (de 4 mm. jusqu'à 27 mm.) la longueur de l'épiphyse s'accroît 6—7 fois, la largeur 4—5 fois et la hauteur probablement 4—5 fois.

De même la paraphyse, qui s'accroît d'une manière plus irrégulière, semble augmenter sa longueur 3-4 fois environ tandis que le diamètre de ce tube ne semble pas augmenter en volume.

## Résumé.

Le développement des organes pariétaux chez la chélydra est assez simple.

Ainsi que chez les sauriens, le toit encéphalique forme, entre les ébauches de la commissure postérieure et de la commissure habénulaire, un diverticule, le premier anlage de l'épiphyse. Ce diverticule se prolonge et la partie distale devient en même temps plus large, de sorte que l'épiphyse forme un sac incurvé en avant. L'épiphyse reste toujours excavé, mais la communication entre la cavité et le ventricule encéphalique s'occlut déjà à un stade précoce. Alors, l'embouchure de l'épiphyse se ferme. L'épiphyse se transforme de plus en plus de sorte qu'elle consiste, dans les phases plus avancées, en un sac terminal et une tige reliant ce sac au toit encéphalique. La cavité du sac et la cavité de la tige communiquent ordinairement, mais elles peuvent être séparées.

Le sac terminal de l'épiphyse se rapproche au début de plus en plus de l'ectoderme, de sorte que l'épiphyse, pour la plus grande partie, devient sous-cutanée.

Cependant, dans les phases ultérieures, l'épiphyse s'est éloignée de nouveau de la surface de la tête, séparée du crâne par une couche abondante de tissu conjonctif.

Tandis que l'épiphyse est éloignée de la peau, elle a un rapport beaucoup plus intime avec le sac dorsal d'où il se développe un récès antérieur et un récès postérieur. Ce dernier presse l'épiphyse vers l'arrière, de sorte que la tige est située sur la face inférieure, le sac terminal sur la face supérieure du récès postérieur.

La paraphyse commence à se développer dans une phase un peu plus tardive que l'épiphyse. Elle a, au début, la forme d'un pivot creux, et puis elle se prolonge en un tube dirigé vers l'arrière. Ce tube qui repose sur la partie antérieure du sac dorsal, présente dans les phases précoces des parois lisses; dans les phases dernières de la vie embryonnaire, les parois sont plissées et sinueuses. Au commencement, la paraphyse et l'épiphyse sont largement séparées. Mais leurs bouts distaux se rapprochent de plus en plus l'un de l'autre, de sorte qu'ils se touchent dans les phases dernières.

Tandis que les parois de l'épiphyse s'épaisissent de plus

en plus, les parois de la paraphyse conservent la même épaisseur qui est relativement petite.

- Chez le chrysemys le développement n'est pas très différent de celui chez la chélydra. Cependant, il y a quelques différences.

Les parois de l'épiphyse deviennent plus plissées sur leur face intérieure dans une phase assez précoce. En général, la forme de l'épiphyse est plus irrégulière et la partie distale est divisée en deux moitiés, une à gauche et une à droite.

De même, la paraphyse présente une forme assez irrégulière dans les phases dernières de la vie fétale. Elle a une forme ramifiée en corail, avec des parois minces et une cavité en forme d'étoile ou de fissure.

# Ophidia.

Les recherches sur l'embryologie des organes pariétaux chez les ophidiens sont assez fragmentaires. En général, les auteurs n'ont examiné qu'un ou deux embryons chez chaque espèce.

C. K. HOFFMANN a étudié en 1886 un embryon de Tropidonotus natrix dans une phase où l'on voit encore un neuropore antérieur. L'épiphyse n'est pas encore développée. Dans une phase plus avancée, il a observé deux petites évaginations du toit encéphalique (probablement l'épiphyse et la paraphyse), ressemblant tout à fait à celles qu'il a trouvées chez la lacerta.

HANITSCH (1889) a examiné un embryon de Pelias berus et il a trouvé un organe qu'il considère comme un œil pariétal. La lentille est remarquable par sa forme conique et par une grande masse de pigment dans son

Vidensk. Selsk. Biol. Medd. XII, 3.

centre. Du reste, il n'a pu examiner en détail cet embryon qui était mal conservé.

VILH. HECKSHER (1890) a observé, dans une phase embryonnaire précoce chez Tropidonotus natrix, une épiphyse en forme de massue, dirigée un peu vers l'arrière.

STUDNIČKA (1893) a trouvé une épiphyse chez un embryon de Tropidonotus natrix, dans un stade assez avancé. Elle consiste en un corps massif de forme ellipsoïde relié au cerveau par une mince tige. Ce corps massif a le caractère d'une glande, consistant en cellules qui sont placées très près l'une de l'autre.

L'épiphyse est divisée en lobules par des septa de tissu conjonctif qui, du côté de la périphérie, ont pénétré dans l'intérieur de l'organe. Une petite cavité se trouve dans la partie proximale du corps épiphysaire, à l'endroit où il passe à la tige.

SORENSEN (1894) a examiné un embryon de Bascanium constrictor. Il a trouvé une épiphyse en forme d'un corps oblong à structure glandulaire. Cette formation est reliée au toit diencéphalique par une mince tige. L'organe est dirigé vers l'arrière.

LEYDIG (1897) est le seul auteur qui ait fait des recherches plus importantes sur les organes pariétaux, chez les embryons des ophidiens.

En premier lieu, il a examiné un embryon de Coronella austriaca à un âge assez avancé. Il peut constater un bouton épiphysaire, mais aucun œil pariétal. Il pense (avec raison, sans doute), que l'observation d'un œil pariétal chez Vipera berus, faite par HANITSCH provient d'une erreur.

Chez Tropidonotus natrix, il a examiné quelques embryons, dont le plus jeune appartient à ce que RATHKE a dénommé »l'époque la plus tardive de la deuxième période«. Il a observé chez cet embryon, une épiphyse vraie (postérieure) et »une épiphyse antérieure« qu'il dénomme »Nebenzirbel«. Selon les illustrations, il s'agit en réalité de la paraphyse. L'épiphyse forme un sac relié au diencéphale par une tige. Les parois du sac sont solides; sa cavité qui se continue dans la tige, communique avec le troisième ventricule. Chez un embryon plus grand, l'épiphyse a la forme d'un corps solide, à peu près globuliforme. Les noyaux sont distribués en certains groupes ce qui donne à l'organe un aspect un peu glandulaire. A l'intérieur il se trouve des vaisseaux et du pigment. La tige de l'épiphyse est solide dans ce stade.

La paraphyse (»Nebenzirbel«) semble être un peu plus réduite que dans la phase précédente. Elle est en forme de massue, ses parois sont assez épaisses et elle a les dimensions plus grandes que celles de l'épiphyse. Il n'y a aucun plexus choroïde dans l'intérieur. La paraphyse est entourée par de nombreux vaisseaux.

Les embryons de Vipera Ursinii semblent présenter une construction et un développement ressemblant à ceux chez Tropidonotus.

LEYDIG a trouvé dans la tige des fascicules nerveuses sortant de la commissure postérieure. Les cellules semblent plus grosses que chez le Tropidonotus. La forme de l'organe est celle d'une poire ou d'un cône renversé.

De plus il se trouve une paraphyse chez cet embryon.

### Tropidonotus natrix Boie.

Recherches personnelles.

Un embryon, 4 mm. de longueur, ne présente aucune trace de paraphyse ou d'épiphyse quoique l'hypophyse et les yeux (latéraux) sont développés. Chez un embryon, 6,4 mm. de longueur, on voit l'épiphyse 70  $\mu$  en direction sagittale, 60  $\mu$  en largeur et en hauteur. Elle a la forme d'un petit pivot, dirigé vers l'arrière, excavé de sorte que l'excavation communique avec le troisième ventricule (fig. 42).

La paraphyse est indiquée comme une petite évagination du toit encéphalique.

Chez un embryon, 6,7 mm. de longueur, on voit les premières ébauches de l'épiphyse et de la paraphyse, ressemblant à ceux chez l'embryon précédent.

Chez un embryon, 9 mm. de longueur (reconstruit), l'épiphyse se présente plus développée, comme un pivot arrondi, excavé (fig. 43). L'embouchure de cette cavité dans la cavité encéphalique est relativement plus étroite que chez l'embryon précédent. Les parois consistent en un épendyme cylindrique à noyaux oblongs, situés en direction radiale sur 1–2 rangs. La paraphyse est un diverticule sacciforme, 160  $\mu$  en longueur et en hauteur, 100  $\mu$  en largeur. Les parois consistent en un épendyme cylindrique à noyaux sur 3–4 séries. La cavité est très étroite.

Un embryon, 14 mm. de longueur (reconstruit), coupé en direction frontale était mal fixé, mais les contours des organes sont distincts. L'épiphyse a la forme d'un ellipsoïde avec une cavité fermée. Elle est en connexion avec le toit encéphalique par une mince tige.

Chez un embryon, 15,5 mm. de longueur, coupé en direction sagittale et bien fixé, l'épiphyse (fig. 44) s'observe comme un corpuscule en forme de massue, relié par une petite tige à la partie entre la commissure habénulaire et la commissure postérieure. L'organe a une direction presque radiaire vers la surface, dirigé un peu en avant. Dans le tiers proximal il se trouve une cavité oblongue, fermée.

Le parenchyme consiste en cellules uniformes à novaux ronds très pressés et en un protoplasma parcimonieux. Cà et là, on voit de très petites cavités qui pourraient indiquer une formation de follicules débutants. On voit dans l'intérieur de l'épiphyse quelques vaisseaux dispersés; mais en général, l'organe n'est guère vascularisé. Par contre, on voit beaucoup de vaisseaux autour de l'épiphyse. - Son bouton distal est séparé de l'ectoderme par une couche de mésenchyme assez épaisse. Le sac dorsal qui est relativement court, présente de nombreuses proéminences dans le ventricule, les traces initiales de plexus choroïde. Devant le bout antérieur du sac dorsal, il se trouve une paraphyse sacciforme, avec entrée assez étroite. Les parois de la paraphyse consistent en un épendyme cylindrique aux novaux sur 2-3 séries. La paraphyse est dirigée vers l'arrière. On ne voit encore aucune commissure aberrante.

#### Vipera berus L.

Dans la collection se trouvait un embryon seulement, 50 mm. de longueur chez lequel les organes pariétaux ont été coupés.

On voit une petite formation globiforme (fig. 45), probablement l'épiphyse, située entre l'ectoderme et la commissure postérieure. Cette formation qui est entourée par une petite capsule de tissu conjonctif dense, est sans aucune communication avec le toit encéphalique. Elle consiste en cellules avec les noyaux arrondis posés sans régularité; les noyaux varient en volume et en contenu de cromatine.

La paraphyse est bien développée, elle forme un petit sac à parois minces, sortant devant le sac dorsal, dirigé vers la surface. Le bout distal est ramifié. Les parois de la paraphyse consistent en un épendyme cylindrique unistratifié, pourtant relativement bas.

#### Bitis arietans.

Chez un embryon, 32 mm. de longueur, coupé en direction frontale, on voit une petite paraphyse en forme de pivot, faiblement courbée, dirigée vers l'ectoderme, munie d'une cavité très étroite.

Un autre embryon de même longueur, coupé en direction sagittale présente deux paraphyses, l'une devant l'autre.

Il n'était possible de trouver aucune trace d'épiphyse (ou d'œil pariétal) ni dans l'embryon coupé en direction frontale ni dans celui coupé en direction sagittale. La commissure postérieure et la commissure habénulaire ne sont pas séparées, et la masse totale des deux commissures se continue jusque dans le sac dorsal, qui est faiblement voûté (fig. 46).

Chez un embryon, 850 mm. de longueur, coupé en direction frontale, le sac dorsal est très comprimé, rempli de plexus choroïde, sortant du côté des parois. Au bout antérieur du sac dorsal, on voit une petite paraphyse en forme d'un tube court, dirigé vers la surface et un peu en avant. Ses parois lisses consistent en un épendyme cylindrique bas. La commissure postérieure et la commissure habénulaire sont maintenant bien développées, pourtant le myélosponge et le manteau intérieur des deux commissures se touchent sans limite distincte. Un récès pinéal n'est que vaguement indiqué comme une petite fossette entre les deux commissures.

Correspondant à cette fossette, on voit que le myélosponge, du côté extérieur, se prolonge en un mince pivot dirigé vers l'ectoderme. Le pivot se prolonge dans le mésenchyme sous-cutané, mais il n'atteint pas l'ectoderme. Au bout distal du pivot, on voit, sur une des coupes, une petite masse arrondie de cellules, peut-être une épiphyse rudimentaire.

Chez un autre embryon, 850 mm. de longueur, coupé en direction sagittale, on voit, entre les deux commissures, un pivot semblable, un peu plus petit que chez l'autre embryon. Au bout distal de celui-ci on observe un petit groupe de cellules, encore plus petit que chez l'autre embryon de 850 mm. Le groupe de cellules semble être entouré par une membrane mince.

# Résumé.

Il est très probable qu'il existe des variations importantes dans le développement des organes pariétaux chez les ophidiens, tout comme chez les autres groupes de reptiles. Chez les Tropidonotus, l'épiphyse commence à se développer chez les embryons, 5 mm. de longueur environ. Au début elle a la forme d'un petit pivot excavé, dirigé vers l'arrière. L'entrée de la cavité se ferme bientôt, et l'épiphyse reçoit la forme d'une vésicule oblongue qui par une tige mince est en connexion avec le toit encéphalique, mais dont la cavité est tout à fait fermée. L'organe est dirigé vers l'ectoderme, un peu vers l'avant.

La cavité se ferme de plus en plus dans la partie distale; mais dans la partie proximale reste une petite cavité. La partie distale se transforme en une masse solide, dont la construction n'est pas uniforme, mais qui présente une sorte de formation de follicules. Cette construction s'approche de celle que l'on trouve chez les oiseaux et chez quelques mammifères. Le bout distal de l'épiphyse ne s'approche pas de l'ectoderme. La paraphyse commence à se développer en même temps que l'épiphyse comme une petite évagination du toit encéphalique. Elle s'agrandit et elle reçoit bientôt la forme d'un sac un peu oblong, dirigé vers l'arrière. Il est caractéristique pour la paraphyse des ophidiens que les parois sont relativement épaisses, consistant en cellules cylindriques et que la cavité est très étroite.

On n'a jamais trouvé l'œil pariétal chez les embryons de Tropidonotus.

Les descriptions assez rares des embryons des autres ophidiens ne diffèrent guère de ce qui a été trouvé chez le Tropidonotus. Toutefois, l'épiphyse chez Vipera berus semble être tout à fait détachée du toit encéphalique et la paraphyse semble avoir des parois plus minces et une cavité plus grande.

Seules le Bitis arietans présente des différences plus marquées chez les embryons examinés. Chez des embryons assez grands, on n'observe aucune épiphyse, seulement une petite prolongation du myélosponge du toit encéphalique, sortant de la partie située entre la commissure habénulaire et la commissure postérieure. La paraphyse semble dans la même phase du développement, être assez petite, ressemblant à celle de Vipera.

# Crocodilia.

La première description des organes pariétaux chez les crocodiles est celle de RABL-RÜCKARDT (1878). Il a observé une formation qu'il considère comme une épiphyse: »Nach hinter findet sich als Begrenzung eine Commissur die ihrer Lage nach als Commissura posterior anzusprechen ist sowie das längliche runde Conarium.«

Tous les auteurs suivants sont d'accord pour considérer cet organe dénommé conarium comme étant en effet la paraphyse.

SORENSEN (1894) est le premier qui indique le fait important que les crocodiles ne possèdent la moindre trace d'épiphyse. »It is very evident from the perpendicular section of the roof of the diencephalon in the alligator that the epiphysis is entirely wanting, the post- and supra-commissures being intimately connected by an exceedingly short segment of the roof. Cephalad of the supra-commissure we have apparently two distinct evaginations of the membranous roof. Thus far we have found no special significance in this two-fold evagination. To say that we have here two anterior epiphyses and term them as such is utterly out of the question.«

Il considère l'évagination antérieure comme une paraphyse.

La première description du développement des organes pariétaux dans la vie embryonnaire est celle de VOELTZKOW (1902). Il donne une description très détaillé de la paraphyse et du sac dorsal chez des séries d'embryons de Crocodilus Madagascariensis Grand et Caiman niger Spix.

Chez Crocodilus Madagascariensis, il a examiné un embryon dans un stade où l'on ne trouve aucune ébauche ni de paraphyse, ni de sac dorsal. Chez un embryon un peu plus âgé, il a observé la première trace d'une paraphyse en forme d'un pli transversal. Dans les stades suivants ce pli se développe en un sac, de plus en plus profond. Au commencement le sac dorsal est arrondi et il est beaucoup plus volumineux que la paraphyse; tous les deux présentent des parois lisses. Au cours du développement, le sac dorsal et la paraphyse ont à peu près le même volume. Ils finissent par être tubuliformes, avec des parois très sinueuses; la paraphyse est incurvée en avant. Au début, la paraphyse est située tout près de l'ectoderme; mais en s'agrandissant, elle se retire de celui-ci.

Dans les dernières phases, la paraphyse est un tube à parois sinueuses, dirigé vers l'arrière. Le sac dorsal diminue relativement de volume; il finit par être un sac étroit à parois plissées, dirigé vers l'arrière. Dans aucune phase, il ne s'observe la moindre trace d'épiphyse, ni d'œil pariétal.

Chez le Caiman niger, VOELTZKOW a étudié quatre étapes de la vie embryonnaire. Le développement ne diffère guère de celui du Crocodilus. Seulement la paraphyse présente les parois beaucoup plus pliées que celles du Crocodilus et sa régression est moins marquée.

CREUTZFELDT (1912) qui a examiné une série complète de Crocodilus miloticus (adulte) peut confirmer que cette espèce est tout à fait dépourvue d'épiphyse.

STUDNIČKA et TILNEY and WARREN dans leurs grandes monographies, citent les autres auteurs sans faire part de nouvelles observations.

REESE écrit (1908): "The forebrain (in alligator) is here seen as three distinct cavities — a median third ventricle, with a thick ventral wall and a thin dorsal wall extended to form a large pineal body (epi)".

Quand on considère les illustrations de son œuvre, il n'y a aucun doute que ce qui est dénommé »epi« dans les figures 17 a, 20 a et 20 b, est en effet la paraphyse.

Dans un travail suivant (1910) il a révisé cette erreur et il reconnaît que l'épiphyse soi-disant est en réalité une paraphyse. On n'observe pas d'épiphyse.

Il a examiné quelques embryons de longueur de 7 mm. à 130 mm. et il parvient aux résultats suivants : La paraphyse

de l'alligator a été considérée pendant longtemps comme étant une épiphyse (cette opinion n'a sans doute pas été générale [L'auteur]), mais l'épiphyse fait complètement défaut chez les alligateurs. La paraphyse se développe d'abord chez les embryons 7 mm. de longueur, en forme d'une évagination large du toit prosencéphalique, devant le voile transversal. Cette évagination se sépare bientôt du cerveau par un étranglement du cerveau et forme une masse creuse, arrondie, reliée au diencéphale par une large tige. La paraphyse s'allonge de plus en plus jusqu'à ce qu'elle se présente chez un embryon 70 mm. de longueur comme une formation tubulaire, dont les parois sont à peu près lisses. La paraphyse s'incurve sur le toit diencéphalique et s'éloigne des hémisphères cérébraux. - Le voile transversal chez quelques-uns des embryons contient 2-3 vésicules avec un épendyme cubique.

#### Alligator Missisippiensis Daud.

Recherches personnelles.

Chez un embryon, 7 mm. de longueur (reconstruit), il est facile de reconnaître un stade primitif du sac dorsal. Il se perd vers l'arrière dans la commissure habénulaire, pas distinctement formée et pas distinctement séparée de la commissure postérieure. Il n'y a aucune trace d'épiphyse.

La partie antérieure du sac dorsal forme un petit récès antérieur. Devant ce récès, il se trouve une petite proéminence en bouton globulaire,  $20 \mu$  environ en diamètre, reliée au toit encéphalique par une tige courte et épaisse (fig. 47). Cette formation consiste en cellules arrondies; elle est séparée de l'ectoderme par une mince couche de mésenchyme.

Devant ce bouton, le toit encéphalique devient de

nouveau plus mince et il forme un petit diverticule sacciforme, probablement la première ébauche d'une paraphyse.

Chez un embryon, 8 mm. de longueur (coupé en direction un peu oblique, reconstruit) on observe de même un sac dorsal bien développé, se terminant par un récès antérieur (fig. 48), un peu plus profond que chez l'embryon précédent et muni de petites poches latérales.

En avant du récès antérieur, le toit encéphalique présente une proéminence carenée assez longue, située dans le plan sagittal médian. Cette proéminence doit probablement être regardée comme une ébauche de la paraphyse. Le bouton arrondi entre le sac dorsal et la paraphyse que nous avons trouvé chez l'embryon précédent, ne s'observe pas chez l'embryon 8 mm. de longueur.

Chez un embryon, 11 mm. de longueur (reconstruit), on voit la commissure postérieure et la commissure habénulaire bien développées (sans aucune trace d'épiphyse entre elles). Le sac dorsal tubuliforme est assez grand.

La paraphyse (fig. 49) est développée maintenant en une formation indépendante séparée nettement de l'entourage. Elle a la forme d'un tube long et mince. Ses parois sont un peu différentes de celles du sac dorsal. Tandis que les parois de celui-ci consistent en un épendyme cubique unistratifié à noyaux ronds et un protoplasma assez rare, les parois de la paraphyse consistent en un épendyme cylindrique unistratifié, dont les noyaux ovoïdes sont situés vers la cavité, tandis que le protoplasma assez abondant est situé vers la surface extérieure. Il y a dans ce protoplasma quelques parties claires qui donnent aux cellules un certain aspect de cellules de calice. Cependant, il ne s'agit pas de cellules de calice véritables. En général, les cellules rappellent celles de l'épendyme de l'organe souscommissural.

On observe un voile transversal entre le sac dorsal et la paraphyse; mais il ne se trouve aucune commissure aberrante dans la base du voile.

On retrouve, dans cette phase, l'excroissance en bouton, observée chez l'embryon 7 mm. de longueur; sa position peut être localisée maintenant à la racine de l'évagination paraphysaire, où la paraphyse se continue dans le voile transversal.

Cette formation présente une construction plus caractéristique. C'est une formation excavée dont les parois consistent en un épendyme unistratifié; elle adhère à la racine de la paraphyse par une petite tige. Outre cette petite excroissance, on en observe deux autres, situées de chaque côté du voile transversal. L'épendyme cubique de ces formations contraste avec l'épendyme cylindrique du voile transversal.

Chez un embryon, 15 mm. de longueur (reconstruit), la paraphyse a la forme d'un sac dont l'embouchure est assez étroite. Les parois de ce sac sont lisses et elles consistent en un épendyme cylindrique dont le protoplasma est accumulé vers la surface extérieure. Cependant, ce protoplasma est plus rare que dans les préparations précédentes. On observe une série de petits diverticules, sortant des parois de l'entrée paraphysaire, saillant dans le mésenchyme entre la paraphyse et le sac dorsal (fig. 50). De plus, on voit une formation plus grande que les petits diverticules, en forme de vésicule arrondie fermée. Ses parois sont très minces, consistant en un épendyme plan. Elle semble sortir de la racine paraphysaire, mais elle est de même en contact avec la paroi antérieure du sac dorsal. La partie antérieure de la vésicule est divisée en deux sections. Il est extrêmement probable que cette formation soit homologue au bouton situé au même endroît chez quelques-uns des embryons précédents.

Chez un embryon, 17,2 mm. de longueur (coupé en direction sagittale), la commissure postérieure et la commissure habénulaire sont à peu près fusionnées en une masse globale. Un pivot épendymaire seulement, séparant les deux commissures, indique la limite entre celles-ci (fig. 51). De plus, on voit très nettement dans cette préparation que la forme extérieure n'indique aucune trace d'épiphyse, ce que l'on voit chez les embryons qui sont de même dépourvus d'épiphyse après la vie embryonnaire.

Devant la commissure habénulaire, on voit le sac dorsal qui est maintenant plus aplati, mais du reste ondulant mollement.

On n'observe aucun plexus choroïde développé dans le sac dorsal; il n'y a aucun récès antérieur, comme on peut le voir dans certaines phases précédentes.

La paraphyse est sacciforme; son embouchure est assez étroite, lentiforme, en direction sagittale. Les parois ressemblent à celles des phases antérieures; l'épendyme est cubique, unistratifié.

Il y a dans le mésenchyme entre la paraphyse et le sac dorsal, ainsi que dans les préparations précédentes de nombreux petits diverticules tubuliformes, sortant de la paroi postérieure de la racine paraphysaire. De plus, on observe une vésicule, un peu plus grande que les diverticules, probablement correspondant à celle observée chez les embryons précédents. Il n'y a aucune trace de commissure aberrante.

Chez un embryon, 23 mm. de longueur, (coupé en direction sagittale, reconstruit), le sac dorsal a la forme d'une voûte basse. Les parois ont commencé à développer du plexus choroïde.

L'entrée de la paraphyse est toujours assez étroite. Dans sa partie distale, la paraphyse s'élargit en direction sagittale aussi bien qu'en direction transversale (fig. 52). Les parois sont lisses.

On observe toujours dans le mésenchyme entre la paraphyse et le sac dorsal, un grand nombre d'évaginations tubuliformes sortant de la paroi postérieure de la paraphyse; de même il y a une formation vésiculaire, un peu agrandie. Il n'y a aucune commissure aberrante.

Le plus grand embryon examiné est 34 mm. de longueur, coupé en direction frontale.

La paraphyse consiste en un épendyme plutôt cylindrique à noyaux ovoïdes, un peu différent de l'épendyme du sac dorsal.

La paraphyse est entourée par un nombre abondant de vaisseaux.

Les diverticules tubuliformes et sacciformes de la racine de la paraphyse, proéminants dans le mésenchyme sont encore plus grands que chez l'embryon précédent. Leurs parois consistent en un épendyme cubique, différent de l'épendyme cylindrique de la paraphyse.

Le sac dorsal présente maintenant un plexus choroïde bien développé.

Il faut ajouter qu'il n'y a chez aucun des derniers embryons la moindre trace d'une formation épiphysaire.

# Résumé.

Si nous résumons nos observations chez les embryons d'Alligator Missisippiensis, nous obtenons les résultats suivants:

Les observations des anciens auteurs (SORENSEN, VOELTZkow) suivant lesquelles les embryons de Crocodilus et Caiman sont tout à fait dépourvus d'épiphyse et d'œil pariétal, sont confirmées en ce qui concerne l'Alligator. Les trouvailles de RABL-RÜCKARDT doivent être erronées.

La limite entre la commissure postérieure et le commissure habénulaire est indiquée par un petit prolongement de l'épendyme en forme de pivot entre les deux commissures. Mais ni la forme extérieure ni quelques groupes cellulaires n'indiquent une ébauche d'épiphyse. Ce trait met les crocodiles en opposition avec les mammifères (édentés) qui sont dépourvus d'épiphyse après la naissance. Chez les édentés, on observe dans la vie embryonnaire une ébauche marquée d'épiphyse. Ces anlages disparaissent après la naissance, mais même chez les édentés adultes, la forme extérieure de cette région présente un récès pinéal comme un rudiment de l'épiphyse.

De l'autre côté, la paraphyse obtient un développement considérable mais très différent de celui des autres reptiles. Elle devient une formation sacciforme avec une embouchure étroite. Les parois de la paraphyse sont différentes de celles du sac dorsal. Tandis que celui-ci consiste en un épendyme cubique, la paraphyse des embryons dans les phases tardives est construite en un épendyme cylindrique. Il est probable que cette différence dans la construction de l'épendyme indique de même une différence de la fonction.

Les embryons des Alligators présentent dans les phases plus avancées une particularité caractéristique. Une série de petits diverticules tubuliformes sortent de la paroi postérieure de la partie proximale de la paraphyse, et ces diverticules se prolongent dans le même mésenchyme du voile transversal. De plus, il se trouve dans ce mésenchyme une évagination vésiculaire, un peu plus grande que les diverticules tubuliformes. La signification de ces formations

est toujours énigmatique. Seulement, il faut préciser qu'elles ne s'observent pas chez les autres reptiles qui possèdent une épiphyse.

# CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES SUR LE DÉVELOPPEMENT DES ORGANES PARIÉTAUX CHEZ LES REPTILES

#### (Voir le schéma, fig. 53).

Si nous considérons le développement embryonnaire des organes pariétaux chez les reptiles, nous trouvons qu'il y a une certaine concordance entre ceux-ci dans les premières phases de la vie fétale, mais une déviation croissante au cours du développement. Et pourtant cette concordance n'est pas universelle. Déjà dans les stades les plus précoces on peut observer de grandes variations. Dans les considérations suivantes, nous allons étudier comment on pourrait effectuer une classification des reptiles si l'on tenait exclusivement compte de leurs organes pariétaux.

De plus, nous allons examiner quelques-uns des problèmes qui se rattachent aux recherches embryologiques qui ont été faites jusqu'à présent.

Si nous classifions les reptiles selon les organes pariétaux, les crocodiles forment un groupe, tout à fait séparé des autres.

On peut établir avec certitude qu'aucune des espèces de crocodiles examinées jusqu'à maintenant, ne présente la moindre trace d'épiphyse, ni d'œil pariétal.

Les crocodiles diffèrent par ce trait de tous les autres vertébrés (à part la myxine qui est généralement très réduite). Même chez les mammifères où l'épiphyse fait défaut (les édentés) ou d'autres où elle est rudimentaire (certains cétacés) on trouve toujours dans la vie fétale une

Vidensk. Selsk. Biol. Medd. XII, 3.

anlage très prononcée d'une épiphyse, une anlage qui disparaît ou est réduite fortement au cours du développement.

Par ailleurs, la paraphyse des crocodiles est très bien développée et elle subit une évolution bien différente de celle des autres reptiles.

Chez tous les autres groupes de reptiles, l'épiphyse et la paraphyse se développent d'une façon assez uniforme dans les phases les plus précoces. Les premières ébauches d'épiphyse et de paraphyse se ressemblent beaucoup chez les sauriens, les tortues et les ophidiens. L'épiphyse est un diverticule sortant du toit encéphalique entre les parties qui deviennent plus tard la commissure postérieure et la commissure habénulaire. Ce diverticule prend bientôt la forme d'un tube court, dirigé en avant. En même temps ou un peu plus tard, la paraphyse se développe comme un diverticule du toit encéphalique en avant du futur sac dorsal. Ce diverticule se transforme en un tube dirigé vers l'arrière. Généralement, l'embouchure de l'épiphyse se ferme bientôt, tandis que l'embouchure de la paraphyse reste ouverte pendant toute la vie fétale.

Dans la phase suivante, il y a une différence remarquable entre les groupes suivants: les ophidiens, les tortues, un groupe consistant en la plupart des sauriens (et les prosauriens): les scincides, les anguides, les iguanides et les lacertiens, et enfin un autre groupe se composant des geckonides et des caméléons.

Les ophidiens présentent, en ce qui concerne le développement de l'épiphyse, une connexion plus intime avec celui des oiseaux et certains mammifères.

Après la première »phase commune« où l'épiphyse de même que chez les oiseaux et certains mammifères, est un diverticule, celle-ci se transforme en un organe massif muni de petites cavités et dont la construction a un aspect folliculaire semblant glandulaire, sans qu'on puisse dire avec certitude qu'il s'agisse d'une glande. Parmi les mammifères ce sont les rodentia qui se rapprochent les plus de cette construction durant le développement.

Les sauriens et les tortues diffèrent de cette forme de développement. Ils ne présentent, ni dans la vie embryonnaire, ni chez les adultes de formation folliculaire ou pseudo-glandulaire. L'épiphyse reste un sac fermé assez lisse sans follicules. Cependant, on peut distinguer deux types extrêmes (certains sauriens et les tortues) et un type intermédiaire (geckonides et caméléons).

Ce qui caractérise le groupe principal des sauriens, est le développement d'un œil pariétal. Mais ce développement présente certains problèmes, en première ligne la question de savoir d'où se développe l'œil pariétal.

Le caractère essentiel de l'œil pariétal ne sera pas discuté. Cette formation est une vésicule arrondie ou aplatie, située immédiatement au-dessous d'une partie de la peau qui est dépourvue de pigment; elle est munie d'une lentille et sa paroi postérieure est stratifiée, consistant en une couche pigmentée et une couche »nerveuse« (quelquefois plusieurs couches). Cette formation ne saurait être comprise autrement que comme un œil rudimentaire ou fonctionnant, mais qui est probablement rudimentaire.

La question de l'origine de cet œil a été discutée pendant de nombreuses années. Encore en 1905, un auteur d'une riche expérience STUDNIČKA considère l'œil pariétal comme une formation indépendante de l'épiphyse, homologue avec l'organe parapinéal chez le petromyzon.

Maintenant, cette discussion n'a plus d'objet. Déjà les recherches de W. SCHMIDT et NOWIKOFF parlent contre les

<sup>7\*</sup> 

points de vue de STUDNIČKA. Les recherches que nous avons faites à l'institut de Tornblad confirment de plus l'opinion que l'œil pariétal se développe presque toujours de l'épiphyse, comme un étranglement de la partie distale de celle-ci. Cependant, il faut faire une petite réserve. L'endroit où se produit l'étranglement peut varier. L'œil pariétal semble pouvoir se développer dans certains cas de la paroi antérieure de l'épiphyse, ou même immédiatement devant celle-ci.

Les observations fragmentaires que nous avons faites chez anolis semblent indiquer que l'œil pariétal peut même se développer comme une vésicule dans les phases où l'épiphyse n'est qu'ébauchée. Cependant, ces variations n'ébranlent pas le fait que l'œil pariétal dans les cas les plus ordinaires et les plus caractéristiques se développe de la partie distale de l'épiphyse. Selon les recherches de Nowikoff et de Boveri, l'œil semble pouvoir entrer en communication avec la commissure habénulaire. Mais cette communication est secondaire, l'œil ne se développe pas de la commissure habénulaire.

Le problème suivant est celui de la rudimentarité de l'œil pariétal. Cet organe présente chez les sauriens des variations considérables.

Les auteurs sont souvent enclins à considérer le sphénodon punctatum comme le reptile chez lequel l'œil pariétal a obtenu le développement le plus élevé. Cependant, il se peut que le développement de l'œil ait atteint un degré aussi élevé chez les scincides. En tout cas, il semble que cela s'applique au développement chez les gongylus ocellatus, en ce que l'opinion de Legge que l'organe disparaît chez cet animal doit être considérée comme provenant d'une erreur. Ce qui caractérise entre autre le développe-

ξ.

ment élevé de l'œil pariétal est le fait qu'il est situé à une distance assez grande de la partie distale de l'épiphyse et qu'il se trouve une formation en cordon (nerveuse ou conjonctive) reliant l'œil avec le toit du diencéphale.

Déjà chez les lacertidiens l'œil pariétal semble être plus rudimentaire. Il n'est pas séparé d'une façon si prononcée de l'épiphyse, il est très rapproché de la partie distale de celle-ci, séparé seulement par une membrane mince. De plus, la forme de l'œil pariétal est, dans les phases tardives des embryons de lacerta viridis, beaucoup plus aplatie, et en général, sa construction est beaucoup moins »oculaire« que chez le gongylus.

Les iguanides semblent les plus apparentés aux scincides tandis que les anguides ressemblent dans leur développement plutôt aux lacertidiens.

Si nous considérons l'épiphyse elle-même, l'organe qui reste, quand l'étranglement de l'épiphyse s'est fait, il semble que chez tous les sauriens chez lesquels il se développe un œil pariétal, l'épiphyse conserve sa communication avec le toit encéphalique par une tige mince. Cette tige est, en général, excavée dans les phases précoces, mais plus tard elle devient massive. Par contre, la cavité de la partie distale de l'épiphyse se maintient. Au cours du développement, cette formation — le tube ou la vésicule distale — a les parois plus épaisses et la cavité plus étroite. Dans les phases ultérieures, la partie distale de l'épiphyse est située au-dessous de la paroi cranienne — chez quelques iguanides seulement il semble qu'il y ait selon KLINCKOWSTRÖM un trou pariétal dans lequel l'œil pariétal allongé est situé.

Chez les *tortues*, dans aucune phase du développement embryonnaire il n'y a la moindre ébauche d'œil pariétal. L'épiphyse consiste dans les phases plus avancées en une partie creuse distale et en une tige massive proximale; cette tige est reliée au toit encéphalique pendant toute la vie embryonnaire. La partie distale de l'épiphyse, située au-dessous de la paroi cranienne, quoiqu'à une certaine distance de celle-ci, ne présente pas la forme tubulaire chez les sauriens, mais elle s'élargit en un sac gros qui chez le chrysemys présente, de plus, des parois intérieures sinueuses.

Les caméléons présentent un stade intermédiaire entre les sauriens chez lesquels il se développe un œil pariétal (scincides, iguanides, anguides et lacertidiens) d'un côté, et les tortues de l'autre côté. En général, les organes pariétaux des caméléons présentent des rapports intéressants.

Il ne se développe aucune formation qui puisse être caractérisée avec certitude comme un œil pariétal. D'autre part il n'y a, dans les phases avancées, aucune épiphyse reliée au toit encéphalique. En tout cas, c'est le cas chez le chamaeleo bitaeniatus, mais il faut souligner que la formation épiphyséo-oculaire qui se trouve chez les caméléons peut varier beaucoup — chez le chamaelo vulgaris adulte, elle est située dans un trou pariétal, tandis qu'elle se trouve chez le chamaelo bitaeniatus au-dessous de la paroi cranienne dépourvue de trou pariétal.

Au début, l'épiphyse se développe de la même façon que chez les tortues et chez les sauriens munis d'un œil pariétal. De même dans les phases intermédiaires de la vie embryonnaire, l'épiphyse consiste, ainsi que chez ceux-ci en une vésicule distale et une tige reliant celle-ci au toit encéphalique. Puis cette tige est complètement réduite (ainsi que chez les ophidiens) de sorte que l'épiphyse se trouve dans la cavité cranienne comme un organe indépendant.

Cet organe diffère également de l'épiphyse chez les sauriens munis d'œil pariétal et de l'épiphyse chez les tortues et les ophidiens. Il ressemble plus spécialement à l'épiphyse des tortues. Mais il diffère sur des points essentiels. Il est indépendant du toit encéphalique; ses parois sont fortement pigmentées; chez certaines espèces (chamaeleo vulgaris) il est situé dans un trou pariétal. Il est donc hors de doute que certaines éléments le rapprochent de l'œil pariétal.

Il y a un certain intérêt, à comparer une coupe par le plan sagittal médian chez un embryon de gongylus (reconstruit) 13 mm. de longueur et chez un embryon de chamaeleo bitaeniatus 7 mm. de longueur. On voit comment le tube long, incurvé chez le caméléon ressemble dans sa forme et dans sa position à la fois à l'épiphyse et à l'œil pariétal chez le gongylus.

Si l'on compare ces états et si l'on considère en même temps comment l'œil pariétal chez le gongylus s'est éloigné de la partie distale de l'épiphyse, tandis que chez la lacerta et l'anguis elles sont situées tout près l'une de l'autre, l'explication suivante semble la plus probable que cette formation représente chez le caméléon le rudiment d'une masse commune d'épiphyse et d'œil pariétal. S'il est permis de faire un parallèle phylogénétique, il faut supposer que les ancêtres du caméléon ont eu un œil pariétal développé de la partie distale de l'épiphyse, mais que la différenciation de ces deux s'est perdue au cours du développement, de sorte que »l'épiphyse« des caméléons correspond à un développement ultérieur des phases initiales des sauriens munis d'œil pariétal, sans qu'il se soit formé une étranglement de l'œil.

Il est très difficile de poser une hypothèse satisfaisante en ce qui concerne la fonction ou la position biologique de l'épiphyse chez les reptiles. Certains caractères chez l'épiphyse des ophidiens (ainsi que chez les oiseaux) pourraient indiquer que l'organe représente, chez ces animaux, une formation glandulaire. Chez les sauriens et les chélonies il n'y a rien qui indique une fonction glandulaire; la construction compliquée que l'on a attribuée à l'anguis, provient vraisemblablement d'une confusion avec le récessus postérieur du sac dorsal. Pendant la vie fétale, la liaison avec le toit encéphalique devient si réduite, qu'une fonction nerveuse semble peu probable.

Il est possible que chez les sauriens et les chélonies, l'épiphyse doit être considérée comme un rudiment pur. Mais, étant donné, qu'elle ne disparaît pas, mais qu'elle se maintient comme une formation assez caractéristique, on ne peut pas exclure l'éventualité que, chez ces reptiles, l'épiphyse a une fonction, bien que celle-ci soit encore énigmatique.

La *paraphyse* présente chez les sauriens, les chélonies et les ophidiens une évolution assez uniforme. Chez les crocodiles seulement, le développement diffère, d'une façon appréciable, de celui des autres reptiles.

Chez les crocodiles la paraphyse, originellement un diverticule en forme de pivot, se développe en un sac relativement grand, dont les parois sont minces. De plus, il se trouve, entre la paraphyse et le sac dorsal de nombreux petits diverticules et une formation vésiculaire dont la signification est énigmatique.

Chez les autres reptiles, le développement présente une uniformité assez grande. Elle est ébauchée ordinairement à la même époque que l'épiphyse, ou un peu plus tard.

Au début, la paraphyse a la forme d'un petit diverticule; elle se prolonge en un tube allongé, dirigé vers l'arrière, reposant sur le sac dorsal, souvent dans un sillon sagittal de celui-ci. Pendant toute la vie embryonnaire les parois consistent en un épendyme unistratifié, ordinairement cubique. Cet épendyme, cependant, présente généralement un caractère différent de celui du sac dorsal et du plexus choroïde. Au début, les parois de la paraphyse sont lisses, et elle forme un tube cylindrique. Au cours du développement, les parois se plissent de plus en plus, la cavité diminue et l'organe peut finir par avoir une forme ramifiée, coralloïde.

On a été porté à considérer la paraphyse comme une formation apparentée au plexus choroïde. Cette opinion ne nous semble pas être fondée. L'épendyme diffère beaucoup de celui du plexus choroïde. Il ne se développe aucun vili choroïdiens des parois. Et enfin, tout le caractère de ce tube allongé, sortant du toit encéphalique, indique une différence importante du plexus choroïde qui proémine dans la cavité encéphalique.

Il sera permis d'indiquer une éventualité théorique touchée également par certains auteurs plus anciens; c'est que l'œil pariétal est sans doute le rudiment d'un œil fonctionnant, la paraphyse étant le rudiment d'un organe acoustique ou statique. Toute la construction de l'organe, spécialement la différence entre la construction de l'épiphyse et celle du sac dorsal ne parlent pas à l'encontre de cette hypothèse. De plus il faut préciser que l'organe a tendance, dans les phases précoces de la vie embryonnaire, à se rapprocher de la surface de la tête, c. à. d. qu'il existe une possibilité de réception d'impressions extérieures, comme par exemple des pressions, des vibrations ou des sons.

Quelques auteurs ont attiré l'attention sur un certain parallélisme entre l'œil des tunicates et l'œil pariétal des sauriens — tandis que d'autres auteurs (Nowikoff) ont contesté ce point de vue. Il va de soi que chaque théorie allant en ce sens doit être posée avec la plus grande réserve. Mais on ne peut pas nier qu'il est séduisant de comparer la situation de l'œil et de l'oreille des larves des ascides à la partie antérieure de la vésicule encéphalique et les formations épiphysaire et paraphysaire dans cette région paléencéphalique — des formations sortant du toit encéphalique qui sont très précoces dans le développement ontogénétique et sans doute très anciennes dans le développement phylogénétique (SELENKA).

Enfin, il y a un rapport qu'il faut relever et auquel il est impossible de donner une explication à l'heure présente: c'est l'affinité de l'épiphyse et de la paraphyse. Du sac dorsal il se développe ordinairement un récessus antérieur et un récessus postérieur. Ce dernier presse la partie médiane de l'épiphyse vers l'arrière, de sorte que sa tige est dirigée en arrière et la vésicule terminale en avant. Mais la partie distale de l'épiphyse aussi bien que le bout distal de la paraphyse ont tendance à se rapprocher l'une de l'autre. Chez le caméléon par exemple, elles sont reliées assez intimement l'une à l'autre, dans une certaine phase de la vie embryonnaire.

Les organes pariétaux sont encore énigmatiques. L'embryologie comparative a donné déjà une certaine contribution à leur signification. Mais il reste encore beaucoup de problèmes à étudier et surtout il y aura grand intérêt à étudier leur développement dans les phases les plus primitives et sur un matériel d'observation très vaste.
### LITTÉRATURE

- Béraneck, Ed.: Ueber das Parietalauge der Reptilien. Jenaische Zeitschr. für Naturwissenschaft 21, 1887, p. 374.
- Nerf de l'œil pariétal des vertébrés. Arch. de Sciences Physiques et Naturelles III Période 25, 1891, p. 589.
- BOVERI, VICTOIRE: Untersuchungen über das Parietalauge der Reptilien. Acta zoologica 6, 1925, p. 1.
- CREUTZFELDT: Ueber das Fehlen der Epiphysis cerebri bei einigen Säugern. Anat. Anz. 42, 1912.
- FRANCOTTE, P.: Contribution à l'étude du développement de l'épiphyse et du troisième œil des reptiles. Bull. de l'acad. roy. de Belgique 1887.
  - Recherches sur le développement de l'épiphyse. Archives de biologie 8, 1894.
  - Note sur l'œil pariétal, l'épiphyse, la paraphyse et les plexus choroïdes du troisième ventricule. Bull. de l'acad. roy. de Belgique 3 série 27, 1894.
- HANITSCH, RICHARD: On the Pineal Eye of the young and adult Anguis fragilis. Proceedings of the Liverpool Biological Society 3, 1889, p. 87.
- HECKSHER, VILHELM: Le développement de l'epiphyse du cerveau (Danois) Thèse de Copenhague 1890.
- HESCHELER, KARL und BOVERI, VICTOIRE: Zur Beurteilung des Parietalauges der Wirbeltiere. Vierteljahrschr. d. Naturforschungs Gesellsch. in Zürich. 68, 1923, p. 398.
- HOFFMANN, C. K.: Weitere Untersuchungen zur Entwickelungsgeschichte der Reptilien. Morphol. Jahrb. 11, 1886, p. 176.
- HUMPHREY, O. D.: On the Brain of the Snapping Turtle (chelydra serpentina). Journ. of Comparative Neurology 4, 1894, p. 71.
- DE KLINCKOWSTRÖM: Le premier développement de l'œil pariétal, l'epiphyse et le nerf pariétal chez Iguana tuberculata. Anat. Anz. 8, 1893.
  - Beiträge zur Kenntnis des Parietalauges. Zool. Jahrbücher, Abt. f. Anat. u. Ontog. d. Tiere 1894.

- KRABBE, KNUD H., L'organe sous-commissural du cerveau chez les mammifères. Communications biologiques de la Société Danoise Royale des Sciences. Copenhague V, 14, 1925.
  - Recherches sur l'existence d'un œil pariétal rudimentaire (le corpuscule pariétal) chez les mammifères. Communications biologiques de la Société Danoise Royale des Sciences. Copenhague. VIII, 3, 1929.
  - Embryologische Untersuchungen des Hirndaches bei Tieren mit fehlender oder unentwickelter Zirbeldrüse. Anat. Anz. Bd. 75, 1932, p. 160 (Ergänzungsheft).
  - Embryonal Development of Parietal Organs in Chameleo Bitaeniatus Fischer. Psychiatrische en Neurologische Bladen, Jahrgang 1934 p.
- LEGGE, FRANCESCO: Sulla sviluppo dell'occhio Pineale del Gongylus ocellatus Forsk. Bulletino della Reale Accademia Medica di Roma. 23, 1897, p. 184.
- LEYDIG, F.: Zur Kenntnis der Zirbel und Parietalorgane. Abh. d. Senckenbg. naturf. Ges. Frankfurt a. M. 19, 1896.
  - Zirbel und Jacobsonsche Organe einiger Reptilien. Arch. f. mikr. Anatomie, 50, 1897.
- MELCHERT, FRITZ: Ueber rudimentäre Hirnanhangsgebilde beim Gecko (Epi-, Para- und Hypophyse). Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie 67, 1900, p. 139.
- NOWIKOFF, M.: Untersuchungen über den Bau, die Entwickelung und die Bedeutung des Parietalauges von Sauriern. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie 96, 1910, p. 118.
- OWSJANNIKOW, Ph.: Ueber das dritte Auge bei Petromyzon fluviatilis nebst einigen Bemerkungen über dasselbe Organ bei anderen Thieren. Mémoires de l'Académie impériale des sciences de St. Petersbourg III e série, 36, 1888.
- RABL-RÜCKARD: Das Centralnervensystem des Alligators. Zeitschr. f. wissenschaft. Zoologie 30, 1878, p. 360.
- Ramôn, P.: Estructura del encéfalo del camaleon. Revista trimestral micrografica, 1, 1896, p. 46.
- REESE, ALBERT M.: Development of the American Alligator. Smithsonian Miscellaneous Collections 51, (no. 1791), 1908.
  - Development of the brain American alligator: The paraphysis and the hypophysis. Smithsonian Misc. Collections (no. 1922) 1910.
- SCHMIDT, WILH. J.: Beiträge zur Kenntnis der Parietalorgane der Saurier. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie 92, 1909, p. 359.

Recherches embryol. sur les organes pariétaux chez certains reptiles. 109

SELENKA, E.: Das Stirnorgan der Wirbeltiere. Biol. Centralbl. 10, 1890-91, p. 323.

SHANKLIN, WILLIAM MATHIAS: The central nervous system of Chameleo vulgaris. Acta zoologica 11, 1930, p. 425.

68

- SORENSEN, A. D.: Comparative Study of the Epiphysis and Roof of the Diencephalon. The Journal of Comparative Neurology, 4, 1894, p. 12 et p. 153.
- SPENCER, W. BALDWIN: On the Presence and Structure of the Pineal Eye in Lacertilia. Quarterly Journ. of Microscopical Science 27, 1887, p. 165.
- STEMMLER, JOSEPH: Die Entwickelung der Anhaenge an Zwischenhirndach beim Gecko (Gehyra oceanica und Hemidactylus mabouia). Inaug-Dissertation, Leipzig 1900.
- STRAHL, H.: Das Leydig'sche Organ bei Eidechsen. Marburger Sitzungsberichte, Mai 1884.
  - und MARTIN, E.: Die Enwickelung des Parietalauges bei Anguis fragilis und Lacerta vivipara. Archiv f. Anatomie und Entwickelungsgeschichte. Anat. Abt. 1888, p. 146.
- STUDNIČKA, F. K.: Příspěnekk morfologii parietálných organů craniotů (Morphologie des organes pariétaux des craniotes) Analysé en Zool. Centralbl. 1, 1894–95, p. 289.
  - Die Parietalorgane. Oppels Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere Bd. 5, Jena 1905.
- TILNEY, F. and WARREN. L. F.: The Morphology and Evolutional Significance of the Pineal Body. The American Anatomical Memoirs Nr. 9, 1919.
- VOELTZKOW, ALFRED: Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Reptilien, V. Epiphyse und Paraphyse bei Krokodilen und Schildkröten. Abhandl. herausgegeben von den Senckenbergschen Naturforschenden Gesellschaft 27, 1902—3, p. 163.

#### SOMMAIRE

	Page									
Introduction	3									
Matériel et technique	4									
Mesures et dimensions des embryons et de leurs organes	5									
Terminologie	6									
Scincidae.										
Gongylus ocellatus	8									
Chalcides tridactylus	23									
Iguanidae.										
(Iguana tuberculata)	25									
Anolis carolinensis	27									
Anguidae.										
Pseudopus Pallasii	30									
Anguis fragilis	33									
Lacertidae.										
Lacerta viridis	41									
(Geckonidae)	50									
Chamaeleonidae.										
Chamaeleo bitaeniatus	54									
Cheloniae.										
Chelydra serpentina	65									
Chrysemys picta	71									
Chrysemys marginalis	75									
Ophidia.										
Tropidonotus natrix	83									
Vipera berus	85									
Bitis arietans	86									
Crocodilia.										
Alligator Missisippiensis	91									
Considérations générales sur le développement des organes pariétaux										
chez les reptiles	97									
Littérature	107									
Explication des figures	111									
Explication des ngures	TTT									

### EXPLICATION DES FIGURES

a							commissure postérieure.
c							cartilage.
e							épiphyse.
h							ganglion ou commissure habénulaire.
0							œil pariétal.
p							paraphyse.
s							sac dorsal.
v				•		•	voile transversal.
x							vésicules dans le voile transversal.

Færdig fra Trykkeriet d. 29. Juni 1935.

Travail de l'Institut Tornblad pour Embryologie Comparative, Lund. (Directeur: Prof., Dr. IVAR ВRОМАН).



Fig. 1. Gongylus ocellatus. Embryon 3,5 mm. Grossi 225 fois.



Fig. 3. Gongylus ocellatus. Embryon 6,5 mm. Grossi 110 fois.



Fig. 5. Gongylus ocellatus. Embryon
13 mm. Oeil pariétal, paraphyse et tige épiphysaire (e) Grossi 75 fois.



Fig. 2. Gongylus ocellatus. Embryon 6,5 mm. Grossi 110 fois.



Fig. 4. Gongylus ocellatus. Embryon 13 mm. Grossi 110 fois.



Fig. 6. Gongylus ocellatus. Embryon 45 mm. Oeil pariétal. Grossi 150 fois.



Fig. 7. Gongylus ocellatus. Embryon 13 mm. Reconstruction de la région pariétale. Grossi 100 fois.



Fig. 8. Chalcides tridactylus. Embryon 20 mm. Grossi 150 fois.



Fig. 9. Anolis carolinensis. Embryon 3 mm. Oeil pariétal. Grossi 200 fois.



Fig. 10. Anolis carolinensis. Embryon 3 mm. Légère ébauche de l'épiphyse. Grossi 200 fois.



Fig. 11. Pseudopus Pallasii. Embryon 13,5 mm. Grossi 80 fois.



Fig. 12. Anguis fragilis. Embryon 45 mm. Grossi 190 fois.

Fig. 13. Anguis fragilis. Embryon 78 mm. Grossi 190 fois.



Fig. 14. Lacerta viridis. Embryon 4 mm. On observe les deux paraphyses. Grossi 100 fois.



Fig. 15. Lacerta viridis. Embryon 5,7 mm. Grossi 150 fois.



Fig. 16. Lacerta viridis. Embryon 5,7 mm. Grossi 150 fois.



Fig. 17. Lacerta viridis. Embryon 8 mm. (coupé en direction sagittale) Grossi 75 fois.



Fig. 18. Lacerta viridis. Embryon 8 mm. Grossi 250 fois.



Fig. 19. Lacerta viridis. Embryon 45 mm. Grossi 190 fois.







Fig. 24. Chamaeleo bitaeniatus. Embryon 14 mm. Grossi 100 fois.



e

Fig. 27. Chamaeleo bitaeniatus. Adulte. Coupe frontale. Grossi 50 fois.



Fig. 28. Chamaeleo bitaeniatus. Adulte. Coupe sagittale. Grossi 75 fois.



Fig. 29. Chamaelco vulgaris. Adulte. Coupe sagittale.



Fig. 30. Chamaeleo bitaeniatus. Embryon 4,5 mm. Reconstruction.



Fig. 31. Chamaeleo bitaeniatus. Embryon 7 mm. Reconstruction.



Chamaeleo bitaeniatus. Embryon Fig. 32. 24 mm. Reconstruction.



Fig. 33. Chamaeleo bitaeniatus. Adulte. Reconstruction.



Fig. 34. Chelydra serpentina Embryon 17 mm. Coupe sagittale. Grossi 50 fois.



Fig. 36. Chrysemys picta. Embryon 6 mm. Fig. 37. Chrysemys picta. Embryon 6,5 mm. Grossi 100 fois.



Fig. 35. Chelydra serpentina. Embryon 20 mm. Coupe transversale. Grossi 50 fois.



Grossi 100 fois.



Fig. 38. Chrysemys marginalis. Embryon 22 mm. Grossi 100 fois.



Fig. 39. Chrysemys marginalis. Embryon 35 mm. Grossi 100 fois.

Pl. XIII



Fig. 40. Chrysemys picta. (à droite) et Chrysemys marginalis (à gauche). Embryons 9 mm. et 27 mm. reconstruits. On observe les épiphyses.



Fig. 41. Chrysemys marginalis.. Embryon 32 mm. Reconstruction de la paraphyse.



Fig. 42. Tropidonotus natrix. Embryon 6,4 mm. Grossi 190 fois.



Fig. 43. Tropidonotus natrix. Embryon 9 mm. Grossi 150 fois.



Fig. 44. Tropidonotus natrix. Embryon 15,5 mm. Grossi 150 fois.

Fig. 45. Vipera berus. Embryon 50 mm. Grossi 150 fois.



Fig. 46. Bitis arietans. Embryon 32 mm. Grossi 60 fois.



Fig. 47. Alligator Missisippiensis. Embryon7 mm. Proéminence dans le voile transversal. Grossi 175 fois.



Fig. 48. Alligator Missisippiensis. Embryon 8 mm. Récès antérieur du sac dorsal, coupé un peu en direction oblique. Grossi 50 fois.



Fig. 49. Alligator Missisippiensis. Embryon 11 mm. Coupe par les hémisphères cérébraux et la paraphyse. Grossi 35 fois.

#### D. K. D. Vid. Selsk. Biol. Medd. XII, 3 [KNUD H. KRABBE]

Pl. XVIII



Fig. 50. Alligator Missisippiensis. Embryon 15 mm. Coupe par le voile transversal, présentant les diverticules et les vésicules. Grossi 80 fois.



Fig. 51. Alligator Missisippiensis. Embryon 17,2 mm. Coupé en direction sagittale. On observe la partie transitoire entre la commissure postérieure (a) et la commissure habénulaire (h) sans aucune trace d'épiphyse. Grossi 75 fois.



Fig. 52. Alligator Missisippiensis. Embryon 23 mm. Coupe sagittale montrant le sac dorsal et la paraphyse. Grossi 55 fois.





Fig. 53. Schéma démontrant les différences dans le développement de l'épiphyse et l'œil pariétal chez certains reptiles.



# Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab. Biologiske Meddelelser. XII, 4.

### EINE METHODE ZUR

## EXAKTEN SEDIMENTATIONSMESSUNG

### STUDIEN ÜBER DIE MARSCHBILDUNG AUF DER HALBINSEL SKALLING

VON

### NIELS NIELSEN

MIT 16 TAFELN



### KØBENHAVN

LEVIN & MUNKSGAARD EJNAR MUNKSGAARD 1935

Printed in Denmark. Bianco Lunos Bogtrykkeri A/S.

5

1

### VORWORT

S eit dem Jahre 1930 sind die Naturverhältnisse der Halbinsel Skallingen im westlichen Jütland zum Gegenstand einer Reihe von Untersuchungen gemacht worden. Aus ganz bescheidenen Anfängen, die in »Geografisk Tidsskrift 1933« in einem kurzen Artikel beschrieben sind, ist die Arbeit allmählich so weit gediehen, dass sie heute eine Reihe von Untersuchungen umfasst, von Fachgelehrten getan in der gemeinsamen Absicht, die leblose und die lebende Natur in Sandstrand, Düne, Marsch und Watt zu erforschen, wobei man bemüht war, auf allen Studiengebieten, biologischen wie physiographischen, die grösste zu erreichende Exaktheit der Methodik zu erzielen.

In den Jahren von 1931—34 sind fünfzehn Dänen und Ausländer an dem Laboratorium wissenschaftlich tätig gewesen, einige mit ganz begrenzten Spezialaufgaben, andere mit Problemen allgemeinerer Art. Dabei hat eine lebhafte und fruchtbare Wechselwirkung zwischen diesen verschiedenen Arbeiten bestanden, und es war von ausserordentlicher Wichtigkeit, dass Gelehrte, jeder Spezialist in seinem Fach, auf demselben Gebiete gleichzeitig am Werk waren, weil die physiographischen und biologischen Probleme ständig ineinander eingreifen und ohne ein wissenschaftliches und untersuchungstechnisches Zusammenarbeiten schwer zu lösen sind. Auch für die vorliegende Abhandlung ist diese Wechselwirkung wertvoll gewesen, und ich bitte

1\*

alle meine Mitarbeiter am Skalling-Laboratorium meinen besten Dank dafür entgegenzunehmen.

Vom Carlsberg-Fond wurden alljährlich die erforderlichen Mittel zur Deckung der Betriebskosten beigestellt und durch besondere Bewilligungen sind die Kosten zur Aufführung eines Laboratoriums aufgebracht worden. Zur Bearbeitung des gesammelten Materiales hat Carlsen-Langes Legat-Stiftung einen Beitrag bewilligt und Japetus Steenstrups Legat ermöglichte das eine Jahr eine Vergrösserung der Mitarbeiterschaft. Die Karten I und II sind mit Genehmigung des Geodätischen Instituts wiedergegeben und die Fliegeraufnahmen sind von »Hærens Flyverkorps« zur Verfügung gestellt. Ich erlaube mir im Namen der Untersuchungen diesen Institutionen meinen wärmsten Dank auszusprechen.

Meine Frau cand. pharm. JUTTA NIELSEN hat mir bei der vorliegenden Abhandlung wertvollen Beistand geleistet, sowohl was die Ausarbeitung der Methodik, wie die Arbeit im Felde anbelangt.

Skalling Laboratoriet 24. August 1934.

### A. Die Entstehung der Skalling und ihre gegenwärtigen Naturverhältnisse.

#### 1. Das Studienobjekt: Die Skalling.

Die Halbinsel Skalling hat eine Längenausdehnung von ungefähr 13 km und misst an ihrer breitesten Stelle von der Nordseeküste bis zur Küste an der Ho-Bugt ungefähr 2,5 km.

Die Halbinsel ist stets unbesiedelt gewesen, eine kurze Periode von 1901–09 ausgenommen, wo einige Aufseher bei dem damals existierenden Azetylenleuchtfeuer am Skalling Ende wohnten; der Boden ist niemals bestellt worden und der Eingriff der Kultur in die natürliche Entwicklung der Landschaft ist bis 1933 gering und bedeutungslos gewesen.

Nur an ganz wenigen Stellen in Dänemark trifft man eine so grosse zusammenhängende Landstrecke, die wirklich im Naturzustand daliegt und darum nimmt die Skalling als naturwissenschaftliches Studienobjekt in vieler Beziehung einen ganz besonderen Platz unter den Landschaftstypen Dänemarks ein.

In geologischer Beziehung Neuland, befinden sich die Landschaftsformen der Skalling in voller Entwicklung und sie haben noch nicht jene »Reife« erlangt, wie sie sonst den grössten Teil unseres Landes auszeichnet. Es kommen starke Verschiebungen im Verlauf der Küstenlinien vor, sowohl an der Nordseeküste wie an der Ho-Bugt, die Abgrenzung der Landschaftsformen ist ständigen Veränderungen unterworfen, indem an gewissen Stellen und zu gewissen Zeiten Anlandungen stattfinden, während wieder andere Gebiete der Zerstörung ausgesetzt sind. Eine ähnliche Labilität kennzeichnet die biologischen Verhältnisse. In gewissen Gebieten der Halbinsel sind neue Pflanzen- und Tiergemeinschaften am Einwandern und an gewissen Lokalitäten ist es möglich diese Veränderungen von Jahr zu Jahr durch direkte Messungen zu verfolgen.

Die vorliegende Arbeit beschäftigt sich mit einigen der morphologischen Veränderungen im oberen Drittel der Gezeitenzone, in erster Linie mit der Aufschlickung in den Marschen und den Sandablagerungen in den Algen-Salicorniaflächen, beleuchtet durch exakte Messungen, die durch eine für diesen Zweck besonders ausgearbeitete Methode ermöglicht wurden.

#### 2. Die Entstehung der Skalling.

Über den Untergrund der Skalling ist nichts bekannt. Vermutlich werden sich in einer bestimmten Tiefe tertiäre Ablagerungen finden, denn solche sind von den Steilküsten bei Hjerting und Sælborg und sonst noch von zahlreichen Lokalitäten in der Geest um die Ho-Bugt herum bekannt. Weiter besteht die Möglichkeit, dass unter der Skalling Eem-Ablagerungen vorkommen, da man bei Bohrungen im Jahre 1879 bei Blaavandshuk aus einer Tiefe von 28,4 m u. M. Schalenfragmente aufnahm, die auf Bildungen aus dieser Zeit schliessen lassen<sup>1</sup>. Moränen sind nirgends nachgewiesen und von der Skalling sind nur ganz junge alluviale, marine und äolische Ablagerungen bekannt.

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> VICTOR MADSEN, V. NORDMANN OG N. HARTZ: EEM-ZONERNE. Danmarks Geologiske Undersøgelse II. R., Nr. 17. København 1908, S. 193-194.

Ausgehend von dem, was über die jüngste geologische Entwicklung aus dem südwestlichen Winkel von Nordjütland vorliegt, ist man ungeachtet des Mangels an Untersuchungsmaterial im Stand, aus den unter der Skalling liegenden Schichten gewisse Schlüsse über die Entstehung der Halbinsel zu ziehen. Axel Jessen<sup>1</sup> gibt davon folgende Darstellung: »Zu Ende der späteiszeitlichen Bodensenkung dürfte das Meer bis zu der Hügelinsel südlich des Filsø gereicht und den steilen Abfall zwischen dem Børsmose und Grærup gebildet haben; bei Grærup bog die Küste scharf nach Südost, so dass hier ein stark markierter Küstenvorsprung entstand, das »Blaavandshuk« von damals. Als niedriges »Kliff«, heute an manchen Stellen vom Flugsand ausgeebnet, setzte sich die Küste von Grærup nach Südost zum Gjedbjerg im Südwesten von Oxbøl fort. Vom Blaabjerg und gegen Süden begann sich gleichzeitig ein breiter Gürtel von steinigen Strandwällen abzulagern, wodurch die Küstenlinie, die während der Landsenkung beständig nach Osten vorgeschoben worden war, ohne dabei jedoch ganz an den Filsø heranzukommen, jetzt wieder gegen Westen hinausgerückt wurde. Der Küstenstrom, der das Material für die Strandwälle in der Richtung N-S herbeiführte, folgte nicht der damaligen Küste, dort wo sie in süd-östlicher Richtung zum Varde-Aa einbog, sondern er lief vom Küstenvorsprung bei Grærup in südlicher Richtung nach dem Horns Rev hinaus. Dadurch bildete sich südlich eine Halbinsel in der Richtung des Küstenstromes, ähnlich der Skalling von heute. Die steinigen Strandwälle lassen sich gegen Süd ein Stückchen bis hinter Vejrs verfolgen; weiter südlich nimmt dann die Menge der Steine ab, und auf Blaavandshuk

<sup>1</sup> AxEL JESSEN: Kortbladet Blaavandshuk. Danmarks Geologiske Undersøgelse I. R., Nr. 16. København 1925, S. 35–38. zu gibt es nur Sand. Einen Begriff von der Menge des zum Aufbau des neuen Landes herbeizuschaffenden Sandes und Gerölles erhält man aus den vorhin erwähnten Bohrungen, bei welchen Strandsand mit unserer heutigen Fauna bis zu mehr als 20 m unter dem Meeresniveau gefunden wurde. Die Bucht innerhalb der neugebildeten Halbinsel wurde allmählich mit Sand ausgefüllt und es bildete sich die grosse Fläche der Kalsmærsk-Heide.

Als die Anlandung gegen Süden bis in das innere östliche Ende des Horns-Rev vorgeschritten war, wurde hier ein weiteres Vordringen in dieser Richtung unmöglich. Die Küste drehte also nach Ost-Süd-Ost zuerst längs einer Linie von Blaavandshuk über Oxby hinaus Süd von Ho, dann etwas südlicher in der Richtung Fano, wodurch sich die Halbinsel Skalling bildete.«

Weiter gegen Süd-Westen lassen sich Spuren einer zweiten Küstenlinie, jünger als die Grærup-Linie, nachweisen.

AxEL JESSEN<sup>1</sup> erwähnt das Vorkommen von Strandwällen Süd von Oxby mit nussgrossem Geröll ca. 4 m ü. M. und er sagt von ihnen: »Es ist sehr wahrscheinlich, dass die isolierten Geröllbänke bei Oxby, die nicht in ein grösseres System von Strandwällen eingefügt werden können, zum wesentlichen Teil unter ungewöhnlichen, selten eintreffenden Naturereignissen (Sturmfluten) entstanden sind«.

Einige Strandwälle südlich von Oxby gehören zwar zu einem grösseren System, das allerdings was Ausdehnung und landschaftliche Bedeutung anbelangt weit geringer ist, als die entsprechenden Formationen nördlich von Blaavandshuk.

<sup>1</sup> AXEL JESSEN: Kortbladet Blaavandshuk. Danmarks Geologiske Undersøgelse I. R., Nr. 16. København 1925, S. 38. Das Geröll lässt sich nämlich als eine ununterbrochene Reihe von einem Punkt bei Oxby bis an den Südsaum der Halbinsel Nyeng, also auf einer ca. 7 km langen Linie verfolgen. Eine ähnliche Bildung finden wir an dem südlichen Eck von Langli, wo die Strandwälle eine Höhe von ca. 2,3— 2,5 m über Normalhochwasser erreichen. Es ist kaum in Frage zu stellen, dass diese Kiesbänke ein zusammenhängendes System von beiläufig gleichem Alter bilden.

Wichtiges Material zum Verständnis der landschaftlichen Entwicklung dieses Teiles von Dänemark ist die Ausbreitung der Marschen und ihr Höhenverhältnis. Die Grundzüge derselben sind in Arbeiten von Axel Jessen aus den Jahren 1916 und 1925 niedergelegt. In der ersten Arbeit, »Marsken ved Ribe«<sup>1</sup> heisst es, »dass die alte, mit ihrer Bildung fertige Marsch überall innerhalb des nordjütländischen Marschgebietes (Manø ausgenommen, wo die Marschbildung vielleicht auch jünger ist) ungefähr die gleiche Höhe ü. M., und zwar 2 m erreicht. Dies gilt sowohl gegen Norden in der Hjerting-Bugt, wie gegen Süden bis zur schleswigschen Grenze, als auch gegen Osten entlang des Geestrandes und drinnen in den »Fjorde« und Buchten, die gegen Westen frei enden, mehrere km von der Geest und auf Fanø. Diese erhöhte und gleichartige Lage kann nur so erklärt werden, dass das Land sich hob, nachdem die Aufschlickung zum grössten Teil beendet war«. Man muss darum mit einer Landhebung von 1,2-1,4 m seit der Bildung der Hohen Marsch rechnen.

Längs der Nord- und Westküste der Ho-Bugt vom Varde-Aa bis Nyeng, südöstlich von Ho, findet man diese alte Marschbildung als fast ununterbrochenen Gürtel. Auch an

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> AXEL JESSEN: Marsken ved Ribe. Danmarks Geologiske Undersøgelse II. R., Nr. 27. København 1916, S. 46.

der Nordseite von Langli und ferner auf Fanø trifft man sie.

Hingegen fehlt diese Hochmarsch auf der Skalling, denn wir finden hier Schlick nicht höher als bis zu dem Niveau des heutigen Springfluthochwassers.

AXEL JESSEN nimmt mit SOPHUS MÜLLER an, dass die Hochmarsch recht spät, am frühesten in der nordischen Bronzezeit entstanden ist, möglicherweise zu einem etwas späteren Zeitpunkte derselben.

Das Fehlen der alten Hochmarsch auf der Skalling muss in Zusammenhang mit folgenden Umständen betrachtet werden. Die früher erwähnte Strandlinie Oxby-Langli muss zu einer Zeit gebildet worden sein, wo das offene Meer freien Zugang zu dieser Linie hatte. Das beweist das nussgrosse Geröll und das reiche Vorkommen von solchen Mollusken, wie sie von den Wellen an den offenen Strand geworfen werden, und zwar Buccinum, Ostrea, Nassa, Mytilus (grosse Formen), Cardium (grosse Formen).

Aus der eingehenden morphologischen und biologischen Untersuchung ist hervorgegangen, dass der mittlere Teil der Halbinsel, nämlich die Landschaft um den Svenske Knolde, älter als die nördlich und südlich davon gelegenen Örtlichkeiten ist, und zweifellos war es dieser Teil, der sich zuerst aus dem Meere hob, als Land von ähnlicher Beschaffenheit wie der Sören Jensen Sand der Gegenwart, südlich von Graadyb. Durch Sandzufuhr und Landhebung bildete sich hier eine ausgedehnte Sandfläche, wo die Dünenbildung sich allmählich durchsetzte, Dünenpflanzen einwanderten und das Meer zu Land wurde. Nach und nach wurde die Verbindung mit dem Festland hergestellt und die Skalling war zur Halbinsel geworden.
Die durchlaufene Entwicklung dürfte also in Kürze die folgende sein:

Zur Bronzezeit lag die Landschaft um die Ho-Bugt ca. 1,2 m tiefer als heute. Die Strandlinie lief längs der Linie Oxby—Langli. Auf Langli, »die Skalling der Bronzezeit« entstand eine Dünenlandschaft; in der innerhalb derselben liegenden Bucht fand eine lebhafte Marschbildung statt. Später wurden die um den Svenske Knolde auftauchenden Hochsande allmählich festes Land, das an Ausdehnung zunahm und zu der Skalling der Gegenwart wurde. Die letzte Phase dieser Entwicklung lässt sich an der Hand von älteren und neueren Karten über die Skalling verfolgen.

Zu dem Zeitpunkt, da die Küstenlinie Oxby— Langli sich bildete, dürfte die Skalling also kaum existiert haben.

Das geht noch aus einem andern Umstand hervor: lange Zeit hindurch war mir die Dünenbildung auf Langli ein Rätsel, insofern als die gegenwärtigen Naturverhältnisse auf der Insel nichts darbieten, was auf eine Zufuhr von Sand schliessen liesse. Gegenwärtig findet keine neue Dünenbildung auf dieser Insel statt und dessen ungeachtet ist ungefähr die Hälfte der Insel von hohen, gut ausgebildeten Dünen erfüllt, die ein gewisses Alter haben. Es liegt dann nahe, die Dünenbildung auf Langli und die Entstehung der Strandwälle als gleichzeitig vor sich gehend anzunehmen, und zu vermuten, dass diese beiden Ereignisse stattfanden, zu einer Zeit, wo die Skalling nicht existierte, wahrscheinlich jenem Zeitpunkt, wo die Hochmarsch sich bildete.

D iese übereinstimmenden Verhältnisse bringen uns also zu der Annahme, dass die Skalling jünger als die Hochmarsch, das heisst somit jünger als die Bro nzezeit sein muss.

## 3. Küstenveränderungen in den letzten 200 Jahren.

Skalling Krog. Den ältesten topographischen Bericht über die Skalling gibt uns JENS SØRENSEN in seinen Beobachtungen auf seiner grossen Fahrt mit dem Meilenwagen (Milevogns-Rejse) im Jahre 1695. Vom 30. Juli bis 1. August arbeitete er in der Gegend von Blaavand, Oxby und Ho<sup>1</sup>.

Aus seinen sorgfältigen Aufzeichnungen und Vermessungen und den auf dieser Grundlage ausgearbeiteten Karten geht hervor, dass der Verlauf der damaligen Küstenlinie recht wesentlich von der heutigen abweicht.

Die Karte belehrt uns, dass die Ho-Dyb damals eine tiefe Einbuchtung — den Skalling-Krog — zwischen Ho und die Skalling einschob an jener Stelle, wo heute die Grønning liegt. Allerdings ist es schwierig aus einer Karte mit einem so kleinen Masstab wie Jens Sørensens mit Sicherheit festzustellen, wo das Ende der Bucht zu jenem Zeitpunkt, nämlich 1695, lag, hier kommen uns seine Tagebuchaufzeichnungen zu Hilfe. Aus seinen Karten, Rutenangaben und Peilungen geht nämlich hervor:

- Dass das Ende des Skalling-Krog ungefähr südlich von Øster Oxby gelegen hatte.
- Dass die Breite der Bucht Süd von Ho ca. <sup>1</sup>/<sub>2</sub> Quartmeile bei Flut (Tagebuch v. 31. Juli) und ca. 80 Klafter bei Ebbe betrug. Die Tiefe der Rinne war in letzterem Fall 1<sup>1</sup>/<sub>2</sub>-2 Klafter (Tagebuch v. 1. August).
- 3) Dass i. J. 1695 Süd von Ho, an der Ho-Dyb ein Fischerdorf lag, und hier die Boote an Land gezogen wurden.

Die Karte der Gesellschaft der Wissenschaften (1804) zeigt, dass sich das Areal des Skalling-Krog schon 100 Jahre

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> JOHANNES KNUDSEN: Søkortdirektør JENS SøRENSEN. København 1913. S. 136-39.

#### Eine Methode zur exakten Sedimentationsmessung.

£

später etwas vermindert hatte. Selbst wenn man mit einer gewissen Unsicherheit in Jens Sørensens kartographischer Darstellung des Skalling-Krog rechnet, so ist der innerste Teil desselben doch so auffallend anders gezeichnet, dass in den verflossenen hundert Jahren eine namhafte Anlandung im westlichen und südlichen Teil der Bucht stattgefunden haben muss. In der Länge ist sie um ca. 1 km reduziert und auch an Breite hat sie stark verloren, wenngleich es nicht möglich ist aus dem vorliegenden Material einen zuverlässigen zahlenmässigen Ausdruck für die Grösse der Landgewinnung zu geben.

In dem Zeitraum von 1804—1870 sind die Veränderungen besonders auffallend, insofern der Skalling-Krog sich mit grossen Sandmassen ausfüllte, so dass die Bucht in der Tat ganz verschwand. Die Verschiebung der Küstenlinie in diesen 66 Jahren beträgt ca. 4 km. Ein Teil der früheren Bucht trennte sich ab, und bildete einen Süsswassersee, der allmählich mit Rohr zuwuchs und zu der heutigen Grønning wurde.

Von 1870—1910 hat sich die Küstenlinie noch weiter gegen Ost verschoben. Es bildete sich aus der abgesperrten Grønning ein Ablauf, die Havnegrøft, die ungefähr der alten Küstenlinie Süd von Ho folgte und die Mündung dieses Bachlaufes wurde ständig aussenwärts verrückt. In den 40 Jahren von 1870—1910 betrug die Verschiebung ca. 1 km und diese Entwicklung hat sich auch seit 1910 weiter fortgesetzt. Die Anlandung der letzten 20 Jahre ist an der breitesten Stelle 100 m.

Die Entwicklung der letzten 235 Jahre hat also zu dem Ergebnis geführt, dass heute der Skalling-Krog, eine ca. 7 km lange und 1 km breite Bucht

13

aufgefüllt und in Sandflächen, Wiesen und Rohrfelder verwandelt ist.

Die Ursache dieses bedeutenden Landzuwuchses ist in folgendem Umstand zu suchen: Der Wind trägt alljährlich grosse Sandmassen von den Strandflächen längs der Meeresküste über die Skomagerslette hinein, und hier bleibt er vorläufig als niedrige Dünenketten liegen. Diese werden vom Meer in grösseren oder kleineren Zwischenräumen ausgeebnet und das Material wird quer durch die Halbinsel getragen und dann dort abgelagert, wo das überschwemmende Wasser die Flutwelle von der Ho-Bugt trifft.

Küstenveränderungen an der Innenseite der Skalling. Ungeachtet der Schwierigkeit infolge der Breite der Gezeitenzone heute die Küstenlinie festzulegen, welche Schwierigkeit natürlich mit Rücksicht auf die in älteren Karten angegebene Küstenlinie noch erheblich grösser ist, lässt sich dennoch feststellen, dass die erwähnte Anlandung bei Skalling-Krog ein Stück gegen Süden ausgedehnt war. Bei einem Vergleich der Vermessungen des Generalstabes von 1910 mit den von uns durchgeführten Messungen ergibt sich, dass der Landzuwuchs der letzten 20 Jahre ca. 1400 m längs der Küste gegen Süd-Ost zu konstatieren ist. Ebenso ist ein recht starker Landverlust am Skalling-Ende, der nördlich bis zu der 1905 errichteten Pfahlabsperrung reicht. vermerkt worden. Der Verlust war in der Richtung Süd am stärksten und beträgt hier ca. 250 m. Der Prozess hat sich auch in den allerletzten Jahren mit grosser Kraft fortgesetzt, indem vom <sup>20</sup>/<sub>10</sub> 1930—<sup>15</sup>/<sub>7</sub> 1933 ein Streifen von ca. 25 m Breite weggespült worden ist.

Die Veränderungen der Küstenlinie bei Graadyb und entlang der Nordseeküste sind für diese Arbeit ohne Be-

14

deutung und sollen daher ausser Acht gelassen werden. Hingegen könnte es zweckmässig sein, auf die an anderer Stelle S. 30 in der vorliegenden Arbeit beschriebenen Veränderungen des Pflanzenwuchses auf den, den Gezeiten ausgesetzten Strecken entlang der Ho-Bugt, hinzuweisen.

## 4. Die Landschaftstypen der Skalling.

(Karte I und II). - (Fig. 16-24.)

Wie die Karte Fig. I-II zeigt, schliesst die Skalling eine Reihe von recht verschiedenen Landschaftstypen ein, die im wesentlichen als Gürtel nach der Längsrichtung der Halbinsel angeordnet sind. Die wichtigsten derselben sind die Strandflächen, die Dünen, die Havrending-Gebiete (Meerrinnenzone, s. u.) und die Gezeitenzone.

Die Dünen, das auffallendste und in landschaftlicher Beziehung stabileste Element, bilden einen von querlaufenden Tälern unterbrochenen Gürtel längs der westlichen Seite der Halbinsel. Der nördlichste Teil des Dünengebietes trägt die Namen Höje Knolde, dann folgt Svenske Knolde, Sibirien, Nylands-Bjerge und die Dünen am Skalling-Ende.

Trotz ihrer bescheidenen Ausdehnung und ihrer recht geringen Höhe ca. 15 m ü. M., sind die Skalling-Dünen was Vegetation und Form der Oberfläche anbelangt recht verschieden, und es lassen sich sowohl morphologisch wie biologisch eine Reihe von Typen aufstellen. Man findet z. B. die ganz junge, weisse Düne und die alte, graue Düne neben zahlreichen Zwischenstadien und ausserdem Sonderformen wie Heide und Flächen mit Weidengesträuch. Man trifft Gebiete, wo Aufbau und Anlandung zur Zeit die vorherrschenden morphologischen Faktoren sind, und andere wo wieder die destruktiven Faktoren dominieren. Eine besondere morphologische Einheit bilden einige hochliegende ebene Dünenplatten der Høje Knolde und Svenske Knolde,



Karte I. Die Skalling 1870. 1:70000.

eine andere entsteht durch das Zusammenspiel des Sandtreibens mit der nivellierenden Tätigkeit der Sturmfluten.

Die Havrendinger. (Fig. 21). In landschaftlicher Beziehung charakteristisch für einen grossen Teil der Halbinsel sind einige Niederungen, die beiläufig winkelrecht zur Längsrichtung der Halbinsel verlaufen, getrennt von einander durch niedrige Sandrücken, die stellenweise zu etwas höheren

ENSKE Olieknolde OLDE aboratorium Langli Sand berien Salhage GRAAD Skalling Ende

Karte II. Die Skalling 1910. 1:70000.

Dünen sich erheben. Der Boden der Niederungen fällt von der Innenseite der äusseren Stranddüne gleichmässig gegen das flache tiefe Land an der Ho-Bugt ab, in dasselbe ohne irgendwelche Hindernisse übergehend. Die meisten der Niederungen (Slunner oder Slunder, wie sie hierorts genannt

Vidensk. Selsk. Biol. Medd., XII, 4.

werden) sind gegen Westen von Stranddünen abgeschlossen, nur an zwei Stellen, nämlich bei Sibirien und Nord von Høje Knolde, sind sie offen und bilden eine unmittelbare Fortsetzung der Strandflächen der Nordseeküste.

Hier ist Gelegenheit das Wechselspiel der Kräfte zu beobachten, das zu ihrem Entstehen und ihrem Bestehen führte.

Es ist eine bekannte Tatsache, dass der höchste Wasserstand, sowohl bei täglichem Hochwasser, wie bei Sturmfluten, im Wattenmeer später eintritt, als an der Meeresküste draussen. Es entsteht beim Ansteigen des Wassers hier ein Niveauunterschied zwischen der Nordsee und der Ho-Bugt, der beim raschen Ansteigen der Springflut sehr beträchlich werden kann, schätzungsweise bis wenigstens 2 Meter.

Wenn die Strandfläche längs der Westküste der Skalling nun unter Wasser gesetzt ist bis ganz an den Fuss der Dünen heran, und der Wasserstand in der Ho-Bugt erheblich niedriger ist, so kann es geschehen, dass die Düne an einer schwachen Stelle durchbrochen wird, und die Wasser der See als mächtiger Strom über die Halbinsel einströmen. In der Regel verteilt sich das Wasser in mehrere Rinnen, die, wenn das Wasser wieder abzieht, flache, gegen die Ho-Bugt abfallende Täler bilden. An Stellen, wo die Rinnen am schmälsten sind und der Strom daher am stärksten ist, entstehen nicht selten Gräben von 1–2 m Tiefe.

In den späteren Jahren hat ein solches Meerrinnen »Havrendinger« nur an diesen beiden Örtlichkeiten stattgefunden, bei Sibirien und an der Skomagerslette, doch hat ein Studium der Landschaftsformen längs der Ostseite des Dünengürtels in Verbindung mit einer Untersuchung der Bodenverhältnisse ergeben, dass derartige Durchbrüche früher längs der ganzen Halbinsel stattgefunden haben.

Das Entstehen der »Havrendinger« verursacht mächtige

Materialwanderungen quer über die Halbinsel und sie waren ein stark mitwirkender Faktor bei der Bildung der schwach abfallenden, ausgedehnten Flächen auf der Innenseite der Halbinsel, dort, wo die Marsch jetzt stark im Wachsen ist.

Die Strandfläche. Westlich von der Dünenzone liegt eine nackte und sandige Strandfläche, die an ihrem nördlichen Ende nur wenige hundert Meter breit ist, gegen Süd aber zu einer kilometerbreiten, ebenen Strandfläche wird. Der Strand ist so gut wie ganz steinfrei und da die Fläche zwischen dem Meeresufer und den Dünen im Sommer nur selten vom Wasser überspült wird, geht hier ein sehr lebhaftes Sandtreiben vor sich, das grosse Mengen von Sand in der Richtung nach Ost fortschafft. Wo diese Sandmassen zu den durch die »Havrendinger« gebildeten Ebenen gelangen, werden sie vom Wind weitergetragen und wandern ohne Hindernis irgendwelcher Art quer über die Halbinsel in ihrer ganzen Breitenausdehnung.

Etwas östlich von dem eigentlichen Dünengebiet, getrennt von diesem durch niedere, ausgeebnete Dünen liegt eine isolierte Dünenpartie, Olieknolde genannt.

Was die Vegetation betrifft, so ist der östliche Teil der Skalling ziemlich differenziert. Das Gebiet der alten »Havrendiger«, die Slunnen, haben in ihrem östlichen Teil einen Pflanzenwuchs, den man als einen Übergang zwischen der grauen Düne und der Süsswasserwiese bezeichnen muss, der aber nach der Ho-Bugt zu immer mehr den Charakter der Salzwasserflora annimmt. Der östliche Teil dieses Gebietes liegt noch oberhalb jener Zone, die bei Springfluten unter Wasser gesetzt wird, doch die ausserordentlichen Hochwässer überschwemmen kleinere oder grössere Teile des Bodens. Selbst diese nur gelegentlichen Hochwässer sind im Stande sowohl morphologisch wie biologisch die

 $2^*$ 

Landschaft bis zu einem gewissen Grad zu prägen. Die Dünen zeigen hier alle eine ganz charakteristische Nivellierung, die besonders auffällt, wenn die Heumahd beendet ist.

Die Binnenmarsch. Die äusserste Zone festen Landes oberhalb der Springflutgrenze. Die Binnenmarsch zeigt eine üppige Marschvegetation zierlich gesondert in scharf abgegrenzten Streifen, wie sie Boden und Feuchtigkeit bedingen. Dieser Teil der Halbinsel bietet ganz gute Voraussetzungen für Graswirtschaft und Schafweide und er hat darum einiges erwerbsmässiges Interesse.

Die Gezeitenzone. Sie umfasst den östlichsten und am tiefsten gelegenen Teil der Skalling und geht von den Havrendinger Sibiriens im Süden bis zur Havnegröft im Norden. Der Gürtel ist ungefähr 1 km breit und ungefähr 8 km lang. Südlich der Pfahlsperrung von 1905 ist die Gezeitenzone ganz schmal, weil sich hier die Hobo-Dyb ins Land einschneidet, und hier eine so tiefe Rinne mit so steilen Wänden bildet, dass man selbst von ziemlich grossen Booten an Land springen kann.

Der Abstand zwischen Flut- und Ebbelinie bei Springflut ist in der Mitte der Halbinsel etwas mehr als 2 km, doch nur die innerste Hälfte des Gebietes ist von einer solchen Beschaffenheit, dass man es als Land bezeichnen kann. Die äussere Hälfte ist Arenicola-Watt, das aber an manchen Stellen andere Tiergemeinschaften, in welchen Corophium und Mollusken vorherrschen, aufweist.

Sowohl terrainmässig wie biologisch ist zwischen dem Arenicola-Watt und dem Landteil der Gezeitenzone eine scharfe Grenze. Von 1931—33 wurde von HARALD THAMDRUP unter Mitarbeit mehrerer anderer an der Skalling-Untersuchung teilnehmenden Gelehrten, eine sehr genaue Untersuchung über das Sandwurmwatt vorgenommen, und da die Veröffentlichung des hier zuwege geschafften Materiales nahe bevorsteht, soll diese Landschaftstype hier nicht behandelt werden.

Hingegen wird im speziellen Teil der vorliegenden Arbeit ein detaillierter Bericht über die Naturverhältnisse im Landteil der Gezeitenzone gebracht, dem Schauplatz dieser Untersuchungen.

## B. Exakte Sedimentationsmessung.

# 1. Gefärbter Sand als Hilfsmittel zum Studium der Sandflucht.

Anlässlich einiger Studien über die Sandflucht und die durch diesen Prozess entstandenen Landschaftstypen, war ich 1928—29 auf gewisse Mängel unserer Kenntnis über den Charakter und die Wirkungen dieses Prozesses aufmerksam geworden, die auf den Umstand zurückzuführen sind, dass man das primäre Phänomen nicht genügend studiert hatte; nämlich das Wegtragen des Sandkornes durch den Wind, die Art und Weise der Fortbewegung, den Vorgang der Ablagerung und die notwendigen und zureichenden Bedingungen für das Auftreten der Sandflucht und die Ablagerung des Sandes.

Dadurch begann ich mit dem Gedanken zu arbeiten, ob es sich nicht tun liesse, auf direktem Wege die Flucht des einzelnen Sandkornes zu bestimmen, wenn es vom Wind in Bewegung gesetzt wird. Dies konnte jedoch nur geschehen unter der Voraussetzung, dass die einzelnen Partikeln oder die Partikelmengen auf irgend eine Weise kenntlich gemacht würden, so dass ihre Bewegung verfolgt und das Sandkorn vor und nach dem Flug verifiziert werden konnte. Das einfachste Verfahren, dies zu erreichen, musste sein, den Sandkörnern irgend eine Farbe beizubringen, die leicht kennbar war, ohne dass dadurch die physischen Eigenschaften des Sandes verändert würden.

Um die Möglichkeiten für ein solches Verfahren zu prüfen, wurden im Frühjahr 1930 eine Reihe von Laboratoriumsversuchen mit Färben von Dünensand angestellt, die später durch einige Experimente im Dünengebiet von Tisvilde (Seeland) ergänzt wurden. Die Schwierigkeit, ein brauchbares Verfahren zu finden, lag unter anderm darin, ein so augenfälliges Färbemittel zu bekommen, dass die gefärbten Körner leicht von den ungefärbten zu unterscheiden waren, und das sich dazu mit hinreichender Festigkeit an die Oberfläche der Quarzkörner band. Nach Beratung mit mehreren Chemikern wurden folgende Farbstoffe geprüft:

- 1) Fuchsin in 5  $^{0}/_{0}$  alkoholischer Lösung.
- 2) Pikrinsäure in 1 % wässeriger Lösung.
- 3) Rote Fruchtfarbe in wässeriger Lösung.
- 4) Methylviolett in wässeriger und alkoholischer Lösung von verschiedener Stärke von  $0,1 \ {}^0/{}_0-1 \ {}^0/{}_0$ .
- 5) Sudanrot, gelöst in einer Mischung von gleichen Teilen Benzin und Benzol. Der Ausgangspunkt war eine 1 <sup>0</sup>/<sub>0</sub> Lösung in Benzol, die mit einem entsprechenden Volumen Benzin verdünnt wurde; ab und zu erhöhte man das Quantum, so dass die Lösungen zwischen 0,1—1 <sup>0</sup>/<sub>0</sub> variierten. Die Verdünnung geschah aus ökonomischen Gründen, da Benzin leichter und billiger zu beschaffen ist als Benzol.

Die Versuche ergaben folgendes Resultat: Die angewandte Standardlösung von Fuchsin liess sich bis zu 4 mal mit

Wasser verdünnen, ehe ein Ausfallen des Farbstoffes eintrat und selbst diese verdünnten Lösungen gaben unmittelbar nach der Anbringung ein sehr günstiges Resultat in Form einer starken tiefroten Farbe, die jedoch beim Trocknen matt und dann dunkelgrünlich wurde, und in dieser Form wenig kenntlich und darum für unsern Zweck ungeeignet war. Die Pikrinsäure gab eine grellgelbe Farbe, zeigte aber Tendenz zur Auskristallisierung, wodurch sich der Farbstoff konzentrierte, statt sich gleichmässig über die Sandkörner zu verteilen, und da er infolge seiner Giftigkeit sich schwer in grösserem Ausmass in der Natur verwenden liess, musste auch dieser als weniger geeignet ausgeschaltet werden und ebenso verhielt es sich mit der roten Fruchtfarbe, deren Färbekapazität wesentlich geringer war, als die der beiden nächsten Stoffe. Hingegen hatten sowohl Methylviolett wie Sudanrot die gewünschten Eigenschaften und die eigentlichen Versuche sind darum mit diesen beiden Stoffen ausgeführt.

Methylviolett lässt sich leicht in Alkohol auflösen und schwer in Wasser. Es verleiht den Sandkörnern eine leicht kenntliche violette Färbung, die sich beim Eintrocknen hält, und im Übrigen keine von den Nachteilen hat, die den anderen Stoffen anhaften. Das Färben gelingt am besten mit alkoholischen Lösungen, da die wässerigen Lösungen recht langsam trocknen und etwas die Tendenz haben die Sandkörner zusammen zu kleben, und diese beiden Eigenschaften schliessen in einer Reihe von Fällen ihre Anwendung aus.

Sudanrot gehört zu den sogenannten fettlöslichen Anilinfarbstoffen. Es ist in Wasser unlöslich, löslich aber in Benzol und in etwas geringerem Grad in anderen flüssigen Kohlenwasserstoffen wie Benzin. Es gibt den Sandkörnern eine sehr starke klare, rote Färbung, die sehr auffallend ist und gleichzeitig stark an den Körnern haftet. Die Vorteile bei der Anwendung von Sudanrot sind zahlreiche: Es verursacht keine Krustenbildung und die Beweglichkeit der Sandkörner wird, soweit es sich konstatieren lässt, von der Färbung nicht beeinflusst. Bei Versuchen mit Sand, der in Bewegung ist, ist es ein grosser Vorteil, dass der Färbungsprozess in möglichst kurzer Zeit die physisch-mechanischen Veränderungen durchläuft, und bei Fällen wie dem vorliegenden muss darum absolut die Anwendung von Sudanrot angeraten werden, da sowohl Wasser wie Alkohol langsamer verdampfen als Benzol und Benzin, und es mit diesen Lösungen also bedeutend länger dauern würde, ehe die gefärbte Fläche in mechanischer Beziehung wieder normal wäre.

Bei Versuchen von kurzer Dauer kann man in gewissen Fällen mit ebenso guter Wirkung Methylviolett verwenden. bei länger währenden muss Sudanrot vorgezogen werden, da ersterer Stoff etwas in Wasser löslich ist. Die mit Methylviolett gefärbte Sandschicht kann darum bei Durchsickerung mit Wasser möglicherweise ausgewaschen werden, sodass ein Teil des Farbstoffes sich den darunter liegenden Schichten mitteilt, wodurch eine Abgrenzung nach unten zu schwierig wird. Die Abgabe des Farbstoffes geht jedoch ziemlich langsam vor sich und selbst ein so gründliches Auswaschen wie mit einer 4-5 fachen Wassermenge 5-6 mal wiederholt, bringt keine vollständige Entfärbung des Stoffes zustande; es ist möglich selbst mit dem blossen Auge nach einem solchen Prozess die Farbe zu unterscheiden, und bei der nachstehend beschriebenen Beaktion ist das erhaltene Resultat ein ausserordentlich günstiges. Ein vollkommenes Auswaschen einer gefärbten Sandschicht wird in der Natur kaum je stattfinden, auf keinen Fall in den Versuchszeiten von wenigen Jahren, wie sie vorläufig in Frage kommen; doch auch ein partielles Auswaschen kann gewisse Übelstände mit sich bringen und darum muss die Anwendung von Methylviolett für Experimente dieser Art eine einigermassen begrenzte bleiben.

Die Vorteile bei Anwendung von Sudanrot erwiesen sich als so grosse, dass man trotz praktischer Nachteile wie Kostspieligkeit, Transportschwierigkeiten, Feuergefährlichkeit etc., bei Verwendung des Stoffes in grösserem Ausmass, diesen dem Methylviolett vorzog, ausgenommen zu speziellen Zwecken, während die anderen durchgeprobten Farbstoffe bei Vornahme der eigentlichen Versuche überhaupt nicht in Betracht kamen.

Das Verfahren bei Anbringung der Farblösung musste sich natürlich nach der Beschaffenheit des zu Färbenden und nach der Versuchsordnung überhaupt richten.

Inwiefern eine gegebene Sandprobe gefärbte Sandkörner enthält oder nicht, kann in gewissen Fällen aus einer direkten Beobachtung der Sandkörner entschieden werden. Wenn es sich um grössere Mengen gefärbter Körner handelt, so lassen sie sich mit freiem Auge wahrnehmen, sonst muss Lupe oder Mikroskop zu Hilfe genommen werden und bei einem solchen Verfahren geht man ganz sicher, da selbst einzelne Körner auffallen und scharf von den ungefärbten hervorstechen. Sollte dennoch irgendwelche Unsicherheit bestehen, so kann folgende Methode in Anwendung gebracht werden: Man schüttelt ein Quantum von ca. 10 cm3 Sand in einer reinen Flasche, die 20-30 cm3 einer Flüssigkeit enthält, in der der angewendete Farbstoff löslich ist, und es werden dann, dadurch dass sich die Flüssigkeit färbt, selbst ganz minimale Mengen kenntlich werden. Die beiden bei der Untersuchung angewendeten Farbstoffe wurden auf diese Art durch Auswaschen in 96  $^{0}/_{0}$  Alkohol, resp. reinem Benzol nachgewiesen. Da Sudanrot in Alkohol nicht löslich ist, kann man bei zweifacher Färbung, die in manchen Fällen von Wert sein kann, die Probe zuerst mit Alkohol auf Methylviolett machen und dann nachdem die Probe getrocknet ist, dieselbe mit Benzol ausziehen, wodurch man die Probe auf Sudanrot erhält.

Bei der Arbeit auf der Skalling i. J. 1930, wo die Bedingungen für die Schaffung von Versuchsfeldern ausserordentlich günstige waren, wurde eine Reihe von Versuchsordnungen zur Beobachtung und Messung der unter der Sandflucht stattfindenden Prozesse ausgearbeitet. Eine derselben ist folgende:

Auf Flächen, wo sich Flugsand ablagerte, wurde die Mächtigkeit der Anlagerung dadurch gemessen, dass man die Oberflächenschicht einfach färbte. Dadurch war es möglich, zu jedem beliebigen Zeitpunkt des Sommers die Stärke der seit dem Färben angelagerten Sandschicht zu messen.

Das Färben selbst ging so vor sich, dass man die Farblösung mit Hilfe einer Spritze auftrug, die durch verschiedene Zerstäuber für eine geeignete und gleichmässige Verteilung der Sudanrotlösung auf die zur Beobachtung ausersehene Fläche sorgte.

Durch Oberflächenfärbungen auf Geländen, wo der Sand in Bewegung war, stellte man eine Reihe von Versuchen über die Wanderungsprozesse des Sandes an, die zusammen mit späteren Messungen und Beobachtungen ein ganz ansehnliches Material zur Beleuchtung des Charakters und der quantitativen Verhältnisse dieser Prozesse gaben. Besonders beachtenswert sind Messungen aus den sogenannten Rippelmarken, die Sandwanderungen darstellend, doch sind diese Messungen noch nicht beendet und gelangen darum erst zu einem späteren Zeitpunkt zur Veröffentlichung. Die ganz dünne rote Sandschicht behielt ihre Farbe ungeschwächt den ganzen Winter hindurch und alle Umstände liessen darauf schliessen, dass die Methode eine längere Reihe von Jahren zweckdienlich bleiben würde, was sich auch durch die späteren Beobachtungen bestätigt hat.

# 2. Die Anwendung von gefärbtem Sand bei Marschstudien.

In der Folge der allgemeinen Untersuchungen über die Skalling kartierte ich im Juli 1931 die Bodenbeschaffenheit eines bedeutenden Teiles der Halbinsel. Dabei ergab sich, dass längs der Ho-Bugt ein Gürtel läuft, der eine dünne auf Sand gelagerte Schlickschicht (bis ca. 10 cm Mächtigkeit) enthält, und dass innerhalb derselben wieder ein Streifen mit sandiger Oberfläche liegt; innerhalb dieses Gürtels waren die Bodenverhältnisse recht verworren und von stark wechselnder Art.

Bei täglicher Beobachtung dieses Gebietes kam mir der Gedanke, dass in der äusseren Schlickzone beständig eine Ablagerung stattfände. Die Möglichkeit war auf alle Fälle da, insofern als grosse Teile des Uferrandes selbst bei Nippfluten unter Wasser kamen.

Es lag denn nahe, die Idee der Messung von Anlagerungen im Sandfluchtgebiet auf die Marsch zu übertragen, doch sollte hier erst die Versuchsordnung den speziellen Verhältnissen, wie sie sich in der Zone der Gezeiten geltend machen, angepasst werden.

Während sich kahle oder schwach bewachsene Sandflächen durch direkte Übertragung der Farblösung färben lassen, muss auf bewachsenen Gebieten ein anderes Verfahren benützt werden. Hier würde nämlich die aufgetragene Flüssigkeit an den Pflanzen hängen bleiben und nur in geringerem Grad in den Boden eindringen, und man läuft auch weiter Gefahr, dass eine Bespritzung mit Alkohol oder Benzol dem Pflanzenwuchs schaden könnte. Dies muss um jeden Preis vermieden werden, wenn die Ergebnisse der Versuche ein auch nur annähernd richtiges Bild von den Prozessen, wie sie frei in der Natur vor sich gehen, geben sollen.

Ich änderte also das Verfahren dahin, dass ich der Oberfläche, die ich kenntlich zu machen wünschte, eine dünne Lage vorher gefärbten Sandes auftrug, der so lange gefärbt worden war, dass das Lösungsmittel vollständig verdampft war. Da Sudanrot in Wasser unlöslich ist, so kann diese Bestreuung keinen Einfluss auf den Pflanzenwuchs haben, und keine Veränderung der natürlichen Bedingungen nach sich ziehen.

Für die Versuche im August 1931 wurden 5 Lokalitäten ausgewählt, die auf der Karte mit Nr. 1—5/31 bezeichnet sind. Auf den Probeflächen Nr. 1/31 und Nr. 5/31 wurde gefärbter Sand über ein Areal von ca. 10 m<sup>2</sup> ausgelegt, wogegen die Probeflächen Nr. 2, 3, 4/31 ca. 100 m<sup>2</sup> betrugen. Der gefärbte Sand wurde in einer möglichst gleichmässigen Lage von ca. 2 mm Dicke aufgetragen.

Die Frage war nun, ob der Sand seine Farbe einen so langen Zeitraum hindurch bewahren würde, wie es für ein positives Ergebnis der Versuche von Notwendigkeit war, weiters ob im Versuchsgebiet eine Anlagerung stattfände, und ob diese so gross war, dass sich ihre Mächtigkeit innerhalb einer bestimmten Versuchszeit messen liess.

Gross war darum meine Freude, als ich am 2. Februar 1932, also nach Verlauf eines halben Jahres bei einer Grabung in Probefläche Nr. 2/31 die gefärbte Sandschicht wiederfand, rot und ganz unbeschadet sich darbietend, aber überlagert von einer frischen Schlickschicht von ca. 5 mm Mächtigkeit.

Die Haltbarkeit der Farbe auch in der Marsch und die überraschend grosse Aufschlickung berechtigten zu der Annahme, dass die Methodik brauchbar sei und eine Weiterführung und Erweiterung der Versuche aller Wahrscheinlichkeit nach zu Ergebnissen führen müsse. Ich beschloss, das Versuchsgebiet so weit auszudehnen, dass die ganze von Ebbe und Flut überspülte Fläche zwischen Olieknolde und Havnegröft unter Beobachtung stand.

Dass ich den nördlichen Teil der Skalling Marsch für meine Versuche wählte und es unterliess im südlichen Teil der Halbinsel solche vorzunehmen, ist folgendem Umstand zuzuschreiben:

Wie in einer früheren Veröffentlichung<sup>1</sup> bemerkt, wird der südliche Teil der Skalling den ganzen Sommer hindurch als Schafweide benützt, während der nördliche Teil nur vom 24. August bis hinein in den Oktober für diese Zwecke gebraucht wird. Da die Schafe einen wesentlichen Teil ihrer Nahrung in der Aussenmarsch suchen, so ist die Vegetation in diesem ganzen südlichen Teil stark von der Abweidung geprägt, und die Oberfläche trägt überhaupt Spuren ihres Vorhandenseins. Ihre scharfen Hufe zerschneiden die Algenschicht der Oberfläche, und jeder Schaftritt steht scharf abgegrenzt in dem von den Hochfluten aufgeweichten Boden; über die ganze Marsch geht ein System von »Pfaden«, die täglich von so vielen Schafen begangen werden, dass die Vegetation vollständig zertreten ist; und dieser Umstand in Verbindung mit der intensiven Abweidung macht dieses

<sup>1</sup> NIELS NIELSEN: Jordfællesskabet paa Skallingen. Geografisk Tidsskrift, Bd. 36. København 1933, p. 100. Gebiet für eine Messung der Marschbildung unter ungestörten Bedingungen wenig geeignet.

In dem ausgewählten Versuchsfeld sind keine dieser Nachteile vorhanden und da auch sonst keine anderen »künstlichen Einwirkungen« auf diesem Areal zu vermerken sind, keine Gräben, keine Pfahleinrammungen, kurz gesagt nichts, was den natürlichen Verlauf der biologischen und morphologischen Prozesse stören könnte, so ist es in hervorragender Weise für Experimente der vorhin skizzierten Art geeignet.

# 3. Das Versuchsgebiet.

#### (Karte III.)

Das Versuchsgebiet ist ungefähr 3 km lang und 1 km breit. Es umfasst mehrere Landschaftstypen, die sich in drei Hauptgruppen einteilen lassen und zwar:

- 1) Die Aussenmarsch,
- 2) Das Salicornia-Algenfeld (das Binnenwatt),
- 3) Das Sandfluchtgebiet.

Die Aussenmarsch (Fig. 1) hat in ihrem südlichen Teil eine Breite von ca. 1 km und erstreckt sich von der Fenne bis zum Rand der Ho-Bugt. Die ganze Bucht entlang zeichnet sich die Grenze zwischen dem Sandwatt und der äusseren Marschwiese ganz scharf ab, indem letztere als Steilrand von ungefähr 25 cm Höhe anhebt. Die Marschwiese ist gegen Süd am breitesten und sie setzt sich bis ganz hinunter zu den grossen Havrendinger Sibiriens als kilometerbreite Fläche fort. Gegen Nord zu ist sie bedeutend schmäler, 100—200 m, läuft jedoch als zusammenhängender Streifen bis ganz zu den Wiesenstrecken an der Havnegröft Süd von Ho weiter.



entlang welcher 8, 12 rsp. 23 Probeflächen angelegt sind. Die Längslinie L hat im Ganzen Karte III. Das Versuchsareal an der Ho-Bugt. I, II und III bezeichnen die drei Querlinien, 18 Probeflächen. Die Probeflächen 1-5/1931 sind besonders angezeichnet.

Das Binnenwatt. Diese zweite Hauptform im Terrain stellt eine ebene Fläche dar, die mit einem dichten und zusammenhängenden Teppich von Algen bewachsen ist, teils fadenförmigen grünen, teils blaugrünen Algen, zwischen welchen eine reiche Fauna und Flora von kleineren Organismen lebt, die noch zu untersuchen wären. Die Algendecke ist 1-2 mm dick und hängt so fest zusammen, dass man sie in Schollen abheben und z. B. über einen Stock hängen kann (Fig. 15). Unter der Algendecke liegt eine Sandschicht, die in der Regel mehrere om tief eine blauschwarze Farbe hat, was dem Vorkommen von Sulfiden, wahrscheinlich Schwefeleisen, zuzuschreiben ist. Auf der Algenfläche besteht ein höheres Pflanzenleben. Die am meisten verbreitete und charakteristischeste Pflanze ist Salicornia herbacea in mehreren Kleinarten, deren systematischen und biologischen Beziehungen zu einander Gegenstand einer besonderen Untersuchung ist. Die Dichtigkeit der Salicornia und der Zustand der einzelnen Individuen variiert stark und es sind alle Übergänge vorhanden, von den reinen Algenflächen, wo fast keine Salicornia vorkommt, bis zu anderen, wo bis zu 100-200 Individuen per Quadratmeter wachsen. Auch Puccinellia maritima ist im südlichen Teil des Algengebietes in grosser Zahl da, und sie scheint im Vordringen zu sein, jedenfalls hat sie in den Jahren, wo die Untersuchung dauerte, ihr Gebiet wesentlich vergrössert.

Während die reine Algenfläche mit einer vereinzelten Ausnahme, die unten besprochen werden soll, tatsächlich ganz eben ist, so trifft dies keineswegs bei jenen Flächen zu, die, mehr oder weniger reich, mit *Puccinellia* bestanden sind. Die mehrjährigen Büschelchen dieser Pflanze heben sich hier fast immer als kleine Bodenschwellungen über das Terrain und das Auge nimmt sie schon auf recht

grosse Entfernung wahr. Hingegen scheint die Form der Oberfläche nur wenig von der Intensität der Salicornia-Bewachsung beeinflusst; hier sind die Zwischenräume zwischen den einzelnen Büscheln der Pflanze mit Algen ausgefüllt, als Fortsetzung der Algendecke vom Salicornia-freien Teil des Geländes. Unregelmässig über dieses Terrain verteilt findet man einige kleine Vertiefungen, ganz flache Becken, mit einer horizontalen Ausdehnung von 5-50 m und einer Tiefe, die stets zwischen 10-12 cm wechselt. Die Algenschicht geht bis an den Saum dieser Becken heran, ohne sich jedoch auf dem Boden derselben fortzusetzen. Meist fehlen dem Boden Gefässpflanzen, trotzdem jeden Sommer eine ganze Anzahl von Salicornia austreiben; ihre Keimpflanzen halten bald in der Entwicklung inne und gelangen nicht dazu, zu blühen und Samen anzusetzen. Diese Becken sind sehr beständige Bildungen, die man von Jahr zu Jahr an derselben Stelle wiederfinden kann. Sie scheinen die Tendenz zu haben, sich nach Osten zu verschieben, indem sie die Sandschicht unter der Algenfläche zerstören, während gleichzeitig eine Auffüllung von Westen her stattfindet.

Als dritte Haupttype muss jene Oberflächenerscheinung aufgestellt werden, die einen schmalen Gürtel zwischen den beiden eben beschriebenen Gebieten bildet. Es ist ein ca. 100 m breiter und ca. 50 cm hoher Sandwall äolischen Ursprungs mit Dünenbewachsung (Fig. 3). Der Sandrücken lässt sich von der Gegend gerade südlich der Havnegröft bis zu einem Punkt zwischen Linie II und III verfolgen, an manchen Stellen seines Verlaufes von den grossen Prielen an der Ho-Bugt unterbrochen, jedoch sonst ein zusammenhängendes Ganzes bildend, das mit Rücksicht auf Höhe, Oberfläche, Boden und Vegetation einen ausgesprochenen

Vidensk. Selsk. Biol. Medd., XII, 4.

33

3

Gegensatz zu den Algenflächen innerhalb, wie zu der ausserhalb liegenden Aussenmarsch darstellt.

## 4. Das Auslegen von Probeflächen in der Marsch.

Unter diesen Voraussetzungen schritt man zu der Aufgabe, die umfassenden Messungen der Sedimentation in dem Teil der Skalling, der von Springfluthochwassern erreicht wird, zu verwirklichen. Im Juli und August 1932 wurde ein System von Probeflächen angelegt, durch Bestreuen von je ca. 2 m<sup>2</sup> Bodenfläche mit in Sudanrot gefärbtem Sand. Die Felder wurden längs vierer, ungefähr gerader Linien angelegt, die auf der Karte S. 31 die Nummern I, II, III und L tragen.

Die drei querlaufenden Linien I-III sind so angelegt, dass sie das ganze heutige durch die Gezeiten gekennzeichnete Gebiet von der Ho-Bugt bis zu der Zone, wo nur die ausserordentlichen Hochwasser hingelangen, durchschneiden. Ihr Zweck ist, die Mächtigkeit der Sedimentation innerhalb des Versuchsgebietes, ihre Variation und Relation zu den verschiedenen landschaftlichen Elementen daselbst. darzulegen. Die der Länge nach laufende Linie L dient dem Studium der Anlagerungsverhältnisse längs der eigentümlichen Algen-Salicornia-Fläche (das Binnenwatt), einer auf der Skalling ganz ausgeprägten Zone mit Naturverhältnissen, die in wesentlichem Grad von der Marsch ausserhalb und innerhalb abweichen. Die Probeflächen sind mit Holzpflöcken abgegrenzt und die Endpunkte der Linien mit eingegrabenen Betonblöcken. Das Färben des Sandes fand auf der Leeseite der Stranddünen in Svenske Knolde statt, und der Transport zu den Versuchsfeldern wurde auf kleinen zweiräderigen Wagen bewerkstelligt.

Es wurde eine Beschreibung jeder einzelnen Fläche mit

#### Eine Methode zur exakten Sedimentationsmessung.

Rücksicht auf Lage, Höhenverhältnisse, Vegetation und Boden ausgearbeitet und diese Beschreibung während der ganzen Dauer der Versuche laufend gehalten, so dass eventuelle Veränderungen aufgezeichnet sind.

Die Lage im Terrain. Die Lage der Flächen im Verhältnis zu den grösseren Wasserrinnen und anderen Terraineigentümlichkeiten geht aus der Karte hervor, besondere lokale Verhältnisse sind aber für jedes einzelne Feld im später mitgeteilten Versuchsbericht angeführt.

Die Höhenverhältnisse. Die Probeflächen in Linie I—III, Linie L, Nr. 1—10, sowie Nr. 2—5/31 wurden nivelliert. Hier stiess man auf die Schwierigkeit, einen Nullpunkt in Relation zu der allgemeinen Vermessung des Landes zu finden; da nun eine Reihe von Messungen zeigte, dass die untere Grenze der zusammenhängenden Vegetation gegen die Watten der Ho-Bugt einen sozusagen wagrechten Horizont bildet, vermutlich bestimmt durch die Dauer der täglichen Wasserbedeckung, wurde diese Linie gewählt und die Flächen nach ihr eingemessen. Alle Höhenangaben im folgenden bezeichnen also die Höhe der Fläche über der Unterkante der zusammenhängenden Puccinellia-Vegetation gegen die Ho-Bugt zu.

Die Vegetation auf den Probeflächen. Schon die vorläufigen Versuche von 1931—32 hatten es wahrscheinlich gemacht, dass man mit einer gewissen Beziehung zwischen dem Pflanzenwuchs und der Auflagerung zu rechnen hatte, und darum wurde bei der Auslegung der Probeflächen im Juli-August 1932 eine vegetationsmässige Beschreibung jeder einzelnen Lokalität ausgearbeitet.

Im Laufe der Arbeit stellte sich bei dieser rein habituellen Behandlung indessen eine gewisse Unzulänglichkeit heraus, namentlich als die Möglichkeit auftauchte, Ver-

35

3\*

gleichungen mit der Sedimentation an anderen Stellen des Wattenmeeres anzustellen, und um das Bild der Vegetation so exakt wie möglich zu gestalten, wurde dann 1933 eine formations-statistische Analyse jeder einzelnen Probefläche gemacht.

Auf spärlich bewachsenen Flächen mit einer oder zwei Arten von Gefässpflanzen wurde eine einfache Aufzählung der Individuen vorgenommen. Diese Zahl darf jedoch keinen besonderen Anspruch auf Genauigkeit erheben, weil die Abgrenzung nach der Auflagerung eines Jahres nicht immer mit voller Sicherheit festgestellt werden kann; eine zweite Schwierigkeit bieten die späten Keimpflanzen, besonders jene der *Salicornia*; da aber der grösste Teil derselben nicht zur Entwicklung kommt, so sind sie bei der Aufzählung nicht mitgenommen.

Die Vegetationstypen, die mehr zusammengesetzt sind, wurden nach Raunkiærs Kreismethode analysiert. Bei der Aufnahme, die innerhalb der Abgrenzung der Probeflächen vorgenommen ist, sind wir von dem Gesichtspunkt ausgegangen, dass von Interesse

## Tabelle 1.

	I	II	III	IV	v	VI	VII	VIII	IX	x	
Puccinellia maritima	1	1	1	+	1	1	1	1	1	+	10
Sueda maritima	1	1	1	1	1	1	1	1	1	+	10
Spergularia media	1	1			1	1	1		1	1	7
Obione pedunculata	1	1	1	1		1			1	1	7
Aster tripolium	+	+	+		+			+	+		6
Statice limonium					1	+	1	1	+	+	6
Plantago maritima				1		1	1				3
Salicornia herbacea				1		1		1			3
Triglochin maritima		1.	••					1		• •	1

Nr. 7. Linie I. <sup>1</sup>/<sub>100</sub> m<sup>2</sup>. 3. August 1933.

nur eine zahlenmässige Behandlung der Vegetation innerhalb der Probeflächen selbst sei, und nicht eine allgemeine Analyse des darumliegenden Pflanzengebietes. Um dies zu erreichen, musste Raunkiærs Methode ein wenig abgeändert werden. Tab. 1.

Die Kolonnen I—X (Tab. 1) bezeichnen die einzelnen Stiche. Die Ziffer 1, dass die Pflanze auf der betrachteten Fläche von<sup>1</sup>/<sub>100</sub> m<sup>2</sup> vorkommt, das Zeichen +, dass sie dominiert. Die Ziffer der letzten Kolonne gibt die Anzahl der Stiche, in welchen die Pflanze vorkommt. Die bei der Beschreibung der einzelnen Flächen angeführten Vegetationsanalysen sind in dieser Weise ausgeführt.

RAUNKLÆR nimmt in der Regel 1/10 m<sup>2</sup> als Masseinheit (Stich), da aber jede der Probeflächen nur einen Flächenraum von ca. 2 m<sup>2</sup> hat, musste man auf eine Masseinheit von 1/100 m<sup>2</sup> hinuntergehen. Aus jeder Probefläche wurden 10 Stiche genommen, deren Gefässpflanzen auf einer Liste angeführt sind. Durch Zusammenlegung der Analyseresultate für die 10 Stiche bekommt man also einen zahlenmässigen Ausdruck für die Häufigkeit des Vorkommens der einzelnen Pflanze auf der Probefläche. Das in den späteren Vegetationsanalysen angegebene Zahlenmaterial gibt die Anzahl der Stiche an, in welchen die betreffende Art gefunden wurde; und jene Pflanzen, welche innerhalb des Gebietes der Probeflächen vorkamen, in der Aufnahme aber nicht mitgekommen sind, werden der eigentlichen Tabelle ohne Zahlenangabe angefügt.

## Die Messung der Sedimentation.

Die Messung der Aufschlickung geht in der einfachen Weise vor sich, dass man von einer gegebenen Probe eine senkrechte Fläche abschneidet, und die Mächtigkeit der abgelagerten Schicht direkte misst. Vorausgesetzt, dass die Probeflächen eine längere Anzahl von Jahren unter Beobachtung stehen, und in dieser Zeit so wenig als möglich gestört werden sollen, ist es zweckmässig, die Probe mit Hilfe eines Stechers zu machen. Der hiezu verwendete Apparat besteht aus einem Messingrohr, mit einem Durchschnitt von ca. 3 cm, das in die gewünschte Tiefe hineingestochen wird, worauf der drinnen im Rohr sitzende Pfropfen mit einem Stempel aus Holz ausgestochen wird.

Dieses Verfahren ist dem Graben bei weitem vorzuziehen, da man auf diese Art viel weniger zerstört und eine relativ viel grössere Anzahl von Proben auf verschiedenen Teilen einer und derselben Probefläche herausholen kann, ohne siedadurch für spätere Beobachtungen untauglich zu machen.

In dieser zylindrischen Probe wird der gefärbte Sand in der Regel mit grosser Deutlichkeit hervortreten und wenn die Probe nicht aufbewahrt werden soll, so kann die Auflagerung sofort an Ort und Stelle gemessen werden.

In jenem Teil des Versuchsgebietes, wo eine zusammenhängende Algendecke vorkommt, allgemein gesprochen also in den feuchten Salicornia-Flächen ohne wesentlichen Bestand von anderen Gefässpflanzen, hat sich der sudanrot gefärbte Sand weniger gut gehalten, insofern man hier beinahe konstant eine Schicht von »schwarzem« Sand von verschiedener Mächtigkeit findet, mit einer fast ununterbrochenen horizontalen Ausbreitung. Es war hier oft schwierig den gefärbten Sand zu verifizieren.

Die Frage war denn, ob der Farbstoff zerstört sei, oder ob die rote Farbe nur von dem schwarzen Schwefeleisen gedeckt war. Bei einer Reihe von diesbezüglich angestellten Versuchen erwies sich der sudanrote Sand bei Auswaschen mit verdünnter Salzsäure sehr haltbar, indem z. B. eine Probe sehr wohl eine Woche lang in 5  $^{0}/_{0}$  Salzsäure stehen konnte, ohne zu verfärben, was also hiess, dass sich das Schwefeleisen mit Hilfe dieser Säure entfernen liess.

In einer Reihe von Fällen, wo die unmittelbare Betrachtung einer gehobenen Probe ein negatives Resultat ergab, gelang es die Aufschlickung durch folgendes Verfahren zu messen.

Der zu untersuchende Stich wurde ins Laboratorium gebracht und auf frisch abgeschnittene Platten einige Tropfen von 5 % Salzsäure geträufelt. Dadurch stellte sich eine Entfärbung der Fläche ein, weil sich das schwarze Schwefeleisen unter Entwicklung von Schwefelwasserstoff auflöste. Betrachtete man eine derart behandelte Platte durch das Binokel-Mikroskop, so waren die gefärbten Sandkörner in den meisten Fällen zu erkennen. Häufig gewahrte man nur Reste der Farbenschicht in den feinen Rissen der Ouarzkörner, doch war es infolge des charakteristischen Tones des Farbstoffes möglich, ihn selbst in ganz kleinen Mengen mit Sicherheit zu erkennen. Zu weiterer Verifikation wurde folgende Methode gebraucht: Die betreffenden Körner wurden mit einer Pinzette aufgenommen und auf einem Objektglas in einem Tropfen Benzol angebracht und im Laufe von wenigen Minuten liess sich die Auflösung des Farbstoffes wahrnehmen.

Auf diese Weise wurde ein positives Resultat erreicht in einer Anzahl von Proben, die bei einer unmittelbaren Betrachtung keine Möglichkeit für eine Verifikation der gefärbten Schicht gegeben hatten.

## 5. Die Anzahl Probeflächen von 1931-1933.

Im Juli—August 1932 wurden im Ganzen 75 Probeflächen auf der Skalling-Marsch ausgelegt, und da gleichzeitig die 5 Probeflächen von 1931 weiter bis zum Sommer 1933 unter Beobachtung blieben, standen also in dem Zeitraum von 1932–1933 im Ganzen 80 Felder für Messungen der Sedimentation zur Verfügung.

Es gelang indessen nicht, alle die ausgelegten Flächen wiederzufinden, und nicht alle gefundenen Flächen gaben ein positives Resultat. In manchen Fällen war es unmöglich eine geringste Spur des gefärbten Sandes zu finden, und in anderen Fällen wieder waren die nachweisbaren Reste so spärlich, dass die Messung der Ablagerung unterbleiben musste.

-					0
1.	0	h	P	P	•)
	a	1.7			A .

Liniennummer	Flächen- anzahl	Wieder- gefundene Messpfähle	Sudanroter Sand vorgefunden	Auflagerung gemessen
I	18	18	18	18
II	16	12	12	12
III	23	22	21	14
L	18	18	15	15
Summa 1932/33	75	70	69	59
Flächen 1931/33	5	5	5	4
Im Ganzen	80	75	74	63

Anzahl der Probeflächen 1931-33 und 1932-33.

Von den 5 ausgelegten Probeflächen von 1931 haben sich also 4 durch einen Zeitraum von 2 Jahren verfolgen und die Anlandung von Sand und Schlick nachmessen lassen; das 5. (Nr. 1) wurde bis zum August 1932 beobachtet, wahrscheinlich ist es durch Eisstauungen im Winter 1932-33 zerstört worden.

Die Anzahl der verloren gegangenen Flächen von 1932– 33 ist nicht ganz gering, andererseits aber nicht so beträchtlich, dass damit der Gesamtwert der Messungen in wesent-

40

lichem Grad verringert würde und wenn alle Umstände in Betracht gezogen werden, so muss ein Gesamtresultat von 63 Sedimentationsmessungen bei 80 ausgelegten Versuchsfeldern für immerhin zufriedenstellend angesehen werden.

## 6. Probeflächen zur Messung der Sedimentation 1931-33.

Im folgenden wird eine kurze Beschreibung der einzelnen Probefläche und der daselbst vorgenommenen Beobachtungen und Messungen gegeben.

#### Nr. 1/1931.

Ausgelegt am 1. August 1931. Kontrollmessungen: 15. Juli 1932 und 29. Juli 1933.

Lage: gerade Nord von der Einmündung der ersten der breiten Prielen, die in das Binnenwatt führen. Das Feld liegt an der Vegetationsgrenze gegen das Sandwurmwatt an der Ho-Bugt.

Boden: Sand. Nivellement: 0 cm. Vegetation 1931: Eine dünne Salicornia-Bewachsung mit vereinzelten Puccinellia-Individuen, ausgefüllt von einer Algendecke, zumeist Grünalgen.

Kontrollmessung am 15. Juli 1932. Die Farbschicht ca. 1 mm hoch mit wohlbewahrter Farbe, die sich leicht sowohl makroskopisch wie mikroskopisch erkennen lässt. Die Sandschicht ist in der Probefläche fast ganz verschwunden, und an den Stellen, wo sie sich erhalten hat, zeigt sie eine Sandauflagerung mit einer durchschnittlichen Mächtigkeit von 10 mm (Durchschnitt aus 5 Proben).

Kontrollmessung am 29. Juli 1933. Das Probefeld zeigt ein Kissen,  $50 \times 100$  cm, bewachsen mit *Puccinellia maritima* und *Salicornia herbacea*, umgeben von ca. 5 cm tiefen Prielen mit etwas Algenbewachsung und sonst nacktem, braunem Sand. Scheinbar führen die Pflanzen einen harten Existenzkampf und gewisse Teile der Fläche sind der Erosion ausgesetzt. In dem Kissen war die Farbschicht mit 10 mm Sand überdeckt, in den tieferen Lagen war die Farbe verschwunden.

## Nr. 2/1931.

Ausgelegt am 1. August 1931. Kontrollmessungen: 1. Februar 1932, 15. Juli 1932, 26. Juli 1933. (Fig. 1 und 10).

Lage: ca. 100 m Süd von der ersten grossen Priele, auf einer Landzunge zwischen zwei kleinen Prielen.

Boden: Schlick. . Nivellement: 18 cm.

Vegetationsanalyse vom 6. August 1933:

Puccinellia maritima 1	0
Salicornia herbacea 1	0
Sueda maritima 1	0
Aster tripolium	8
Obione pedunculata	5
Spergularia media	3
Plantago maritima	1
Triglochin maritima	

Der gefärbte Sand hat sich in den zwei Jahren vortrefflich gehalten, er lässt sich leicht und sicher nachweisen.

Ablagerung am 7. Februar 1932: Nach 6 Monaten ca. 4 mm Schlick, am 15. Juli 1932 nach ca. 1 Jahr: 8, 15, 7, 8, 7, 7, 9, 10, 7, 8 mm, Durchschnitt 8,6 mm Schlick.

Am 26. Juli 1933 nach ca. 2 Jahren: 11, 10, 10, 12, 13, 10, 11, 10, 11, 10 mm. Durchschnitt 10,8 mm Schlick.

#### Nr. 3/1931.

Ausgelegt am 27. Juli 1931. Kontrollmessungen: 15. Juli 1932 und 24. Juli 1933.

Lage ungefähr in der Mitte des Binnenwatt auf seinem unberührten hochliegenden Teil. Schon am Tag nach der Auslegung kam die Fläche unter Wasser, wodurch der rote Sand teilweise fortgeschwemmt wurde. Der Rest bildete eine zusammenhängende Fläche, vom Wellenschlag schwach gerillt.

Boden: Sand. Nivellement: 35 cm. Bewachsung 1931: kärglicher Bestand von *Salicornia*, und nur eine *Puccinellia*. Die Fläche sonst eine zusammenhängende Algendecke.

Juli 1932: *Salicornia* bildet eine schöne Bewachsung, etwas 10 Puccinellia-Individuen.

Juli 1933: *Puccinellia* bildet Kissen, *Salicornia* schwächer entwickelt wie im Vorjahr. Zwischen den Puccinellia-Kissen sind niedrige, kahle Flächen mit einer kärglichen Algenbewachsung.

Ablagerung am 15. Juli 1932 nach 1 Jahr.

Die gefärbte Schicht tritt so deutlich hervor, dass sie auf einen Abstand von 1-2 m wahrgenommen wird, aber die einzelnen Quarzkörner sind ziemlich mitgenommen und man findet selten ein Quarzkörnchen, das die Farbe vollständig bewahrt hat. Die Ablagerung variiert zwischen 5 und 8 mm und kann im Durchschnitt auf 6 mm angesetzt werden; sie verteilt sich ziemlich gleichmässig über die ganze Fläche und lässt sich fastin allen Teilen derselben nachweisen.

Ablagerung am 24. Juli 1933 nach 2 Jahren.

Die gefärbte Schicht bildet jetzt keinen zusammenhängenden Horizont mehr, lässt sich aber noch an etlichen Stellen der Probefläche nachweisen. Auflagerung: 8, 14, 10, 25, 25, 10 mm. Durchschnitt: 15,3 mm Sand.

#### Nr. 4/1931.

Ausgelegt am 1. August 1931. Kontrollmessungen am 16. Juli 1932 und am 26. Juli 1933. (Fig. 14).

Lage: Das Versuchsfeld liegt auf dem höchsten Teil eines in der Richtung der Ho-Bugt verlaufenden Sandrückens.

Boden: Sand. Nivellement: 53 cm.

Vegetationsanalyse vom 6. August 1933.

Die Ablagerung in diesen zwei Jahren der Dauer des Versuches ist ausserordentlich gering gewesen, das angelandete Material besteht aus Pflanzenresten und Sand, vermutlich Flugsand und die Auflagerung ist geringer als 1 mm und muss gleich 0 gesetzt werden.

#### Nr. 5/1931.

Ausgelegt am 1. August 1931. Kontrollmessungen am 16. Juli 1932 und am 29. Juli 1933. (Fig. 1, 11 und 12).

Lage: unmittelbar vor der ersten der grossen, breiten Prielen, die von der Ho-Bugt in die Algen-Salicornia-Wiesen (Binnenwatt) führen.

Boden: Schlick 4 cm tief. Nivellement: 13 cm.

Vegetationsanalyse vom 6. August 1933.

Puccinellia maritima	10	Plantago maritima	3
Salicornia herbacea	10	Spergularia media	1
Aster tripolium	10	Triglochin maritima	1
Sueda maritima	10		

Ablagerung am 16. Juli 1932 nach 1 Jahr: 11, 9, 5, 8, 6, 12, 10, 8, 11, 10, 10, 9, 8 mm. Durchschnitt: 9,0 mm Schlick.

Am 29. Juli 1933 nach 2. Jahren: 13, 15, 17, 10, 15, 15, 16, 15, 15, 14 mm. Durchschnitt: 14,5 mm Schlick.

## 7. Probeflächen 1932-33.

## Linie I.

Längs dieser Linie wurde am 7. August 1932 eine Anzahl von 18 Probeflächen auf einer Strecke von ca. 960 m angelegt, jedes Probefeld mit einem Areal von ca. 2 m<sup>2</sup>. Die Linie geht von Saum der Fenne, an die Küste gegen die Ho-Bugt, d. h. durch jene ganze Zone, die bei Springfluthochwasser überschwemmt wird. Die Flächen sind von der Ho-Bugt landeinwärts nummeriert. Alle Flächen mit Ausnahme der drei innersten, liegen in dem Gürtel, der als Aussenmarsch bezeichnet wird, d. h. jenem Gürtel, der längs der Ho-Bugt verläuft und durch seine dicht zusammenhängende, relativ artenreiche Vegetation, sein gut ausgebildetes Prielensystem und mit Aufschlichung als der herrschenden Sedimentationsform gekennzeichnet ist.

Die drei inneren Felder liegen auf dem südlichsten Teil des Algen-Salicornia-Feldes (Binnenwatt), doch ist dieses zum grössten Teil atypisch, insofern als *Puccinellia* hier eine weit grössere Rolle spielt als auf dem nördlichen Teil der Fläche. Der Grund dafür ist anscheinend darin zu suchen, dass dieser Teil am Zuwachsen ist, und die Entwicklung dieser Flächen wird in den kommenden Jahren mit einem gewissen Interesse zu verfolgen sein.

#### Nr. 1.

Lage: am äussersten Ende der Marsch gegen die Ho-Bugt hinaus ca. 10 m von dem äussersten 25 cm hohen Erosionsabfall.

Boden: Sand mit feinem Material untermischt. Nivellement: 8 cm. Vegetationsanalyse vom 3. August 1933.

Puccinellia maritima	10	Sueda maritima	8
Salicornia herbacea	10	Aster tripolium	5

Ablagerung am 18. Juli 1933: 6, 8, 5, 5, 5 mm, Durchschnitt: 5,8 mm Sand.

Nr. 2.

Lage: flache Aster-Puccinellia-Marsch. Boden: Schlick, 8 cm tief. Nivellement: 16 cm. Vegetationsanalyse vom 3. August 1933.

Puccinellia maritima 10	Spergularia media 2
Aster tripolium 10	Salicornia herbacea 2
Sueda maritima 9	Plantago maritimā
Obione pedunculata 4	Statice limonium

Ablagerung am 18. Juli 1933: 3, 3, 2, 1, 3 mm. Durchschnitt: 2,4 mm Schlick.

## Nr. 3.

Lage: Höchster Teil des Sandrückens, der längs der Küste läuft.

Boden: Sand mit etwas Schlick. Nivellement: 48 cm.

Vegetationsanalyse vom 3. August 1933.

Festuca rubra	10	Juncus Gerardi	5
Plantago maritima	8	Glaux maritima	2

Ablagerung am 18. Juli 1932: ca. 1 mm Pflanzenreste und Sand.

## Nr. 4.

Plantago-Marsch.

Boden: Schlick, 4,5 cm. Nivellement: 23 cm.
#### Eine Methode zur exakten Sedimentationsmessung.

Vegetationsanalyse vom 3. August 1933.

Puccinellia maritima 10	Plantago maritima 5
Aster tripolium 9	Obione pedunculata 4
Sueda maritima 9	Salicornia herbacea 1
Spergularia media 6	Obleme predimentata 919 3 5

Ablagerung am 18. Juli 1933: 1, 2, 3, 3, 3 mm. Durchschnitt: 2,4 mm Schlick.

Nr. 5.

Lage: Hochgelegene Festuca-Marsch. Boden: Schlick, 5,5 cm. Nivellement: 29 cm. Vegetationsanalyse vom 3. August 1933.

Ablagerung am 18. Juli 1933: 1, 2, 2, 1, 1 mm. Durchschnitt: 1,4 mm Schlick.

Nr. 6.

Lage: sehr dichte und kräftige Marschvegetation. Boden: Schlick, 5 cm. Nivellement: 20 cm. Vegetationsanalyse vom 3. August 1933.

Puccinellia maritima	10	Obione pedunculata 10
Sueda maritima	10	Plantago maritima 5
Aster tripolium	10	Spergularia media 3

Ablagerung am 18. Juli 1933: 4, 3, 3, 3, 2 mm. Durchschnitt: 3,0 mm Schlick.

Nr. 7.

Sehr dichte und kräftige Marschvegetation. Boden: Schlick, 6 cm. Nivellement: 20 cm. Vegetationsanalyse vom 3. August 1933.

Puccinellia maritima 10	Statice limonium 6
Sueda maritima 10	Plantago maritima 3
Spergularia media 7	Salicornia herbacea 3
Obione pedunculata 7	Triglochin maritima 1
Aster tripolium 6	

Ablagerung am 18. Juli 1933: 2, 3, 4, 3, 3 mm. Durchschnitt: 3,0 mm Schlick.

Nr. 8.

Lage: Üppige Plantago-Marsch.

Boden: Schlick, 4,5 cm. Nivellement: 15 cm.

Vegetationsanalyse vom 3. August 1933.

Puccinellia maritima 1	10	Spergularia media	8
Sueda maritima 1	10	Salicornia herbacea	7
Aster tripolium 1	10	Plantago maritima	3
Obione pedunculata	9		

Ablagerung am 16. Juli 1933: 2, 4, 4, 5, 3 mm. Durchschnitt: 3,6 mm Schlick.

### Nr. 9.

Lage: Am Rande einer ca. 10 m breiten Priele.

Boden: Sand mit einer geringen Beimischung von feinem Material. Nivellement: 3 cm.

Vegetationsanalyse vom 3. August 1933.

Salicornia herbacea ... 10 Puccinellia maritima .. 10 Aster tripolium

Ablagerung am 18. Juli 1933: 10 mm Sand mit wenigem feinem Material.

#### Eine Methode zur exakten Sedimentationsmessung.

Nr. 10.

Lage: eine kahle Fläche an der äussersten Verzweigung einer Priele. Algenfläche, fettig, aber nicht wie eine Decke. Pflanzen, vermerkt 1932: verstreute *Salicornia*.

Boden: Sand. Nivellement: 16 cm.

Vegetationsanalyse vom 3. August 1933.

Salicornia herbacea ... 10 Puccinellia maritima .. 10 Obione pedunculata

Ablagerung am 16. Juli 1933: 3 mm Schlick.

Nr. 11.

Lage: Üppige Plantago-Marsch.

Boden: Schlick, 1 cm. Nivellement: 36 cm.

Vegetationsanalyse vom 3. August 1933.

Puccinellia maritima 10	Salicornia herbacea 5
Plantago maritima 10	Obione pedunculata 5
Sueda maritima 10	Aster tripolium 3
Spergularia media 9	

Ablagerung am 16. Juli 1933: 2, 2, 3, 4, 5 mm. Durchschnitt: 3,2 mm Schlick.

Nr. 12.

Lage: Tiefliegende Fläche, nahe an einer kleinen Priele. Boden: Schlick, 1 cm. Nivellement: 10 cm. Vegetationsanalyse vom 3. August 1933.

Puccinellia maritima... 10 Aster tripolium..... 2 Salicornia herbacea.... 10 Obione pedunculata Sueda maritima...... 6

Ablagerung am 16. Juli 1933: 5, 5, 3, 3, 5 mm. Durchschnitt: 4,1 mm Schlick.

Vidensk. Selsk. Biol. Medd., XII, 4.

Nr. 13.

Lage: Üppige Aster-Puccinellia-Marsch.
Boden: Schlick, 3 cm. Nivellement: 26 cm.
Vegetationsanalyse vom 3. August 1933.

Puccinellia maritima...10Obione pedunculata ...4Salicornia herbacea....10Spergularia mediaSueda maritima.....10Plantago maritimaAster tripolium......8

Ablagerung am 16. Juli 1933: 2, 3, 3, 4, 3 mm. Durchschnitt: 3 mm Schlick.

Nr. 14.

Lage: Üppige Aster-Plantago-Marsch. Boden: Schlick, ca. 2 cm. Nivellement: 25 cm. Vegetationsanalyse vom 3. August 1933.

Puccinellia maritima 10	Aster tripolium 4
Salicornia herbacea 10	Plantago maritima 2
Sueda maritima 9	Statice limonium
Obione pedunculata 8	Spergularia media

Ablagerung am 16. Juli 1933: 5, 4, 3, 3, 4 mm. Durchschnitt: 3,8 mm Schlick.

### Nr. 15.

Lage: Tiefliegende, zusammenhängende Puccinellia-Fläche mit ziemlich viel *Salicornia*. Wahrscheinlich eine spätere Entwicklungsstufe der »kahlen« Flächen.

Boden: kein richtiger Schlick, sondern Sand mit schwacher Beimischung von feinkörnigem Material. Nivellement: 24 cm. Vegetationsanalyse vom 3. August 1933.

Salicornia herbacea....10Aster tripolium......2Puccinellia maritima....10Obione pedunculata ...1Sueda maritima.....10Spergularia media

Ablagerung am 16. Juli 1933: 5, 1, 4, 3, 4 mm. Durchschnitt: 3,4 mm Schlick.

Nr. 16.

Lage: Auf einer der »kahlen« Flächen. Algenfläche mit zerstreuten *Salicornia* und einzelnen kleinen Puccinellia-Individuen.

Boden: Sand mit einer kleinen schwarzen Schicht darunter. Nivellement: 25 cm.

Vegetationsanalyse vom 3. August 1933.

Salicornia herbacea.... 10 Sueda maritima..... 1 Puccinellia maritima... 10 Obione pedunculata

Ablagerung am 16. Juli 1933: 4, 4, 3, 3, 3 mm. Durchschnitt: 3,4 mm Sand.

Nr. 17.

Lage: Am Saum einer der tiefliegenden Flächen mit Algendecke, *Salicornia* und *Puccinellia*.

Boden: Sand mit schwarzer Schicht unter der Algendecke. Nivellement: 33 cm.

Am 16. Juli 1933: Die tiefgelegene Fläche ist am Zuwachsen mit *Salicornia* und *Puccinellia*. Schwarzer Sand kommt weiter vor.

Vegetationsanalyse vom 3. August 1933.

Salicornia herbacea.... 10 Sueda maritima..... 1 Puccinellia maritima... 10 Spergularia media

Ablagerung am 29. Juli 1933: 3, 4, 3, 5, 3, 5, 5, 3 mm. Durchschnitt: 3,9 mm Sand.

Nr. 18.

Lage: Ca. 25 m vom Eck der Fenne entfernt. Lokalität: Neben der Kante der Salicornia-Algen-Fläche. Ziemlich ausgedehnte, ganz seichte Becken von ca. 5 cm Tiefe und ca. 10—50 m Ausdehnung. Wir befinden uns hier oberhalb des Gebietes, wo die Prielen vorkommen und gerade am Fuss jenes Dünenrückens, der die Grenze zwischen den Wiesen und dem Binnenwatt bildet; dieses Gebiet wird nicht selten von den Wassern, die aus den Prielen vom Norden kommen, überschwemmt.

Boden: Sand ohne Schlick. Nivellement: 34 cm.

Vegetationsanalyse vom 3. August 1933.

Puccinellia maritima ... 10Triglochin maritima ... 1Salicornia herbacea .... 10Obione pedunculata ... 1Sueda maritima ..... 2Spergularia media

Ablagerung am 16. Juli 1933: 5, 2, 3, 4, 3 mm. Durchschnitt: 3,4 mm Sand.

### Linie II.

Auf dieser wurde am 10. August 1932 eine Anzahl von 16 Flächen von ca. 2 m<sup>2</sup> ausgelegt, längs einer Strecke von ca. 910 m. Die Linie geht von Fläche Nr. 3 der Längslinie bis zur Ho-Bugt. Die Markierung der 4 äusseren Flächen ging im Laufe des Winters 1932—33 verloren und es gelang darum nur, die 12 der ausgelegten Flächen zu finden, und in dem äussersten Teil des Gebietes, ca. 100 m von der Ho-Bugt, konnten Messungen nicht vorgenommen werden. Die Nummern beginnen also an den äussersten der aufgefundenen Flächen.

Die Linie durchschneidet die Aussenmarsch und das Binnenwatt an jener Stelle, wo diese beiden Landschafts-

formen sanft in einander übergehen. Der östliche Teil des Binnenwatt ist nämlich daran mit Salicornia, Puccinellia, die einen fast ganz zusammenhängenden Teppich bilden, zuzuwachsen. Die für den Typus des Binnenwatt so charakteristischen flachen Becken (S. 33. Fig.) sind auch hier vorhanden, haben aber einen etwas anderen Charakter wie sonst. Es sind scharf abgegrenzte Vertiefungen mit flachem Boden, in welchem Gefässpflanzen nur schwer Fuss fassen und wahrscheinlich aus diesem Grund sind dieselben stabiler und haben weniger Ablagerung als die eigentlichen, etwa 10 cm höher liegenden, mit Vegetation bedeckten Flächen, die sie umgeben. Erst wenn die Verzweigungen der Prielen sich so weit nach hinten erodiert haben, dass die Becken entwässert werden können, wandern die Gefässpflanzen ein und die Sedimentation beginnt. Die in anderen Teilen der Aussenmarsch so häufigen Sandrücken, die parallel zur Küste verlaufen, fehlen hier. Die Untersuchung der Ablagerung fand in den Tagen vom 20.-25. Juli 1933 statt.

## Nr. 1.

Im äussersten Teil des Plantago-Gürtels. Ausserhalb liegt eine tiefere Zone, ca. 100 m breit, mit stark wechselndem Pflanzenwuchs.

Boden: Schlick, 8 cm tief. Nivellement: 31 cm.

Vegetationsanalyse vom 5. August 1933.

Plantago maritima 10	Aster tripolium 3
Puccinellia maritima 9	Sueda maritima 3
Spergularia media 3	Salicornia herbacea 1
Glaux maritima 3	

Ablagerung: 3, 2, 4, 3, 3 mm, Durchschnitt: 3,0 mm Schlick.

### Nr. 2.

Im Puccinellia-Sueda-Gürtel. Dichte, gleichartige Bewachsung. Oberfläche eben.

Boden: Schlick, 5 cm tief. Nivellement: 20 cm. Vegetationsanalyse vom 5. August 1933.

Puccinellia maritima... 10 Aster tripolium...... 6 Sueda maritima..... 10 Obione pedunculata ... 2 Salicornia herbacea.... 10

Ablagerung: 3, 4, 5, 5, 4 mm. Durchschnitt: 4,2 mm Schlick.

#### Nr. 3.

Plantago-Marsch mit ausgesprochener physiognomischer Dominanz dieser Pflanze.

Boden: Schlick, 5 cm tief. Nivellement: 36 cm. Vegetationsanalyse vom 5. August 1933.

Puccinellia maritima 10	Aster tripolium 7
Sueda maritima 10	Spergularia media 6
Plantago maritima 9	Statice limonium 3
Obione pedunculata 9	Salicornia herbacea 3

Ablagerung: 3, 3, 4, 2, 3 mm. Durchschnitt: 3,0 mm Schlick.

## Nr. 4.

Stark zugewachsene alte Priele mit ebenem Boden und gleichmässiger üppiger Bewachsung.

Boden: Schlick, 5 cm tief. Nivellement: 28 cm.

Eine Methode zur exakten Sedimentationsmessung.

Vegetationsanalyse vom 5. August 1933.

Puccinellia maritima 1	0	Obione pedunculata 4
Salicornia herbacea 1	0	Spergularia media 2
Sueda maritima 10	0	Plantago maritima 1
Aster tripolium	6	Statice limonium

Ablagerung: 4, 5, 5, 4, 4 mm. Durchschnitt: 4,4 mm Schlick.

### Nr. 5.

Priele am Zuwachsen (5 m breit), deren Umriss noch deutlich zu erkennen ist. Die Bewachsung ist schütter, dazwischen schwarzer Algenboden.

Boden: Schlick, 3 cm tief. Nivellement: 21 cm.

Vegetationsanalyse vom 5. August 1933.

Puccinellia maritima... 10 Aster tripolium Salicornia herbacea.... 10 Obione pedunculata Sueda maritima...... 4

Ablagerung: 5, 5, 6, 5, 4 mm. Durchschnitt: 5,0 mm Schlick.

### Nr. 6.

Fläche mit schön zusammenhängender, homogener Bewachsung, ca. 150 m von einer Priele.

Boden: Schlick, 4 cm tief. Nivellement: 32 cm.

Vegetationsanalyse vom 5. August 1933.

Puccinellia maritima .... 10Sueda maritima .... 10Salicornia herbacea .... 10Aster tripolium ..... 6

Ablagerung: 5, 4, 4, 5, 5 mm. Durchschnitt: 4,6 mm Schlick.

Nr. 7.

Fläche mit kräftiger und zusammenhängender Bewachsung von gleichartigem Charakter, ca. 50 m von einer Priele. Boden: Schlick, 3,5 cm tief. Nivellement: 30 cm. Vegetationsanalyse vom 5. August 1933.

Puccinellia maritima10Spergularia media7Salicornia herbacea10Plantago maritima6Sueda maritima10Obione pedunculata2Aster tripolium8

Ablagerung: 5, 6, 4, 5, 5 mm. Durchschnitt: 5,0 mm Schlick.

#### Nr. 8.

Puccinellia-Salicornia-Marsch, nahe einer grösseren Priele, die einen kleinen Nebenast in einer Entfernung von 7 m an unserer Lokalität vorbeisendet. Bewachsung gleichmässig und dicht.

Boden: Schlick, 3 cm tief. Nivellement: 36 cm. (Fig. 8). Vegetationsanalyse vom 5. August 1933.

Puccinellia maritima 10	Aster tripolium	5
Salicornia herbacea 10	Obione pedunculata 4	ł
Sueda maritima 10	Plantago maritima 2	2
Spergularia media 6	Statice limonium	

Ablagerung: 3, 5, 6, 4, 4, 4, 3 mm. Durchschnitt: 4,1 mm Schlick.

### Nr. 9.

Puccinellia-Salicornia-Marsch mit schwachen Spuren von Becken, die jetzt zugewachsen sind. Recht spärliche Bewachsung.

Boden: Sanduntermischter Schlick. Nivellement: 30 cm.

#### Eine Methode zur exakten Sedimentationsmessung.

Vegetationsanalyse vom 5. August 1933.

Puccinellia maritima 10	Triglochin maritima	2
Salicornia herbacea 10	Statice limonium	1
Sueda maritima 8	Spergularia media	1
Aster tripolium 3	Obione pedunculata	1

Ablagerung: makroskopisch 2, 3, 2, 2 mm. mikroskopisch 5, 2, 4 mm, Durchschnitt: 2,9 mm Schlick.

## Nr. 10.

Puccinellia-Salicornia-Fläche in gutem Wachstum; besonders ist *Puccinellia* schön entwickelt. Die Bewachsung bildet eine ebene Fläche von ausserordentlich gleichartigem Gepräge. Als Gegensatz dazu finden wir eine Anzahl von flachen Becken, die mit *Salicornia* zuwachsen.

Boden: Schlick. Nivellement: 38 cm.

Vegetationsanalyse vom 5. August 1933.

Puccinellia maritima... 10 Salicornia herbacea.... 10 Aster tripolium

Ablagerung: 5, 2, 3, 6, 2, 3, 3 mm. Durchschnitt: 3,4 mm Schlick.

#### Nr. 11.

Salicornia-Fläche mit ca. 100 kleinen Individuen (August 1933). 2 grössere Puccinellia-Kissen mit einem Diameter von ca. 20 cm, 5 kleinere Individuen von *Puccinellia*.

Boden: Sand. Nivellement: 33 cm.

Ablagerung im Laboratorium gemessen: makroskopisch 3, 5, 3 mm, mikroskopisch 2, 2, 4, 4, 2, 2, 2 mm. Durchschnitt: 2,9 mm Sand. Nr. 12.

*Puccinellia* und *Salicornia* in kräftiger gesammelter Bewachsung. Dazwischen Algenfläche.

Boden: Sand. Nivellement: 43 cm.

Ablagerung im Laboratorium gemessen: makroskopisch 5, 4, 4, 4, 3, 5, 3 mm. Durchschnitt: 4,0 mm Sand.

# Linie III.

Längs der Linie III wurde am 31. Juli und 1. August 1932 eine Anzahl von 23 Flächen ausgelegt auf einer Strecke von 1031 m. Die Linie läuft von der Ho-Bugt bis zum Rand der Binnenmarsch, also durch die ganze vom Springfluthochwasser beherrschte Zone.

Die Flächen sind von der Ho-Bugt ausgehend nach innen numeriert. Die Flächen 1—9 liegen in der Aussenmarsch, Nr. 10—11 auf dem früher schon erwähnten schmalen Dünenkamm zwischen Aussenmarsch und Binnenwatt, Nr. 12—22 auf dem Binnenwatt (Salicornia-Algenfläche) und Nr. 23 am Rande der Binnenmarsch. Das Binnenwatt trägt hier etwas Vegetation und kann im grossen Ganzen als Algenfläche angesprochen werden; vergl. Beschreibung von Linie I, S. 45.

Die Merkpfähle wurden alle gefunden, mit Ausnahme von Nr.3, doch haben 6 von den Feldern ein so armseeliges Resultat gegeben, dass die Messung der Aufschlickung gar nicht vorgenommen werden konnte; es bleiben 14 Flächen übrig, mit Bedingungen, die eine Messung möglich machten und diese in Verbindung mit den 4 Flächen von 1931 gaben ein recht günstiges Material zur Beurteilung der Sedimentation in diesem Teil der Skalling-Marsch.

Nr. 1.

Am Rande des bewachsenen Areals gegen die Ho-Bugt zu. Boden: Sand. Nivellement: 1 cm.

26. Juli 1933. Der Pfahl umgeworfen, aber am Ort mit der Spitze am Rand des bewachsenen Areals festsitzend. Ausserhalb eine ca. 2 m breite Bewachsung. Da das Feld recht stark zerstört ist, wahrscheinlich durch Eisstoss, wurde eine Cirkelung für wertlos gehalten. An Pflanzen wurden notiert:

Vegetationsanalyse:

Puccinellia maritima	Salicornia herbacea	
Sueda maritima	Aster tripolium	
Spergularia media		

Die Ablagerung war etwas schwierig zu bestimmen, viele Proben waren negativ, die positiven gaben alle ca. 10 mm Sand.

Nr. 2.

In einer tiefliegenden Fläche mit *Puccinellia*, *Salicornia*, *Sueda* und einzelnen Astern, 25 m vom Rande des Vegetationsgürtels und 10 m von der Priele.

Boden: Schlick. Nivellement: 0 cm.

26. Juli 1933. Der Pfahl wurde nach einigem Suchen gefunden, an der ursprünglichen Stelle, wahrscheinlich vom Eisgang umgeworfen.

Vegetationsanalyse vom 26. Juli 1933.

Salicornia herbacea....10Sueda maritima....5Puccinellia maritima...10Aster tripolium.....3

Ablagerung: 6, 8, 5, 5, 5, 6 mm, Durchschnitt: 5,8 mm Schlick.

# Nr. 3.

Bei Besichtigung 1932 war Pfahl Nr. 3 verschwunden, vergeblich gesucht 1933.

### Nr. 4.

Typischer Plantago-Gürtel, 20 m von einer grossen Priele, Oberfläche uneben und hügelig.

Boden: Schlick. Nivellement: 25 cm. (Fig. 13).

Vegetationsanalyse vom 26. Juli 1933.

Plantago maritima	10	Spergularia media	2
Puccinellia maritima	7	Aster tripolium	2
Sueda maritima	5	Salicornia herbacea	1
Artemisia maritima	4	Obione portulacoides	1

Ablagerung: 4, 4, 5, 4, 3, 4, 5 mm. Durchschnitt: 4,1 mm Schlick.

#### Nr. 5.

Auf dem äussersten der längslaufenden, für diesen Teil der Aussenmarsch charakteristischen Sandrücken. 20 m von der Priele. Die höchstgelegene und trockenste Fläche der Aussenmarsch.

Boden: Sand mit tiefer liegenden, dünnen Schichten Schlick. Nivellement: 47 cm.

Vegetationsanalyse vom 26. Juli 1933.

Festuca rubra 10	Glaux maritima 5
Plantago maritima 9	Aster tripolium
Juncus Gerhardi 8	

Keine Ablagerung von Bedeutung. Die Farbe ist allerdings so weit gedeckt, dass sie nicht unmittelbar an der Oberfläche sichtbar ist, es sind aber in überwiegendem Grad tote Pflanzenreste, die eine millimeterhohe Deckschicht,

mit Spuren von Sand untermischt, bilden. Die Ablagerung von anorganischen Material muss gleich 0 gesetzt werden. Nr. 6.

Typischer Plantago-Gürtel.

Boden: Schlick. Nivellement: 27 cm.

Vegetationsanalyse vom 26. Juli 1933.

Puccinellia maritima 10	Plantago maritima 6
Salicornia herbacea 10	Spergularia media 5
Sueda maritima 10	Statice limonium 3
Aster tripolium 9	

Ablagerung: 4, 3, 2, 4, 3, 3, 3, 2 mm, Durchschnitt: 3,0 mm Schlick.

### Nr. 7.

Auf einem Höhenrücken, der aus Sand besteht, und dessen Längsrichtung dem Ufer der Ho-Bugt folgt.

Nivellement: 53 cm.

Vegetationsanalyse vom 26. Juli 1933.

Festuca rubra	10	Glaux maritima 1
Plantago maritima	10	Triglochin maritima 1
Statice armeria	5	

Ablagerung: Die Farbe ist ausserordentlich wohl erhalten und tritt zum Vorschein, sobald man die Oberfläche berührt. Die Ablagerung ist so gering, dass sie mit 0 bezeichnet werden muss.

### Nr. 8.

Am Ende einer alten Priele, die noch nicht ganz zugewachsen ist. Die Probefläche trägt doch eine zusammenhängende, aber nicht ganz deckende Vegetation von Salicornia-Puccinellia. Boden: Sand. Nivellement: 13 cm. (Fig. 2 und 7). Vegetationsanalyse vom 26. Juli 1933.

> Salicornia herbacea ... 10 Puccinellia maritima .. 10 Sueda maritima ..... 4

Ablagerung: 5, 2, 3, 5, 5, 4, 5 mm. Durchschnitt: 4,1 mm sandiger Schlick.

#### Nr. 9.

Auf einer grossen einheitlichen Fläche, (Fig. 2 und 8) mitten zwischen zwei Prielen-Systemen gelegen. Salicornia-Puccinellia-Marsch mit ziemlich reicher *Plantago*, so dass diese gewöhnlich dominiert und ca. 25  $^{0}/_{0}$  der Oberfläche einnimmt.

Boden: Schlick, 6 cm tief. Nivellement: 27 cm. Vegetationsanalyse vom 26. Juli 1933.

Puccinellia maritima 10	Plantago maritima 6
Salicornia herbacea 10	Obione pedunculata 6
Sueda maritima 10	Spergularia media 5
Aster tripolium 7	

Ablagerung: 4, 4, 3, 3, 4, 3, 4 mm, Durchschnitt: 3,6 mm Schlick.

### Nr. 10.

An der Grenze der Aussenmarsch und des Sandrückens, der diese vom Binnenwatt trennt. Flugsand fegt über die Oberfläche. Trockene Plantago-Festuca-Bewachsung, in der *Bledius* und andere grabende Käfer vorkommen.

Boden: Sand. Nivellement: 44 cm.

#### Eine Methode zur exakten Sedimentationsmessung.

Vegetationsanalyse vom 5. August 1933.

Plantago maritima 10	Sueda maritima 3
Festuca rubra 10	Aster tripolium 1
Spergularia media 9	Glaux maritima
Puccinellia maritima 4	

Ablagerung: 1 mm Sand, vermutlich Flugsand von dem niedrigen Sandrücken, der innerhalb liegt.

### Nr. 11.

Niedrige Düne zwischen Binnenwatt und Aussenmarsch. Wird teilweise vom Sand zugefegt. Die Vegetation ist spärlich mit grossen kahlen Flächen.

Boden: Flugsand. Nivellement: 73 cm.

Vegetationsanalyse vom 6. August 1933.

Ablagerung: Der grösste Teil der Fläche wird verweht, an einzelnen Stellen hat sich der rote Sand gehalten und zeigt eine ganz schwache Überlagerung von ca. 5 mm Flugsand.

#### Nr. 12.

Gerade am Rand des Binnenwatt, am Ansteigen zur Düne. Puccinellia-Salicornia-Platte.

Boden: Sand. Nivellement: 35 cm. (Fig. 3).

Vegetationsanalyse vom 6. August 1933.

Puccinellia maritima 10	Aster tripolium 3
Salicornia herbacea 10	Obione pedunculata
Sueda maritima 4	Spergularia media

Ablagerung: 3, 3, 2, 2, 3, 2 mm. Durchschnitt: 2,5 mm Sand.

### Nr. 13.

Das Feld liegt in einer schalenförmigen Vertiefung mit spärlicher Bewachsung von *Salicornia*. Auf dem Feld ca. 60 schwache Individuen, 2 *Sueda*. Im Gebiet der am weitesten landeinwärts gelegenen Wasserrinnen. Die Umgebung: Puccinellia-Salicornia-Algenfläche.

Boden: Sand. Nivellement: 29 cm.

24. Juli 1933: Das Becken ist noch da. Ca. 25 schwache Salicornia, 7 Sueda, Puccinellia in äusserst armer und geringer Bewachsung. Die Algenschicht wenig entwickelt.

Ablagerung: Nachweis von gefärbtem Sand schwierig. Eine Probe gab ca. 8 mm, eine andere 3 mm Sand.

Nr. 14.

Salicornia-Fläche zwischen den Becken. Salicornia gross und wohlausgebildet, ca. 110 Individuen. 1 Sueda, 1 Puccinellia.

Boden: Sand. Nivellement: 31 cm. (Fig. 6).

24. Juli 1933. Von *Salicornia* ca. 150 Individuen mit ca. 20 kleinen Puccinellia-Individuen, 2 *Sueda*. Das Ganze bildet eine offene Bewachsung mit einem wohlausgebildeten Algenteppich am Grund.

Ablagerung: 3, 4, 3, 3, 3, 2, 3, 4 mm. Durchschnitt: 3,1 mm Sand.

#### Nr. 15.

Auf einer hochgelegenen Partie in einem Becken ca. 50 m NW—SO, ca. 15 m über quer. Die Fläche trägt ca. 40 kleine Individuen von *Salicornia*, die meisten nicht mehr wie 2 cm hoch.

Boden: Sand. Nivellement: 31 cm.

24. Juli 1933. Im zentralen Teil eines grossen Beckens

4 Salicornia, 1 Sueda. Die Algenschicht schwach entwickelt. Das Becken ca. 15 m breit und ca. 150 m lang.

Der gefärbte Sand war nicht wieder zu finden.

## Nr. 16.

Auf einem Erdknollen, fast auf allen Seiten von Becken umgeben. Die Oberfläche uneben. In den höheren Partien Kissen von *Puccinellia*, in den tieferen schwache Bewachsung von *Salicornia*.

Boden: Sand. Nivellement: 42 cm. (Fig. 5).

24. Juli 1933. Die Becken rund herum bewahrt, etwas verwehte Erhöhung. Die Bewachsung ein offener Puccinellia-Bestand. Vegetationsanalyse vom 6. August 1933.

Puccinellia maritima.. 10 Aster tripolium...... 1 Salicornia herbacea... 7 Sueda maritima Obione pedunculata... 1

Ablagerung: 8, 10, 5, 5, 5, 10, 5 mm. Durchschnitt: 6,9 mm Sand.

### Nr. 17.

Auf einer Bodenanschwellung zwischen zwei Becken. Algen-Salicornia-Fläche. *Salicornia* schön entwickelt mit beiläufig 40 grossen Individuen, 3 kleinen Puccinellia-Individuen am Aussenrand der Fläche.

Boden: Sand. Nivellement: 30 cm.

24. Juli 1933: Salicornia-Fläche mit schöner Algenschicht. Ca. 150 Salicornia, 8 Puccinellia-Kissen von geringer Grösse, höchstens 15 cm.

Ablagerung: 4, 2, 4, 2, 3 mm. Durchschnitt: 3,0 mm Sand.

Vidensk. Selsk. Biol. Medd. XII, 4.

## Nr. 18.

In einem Becken auf einer Salicornia-Fläche. Auf dem Feld ca. 10 kleine Salicornia-Individuen. Ausserdem sind *Corophium* und *Pygospium* da. Schon am Tag nachher hatten die Tiere in dem roten Sand gewühlt.

Boden: Sand. Nivellement: 26 cm.

14. Juli 1933: Das Becken ca. 15-50 m. Der Boden des Beckens nackt mit 5 kleinen Individuen von *Salicornia* und 1 *Sueda*. Die Algenschicht weich und schwach entwickelt.

Eine grosse Anzahl von Proben wurden ohne positives Resultat gehoben. Gefärbte Körner wurden in zwei Proben auf 12 resp. 10 mm Tiefe gefunden, doch ist das Resultat so unsicher, dass man nicht darauf bauen kann.

Nr. 19.

Algenfläche mit schöner Salicornia.

Boden: Sand. Nivellement: 36 cm.

14. Juli 1933: Gut ausgebildete Algenfläche mit zusammenhängender Decke; ca. 100 recht schwache Salicornia,10 kleine Puccinellia-Individuen.

Ablagerung: 2, 2, 4, 3, 2, 4, 5 mm. Durchschnitt: 3,1 mm Sand.

Nr. 20.

Puccinellia-Salicornia-Fläche mit kahlen Flecken.

Boden: Sand. Nivellement: 33 cm.

14. Juli 1933: Vegetationszustand unverändert.

Ablagerung: 3, 3, 4, 3, 3, 4, 4 mm. Durchschnitt: 3,4 mm Sand.

Nr. 21.

In einem Becken in einer offenen Salicornia-Bewachsung. Boden: loser Sand. Nivellement: 31 cm. 14. Juli 1933; Das Becken ist immer noch da, vereinzelte Salicornia haben auf dem Boden des Beckens getrieben, sie sind aber alle tot. Auf dem Grund des Beckens liegt eine recht arme Algendecke unterlagert von schwarzem Sand; es war nicht möglich eine Ablagerung makroskopisch nachzuweisen, aber bei Proben, die im Laboratorium mit Salzsäure behandelt wurden, gab die Mikroskopierung einzelne rote Körner. Der Erhaltungszustand war indessen so schlecht, dass auf diese Versuchsfläche nicht zu bauen ist. Die Fläche muss kassiert werden.

### Nr. 22.

Die Fläche liegt in der ganz flachen Niederung an dem westlichen Rand des Binnenwatt. Dieser Teil des Watt ist durch Armut an *Salicornia* ausgezeichnet, hat aber dafür schön entwickelte Algenflächen. (Fig. 4).

Boden: Schwarzer Sand. Nivellement: 30 cm.

14. Juli 1933: Auf der Probefläche stehen ca. 15 kleine Salicornia. Sonst ist die Oberfläche mit einer dichten, zusammenhängenden Algenfläche bedeckt.

Makroskopisch war roter Sand nicht nachzuweisen, und in den ins Laboratorium mitgenommenen Proben konnten trotz sorgfältiger Untersuchung nur einzelne farbige Körner aufgezeigt werden.

#### Nr. 23.

Am Rand einer inneren Marschwiese gegen das Binnenwatt. Vegetation: *Puccinellia*, *Salicornia*, *Spergularia*, *Sueda*, *Triglochin*. Einzelne kahle Flecken mit Algenschicht. (Fig. 4).

Boden: Sand. Nivellement: 36 cm.

5\*

Vegetationsanalyse vom 10. August 1933:

Puccinellia maritima 10	Triglochin maritima 2
Salicornia herbacea 9	Aster tripolium 2
Sueda maritima 5	Obione pedunculata
Spergularia media 4	Plantago maritima

Ablagerung: 4 mm Sand und Pflanzenreste.

1 mm Pflanzenreste.

1 mm Sand.

1 mm Pflanzenreste.

2 mm Sand und Pflanzenreste.

3 mm Sand und Pflanzenreste.

1 mm Pflanzenreste.

Durchschnitt: 1,9 mm Sand und Pflanzenreste.

### Längslinie, Linie L.

Entlang dieser 2600 m langen Linie wurde vom 1.—3. August 1932 eine Anzahl von 18 Probeflächen ausgelegt. Die Linie geht vom Eck der Fenne bis zu den Wiesen an der Havne-Grøft und läuft in ihrer ganzen Länge durch die Algen-Salicornia-Fläche zwischen der Aussenmarsch und der Binnenmarsch. Der nördliche Teil des Versuchsgebietes geht gegen Westen ohne Hindernis irgendwelcher Art in das grosse Havrendingsgebiet Skomagersletten oder Havbanken über. Die Nummern beginnen in der Richtung Süd. Sämtliche Merkpfähle wurden gefunden, aber einige der Versuchsfelder gaben kein Material für Sedimentationsmessung. Die Kontrollmessungen fanden am 15.—20. Juli 1933 statt.

Nr. 1.

Bewachsung: Salicornia, Puccinellia. Boden: Sand. 18. Juli 1933: Salicornia, Puccinellia auf einer etwas höher gelegenen Fläche umgeben von nackten Becken mit Algen und schütterer Salicornia.

Ablagerung: 3, 5, 5, 3, 4 mm. Durchschnitt: 4,0 mm Sand.

### Nr. 2.

Salicornia, Puccinellia, Algenfläche.

Boden: Sand.

18. Juli 1933: *Puccinellia*, *Salicornia* in schön geschlossener Bewachsung.

Ablagerung: 3, 3, 4, 4, 3 mm. Durchschnitt: 3,6 mm Sand.

### Nr. 3.

Algenfläche mit einigen Schaftritten. Einzelne schwache Salicornia, Puccinellia.

Boden: schwarzer Sand.

18. Juli 1933: Algenfläche, ca. 15 kleine Salicornia, 1 Puccinellia, sonst ist die Fläche nacktes Algenfeld. Grosse Schwierigkeit, den gefärbten Sand nachzuweisen. In zwei Einstichen wurde Sudanrot gefunden, beide mit ca. 5 mm Sandauflagerung. Der Nachweis später mikroskopisch erbracht.

### Nr. 4.

Algenfläche mit 30 kleinen *Salicornia*, keine *Puccinellia*, eine einzelne verkrüppelte Aster.

Boden: Schwarzer Sand.

18. Juli 1933: Reine *Salicornia*, 60–70 Individuen. Wohlentwickelte Algenfläche. Der gefärbte Sand ist schwer nachzuweisen. Eine Probe ergab eine Ablagerung von 4 mm. Bei Anwendung von Salzsäure und Mikroskop wurde der gefärbte Sand in noch einer Probe gefunden.

Ablagerung: 2 mm. Durchschnitt: ca. 3 mm Sand.

### Nr. 5.

Algenfläche, 1 Puccinellia, ca. 30 Salicornia.

18. Juli 1933: Recht dichte Bewachsung von Salicornia, gut entwickelte Algendecke, Unmöglich, gefärbten Sand makroskopisch nachzuweisen. Mikroskopisch mit Salzsäure eine Ablagerung von 2 mm Sand gefunden.

### Nr. 6.

Sehr schöne Algenfläche. Ca. 30 Salicornia (kleine Individuen), 2 Puccinellia-Kissen.

20. Juli 1933: Algenfläche mit ca. 120 kleinen Salicornia und zwei Büschelchen Puccinellia.

Ablagerung: makroskopisch: 2, 2, 4, 3 mm, mikroskopisch: 3, 3, 4, 3 mm. Durchschnitt: 3,0 mm Sand.

### Nr. 7.

Wohlentwickelte Algenfläche. Ca. 40 kleine, wenig dominierende *Salicornia*, 2 kleine Puccinellia-Büschel.

20. Juli 1933: Ca. 100 Salicornia in schöner Bewachsung.3 kleine Büschel von Puccinellia. Algenfläche.

Ablagerung: makroskopisch: 3,3 mm, mikroskopisch: 2, 2, 3, 2, 4 mm. Durchschnitt: 2,7 mm Sand.

#### Nr. 8.

Wohlentwickelte Algenfläche. Ca. 70 ziemlich schwache Salicornia. Keine Puccinellia.

20. Juli 1933: Ca. 100 schöne *Salicornia*. Ganz kleine *Puccinellia*. Wohlentwickelte Algenfläche.

Ablagerung: makroskopisch: 3 mm, mikroskopisch: 2, 3, 3, 3 mm. Durchschnitt: 2,8 mm Sand.

#### Nr. 9.

Salicornia-Algenfläche. *Salicornia* ist ziemlich schwach entwickelt, ca. 70 Individuen, darunter nur wenige kräftige. Keine *Puccinellia*.

20. Juli 1933: Spärlich *Salicornia*, ca. 50 kleine und schwache Individuen, Kahler Fleck ohne Gefässpflanzen. Einzelne kleine *Puccinellia* — Individuen. Algenfläche wohl entwickelt.

Ablagerung: makroskopisch: 5, 4, 4, 3 mm, mikroskopisch: 5, 3, 3 mm. Durchschnitt: 3,9 mm Sand.

#### Nr. 10.

Salicornia-Algenfläche mit 6 kleinen Kissen von Puccinellia, ca. 100 Salicornia. Wohlentwickelte Algenfläche.

20. Juli 1933: Salicornia ca. 100 Individuen, 10 Puccinellia-Büschel. Algenschicht schön entwickelt.

Ablagerung: makroskopisch: 8, 3, 5, 4 mm, mikroskopisch: 4, 5, 3, 4, 4 mm. Durchschnitt: 4,4 mm Sand.

#### Nr. 11.

Reine Salicornia (ca. 100 kräftige Individuen), kleine Individuen von Puccinellia.

Boden: Sand mit Algenschicht.

Ablagerung: 3, 2, 3, 4, 4, 5, 3 mm. Durchschnitt: 3,4 mm Sand.

#### Nr. 12.

Sehr schöne Bewachsung mit Salicornia. Ein einzelnes schönes Büschel von Puccinellia. Boden: Sand mit Algen.

Ablagerung: 5, 5, 7, 6 mm. Durchschnitt: 5,6 mm Sand.

## Nr. 13.

Reine, aber etwas schüttere *Salicornia*. Wohlentwickelte Algenfläche.

Ablagerung: ca. 15 mm Sand.

# Nr. 14.

Reine Salicornia in schönen Exemplaren, ca. 80 Individuen. 17. Juli: Sudanrot nicht nachweisbar. 29. Juli neuerdings untersucht und 6,7 und 2 mm Sand nachgewiesen.

# Nr. 15.

Reine *Salicornia*, nur ca. 40 Individuen, aber in gutem Wachstum. Fläche im August 1932 etwas beschädigt von einem Kuhtritt.

1. Juli 1933: Reiner und dichter Salicorniabestand.

Ablagerung: 15, 16, 17, 20, 15 und 12 mm. Durchschnitt: 15,8 mm Sand.

### Nr. 16.

Grosse und schöne *Salicornia* mit ca. 100 wohlentwickelten Individuen. Eine einzelne *Puccinellia*. Bei der Einrammung des Pfales am 6. August 1932 (3 Tage nach der Auslegung) war bereits so viel Sand (2-5 mm) abgelagert, dass die Probefläche nur durch Graben nachgewiesen werden konnte.

17. Juli 1933: Salicornia jetzt beinahe ausgestorben. Zahlreiche tote Individuen von 1932 immer noch sichtbar. Puccinellia daran, den Platz zu erobern. Nur eine einzelne Probe gab positives Resultat und zwar eine Ablagerung von ca. 20 mm Sand.

#### Nr. 17.

Reine *Salicornia* in gutem Wachstum, wohlentwickelte Algenfläche.

17. Juli 1933: Reine Salicornia-Bewachsung.

Ablagerung: ca. 3 mm Sand.

### Nr. 18.

Grosse, prächtige *Salicornia* ca. 10 cm hoch und ca. 70 Individuen. 5 Büschel *Puccinellia*.

17. Juli 1933: Grosse Puccinellia-Kissen. Einige Salicornia. Nachweis schwierig. Zwei Proben gaben eine Ablagerung von ca. 2 mm Sand.

#### 8. Sedimentationsdiagramme 1932-33.

Um aus dem reichhaltigen Material, das die eben mitgeteilten Observationen lieferten, ein übersichtliches Bild zu bekommen, wurden einige Diagramme gezeichnet; sie zeigen die Verschiedenheit der Auflagerungen, was Mächtigkeit und Art derselben betrifft, längs der querlaufenden Linien und, da die Messungen ergeben haben, dass zwischen Höhe und Sedimentation eine gewisse Relation besteht, wurde die Höhe der Probeflächen in einem angefügten Diagramm eingeführt.

In einem Teil des Versuchsgebietes, nämlich in jener Zone, wo Schlick abgelagert wird, ist die Sedimentation am grössten in den tiefst gelegenen Feldern und wir haben darum die beiden Varationen, die Höhe und die Sedimentation, jede in einer selbstständigen Kurve mit gemeinsamer Abscissenachse und auf und absteigenden Ordinaten abgebildet, wodurch die Analogie der Kurven am deutlichsten veranschaulicht wird.

Die Zahlen längs der Abscissenachse bezeichnen die

Nummern der Flächen, die obere Kurve die Höhe der Flächen über der Unterkante der Puccinellia-Bewachsung in Zentimetern und die untere Kurve die Ablagerung in Millimetern gemessen.

Der gegenseitige Abstand der Probeflächen zueinander ist verschieden, da man bestrebt war, dieselben auf Lokalitäten zu legen, die in Bezug auf Höhe, Bewachsung, Bodenverhältnisse etc. für typische Vertreter ihrer Art gelten konnten. Bei Ausarbeitung der Diagramme wurde auf diese Verschiedenheit des Abstandes keine Rücksicht genommen; die Probeflächen sind nach Nummern abgebildet, verschwundene oder negative Flächen sind ausgelassen. Bei den Sedimentationskurven sind die Flächen, wo Schlick abgesetzt ist, mit einem Ring bezeichnet; das Übrige hat Ablagerung von Sand oder es fehlt Sedimentation in der Versuchszeit.

#### Linie I. Diagramm Nr. 1 und 2.

Die Höhe der Probeflächen variiert zwischen 3 und 48 cm, doch liegt eine grosse Anzahl derselben, nämlich 8 von 18, zwischen 20 und 30 cm und nur zwei Flächen liegen tiefer als 10 cm und 1 höher als 40 cm. Was Vegetations- und Bodenverhältnisse anbelangt, wird auf den vorangehenden Versuchsbericht hingewiesen.

Die Sedimentationskurve zeigt im Allgemeinen einen gleichmässigen Verlauf. Alle Flächen hatten Sedimentation und die Mächtigkeit derselben liegt in der Regel zwischen 2 und 4 mm. Drei Flächen weichen hier aber stark von den übrigen ab, es sind dies Nr. 1, 3 und 9. Nr. 1 verzeichnet eine Sedimentation von 5,8 mm Sand, während die unmittelbar daranliegende Fläche Nr. 2 eine Ablagerung von 2,4 mm Schlick bekam. Die Vegetation der beiden Flächen ist

wenig verschieden und dieser Faktor kann daher kaum die grosse Verschiedenheit der Art und Grösse der Sedimentation bedingt haben. Auch der Unterschied in der Höhenlage derselben kann kaum der ausschlaggebende



Diagramm Nr. 1. Sedimentationsdiagramm für Linie I. Die Zahlen 1—18 geben die Nummern der Probeflächen an, die oberste Kurve die Höhe der Probeflächen in cm über dem Nullhorizont. Die Springfluthochwasser reichen ca. 40 cm über denselben. Die untere Kurve gibt ein Bild der Auflagerung in Millimetern gemessen. Flächen mit Schlickablagerung sind mit einem Ring bezeichnet.

Faktor gewesen sein. Das Diagramm zeigt nämlich, dass Flächen in dieser Zone normalerweise eine Auflagerung von 2—4 mm Schlick haben, ungeachtet ob ihre Höhe 10 oder 36 cm ist. Der Sand auf Fläche 1 stammt unzweifelhaft von dem recht kräftigen Wellenschlag, der sich bei nördlichen und östlichen Winden längs des Erosionsrandes an dem Sandwatt der Ho-Bugt einstellt; wir haben es also mit einem Küstenphänomen zutun, hervorgerufen, durch die ausgesetzte Lage der Fläche an der Kante des bewachsenen Areales.

Eine andere Ausnahme von der Regel bildet Fläche Nr. 3. Ihre Höhe ist 48 cm und ihre Ablagerung 1 mm Sand und Pflanzenreste, während die umliegenden Flächen alle



Diagramm Nr. 2. Die Mächtigkeit der Schlickschicht auf den Probeflächen längs der Linie I.

Schlick anlanden. Eine Vergleichung mit den übrigen Diagrammen zeigt, dass diese Abweichung von der Höhenlage der Fläche bedingt ist. Während nämlich Fläche Nr. 11 mit einer Höhe von 36 cm eine Schlickauflagerung hat, fehlt diese auf Fläche Nr. 3 und es drängt sich die Vermutung auf, dass die Schlickbildung nur bis in eine gewisse Höhe vor sich gehen kann, die irgendwo zwischen 36 und 48 liegt. Und diese Vermutung bestätigt sich bei einer Analyse des Diagrammes über Linie III.

Eine andere Abweichung wird noch von Fläche Nr. 9 dargestellt. Während alle die umliegenden Probeflächen, die für diese Linie »normale« Auflagerung von Schlick

haben, zeigt diese Probefläche ein Ablagerung von 10 mm Sand. Dies muss im Zusammenhang mit rein lokalen Verhältnissen gesehen werden, indem die Fläche, wie aus der Beschreibung hervorgeht, eine von den übrigen stark verschiedene Lage im Terrain hat und die grosse Sandaufschüttung stammt unzweifelhaft von dem Priel, an dessem Rand die Probefläche gelegen ist.

Die übrigen Flächen bis Nr. 15 haben Schlick, mit Ausnahme der drei inneren, Nr. 16, 17 und 18, die Sand anlanden.

Dieses begründet sich, wie aus dem Diagramm hervorgeht, nicht in den Unterschieden der Höhenlage der Probeflächen und wir müssen darum die Ursachen anderswo suchen. Es fällt da auf, dass in der Gegend der Fläche 15 eine Vegetationsgrenze läuft zwischen einer äusseren Marschwiese mit einer relativ artenreichen und geschlossenen Vegetation und einer inneren mit weniger Arten, weniger Individuen und einer weit geringeren Dichte der Bewachsung. Die betreffenden Vegetationsanalysen geben einigermassen einen Begriff dieses Verhältnisses, trotzdem ist der zahlenmässige Ausdruck derselben nur ein schwaches Bild von der Verschiedenheit der beiden Wiesen in der Wirklichkeit. Diesbezüglich wird am besten auf analoge Verhältnisse längs der Linie III verwiesen, wo die Unterschiede nicht allein durch Vegetationsanalysen sondern auch durch gleichzeitige und unter gleichartigen Bedingungen gemachter Photographien beleuchtet werden. (Vergl. Fig. 2-7).

Die restlichen Flächen haben alle Ablagerung von Schlick; die Mächtigkeit variiert etwas zwischen 1,4— 4,1 mm, nur 1 Fläche hat weniger als 2 mm und nur 1 mehr als 4 mm. Der Durchschnitt der Ablagerung aus allen 12 Schlickflächen ist 3,3 mm.

#### Linie II. Diagramm Nr. 3 und 4.

Wie schon im Laufe der Abhandlung erwähnt, gingen die äussersten Flächen verloren und Fläche Nr. 1 liegt ca. 100 m von der Ho-Bugt entfernt. Niveaumässig unterscheiden sich die Flächen längs dieser Linie wenig von einander. Die niedrigste liegt in 20 cm Höhe und nur 1,



Diagramm Nr. 3. Sedimentationsdiagramm für Linie II. Die obere Kurve gibt die Höhe der Probeflächen in Centimetern, die untere Kurve die Ablagerung in Millimetern an. Flächen mit Schlickablagerung sind mit einem Ring bezeichnet.

nämlich Nr. 12, liegt höher als 40 cm. Keine der Probeflächen zeichnet sich durch lokale Eigentümlichkeiten aus und die ganze Linie, ausgenommen ihr allerinnerster Teil bietet gewöhnlich ein ausserordentlich gleichförmiges Bild, in dieser Beziehung einen Gegensatz zu Linie I und namentlich zu Linie III darstellend.

Demgemäss sind die Sedimentationsverhältnisse auf der Linie II gleichartig und frei von jenen sprunghaften Schwankungen, die für die beiden andern Linien charakteristisch sind. Die Flächen 1—10 haben Auflagerung von Schlick und nur die beiden innersten, Nr. 11 und 12, haben Sand. Es verrät sich hier eine gewisse Verbindung zwischen der Mächtigkeit der Sedimentation und der Höhe der Fläche, insofern als die tiefsten Flächen die stärkste Sedimentation aufweisen. Im inneren Teil der Schlickzone, auf Fläche 9 und 10 scheint die Mächtigkeit etwas abzunehmen.



Diagramm Nr. 4. Die Mächtigkeit der Schlickschicht auf den Probenflächen längs der Linie II.

Eigentümlich ist, dass die Probefläche Nr. 12 trotz ihrer bedeutenden Höhe, nämlich 43 cm, eine Auflagerung von 4 mm hat, während Nr. 11, mit einer Höhe von 33 cm nur 2,9 mm hat. Dies bringt uns, die petrographischen Verhältnisse mit in Erwägung ziehend, auf die Vermutung, dass zwischen Fläche Nr. 10 und Fläche Nr. 12 die Grenze zweier Sedimentationsgebiete läuft, einem inneren und einem äusseren, mit recht verschiedenen Bedingungen sowohl was die Zusammensetzung des angelandeten Materiales betrifft, wie auch mit Rücksicht auf die Art der Faktoren, welche die Mächtigkeit der Sedimentation bedingen. Fläche Nr. 11 und Nr. 12 bilden in dieser Hinsicht eine Analogie zu Nr. 16 und 18 auf Linie I, und eine Vergleichung zwischen den Flächen auf der Längslinie in diesen beiden Punkten spricht stark dafür, dass man es hier mit zwei im Wesen verschiedenen Sedimentationsgebieten zu tun hat.

Mit Ausnahme von Nr. 9, die wie schon gesagt, nur 2,9 mm aufschlickt, finden wir bei den übrigen Probeflächen eine Ablagerung, die zwischen 3 und 5 mm liegt. Die durchschnittliche Mächtigkeit ist 4,0 mm.

#### Linie III. Diagramm Nr. 5.

Längs dieser Linie herrschen recht grosse Höhenunterschiede, insofern als man alle Höhen zwischen 0 und 53 cm findet. Auch in landschaftlicher Beziehung ist die Variation grösser als auf den anderen Linien.

Die Flächen Nr. 1—9 liegen in der Aussenmarsch, Nr. 10—12 auf einem niedrigen Dünenrücken, und die innerhalb gelegenen Felder auf Algen-Salicornia-Flächen, mit Ausnahme von Nr. 23, das am Rand der Binnenmarsch angelegt ist.

Die Fläche Nr. 1 nimmt eine Sonderstellung ein. Sie bildet eine Analogie zu Nr. 1 in Linie I und wie auch dort muss ihre bedeutende Sandanlagerung mit den Wirkungen des Wellenschlages am Rand der Bewachsung in Verbindung gesetzt werden.

Bei einer allgemeinen Betrachtung des Diagrammes bemerkt man, dass die Auflagerung ausserordentlich variiert; die Verschiedenheit in den einzelnen Teilen der Kurve ist so gross, dass schon daraus hervorgeht, dass die Sedimentation längs der Linie III nicht als ein einheitlicher, auch nur annähernd gleichartig verlaufender Prozess aufgefasst werden kann.

#### Eine Methode zur exakten Sedimentationsmessung.

Es hat sich Schlick auf den Flächen Nr. 2, 4, 6, 8, 9 abgelagert, aber keiner auf den von Nr. 9 landeinwärts gelegenen Flächen. Dies ist umso bemerkenswerter, als man innerhalb dieser Grenze einige Flächen trifft, von



Diagramm Nr. 5. Sedimentationsdiagramm für Linie III. Die obere Kurve gibt die Höhe der Probeflächen in Centimetern, die untere Kurve die Ablagerung in Millimetern an. Flächen mit Schlickablagerung sind mit einem Ring bezeichnet. Unsichere oder verschwundene Probeflächen sind nicht angeführt.

welchen man auf Grund ihrer Höhenverhältnisse eine Aufschlickung erwarten hätte können.

Betrachtet man nun die Flächen 2—9, so findet man, dass zwei derselben, nämlich Nr. 5 und 7 sehr hoch liegen, und zwar 47 resp. 53 cm und beiden fehlt eine Aufschlickung.

Vidensk. Selsk. Biol. Medd., XII, 4.

Daran schliesst sich Nr. 10, mit einer Höhe von 44 cm und einer Auflagerung von ca. 1 mm, soweit es sich konstatieren lässt, äolischem Sand. Die marine Ablagerung ist in allen Fällen gleich 0. Ihnen stehen die übrigen Flächen der Gruppe mit einer Aufschlickung zwischen 3,9 und 5,8 cm variierend und mit der grössten Ablagerung in den tiefst gelegenen Flächen gegenüber.

Dass es auf die Höhe ankommt, ob auf einer Fläche Schlick ablagert oder nicht, liegt ausser allem Zweifel. Allerdings dürfen wir dabei nicht ausser acht lassen, dass die Verschiedenheit der Flächen nicht allein in der Höhe liegt; schon ein Blick auf die vorangehenden Vegetationsanalysen belehrt uns dessen. Es ersteht dann die Frage, wo der eigentliche Zusammenhang der Ursachen zu finden sei. Ist das Fehlen von Schlick auf den drei Feldern eine Folge der Höhe der Flächen, oder wird es von der Art der Vegetation bedingt? Ein exakter Beweis dafür, dass die Höhe der alleinige ausschlaggebende Faktor sei, ist schwer zu erbringen, dass es sich jedoch so verhält, wird durch Beobachtungen und Messungen wahrscheinlich gemacht. Man muss daher annehmen, dass sowohl der Unterschied der Ablagerung wie der Unterschied der Vegetation von der Höhe der Flächen abhängt, das heisst mit anderen Worten, dass er von der Häufigkeit und der Dauer der Salzwasserdeckung bedingt ist.

In jenem Teil der Kurve, der die Flächen Nr. 11-23 umfasst, ist das Verhältnis ein wesentlich anderes. Eigentlich tiefliegende Flächen gibt es nicht, die meisten derselben liegen aber nicht über der Höhe, wo sich an anderer Stelle im Versuchsareal, so Nr. 12, 13, 14, 15, 17, 18, 19, 20, 21, 22 und 23, Schlickauflagerung gezeigt hat. Hier fällt auf, dass ausschliesslich Sand abgelagert wurde, und dass die
Bedingungen für die Sedimentation hier überhaupt andere sind. So trifft man die grösste Ablagerung auf der hochgelegenen Fläche Nr. 16 (42 cm), während es unmöglich war, eine Sedimentation auf mehreren der tiefgelegenen Felder zu konstatieren.

Flächen, die in Becken liegen, haben anscheinend sehr schlechte Bedingungen für eine Sedimentation, während Algenflächen in dieser Beziehung besser dran sind. Am günstigsten sind die Bedingungen dort, wo *Puccinellia* ein gewisses Deckungsgrad erreicht hat. Nr. 16 (vergl. Fig. 5).

Es ist anzunehmen, dass *Puccinellia* auf solchen Flächen eine stark sandbindende Tätigkeit ausübt, während Dichte und Wachstum der *Salicornia* ein unwesentlicher Faktor sind. Der Algenschicht gelingt es, gewisse Mengen Sand zu binden. Dies hat sich direkt durch Versuche nachweisen lassen. Wenn nämlich eine gefärbte Sandschicht ein paar Wochen auf einer Algenfläche dagelegen hatte, so wuchsen die fadenförmigen Algen durch dieselbe hindurch, und banden sie zusammen, und unter gewissen Umständen wurde später zugeführter Sand eingesponnen und die Farbschicht gedeckt.

Jetzt meldet sich die Frage: Warum findet man die Schlickablagerung nur in der Aussenmarsch, während die landeinwärts liegenden Flächen ausschliesslich Sand festhalten. Die Möglichkeit, dass das über letztere hereinspülende Seewasser keinen aufgeschlemmten Schlick enthalten sollte, muss zurückgewiesen werden. Durch grosse, breite Prielen strömt das Wasser herein und steigt ohne jedwede Filtration über die Flächen des Binnenwatts. Und auch in den Höhenverhältnissen kann die Ursache nicht zu suchen sein. Die Frage lässt sich kaum auf andere Art erklären als dadurch,

83

dass die Verschiedenheit des Pflanzenwuchses der ausschlaggebende Faktor sein müsse.

Dort, wo man in einer entsprechenden Höhe einen dichten und zusammenhängenden Pflanzenwuchs von Marschwiesentypus hat, wird Schlick abgesetzt. Auf Algenflächen, Salicornia-Flächen und Puccinellia-Flächen lagert sich Sand ab.

### 9. Sedimentationsdiagramme 1931—1934. Diagramm Nr. 6.

Von den i. J. 1931 ausgelegten 5 grossen Probeflächen waren die drei, nämlich Nr. 2, 4 und 5 noch im Sommer so erhalten, dass die Messung der Sedimentation leicht und mit der nötigen Genauigkeit vorgenommen werden konnte. Die Farbe war nahezu ungeschwächt, die Sandschicht lag rein und deutlich da und hatte allen zerstörenden Kräften stand gehalten und zwar in einem so vollkommenen Grad, dass man ohne allzu grossen Optimismus damit rechnen kann, die Ablagerung durch einen Zeitraum von etwa 10 Jahren verfolgen zu können. Nr. 1 war indessen verschwunden, vermutlich infolge des Wellenschlages und Nr. 3 war unsicher und muss als verloren angesehen werden, aus unbekannten Gründen.

Die letzte Messung fand am 12. August 1934 statt und gab folgende Resultate. Nr. 2/31 (Höhe 18 cm): 16, 15, 11, 11, 20, 17, 20, 19, 20, 20 mm Schlick.

Durchschnitt: 16,9 mm in 3 Jahren.

Nr. 4/31 (Höhe 53 cm): Gab in allen Proben 2—3 mm Ablagerung an organischem Material. Ob der wenige Inhalt an anorganischem Material von den selten Eine Methode zur exakten Sedimentationsmessung.

eintreffenden Hochwassern stammt, die diese Fläche unter Wasser setzen, oder ob es auf äolischem Wege herbeigeführt ist, konnte nicht klargelegt werden.

#### Marine Sedimentation: 0.

# Nr. 5/31 (Höhe 13 cm): 23, 24, 25, 26, 20, 20, 24, 16, 19, 25, 24 mm Schlick.

#### Durchschnitt: 22,4 mm in 3 Jahren.

In Diagramm Nr. 6 sind sämtliche Messungen von Ablagerungen 1931–34 auf den Flächen Nr. 1–5/31 eingetragen. Nr. 1 ist schon im ersten Versuchsjahr zu Grund gegangen und Nr. 3 im dritten Jahr.

Die Kurven geben einen deutlichen Eindruck von der Verschiedenheit der Sedimentationsverhältnisse innerhalb der hier gewählten vier typischen Gebiete, zeigen aber auch gleichzeitig, dass die jährliche Ablagerung auf der einzelnen Lokalität ein recht konstanter Wert ist, der offenbar in enger Relation zu der Höhe steht.

Nr. 3/31 nimmt eine Sonderstellung ein und stellt einen Typus für sich dar. Das abgelagerte Material ist hier Sand und die Menge desselben ist, verglichen mit Nr. 2 und 5 sehr gross, in Anbetracht der grossen Höhe. Sie repräsentiert die Sedimentationstype in einer Salicornia-Puccinellia-Lokalität in dem Binnenwatt.

Die drei anderen Kurven veranschaulichen die Verhältnisse in der Aussenmarsch. Nr. 4 liegt über dem Niveau, wo eine marine Sedimentation stattfindet (53 cm), die Ablagerung ist beiläufig gleich 0. Die beiden anderen sind typische Schlickflächen, Nr. 5 mit einer durchschnittlichen jährlichen Ablagerung von 7,5 mm (Höhe 13 cm) und Nr. 2 mit nur 5,6 mm per Jahr (Höhe 18 cm). Der Eindruck von Gesetzmässigkeit, den diese wenigen Zahlen geben, ist durch die übrigen i. J. 1934 ausgeführten



Diagramm Nr. 6. Ablagerung in Probeflächen 2-5/1931 vom Beginn des Versuches <sup>1</sup>/<sub>8</sub> 1931 bis <sup>12</sup>/<sub>8</sub> 1934. Die Lage der Flächen ist auf der Karte, S. 31 eingezeichnet, die Beschreibung des Versuches siehe S. 41 im Text, Fotografien von Milieu und Details sind in Fig. 1, 10 und 11 gegeben. In Fig. 12 ist ein ausgegrabener Block dargestellt, auf dem die Sedimentation direkt abgelesen werden kann. Bezgl. Figurenerklärung wird auf S. 85 hingewiesen.

Messungen bestätigt worden. Es war möglich, Messungen auf den allermeisten der Probeflächen von 1932 vorzunehmen, und es zeigte sich, dass die Prozesse in den zwei Versuchsjahren im grossen Ganzen gleich verlaufen sind. Das dabei zuwegegebrachte Material soll später zusammen mit anderen Observationen veröffentlicht werden.

#### 10. Sedimentationstypen.

Bei Durchführung dieser Arbeit ist unser Hauptaugenmerk darauf gerichtet gewesen, die grösst mögliche Exaktheit bei Beobachtungen und Messungen zu erzielen und mit einer gewissen Berechtigung dürfen wir darum annehmen, dass eine vergleichende Wertung der erlangten Resultate ein zuverlässiges Bild der Veränderlichkeit der Sedimentation und der dieselbe bestimmenden Umstände geben müsse.

Dabei muss aber hinzugefügt werden, dass die gefundenen Resultate nur für die Skalling gelten und nur mit äusserster Vorsicht auf andere Lokalitäten Anwendung finden dürfen. Eine allgemeinere Auffassung von der Art der Prozesse liesse sich nur durch eine umfassende Arbeit erreichen, die auf einer grossen Anzahl von Versuchsfeldern auf gleichartiger exakter Basis durchgeführt würde.

Weiter hat man in Betracht zu ziehen, dass die Versuchsdauer nur 2-3 Jahre war, und dass es nicht ausgeschlossen erscheint, dass Beobachtungen von langer Dauer die rein zahlenmässigen Ergebnisse etwas verrücken könnten, obzwar nicht unerwähnt bleiben darf, dass die beigebrachten Mitteilungen über die natürlichen Veränderungen der Landschaft in sehr gutem Einklang zu den Messungen von Art und Tempo der Sedimentation in den verlaufenen zwei Jahren stehen. Vergleichen wir die erlangten Resultate, so sehen wir ganz klar, dass die Sedimentation im oberen Teil der Gezeitenzone an der Ostseite der Skalling ein Prozess von so verschiedenem Charakter ist, dass er nicht als etwas Einheitliches betrachtet werden kann.

Es müssen vier Sedimentationstypen in der Skalling-Marsch aufgestellt werden und zwar:

- 1) Die Küstenzone nach der Ho-bugt zu.
- 2) Die Aussenmarsch.
- 3) Das Flugsandfeld.
- 4) Die Algen-Salicornia-Fläche.

Die vier Typen sind jedes auf ihr besonderes Gebiet beschränkt und die Grenzen zwischen ihnen recht scharf gezeichnet. Nr. 1 und 3 haben keine grosse Ausdehnung und sind in morphologischer Beziehung von untergeordenter Bedeutung, wenngleich sie jedes ihre typische Sonderform im Landschaftsbild darstellen.

 Die Küstenzone wird in der Versuchsreihe von der Linie I, Nr. 1, Linie III, Nr. 1 und Nr. 1/31 dargestellt. Diese drei Flächen haben alle Sandanlandung, von der Tätigkeit des Wellenschlages in dem aussen liegenden Sandwurmwatt stammend. Die Mächtigkeit des aufgelagerten Sandes ist recht bedeutend und das Ergebnis dieser Prozesse wird vermutlich die Bildung eines Sandrückens längs der Erosionskante am Aussenrand des bewachsenen Gebietes, also die Bildung einer Art Strandwall sein. Es liegt nahe, anzunehmen, dass die schon erwähnten längslaufenden Sandrücken in der Schlickzone auf analoge Weise entstanden sind und also ältere Grenzlinien zwischen einem Sandwurmwatt und höher gelegenen Geländen darstellen.

2) Die Aussenmarsch. Die in dieser Landschaft gelegenen Flächen sind bezeichnet mit: Linie I, Nr. 2-15, Linie II, Nr. 1-10, Linie III, Nr. 2-9, sowie Nr. 2/31 und 5/31. Von diesen 35 Flächen haben 29 Schlick aufgelagert im Verlaufe der Versuchsdauer. Eine Fläche, Linie I, Nr. 9, nimmt eine Sonderstellung ein, die sich in den rein lokalen Verhältnissen ausdrückt, sie wurde an anderer Stelle besprochen (siehe S. 76) weshalb wir hier nicht näher eingehen. Unter den restlichen Flächen sind 4 bemerkenswert durch das Fehlen einer nennenswerten Ablagerung, und zwar sind es Linie I, Nr. 3, Linie III, Nr. 5 und 7, sowie Nr. 4/31 mit einer Höhe von 48, 47, 53 und 53 cm. Dieses Verhältnis in Verbindung mit der Tatsache, dass keine der 29 Flächen, die aufschlicken, in den Aussenmarschen über 38 cm gelegen ist, scheint uns zu der Annahme zu berechtigen, dass es eine obere Grenze für die Aufschlickung gibt, und dass diese Grenze irgendwo zwischen 48 und 38 cm liegt, aller Vermutung nach zwischen 40 und 45 cm. Diese Grenze fällt ungefähr zusammen mit der Grenze für die Hochwasser und es scheint somit klargelegt, dass eine Aufschlickung von der hier beschriebenen Art nur von der Unterkante der Puccinellia-Bewachsung bis in diese entsprechende Höhe vor sich geht.

Dieses Verhältnis ist von ausschlaggebender Bedeutung für unsere Betrachtung des weiteren Verlaufes der Schlickbildung. Vorausgesetzt nämlich, dass keine Senkung des Landes eintritt, muss die Aufschlickung ein Prozess sein, der verhältnismässig schnell beendet ist. Annäherungsweise kann die Dauer einer solchen Aufschlickungsperiode mit 100 Jahren angesetzt werden und im Laufe dieser Zeit wird, vorausgesetzt, dass die Bedingungen sich nicht wesentlich ändern, eine Schlickschicht von 30—40 cm Mächtigkeit abgelagert worden sein; damit ist aber der Prozess an dieser Stelle zu Ende.

#### Tabelle 3.

Schlickablagerung in der Aussenmarsch Juli 1932-Juli 1933.

	Anzahl Flächen	Auflagerung in mm
Linie I	12	3,3
Linie II	10	4,0
Linie III	5	4,1
	27	3,6

- 3) Die Dünenzone zwischen Binnenwatt und Aussenmarsch wird von Linie III, Nr. 10—12 dargestellt. Dieses hochgelegene Terrain weist keine marine Ablagerung auf, aber es wurde eine geringe Menge äolischen Materiales zugeführt und der vorhandene Sand etwas umgelagert.
- 4) Das Binnenwatt, die Algen-Salicornia-Fläche, ist nach den Sedimentationsmessungen in den Flächen Linie I, Nr. 16—18, Linie II, Nr. 11—12, Linie III, Nr. 13—22, Längslinie Nr. 1—18 sowie Nr. 3/31 zu beurteilen. In diesem Gebiet lagert sich Sand ab. Die Mächtigkeit der Sedimentation ist hier viel variabler als in den entsprechenden Flächen im Aufschlickungsgebiet. Die Intensität der Salicornia-Bewachsung scheint dabei keine grössere Rolle zu spielen, hingegen scheint die *Puccinellia* eine bedeutende sandbindende Tätigkeit auszuüben, die sich lokal stark äussert. Auf dem grössten

Teil der Fläche wird der Sand durch das Wachstum der Algenschicht festgehalten. Er wird zum Teil durch äolische Kräfte herbeigeführt.

Die zwischen 1931—33 vorgenommenen Messungen geben die Möglichkeit einer Beurteilung der Sedimentation und gewähren gleichzeitig einen gewissen Einblick, von welchen Faktoren der Prozess bedingt wird.

In dem höchst gelegenen Teil der Gezeitenzone zeigen sich besonders günstige Bedingungen für die Ablagerung von Sand und Schlick und die Sedimentation ist unter geeigneten Verhältnissen sehr ansehnlich, sowohl was ihre Mächtigkeit, wie ihre Ausdehnung betrifft. Die Ablagerung eines Jahres beträgt mehrere Millimeter und da die Sedimentationsfläche an der Ostseite der Skalling 3-4 km<sup>2</sup> ist, sind es ganz ansehnliche Prozesse, die hier vor sich gehen.

Es ist einleuchtend, dass Art und Menge des einem solchen Sedimentationsgebiet zugetragenen Materiales ein Faktor von grösster Wichtigkeit ist, doch da unsere Kenntnis von den Verhältnissen im dänischen Wattenmeer in diesem Punkte sehr gering ist, wäre eine Untersuchung der Beziehung zwischen Zufuhr und Sedimentation auf dieser Grundlage im Augenblick ganz nutzlos.

Es ist ferner auch nicht möglich, die Herkunft des Materiales mit Sicherheit festzustellen; die Messungen an der Längslinie deuten indessen stark darauf hin, dass wir es zum Teil mit Flugsand zu tun haben, von der Skalling herbeigeführt und es scheint also, als bestünde eine Art Interferenz zwischen dem äolisch und dem marin zugeführten Material.

Mit Rücksicht auf die quantitativen Verhältnisse der Ablagerung, ihre Ausdehnung und Variation unter wechselnden Bedingungen gibt das hier veröffentlichte Material eine Reihe von Anhaltspunkten.

Was den Verfasser der gegenwärtigen Abhandlung zu Anfang am meisten in Erstaunen setzte, war der Umstand, dass die Aufschlickung in der Skalling-Marsch so hoch oben in der Gezeitenzone vor sich geht. Unter Eindruck der mir geläufigen Literatur neigte ich nämlich der Annahme zu, dass die Sedimentation im Wattenmeer und namentlich die Schlickbildung ein Prozess sei, der hauptsächlich im Meere, d. h. in dem durch Corophium, Arenicola und Mollusken vertretenen Gebiet stattfände. Der hier aber durch Messungen erbrachte Gegenbeweis hiess mich meine Auffassung in diesem Punkte ändern.

Weit drinnen im Marschwiesengürtel geht die Absetzung von Sand und Schlick, — und sie ist dabei eine sehr bedeutende —, vor sich und zwar so weit, wie das Springfluthochwasser reicht, ein Umstand, auf den schon WARMING und mehrere deutsche Forscher aufmerksam waren, und die Ablagerung geschieht in einem so stürmischen Tempo, dass der Prozess von entscheidender Bedeutung sein muss.

Es darf demnach mit Sicherheit angenommen werden, dass eine lebhafte Sedimentation »an Land« vor sich geht, und es ist höchst wahrscheinlich, dass diese Art der Ablagerung einer der wichtigsten Faktoren bei jener Umlagerung an anorganischen Material ist, wie er sich im Wattenmeer vollzieht.

Es kann ferner noch behauptet werden, dass ein enger Zusammenhang zwischen der Vegetationstype und der Sedimentationstype besteht. Das Tierleben ist sehr arm, und selbst wenn es schwer wird, einen exakten Beweis zu führen, dass das Tierleben in dieser Region keinen Anteil an der Ablagerung nimmt, so liegt es dennoch ausser allem Zweifel, dass hier der Pflanzenwuchs der stärkste Faktor bei Festhaltung des zugeführten Materiales ist.

#### 11. Alter und Verlauf der Aufschlickung.

Wenn wir heute das i. J. 1910 vom Generalstab herausgegebene Messtichblatt mit der Landschaft, wie sie sich uns heute darbietet betrachten, so fallen uns gewisse Veränderungen auf.

Unser Versuchsfeld von 1931—33 wird teils als Sand, teils als Strandwiese eingezeichnet. Letztere Vegetationstype nimmt jedoch nur ein sehr kleines Areal ein, drei kleine Flecken, deren grösster  $250 \times 100$  m misst. Vergleicht man nun diese kartographische Darstellung mit den Aussagen der Bauern, wie sie sich nach wiederholten Unterredungen über diesen Gegenstand ergaben, so gelangt man zu der aller Voraussetzung nach richtigen Anschauung, dass die Bildung einer Strandwiese erst in den Jahren nach 1900 einsetzte, und dass vor dieser Zeit hier eine Sandfläche mit Queller (*Salicornia*) von ungefähr gleicher Art wie die jetzige Algen-Salicornia-Fläche sich ausdehnte.

Die Aufschlickung an der Ostseite der Skalling ist also ein ganz junger Prozess, nur ungefähr 30 Jahre alt.

Die Aufschlickung hat in einer ganz schmalen Zone begonnen und sich erst allmählich über ein grösseres Areal ausgebreitet. Die älteste Aufschlickung hat zweifellos ein wenig innerhalb der jetzigen Strandlinie stattgefunden. Hier findet man heute eine Aufschlickung von 10 cm. Nimmt man nun eine Anlagerungsdauer von ca. 30 Jahren an, so würde dies einer jährlichen Aufschlickung von 3 mm entsprechen, was sogar sehr genau mit der für die Zeit von 1931—33 gemessenenen Schlickablagerung (Durchschnitt bei 26 Flächen 3,6 mm) korrespondiert.

Unzweifelhaft hat sich in dieser Reihe von Jahren der Flächenraum, wo die Aufschlickung sich vollzog, vergrössert, und sicherlich muss dies mit einer Einwanderung der Pflanzengemeinschaften aus den äusseren Marschwiesen auf die Algen-Salicornia-Flächen in Verbindung gestellt werden.

Betrachtet man den in diesen Jahren stattgehabten Prozess an der Hand der hier veröffentlichten Untersuchungen und vergleicht man, was über die Entwicklung seit 1900-1930 bekannt ist, mit den Sedimentationsmessungen von 1930-33, so kommt man zu folgenden Resultaten:

Im Niveau der normalen grossen Hochwasser (ca. 40 cm über der Unterkante der Puccinellia) hält die Ablagerung von Schlick inne. In jenem Teil der Aussenmarsch, der unter dieser Grenze liegt, findet eine jährliche Ablagerung von 2-6 mm Schlick statt, und zwar so, dass die stärkste Sedimentation an den niedrigst gelegenen Lokalitäten besteht.

Vorausgesetzt, dass diese Ablagerung sich fortsetzt, wird sich also im Verlauf von etwa 100 Jahren eine Schlickschicht von ca. 30 cm gebildet haben, d.h. in diesem Zeitraum wird jene Höhe erreicht sein, bis zu welcher die Aufschlickung stattfinden kann, und wenn dann keine Landsenkung oder Änderung in der Höhe der Flutwelle eintritt, wird die Schlickbildung aufhören.

Die Aufschlickung an einer bestimmten Loka-

lität scheint also ein sowohl geologisch wie zeitlich kurzer Prozess zu sein, der seine Beendigung findet, wenn nicht Umstände von der genannten Art eintreten, ein Prozess, der im obersten Drittel der Gezeitenzone vor sich geht, einer Zone, die auf der Skalling eine Vertikalbreite von ca. 40 cm hat.

Der Komplex von Faktoren, der zur Marschbildung, wie sie zur Zeit auf der Skalling stattfindet, führte, ist also in Kürze folgender:

An der Ostseite der Skalling war um das Jahr 1900 eine nach Osten etwas abfallende Sandfläche, die in einer breiten Zone von jeder wiederkehrenden Flut unter Wasser gesetzt wurde. Ungefähr 1 km nach aussen auf dieser Fläche wanderte zu dem genannten Zeitpunkte eine Marschvegetation ein, wodurch solche Bedingungen hergestellt wurden, dass eine Aufschlickung beginnen konnte. Der Verlauf des Prozesses in den nächsten Jahren lässt die Folgerung zu, dass sich die Aufschlickung ca. 100 Jahre fortsetzen und in der Ablagerung einer ca. 40 cm hohen Schlickschicht resultieren wird, worauf die Sedimentation an dieser Stelle aufhören dürfte.

Man kann nicht umhin zu bemerken, dass die Untersuchung der Marschbildung auf der Skalling zu einem ausserordentlich günstigen Zeitpunkt in die Wege geleitet worden ist, indem die Arbeit einer systematischen Messung der Aufschlickung mittels einer besonderen Methode (der Sandfärbungsmethode) gerade zu einer Zeit einsetzte, die die erste Aufschlickungsperiode darstellt, jenem Zeitraum in welchem die höchsten Aufschlickungen statthaben, und in welchen die Bedingungen für eine glückliche Durchführung der exakten Messungen derselben die denkbar günstigsten sind.

#### 12. Zusammenfassung.

Es wurde eine einfache Methodik zur exakten Messung der Sedimentation ausgearbeitet. Das Verfahren dabei ist folgendes: Man bestreut die Oberfläche mit Sand, der mit Sudanrot gefärbt ist, und die derart kenntlich gemachte Oberfläche lässt sich nach Verlauf von einigen Jahren verifizieren. Die aufgelagerte Schlickschicht kann direkt beobachtet werden, wobei ihre Mächtigkeit und petrographische Zusammensetzung mit Sicherheit bestimmt werden kann. Vergl. Fig. 12.

Eine Analyse solcher Art wurde in den Jahren 1931—33 auf der Marsch der Halbinsel Skallingen über einem Areal von ca. 3 km<sup>2</sup> durchgeführt. Sie brachte das Ergebnis, dass eine sehr lebhafte Aufschlickung im oberen Drittel der Gezeitenzone stattfindet. Diese Aufschlickung betrug in den Jahren von 1931—33 ungefähr 3,6 mm jährlich.

Die Ablagerung ist nur in der dichten und gemischten Marschvegetation nachgewiesen, wogegen Algenflächen und mit *Salicornia* bewachsene Flächen den Schlick nicht festgehalten haben, dagegen aber Sand in wechselnden Mengen banden.

Die Aufschlickung hat auf der Skalling ungefähr im Jahr 1900 eingesetzt und in der Ablagerung einer ca. 10 cm hohen Schicht resultiert. Vorausgesetzt, dass sich die natürlichen Bedingungen nicht in anderer Weise ändern, wird die Aufschlickung in dieser Lokalität nur 100 Jahre währen. Zu diesem Zeitpunkt wird der Prozess sein Ende erreicht haben, und die Fläche dann mit einer zusammenhängenden Schlickschicht von 30-40 cm Mächtigkeit bedeckt sein.

Es ist anzunehmen, dass die natürliche Aufschlickung in den übrigen Teilen des dänischen Marschlandes in entsprechender Weise vor sich gegangen ist, wofür allerdings der exakte Beweis heute noch fehlt.

#### Postskriptum.

I. Im April 1935 wurde eine Messung in der Probefläche Nr. 2-1931 vorgenommen. Die Sandschicht hat ihre Farbe im Wirklichkeit ungeschwächt durch die ganze Versuchszeit (4 Jahre) beibehalten. Die Sedimentation  $1/_8$ 1931—<sup>30</sup>/<sub>4</sub> 1935 ist ca. 22 mm gewesen. Die Eignung der Methode für Versuche von längerer Dauer wurde damit bestätigt.

II. Während eines Besuches in England im Mai 1935 wurde ich auf eine Arbeit von F. J. Richards: The salt marshes of Dovey Estuary IV. The rates of vertical accretion, horizontal extension and scarp erosion. Annals of Botany 1934 — aufmerksam, die eine nahe Relation zu den hier behandelten Problemen hat. Der Druck der vorliegenden Abhandlung war jedoch schon so weit fortgeschritten, dass ein Vergleich der Methoden und Resultate nicht vorgenommen werden konnte.

## INHALTSVERZEICHNIS

Seite

V	orwo	ort	2	
Α.	Di	lie Entstehung der Skalling und ihre gegenwärtige Natur:		
	1.	Das Studienobjekt: Die Skalling	5	
	2.	Die Entstehung der Skalling	6	
	3.	Küstenveränderungen in den letzten 200 Jahren	12	
	4.	Die Landschaftstypen der Skalling	15	
В	. E2	xakte Sedimentationsmessung:		
	1.	Gefärbter Sand als Hilfsmittel zum Studium der Sandflucht.	21	
	2.	Die Anwendung von gefärbtem Sand bei Marschstudien	27	
	3.	Das Versuchsgebiet	30	
	4.	Das Auslegen von Probeflächen in der Marsch	34	
	5.	Die Anzahl der Probeflächen von 1931-33	39	
	6.	Probeflächen zur Messung der Sedimentation 1931-33	41	
	7.	Probeflächen 1932-33	45	
	8.	Sedimentationsdiagramme 1932-33	73	
	9.	Sedimentationsdiagramme 1931-34	84	
	10.	Sedimentationstypen	87	
	11.	Alter und Verlauf der Aufschlickung	93	
	12.	Zusammenfassung	96	

Færdig fra Trykkeriet den 29. Juni 1935.

D. K. D. Vid. Selsk. Biol. Medd. XII, 4. [NIELS NIELSEN]

Fig. 1. Jener Teil der Aussenmarsch, wo die Probeflächen 2/1931 und 5/1931 liegen; der Merkpfahl für erstere ist am

rechten Rand des Bildes zu sehen, 5/1931 liegt ungefähr in der Mitte des Bildes. Von 1931-34 hat hier eine Schlickablagerung von ca. 20 mm stattgefunden. (Vgl. Diagramm Nr. 6, Fig. 10, 11 und 12.)



Fig. 2. Die Aussenmarsch bei Fläche 9/1932 Linie III. Die Bewachsung bildet eine dichte und zusammenhängende Decke, gewöhnlich dominiert Plantago maritima, im Vordergrund Statice limonium. Auf dieser Lokalität wurden 1932-1933 ca. 4 mm Schlick abgelagert. Vergl. S. 33 und 61. D. K. D. Vid. Selsk. Biol. Medd. XII, 4. [NIELS NIELSEN]

Tafel III.





Fig. 4. Der Übergang von Binnenmarsch zum Binnenwatt bei Probefläche 23/1932 Linie III. Im Vordergrund blühende Aster tripolium, links von diesem Gürtel eine geschlossene Bewachsung von Puccinellia und ausserhalb von dieser teilweise vom Wasser gedeckte Algenflächen. Die Ablagerung ist in diesem Gebiet ganz gering, und sie bildet die Grenze für das Gebiet der marinen Sedimentation.



Fig. 5. Probefläche 16/1932, Linie III. Im mittleren Teil des Binnenwatt eine beinahe geschlossene Bewachsung von Puccinellia. Höhe 42 cm. Ablagerung 1932-33 6,9 mm Sand.



Fig. 6. Probefläche 14/1932, Linie III, Äusserer Teil des Binnenwatts. Die Höhe ist 31 cm. Wohlausgebildete Salicornia in schütterer Bewachsung mit vereinzelten Puccinellia-Individuen; zwischen den Gefässpflanzen eine gut entwickelte Algendecke. Ablagerung in dieser Probefläche 1932-33 3,1 mm Sand.



Fig. 7. Probefläche 8/1932, Linie III. Mittlerer Teil der Aussenmarsch. Geschlossene Bewachsung von Salicornia und Puccinellia. Höhe 13 cm. Ablagerung 1932-33 4,1 mm sandiger Schlick.



Fig. 8. Probefläche 9/1932, Linie III. Aussenmarsch. Plantago maritima ist habitueller Dominant. Höhe 27 cm. Auf dieser Fläche wurden 1932— 33 3,6 mm Schlick aufgelagert.



Fig. 9. Algenfläche mit zerstreuter Salicornia.



Fig. 10. Probefläche 2/1931. Aussenmarsch. Üppige und recht artenreiche Marschvegetation mit Puccinellia maritima, Salicornia herbacea, Aster tripolium, Plantago maritima, Sueda maritima, u. s. w. Höhe 18 cm. Auf dieser Fläche wurden von 1931—33 ca. 11 mm Schlick aufgelagert, 1931— 34 betrug die Aufschlickung 16,9 mm.



Fig. 11. Probefläche 5/1931. Aussenmarsch. Puccinellia maritima, Salicornia herbacea, Plantago maritima, Aster tripolium, Sueda maritima u. s. w. Höhe 13 cm. Ablagerung 1931—34 ca. 14,5 mm Schlick, 1931— 34 22,4 mm Schlick.



Fig. 12. Ausgehobener Block aus Probefläche 5/1931. Vegetation: Salicornia herbacea, Puccinellia maritima. Bei 15 mm am Masstab ist die gefärbte Sandschicht zu schen, auf Schlick liegend und überlagert von ca. 15 mm Schlick. Der gefärbte Sand ist  $^{1}/_{8}$  1931 ausgelegt und die Probe wurde  $^{20}/_{7}$  1933 aufgenommen. Das Bild zeigt also das Resultat einer zweijährigen Sedimentation.



Fig. 13. Ausgehobener Block aus Probefläche 4/1932, Linie III. Vegetation: Plantago maritima. Bei ca. 5 mm am Masstab liegt die gefärbte Sandschicht, die durch das ganze Bild geht. Sie liegt auf Schlick und wird von ca. 5 mm Schlick überlagert. Die Fläche ist <sup>81</sup>/<sub>7</sub> 1932 ausgelegt und am <sup>6</sup>/<sub>8</sub> 1933 aufgenommen. Das Bild zeigt also die einjährige Sedimentation an dieser Lokalität.



Fig. 14. Ausgehobener Block aus Probefläche 4/1931. Die Probe besteht wesentlich aus Sand, aber von 10-15 mm am Masstab liegt eine dunkle Schicht, die etwas feinere Bestandteile enthält. Darüber liegt der gefärbte Sand, der bis in die Oberfläche reicht. Mächtigkeit 7-8 mm. Die Höhe der Fläche ist 53 cm. Vegetation: Festuca rubra mit vereinzelten Plantago maritima. An der Oberfläche tote Pflanzenreste. Die Probefläche ist <sup>1</sup>/<sub>8</sub> 1931 ausgelegt und <sup>27</sup>/<sub>7</sub> 1933 ausgehoben. Resultat: In den 2 Jahren hat keine nennenswerte Sedimentation auf dieser Lokalität stattgefunden.



Fig. 15. Algenfläche auf dem Binnenwatt. Die Schicht ist dicht mit Algenfasern durchzogen und so zäh, dass sie als zusammenhängende Decke hochgenommen werden kann. Das Blatt des Spatens ist 18 cm lang.



Fig. 16. Binnenwatt. (Algen-Salicornia-Fläche), nahe der Linie L Nr. 3. Im Vordergrund Algenfläche mit vereinzelten Salicornia. Dahinter ein Gebiet, wo Puccinellia einwandert.



Fig. 17. Aussenmarsch. Alte Priele, grösstenteils zugewachsen. Im Vordergrund rechts eines der im Text erwähnten tiefen Becken, wo die Gefässpflanzen nicht einwandern können, und wo die Aufschlickung daher sehr langsam fortschreitet.





 Fig. 18. Skomagerslette. Schüttere Salicornia-Bewachsung. In einer vorjährigen Wagenspur stehen die Pflanzen sehr dicht.



Fig. 19. Eine der grossen Prielen, die von der Ho-Bugt quer durch die Aussenmarsch in das Binnenwatt führt.



auf der Insel Langli.

# Fig. 21. Flugbild aus ca. 2500 m Höhe vom südlichen Teil der Skalling. Die graue Fläche im Hintergrund ist die grosse Sandfläche, aus der vier grosse Meerrinnen (Havrendinger) zur Ho-Bugt hinunterführen, die im Vordergrund des Bildes liegt. Zwischen den »Havrendinger« und der Bucht sieht man das Gebiet, wo die Aufschlickung vor sich geht, und

Tafel XIII.

Wasser gefüllt.

das von zahlreichen Prielen durchschnitten wird. Da das Bild bei Fluthochwasser aufgenommen ist, sind sie mit





Meerrinnen Sibiriens sind links im Bild zu sehen, vergl. Fig. 21. Das Gebiet, wo die Aufschlickung stattfindet, geht von der Küstenlinie bei der Ho-Bugt bis in die innersten Verzweigungen der Prielen.





marsch, wo die Aufschlickung vor sich geht. Die helle dreieckige Fläche hinter dieser ist die Binnenwatt (die Algen-Salicornia-Fläche) hinter dieser sieht man rechts im Bilde einen schmalen hellen Streifen, die Sandfluchtzone darstellend.



ganze Gebiet ist unter Kultur, aber nicht eingedeicht. Im Hintergrund Sandfluchtgebiete mit Plantagen.



Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab. Biologiske Meddelelser XII, 5.

# MARINE ALGÆ FROM THE CANARY ISLANDS ESPECIALLY FROM TENERIFFE AND GRAN CANARIA

# IV. CYANOPHYCEÆ

COLLECTED BY F. BØRGESEN WORKED OUT BY P. FRÉMY



## **KØBENHAVN**

LEVIN & MUNKSGAARD EJNAR MUNKSGAARD

1936

Printed in Denmark. Bianco Lunos Bogtrykkeri A/S.

e voudrais profiter de l'occasion pour remercier cordiale-J ment M. le Professeur Abbé P. FRÉMY du grand travail qu'il a entrepris en écrivant cet article qui forme la quatrième partie de mon Mémoire sur les algues des Iles Canaries, le rend ainsi complet en même temps qu'il augmente beaucoup sa valeur. Je tiens aussi à dire que ce travail a été assez difficile, car, en réalité, je ne me suis pas beaucoup spécialisé dans la récolte des Cyanophycées. La plupart des espèces ont été trouvées par M. le Professeur Frémy en examinant et étudiant des verres qui contenaient en alcool les différentes algues sur lesquelles les Cyanophycées se trouvaient comme épiphytes ou avec lesquelles elles étaient entremêlées. Aussi, fait-il dire que c'est un très beau résultat que par les études de M. le Professeur P. FRÉMY le nombre des Cyanophycées des Îles Canaries jusqu'ici connues soit monté de 9 à 47. F. BØRGESEN.


#### INTRODUCTION

Depuis longtemps de nombreux algologues ont exploré les côtes des Canaries. Mais jusqu'à ces derniers temps ils n'avaient fourni que très peu de renseignements sur la population cyanophycéale de ces îles. La première, M<sup>elle</sup> A. VICKERS apporte sur ce sujet quelques données prècises. Les résultats de ses herborisations qui avaient duré un peu plus de quatre mois (novembre 1895 à mars 1896) furent publiés sous le titre de Contribution à la flore algologique des Canaries (Annales des Sciences naturelles, Botanique, tome IV, 1896, pp. 293—306). A la page 298 de ce mémoire, nous trouvons signalées 5 cyanophycées seulement:

> Lyngbya majuscula Harv. Symploca hydnoides Kütz. var. genuina Gom. Hydrocoleum lyngbyaceum Kütz. Hormothamnion enteromorphoides Grun. Rivularia bullata Berk.

Pendant 10 semaines environ, du 8 décembre 1904 au 12 février 1905, M. CAMILLE SAUVAGEAU fit plusieurs excursions à Puerto-Oratova (Tenérife). Comme il l'explique luimême, le choix de cette île n'était pas heureux, car elle est en majeure partie constituée par des basaltes noirs, très compacts et très durs. Presque partout à pic, la côte offre peu de stations favorables à la récolte. Puerto-Oratova est l'un des rares endroits habités où les rochers soient abordables sur quelque étendue. Cependant, il put récolter lui aussi 5 espèces de Cyanophycées:

> Dermocarpa prasina (Reinsch) Born. et Thur. Lyngbya confervoides C. Ag. Calothrix consociata Born. et Flah. Rivularia atra Roth. Rivularia bullata Berk.

M. SAUVAGEAU mentionne aussi *Rivularia monticulosa* Mont. Mais d'après BORNET et FLAHAULT, dont nous partageons entièrement le manière de voir, cette espèce n'est qu'une forme de *Rivularia atra*<sup>1</sup>.

Le nombre des Cyanophycées connues des Canaries se trouvait ainsi porté à 9.

L'étude que nous avons faite des récoltes de M. BØRGE-SEN nous a permis de le faire monter à 47, car nous y avons trouvé 38 espèces qui n'avaient pas encore été signalées aux Canaries. Ce nombre cependant reste faible, en lui-même et par rapport aux nombreux échantillons (232) que nous avons étudiés. Dans plus de la moitié (126) de ces échantillons nous n'avons pas trouvé de Cyanophycées déterminables. Nous avons donc l'impression que la population cyanophycéale des Canaries est assez pauvre: la plupart des espèces que nous avons identifiées étaient épiphytes d'autres algues ou se trouvaient sur des morceaux de pierre ou dans des débris terreux. Nous n'avons vu qu'un très petit nombre de Cyanophycées à l'état pur et formant de belles plaques comme on en voit fréquemment en beau-

<sup>1</sup> Ces résultats sont consignés dans le beau mémoire de M. SAUVAGEAU: A propos de Cystoseires de Banyuls et de Guéthary (Bulletin de la Société Biologique d'Arcachon, 14<sup>e</sup> année, 1911—12, Bordeaux 1912, p. 48 et 49). coup de localités. Ces formations doivent donc être très rares aux Canaries, car elles ne seraient pas restées inaperçues à un observateur aussi averti que l'est M. Bør-GESEN.

Dans cette étude, nous avons suivi, en le modifiant très peu, l'ordre adopté dans notre mémoire: Cyanophycées des côtes d'Europe (Mémoires de la Société nationale des Sciences naturelles et Mathématiques de Cherbourg, t. XLI, 1929-33).

Ce nous est un très agréable devoir d'exprimer à M. le Docteur BØRGESEN notre profonde gratitude pour la confiance qu'il nous a témoignée en nous demandant de faire l'étude des Cyanophycées contenues dans ses récoltes des Canaries. Puisse cette étude n'être pas trop indigne de ses beaux travaux sur les autres algues des Iles Fortunées.

## C YANOPHYCE Æ

#### I. Chroococcales.

#### Fam. 1. Chroococcaceae. Merismopedia Meyen.

#### 1. Merismopedia convoluta De Brébisson.

DE BRÉBISSON IN KÜTZING, Species Algarum, p. 472, 1849; KÜTZING, Tabulae phycologicae, I, t. 38, fig. IX, 1845; FRÉMY, Cyanophycées des côtes d'Europe, p. 8, Pl. I, fig. 4, 1934.

Le thalle de cette espèce, ordinairement formé d'un grand nombre de cellules, est parfois visible à l'oeil nu. Il forme des membranes subfoliacées de couleur bleuâtre, verdâtre ou jaunâtre, ordinairement convulutées sur leurs bords. Les cellules sont larges de  $4-5\mu$ , sphériques ou allongées dans le plan du thalle et alors leur longueur peut atteindre jusqu'à  $8\mu$ .

Cette espèce vit dans les eaux douces et les eaux salées.

Gran Canaria: Tour Christoballo No. 3785. Ulva Avec Oscillatoria margaritifera Kütz. Grandes colonies convolutées, formées de cellules assez rapprochées, sphériques, larges de  $4-5\mu$ ; peu abondant.

Distrib. géogr.: Probablement cosmopolite.

#### Aphanocapsa Naegeli.

#### 1. Aphanocapsa littoralis Hansg.

HANSGIRG, Beitr. z. Kenntn. d. Meeresalg. p. 229, 1892; FRÉMY, Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, 1928, p. 382, fig. 3; Cyanophycées des côtes d'Europe, p. 15, Pl. 3, fig. 1, 1934. Cette algue forme de petites masses muqueuses amorphes, ordinairement dépourvues de téguments. Les cellules épaisses de 4—6 (parfois —10)  $\mu$  sont irrégulièrement disposées, distantes ou rapprochées suivant l'état de développement.

Gran Canaria: Bahia del Confital, No. 3710, mélangé à Gomphosphaeria aponina Kütz., Xenococcus acervatus S. et G., Phormidium? tenue Gom, Calothrix aeruginea Thur., C. confervicola (Roth) Ag. et Microchaete vitiensis Askenasy. En cette station, les cellules de A. littoralis ont un diamètre de 4-6  $\mu$  et sont assez lâchement réunies entr'elles.

Distrib. géogr.: Probablement cosmopolite.

#### 2. Aphanocapsa marina Hansg.

HANSGIRG *in* FOSLIE, Alg. of Norway, p. 169, 1890; FRÉMY, Myxophycées récoltées aux îles Chausey *in* Bulletin du Muséum national d'histoire naturelle, 1928, p. 381, fig. 2.

Cette plante forme de petites masses irrégulières d'un bleu verdâtre plus ou moins foncé; ces masses sont formées de colonies nues, ou entourées d'un mince tégument, de cellules très petites, larges en moyenne de  $0,5 \mu$ , rapprochées ou distantes.

Pour WILLE, Aphanocapsa marina ne serait pas une espèce originale mais correspondrait à des nanocytes de Gloeocapsa crepidinum. GEITLER, Cyanophyceae in Rabenhorst's Kryptogamenfl., Bd. XIV, p. 154, n'admet pas cette opinion. Nous sommes de son avis, d'autant plus que nous avons plusieurs fois trouvé Aphanocapsa marina en l'absence de Gloeocapsa crepidinum, comme c'est le cas pour les Canaries.

Gran Canaria: Christoballo, No. 3985, Gelidium avec Dermocarpa olivacea (Reinsch) Tilden, Hydrocoleum glutinosum Gom., Phormidium fragile Gom., Lyngbya infixa Frémy, Spirulina tenerrima Kütz. et Sp. subtilissima Kütz. Forme sur le thalle d'une autre algue de petites masses mamelonnées; les cellules ont une épaisseur moyenne de  $0.5 \mu$ , les téguments des colonies sont souvent partiellement ou même totalement diffluents.

Distrib. géogr.: Norvège, France occidentale, Antilles néerlandaises; probablement cosmopolite.

#### 3. Aphanocapsa salina Woronichin.

WORONICHIN, Bull. Jardin bot. principal, XXVIII, p. 30, 1929.

Cette plante forme des thalles amorphes plus ou moins étalés et épais constitués par des cellules sphériques plus ou moins distantes, réunies dans du gélin. Le diamètre de ces cellules varie entre 0,8 et 1,2  $\mu$ .

La valeur de cette espèce nous paraît très douteuse. Nous y rapportons la plante trouvée dans le matériel des Canaries uniquement à cause de ses dimensions.

Gran Canaria: Bahia del Confital, No. 3711. Grattage des rochers. Associé à Chroococcus turgidus (Kütz.) Näg., Chroococcus minutus (Kütz.) Näg., Calothrix crustacea Thur. et Rivularia alra Roth, var. hemisphaerica Born. et Flah.

En cette station formait de petites masses indéfinies; les cellules irrégulièrement disposées, sans enveloppe commune avaient une largeur moyenne de  $1 \mu$ .

Distrib. géogr.: District de Tomsk (Sibérie occidentale), au fond de lacs salés de la steppe de Kaludin.

#### Gomphosphaeria Kützing.

#### 1. Gomphosphaeria aponina Kütz.

Kützing, Alg. exsicc., dec. XVI, no. 151, 1836; Fréмy, Cyanophycées des côtes d'Europe, p. 22, Pl. 4, fig. 2, 1934. (= Gomphosphaeria cordiformis (Wille) Hansg.)

Cette algue, au moins quand elle est bien développée, est très facile à reconnaître grâce à ses cellules cordiformes et munies d'un court pédicelle. Ces cellules sont rarement solitaires, le plus souvent elles sont plus ou moins densément réunies en colonies globuleuses ou ellipsoïdales, larges de 50 à 90  $\mu$ , entourées d'un tégument hyalin. Les dimensions ordinaires des cellules sont 4-11 × 8-15  $\mu$ . De nom-

breuses variétés de cette espèce ont été décrites; en réalité elles ne correspondent qu'à des formes stationnelles ou à des stades de développement. (Fig. 1).

Gomphosphaeria aponina est une espèce fréquente qui vit indifféremment dans les eaux douces ou les eaux salées à l'état planctonique ou mélangée à différentes autres algues.



Fig. 1. Gomphosphæria aponina Kütz. × 250.

Gran Canaria: Bahia del Confital, No. 3708, avec Xenococcus acervatus S. et G., Lyngbya aestuarii Liebm., L. infixa Frémy, Calothrix crustacea Thur. et C. confervicola (Roth) Ag. No. 3710, avec Aphanocapsa littoralis Hansg., Xenococcus acervatus S. et G., Phormidium ? tenue Gom., Calothrix aeruginea Thur., C. crustacea Thur., C. confervicola (Roth) Ag. et Microchaete vitiensis Askenasy. No. 3823, avec Calothrix crustacea et C. confervicola (Roth) Ag.; abondant et à différents états de développement.

En ces trois stations *G. aponina* forme des colonies de 10 à 20 cellules qui mesurent  $9-14 \times 14-15 \mu$ .

Distrib. géogr.: Cosmopolite.

#### Chroococcus Naegeli.

#### 1. Chroococcus turgidus (Kütz.) Naeg.

NAEGELI, Gattungen einzelliger Algen, p. 46, 1849; JOHS. BOYE PETERSEN, The fresh-water Cyanophyceae of Iceland, p. 263, 1923; FRÉMY, Cyanophycées des côtes de France, p. 24, Pl. 4, 1934.

Cellules solitaires ou réunies par 2—4, rarement davantage, épaisses de 8—32  $\mu$  sans leur tégemunt, de 13—40  $\mu$ avec leur tégument, téguments épais, lamelleux, incolores. Espèce très largement répandue, vivant sur les rochers humides, dans les eaux douces et les eaux salées.

Gran Canaria: Bahia del Confital, No. 3706, Galaxaura avec Lyngbya majuscula Harv., L. infixa Frémy et Calothrix confervicola (Roth) Ag.

Grande forme à cellules larges de 27  $\mu$  sans leur tégument, de 32  $\mu$  avec leur tégument, à téguments très peu lamelleux. No. 3711, grattage des rochers, avec Aphanocapsa marina Woron., Chroococcus minutus (Kūtz.) Naeg., Calothrix crustacea. Thur. et Rivularia atra var. hemisphaerica Born. et Flah. — Cellules larges de 20  $\mu$ environ sans leur tégument de 25  $\mu$  avec leur tégument; téguments peu épais et peu lamelleux; forme probablement jeune.

Distrib. géogr.: Cosmopolite.

#### 2. Chroococcus minutus (Kütz.) Naeg.

NAEGELI, Gattungen einzelliger Algen p. 46, 1849; WILLE, Vorarb. d. Chroococcaceen, Pl. VIII, fig. 8—16, 1924; Fréмy, Cyanophycées des côtes d'Europe, p. 24, Pl 4, fig. 6, 1934.

Cette espèce diffère de la précédente par ses moindres dimensions (diam. des cellules =  $4-10 \mu$  sans le tégument  $6-15 \mu$  avec le tégument) et par ses téguments non lamelleux. Elle vit également dans les eaux douces, les eaux salées et sur les rochers humides.

Gran Canaria: Bahia del Confital, No. 3711. Grattage des rochers. Avec les espèces mentionnées à propos de *Chroococcus turgidus*. Forme à cellules larges de  $8\mu$  environ sans le tégument de 10 $\mu$  avec le tégument. Peu abondant.

Distrib. géogr.: Cosmopolite.

Marine Algæ from the Canary Islands.

# II. Chamaesiphonales.Fam. 1. Dermocarpaceae.Dermocarpa Crouan.

1. Dermocarpa minima Geitler.

GEITLER, Cyanophyceae *in* Rabenhorst's Kryptogamenfl. Bd. XIV, p. 392, fig. 214 *b*, *c*, 1931; Fréмy, Cyanophycées des côtes d'Europe, p. 58, Pl. 15, fig. 4, 1934.

Cette espèce se présente sous forme soit de cellules solitaires et alors légérement aplaties à la base et munies d'un pédicelle très court, assez large et peu visible; soit sous forme de cellules agrégées en petit nombre, devenant alors un peu anguleuses et simulant ainsi un blastoparenchyme. Le contenu de la cellule se divise en 8—16 endospores qui sont mises en liberté par une déchirure de la membrane cellulaire qui est très mince et incolore.

Cette plante présente de grandes ressemblances avec Xenococcus Schousboei Thur., elle en diffère principalement par la présence du court pédicelle ci-dessus mentionné et l'absence de multiplication végétative des cellules.

Gran Canaria: Christoballo, No. 3918. Grattage des rochers. Epiphyte, avec *Dermocarpa biscayensis* Sauv. et *Lyngbya infixa* Frémy, de *Calothrix confervicola* (Roth) Ag. S'y présente sous forme de cellules solitaires ou groupées en petites colonies de 5—6 individus. Le diamètre des cellules est de 5—6  $\mu$  comme chez le type. Quelques unes de ces cellules sont transformées en sporanges. Peu abondant.

Distrib. géogr.: Côtes de Dalmatie, Canaries.

#### 2. Dermocarpa prasina (Reinsch) Born. et Thur.

BORNET et THURET, Notes algologiques, II, pp. 75—77, Pl. XXVI, fig. 3—9, 1880; Frémy, Cyanophycées des côtes d'Europe, p. 58, Pl. 16, fig. 3, 1934. Quand elle est bien développée cette plante forme sur différentes algues (*Catenella opuntia* Grev. *Halopteris scoparia* (L.) Sauv.; *Laurencia pinnatifida* Lam., etc.) des masses verdâtres, pulvinées, qui sont composées de sporanges cylindriques ou spatulés vers le sommet, larges de  $4-24 \mu$ , longs de  $15-30 \mu$ , à membrane mince et incolore. Le contenu de ces sporanges, d'abord homogène, devient granuleux et se divise en un grand nombre d'endospores disposées soit en files régulières dans les sporanges étroits, soit sans ordre dans les sporanges larges.

Gran Canaria: Las Palmas, No. 3313, sur une Phéophycée avec Lyngbya infixa Frémy. Sporanges longs de 25—30  $\mu$ , de largeur moyenne; peu abondant. — Castillo, Nr. 4020, sur Ceramium flabelligerum; bien développé et un tout conforme aux figures des Notes algologiques de BORNET et THURET.

Dermocarpa prasina avait été déjà signalé aux Canaries, à Puerto-Oratova par M. SAUVAGEAU qui l'avait récolté sur Halopteris scoparia.

Distrib. géogr.: Probablement cosmopolite.

#### 3. Dermocarpa biscayensis Sauv.

SAUVAGEAU, Journal de Botanique, p. 7, Pl. VII, fig. 2-3, 1895; FRÉMY, Cyanophycées des côtes d'Europe, p. 60, Pl. 17, fig. 2.

Thalle épiphyte, suborbiculaire ou à contours irrégulièrement lobés, punctiforme, large de 1 millimètre au plus. Cellules claviformes, très serrées, devenant anguleuses par pression mutuelle, longues de 25—30  $\mu$ , larges de 4—6  $\mu$ , renfermées dans une masse gelatineus eplus ou moins violacée. Spores jusqu'à présent inconnues.

Vit sur un certain nombre d'algues (Sargassum sp., Gymnogongrus norvegicus J. Ag., etc.).

Gran Canaria: Christoballo, No. 3918, grattage des rochers, avec Dermocarpa minima Geitler, Lyngbya infixa Fréмy, et Calothrix confervicola (Roth) Ag. — No. 3981, très abondant. — Castillo,

14

No. 4025, avec Lyngbya infixa Fréму et Calothrix confervicola (Roth) Ag.

Distrib. geogr.: Golfe de Gascogne.

#### 4. Dermocarpa olivacea (Reinsch) Tilden.

REINSCH, Contributiones ad Algologiam et Fungologiam, 1874– 75, Pl. XXVI, fig. 2 (Sphaenosiphon olivaceus); TILDEN, Minnesota Algae, I, 1910, p. 54; FRÉMY, Cyanophycées des côtes d'Europe, 1934, p. 61, Pl. 16, fig. 7.

Thalle de petite taille, étalé-plan ou convexe, formé de cellules largement piriformes ou cunéiformes, à sommet arrondi, à base retrécie-allongée, mesurant ordinairement  $9,5-17 \times 13-25 \ \mu$ , à menbrane épaisse et lamelleuse, à contenu finement granuleux se transformant rapidement en nombreuses spores sphériques.

Ordinairement épiphyte de différentes algues marines. Semble fréquent aux Canaries.

Teneriffe: Orotava, No. 3048 sur une Phéophycée avec Xenococcus acervatus Setch. et Gardner. — No. 3114, sur Stypocaulon scoparium (L.) Kütz., avec Lyngbya infixa FRÉMY; s'y trouve à l'état de cellules isolées ou irrégulièrement groupées en masses planes ou convexes ou même hémisphériques et alors entourées d'un enduit muqueux et hyalin; cellules mesurant  $6-12 \times 10-15 \mu$ , pas d'endospores; très abondant.

Gran Canaria: Las Palmas, No. 3523, grattage des rochers, sur Tanioma perpusilla avec Lyngbya infixa Frémy et Oscillatoria nigro-viridis Thw. — Bahia del Confital, No. 3799, sur Stypocaulon avec Lyngbya aestuarii Liebm. et L. infixa Frémy; peu abondant et mal développé. — Christoballo, No. 3985, Gelidium, avec les espèces mentionnées à propos de Aphanocapsa marina Hansg.; cellules mesurant  $10-26 \times 15-25 \mu$ , assez abondant.

Distrib. géogr.: Côtes d'Angleterre, Adriatique, Amérique du Nord.

#### 5. Dermocarpa Leibleiniae (Reinsch) Born. et Thur.

BORNET et THURET, Notes algologiques, II, 1880, p. 73, Pl. XXVI, fig. 3—5 (= Sphaenosiphon Leibleiniae Reinsch); Frémy, Cyanophycées des côtes d'Europe 1934, p. 61, Pl. 17; fig. 3.

Cellules ovales-oblongues, piriformes ou ellipsoïdales, larges de 8–20  $\mu$ , généralement 1 fois et demie plus longues, solitaires ou agrégées en petites masses à enveloppe peu épaisse et stratifiée; contenu cellulaire très finement granuleux, d'un bleu olivâtre ou brunâtre, se divisant transversalement en deux parties dont la supérieure (et aussi parfois mais beaucoup plus rarement l'inférieure) se transforme en spores.

Epiphyte d'un grand nombre d'algues marines de tous les groupes.

Gran Canaria: Las Palmas. Cette espèce semble rare aux Canaries. Je ne l'ai trouvé que dans le no. 3533; elle y était représentée surtout par des cellules solitaires larges de  $20\mu$  en moyenne, beaucoup plus rarement par des cellules réunies en petites masses.

Distrib. géogr.: Probablement cosmopolite.

#### Xenococcus Thur.

#### 1. Xenococcus Schousboei Thuret.

THURET *in* BORNET et THURET, Notes algologiques, II, 1880, pp. 74-76, Pl. XXVI, fig. 1-2; FRÉMY, Cyanophycées des eôtes d'Europe, 1934, p. 43, Pl. 8, fig. 5.

Cette espèce forme, sur différentes algues marines filamenteuses, de petites couches arrondies ou un enduit qui recouvre parfois totalement l'algue-support. Cet enduit est ordinairement d'un vert bleuâtre; les cellules sphériques ou devenues anguleuses par compression mutuelle ont une largeur qui varie entre 4 et  $9 \mu$ .

Teneriffe: Orotava, No. 3162, sur Sphacelaria Hystrix, avec Lyngbya infixa Frémy; plante jeune, cellules larges de  $4-6 \mu$ . Gran Canaria: Las Palmas, No. 3327 sur Cladophoropsis membranacea (Ag.) Börg. avec Lyngbya infixa Frémy. — Castillo, No. 3963, sur Calothrix confervicola (Roth) Ag.; en faible quantité. — No. 3967, sur Gelidium, avec Lyngbya infixa Frémy. — Christoballo, No. 3984, sur Callithamnion sp., avec Lyngbya infixa Frémy; cellules larges de 6—9  $\mu$ . — No. 4069, sur Grateloupia dichotoma, avec Lyngbya infixa Frémy; cellules assez serrées, larges de 7—8  $\mu$ .

Distrib. géogr.: Cosmopolite.

#### 2. Xenococcus acervatus Setchell et Gardner.

GARDNER, New Pacific coast algae, 3, *in* Univ. Calif. Publ., Vol. 6, No. 17, 1918, p. 459; Pl. 19, fig. 3; Frémy, Cyanophycées des côtes d'Europe, 1934, p. 43, Pl. 8, fig. 6.

Cellules isolées ou réunies en colonies d'abord planes puis en masses confuses et indéfinies; ces cellules ont un diamètre de  $3-6 \mu$ ; elles se divisent en 4 suivant deux directions rectangulaires perpendiculaires à la surface de l'hôte: les cellules ainsi formées, d'abord anguleuses, deviennent bientôt sphériques ou légèrement piriformes; elles ne forment pas de pseudo-parenchyme comme chez X. Schousboei.

Teneriffe: Orotava, No. 3048, sur une Phéophycée. Cellules larges de  $3-6\mu$ , d'abord solitaires, puis réunies par 2-4, enfin très nombreuses et très sérrées et formant sur le support des masses irrégulières, parfois très étendues, ayant l'aspect d'un Aphanocapsa.

Gran Canaria: Bahia, del Confital, No. 3708, sur des Polysiphonia, des Lyngbya et des Calothrix; cellules épaisses de  $3-6 \mu$ , isolées ou en amas irréguliers, bien conformes aux figures de SETCHELL et GARDNER — No. 3710, sur Calothrix aeruginea Thur., avec les espèces mentionnées á propos de Aphanocapsa littoralis Hansg. — No. 3730, sur Polysiphonia flexella (Ag.) J. Ag., avec Lyngbya majuscula Harv., L. infixa Frémy et Calothrix sp.

Distrib.geogr.: Californie, côtes méditerranéennes de France, Afrique du Nord.

Vidensk, Selsk, Biol. Medd. XII, 5,

Nr. 5. F. BØRGESEN and P. FRÉMY:

# III. Hormogoneales. SER. I. HOMOCYSTEAE. Fam. 1. Oscillatoriaceae. Subfam. 1. Vaginarieae. Microcoleus Desm.

1. Microcoleus chthonoplastes Thur.

GOMONT, Monographie des Oscillariées, I, 1892, p. 353 (tiré à part, p. 91), Pl. XIV, fig. 5—8; Fréмy, Cyanophycées des côtes d'Europe, 1934, p. 67, Pl. 17, fig. 7.

Trichomes réunis en très grand nombre dans la même gaine, subparallèles ou contournés-funiformes, épais de 2,5 --6  $\mu$ , articles 1-2 fois plus longs que larges, rétrécis aux articulations; cellule apicale non capitée, dépourvue de coiffe, à sommet conique-aigu.

Espèce très facile à reconnaître. Ne doit pas être fréquente aux Canaries puisqu'elle n'y avait été récoltée ni par M<sup>elle</sup> VICKERS ni par M. SAUVAGEAU:

Teneriffe: Orotava, No. 3046, sur *Gelidium* spec., avec *Lyng-bya infixa* Frémy; trichomes épais de 5,5  $\mu$  en moyenne. — No. 3174, sur *Gelidium crinale*, avec *Calothrix confervicola* (Roth) Ag.; trichomes épais de 3,5—4  $\mu$ .

Gran Canaria: Bahia del Confital, No. 3776, avec Hydrocoleum lyngbyaceum Kütz., Lyngbya aestuarii Liebm. et Oscillatoria corallinae (Kütz.) Gom.; assez abondant.

Distrib. géogr.: Cosmopolite.

#### 2. Microcoleus Wuitneri Frémy.

Fréмy, Cyanophycées des côtes d'Europe, 1934, p. 68, Pl. 18, fig. 1.

Plante entièrement conforme à celle que j'avais trouvé dans des thalles de *Codium difforme* Kütz. récoltés à Banyuls par M. FELDMANN. Les filaments allongés sont simples, ils sont droits ou un peu onduleux; les gaines ont compléte-



Fig. 2. Microcoleus Wuitneri, Frémy. a, aspect d'un filament (schématique).  $\times$  50; b, extrémité d'un trichome,  $\times$  750.



ment disparu. Les trichomes ont une épaisseur de  $1-2 \mu$ , ils sont formés d'articles beaucoup (jusqu'à 5 fois) plus longs que larges, non rétrécis aux articulations; la cellule

2\*

apicale n'est pas attenuée, elle présente un sommet arrondi. Je n'ai pas retrouvé la teinte rose du type, le pigment ayant été sans doute dissous dans l'alcool qui servait de liquide conservateur (Fig. 2).

Teneriffe: Orotava, No. 3019, dans le thalle de *Codium ad*haerens (Cabr.) Ag. fa. intermedia Börg.

Distrib. géogr.: Côtes méditerranéennes de France. Banyuls.

#### 3. Microcoleus codii Frémy.

Fréмy, Cyanophycées des côtes d'Europe, 1934, p.69, Pl. 18, fig. 2.

Le nom de cette espèce vient de ce qu'elle a été la première du genre trouvée dans le thalle d'un *Codium (C. difforme* Kütz.). Ce *Microcoleus* a des filaments formés d'un nombre relativement faible (4—8) de trichomes assez lâchement agrégés; ceux-ci ont une épaisseur de 4  $\mu$  en moyenne, et sont formés d'articles subcarrés ou moitié moins longs que larges, non rétrécis aux articulations; la cellule apicale est conique-obtuse, sans coiffe. L'algue, d'une jolie teinte rosée à l'état vivant, devient rapidement érugineuse après la mort. (Fig. 3).

La plante des Canaries a les mêmes caractères essentiels que le type; ses trichomes sont épais de  $3,5 \mu$  et ses articles un peu moins longs que larges; elle avait naturellement perdu sa couleur rose.

Teneriffe: Orotava, No. 3065, dans le thalle de *Codium elon*gatum avec Lyngbya lutea Gom. et Brachytrichia balani Thur.

Distrib. géogr.: Côtes méditerranéennes de France; Banyuls.

#### Hydrocoleum Kütz.

#### 1. Hydrocoleum lyngbyaceum Kütz.

GOMONT, Monographie des Oscillariées, I, 1892, p. 337 (tiré à part, p. 75) Pl. XII, fig. 8–10; Frémy, Cyanophycées des côtes d'Eu-

rope, 1934, p. 72, Pl. 19, fig. 1; BORNET et THURET, Notes algologiques, 1876, Pl. II (*Microcoleus lyngbyaceus* Thur.)

Thalle d'un vert ordinairement foncé; gaines amples, fermes ou muqueuses, hyalines, souvent diffluentes, trichomes réunis en nombre variable dans la même gaine, épais de 8—16 (ordinairement 9—11)  $\mu$ ; articles 3—6 fois moins longs que larges, non rétrécis aux articulations; membrane supérieure de la cellule apicale légérement épaissieconvexe.

La var. *typica* Gom. de cette espèce, caractérisée surtout par ses gaines formes, avait été déjà récoltée par M<sup>elle</sup> VICKERS aux Canaries (Confital) sur des rochers à haute mer.

Gran Canaria: Bahia del Confital, No. 3585, sur la vase, avec Hydrocoleum glutinosum Gom., Spirulina labyrinthiformis (Menegh.) Gom., Sp. subtilissima Kütz. et Sp. tenerrima Kütz.; trichomes épais de 8—10 $\mu$ , articles très courts, cellule apicale couverte de Bactériacées simulant des cils analogues à ceux que GOMONT à signalés à propos de Phormidium antumnale Gom. — No. 3776, grattage des rochers avec Microcoleus chthonoplastes Thur., Lyngbya aestuarii Gom. et Oscillatoria corallinae (Kütz.) Gom.; forme à gaines bien visibles, voisine de la var. typica Gom. — Christoballo, No. 3907. avec Corallina mediterranea mélangé à Calothrix scopulorum Ag.; gaines totalement diffluentes, thalle étalé-muqueux (var. rupestre Kütz.).

Distrib. géogr.: Cosmopolite.

#### 2. Hydrocoleum glutinosum Gomont.

Gomont, Journal de Botanique, 1890; Fréмy, Cyanophycées des côtes d'Europe, 1934, p. 73, Pl. 19; fig. 2.

Cette espèce diffère de la précédente par son thalle à teinte ordinairement jaunâtre, très muqueux, ordinairement étalé, plus rarement cylindrique (var. *vermicularis* Gom.) et ses trichomes plus épais:  $14-21 \mu$ .

Gran Canaria: Bahia del Confital, No. 3585, avec les espèces mentionnées à propos de *Hydrocoleum lyngbyaceum*; thalle d'un jaune brunâtre, gaines complétement dissoutes, trichomes épais de 14—15  $\mu$ . — Christoballo, No. 3985, avec les espèces mentionnées à propos de *Aphanocapsa marina* Hansg.; thalle très muqueux, gaines totalement dissoutes, trichomes épais de 18  $\mu$  en moyenne, cellule apicale portant des Bactériacées épiphytes.

Distrib. géogr.: Cosmopolite.

# Subfam. 2. Lyngbyeae. Symploca Kütz.

#### 1. Symploca hydnoides Kütz.

KÜTZING, Species Algarum, 1849, p. 272; GOMONT, Monographie des Oscillariées II, 1892, p. 107 (tiré à part, p. 127), Pl. II, fig. 1—4; FRÉMY, Cyanophycées des côtes d'Europe, 1934, p. 81, Pl. 21, fig. 3—4.

Je n'ai pas trouvé cette espèce dans les récoltes de M. BØRGESEN. Elle doit être assez rare aux Canaries. M<sup>elle</sup> VICKERS l'y avait trouvée à Confital, dans des flaques d'eau à mi-marée.

Distrib. géogr.: Cosmopolite.

#### Phormidium Kütz.

#### 1. ? Phormidium fragile Gomont.

GOMONT, Monographie des Oscillariées, II, 1892, p. 163 (tiré à part, p. 183) Pl. IV, fig. 13—15 (*= Ph. moniliforme* Gom. *in* BORNET, algues de Schousboe, 1892, p. 184); FRÉMY, Cyanophycées des côtes d'Europe, 1934, p. 86, Pl. 22, fig. 6.

Cette espèce est caractérisée principalement par ses trichomes de faible épaisseur  $(1,2-2,3 \mu)$  toruleux ou moniliformes, ses articles subcarrés et sa cellules apicales en forme de cône aigu.

Gran Canaria: Christoballo, No. 3985, avec les espèces mentionnées à propos de *Aphanocapsa marina* Hansg.; trichomes épais de  $2\mu$  environ; forme de petites touffes tapissant les trichomes de *Hydrocoleum glutinosum*; plante assez mal caractériseé.

Distrib. géogr.: Cosmopolite.

#### Lyngbya Ag.

#### 1. Lyngbya aestuarii Liebman.

GOMONT, Monographie des Oscillariées, II, 1892, p. 127 (tiré à part, p. 147); FRÉMY, Cyanophycées des Côtes d'Europe, 1934, p. 104, Pl. 27.

Gaines d'abord minces, puis devenant parfois très épaisses et lamelleuses, souvent colorées en jaune ou en brun plus ou moins foncé. Trichomes épais de 18—24  $\mu$ , très légèrement atténués-capités-tronqués au sommet; articles très courts, non rétrécis aux articulations, cloisons ordinairement granuleuses, cellule apicale à membrane supérieure légèrement épaissie.

Ne semble pas rare aux Canaries, n'y avait cependant pas été jusqu'ici signalé.

Teneriffe: Orotava, No. 3064, autour de Galaxaura flagelliformis, avec Lyngbya infixa Frémy et Calothrix confervicola (Roth.) Ag.; trichomes épais de  $25-27 \mu$  (un peu plus que chez le type), gaines lamelleuses, assez minces, d'un jaune pâle, cloisons granuleuses; peu abondant. Gran Canaria: Las Palmas, No. 3408, trichomes épais de 21 µ, gaines minces, incolores (fa. aeruginosa Gom.); quelques filaments seulement. - No. 3675, sur une chlorophycée, avec Lyngbya infixa Frémy; grosse forme à trichomes épais de  $27\mu$ , à gaines incolores, épaisses (épaisseur des filaments  $= 37-40 \mu$ ; plante voisine de la fa. spectabilis Gom., en diffère seulement par ses gaines complètement incolores et non teintées de jaune à l'intérieur. — Bahia del Confital, No. 3621, guelques filaments épars seulement. — No. 3708, avec les espèces mentionnées à propos de Gomphosphaeria aponina Kütz.; trichomes épais de 19-20 µ, filaments épais de 27-28 µ, gaines incolores, cloisons granuleuses; peu abondant. — No. 3776, avec les espèces mentionnées à propos de Microcoleus chthonoplastes Thur.; en petite quantité et à l'état de frangments - No. 3799, avec les espèces mentionnées à propos

de Dermocarpa olivacea (Reinsch) Tilden; trichomes épais de  $20 \mu$  environ, gaines incolores, minces, rugueuses. — Castillo, No. 4015 b., avec Calothrix confervicola (Roth.) Ag. et Anabaena? torulosa (Carm.) Lag.

Distrib. géogr.: Cosmopolite.

#### 2. Lyngbya majuscula Harvey.

HARVEY, Phycologia britannica, 1846—51, Pl. LXII; GOMONT Monographie des Oscillariées II, 1892, p. 131 (tiré à part, p. 151) Pl. III, fig. 3—4; FRÉMY, Cyanophycées des côtes de France 1934, p. 106, Pl. 28, fig. 1.

Forme parfois des frondes étalées et très étendues, de couleur noirâtre, verdâtre ou jaunâtre. Filaments ordinairement très longs, crépus ou diversement flexueux. Gaines hyalines, souvent très épaisses et rugueuses à l'extérieur. Trichomes épais de 16—60  $\mu$ , formés d'articles très courts: non rétrécis aux articulations; cloisons non granuleuses; cellule apicale à sommet arrondi, sans coiffe.

D'après M<sup>elle</sup> VICKERS, cette espèce serait assez commune aux Canaries, sur les corallinées dans les flaques peu profondes, près de la ligne de la haute mer, de décembre à février. Elle l'indique à Castillo, Confital et Salina. M. SAUVAGEAU ne l'a pas trouvée.

Gran Canaria: Bahia del Confital, No. 3685, avec Lyngbya infixa Frémy, Calothrix crustacea Thur. et Microchaete vitiensis Askenasy; petites touffes brunâtres; trichomes épais de  $30 \mu$ , filaments épais de  $43 \mu$ . — No. 3706, avec les espèces mentionnées à propos de Chroococcus turgidus (Kütz.) Naeg.; trichomes épais de  $40 \mu$ , gaines peu épaisses, subamorphes, érodées à l'extérieur. — No. 3730; quelques filaments épars.

Distrib. géogr.: Cosmopolite.

#### 3. Lyngbya confervoides C. Ag.

C. AGARDH, Systema algarum, 1824, p. 73; GOMONT, Monographie des Oscillariées, II, p. 136 (tiré à part, p. 156), Pl. III, fig. 5-6; Frémy, Cyanophycées des côtes d'Europe, 1934, p. 106, Pl. 28, fig. 2. Trichomes épais de 9–25  $\mu$ , articles très courts, non rétrécis aux articulations, cloisons ordinairement granuleuses; cellules apicales à sommet arrondi, sans coiffe; gaines hyalines, d'abord minces puis s'épaississant avec l'âge, souvent rugueuses à l'extérieur; frondes de forme, de couleur et d'étendue très variables.

Cette espèce avait été récoltée par M. SAUVAGEAU à Puerto-Orotava (Ténériffe) dans les flagues supérieures.

Gran Canaria: Bahia del Confital, No. 3588. Gran Canaria, Bahia del Confital, 10-3-1921; trichomes épais de  $10 \mu$ ; filaments épais de 14—16  $\mu$ , articles longs de 2—3  $\mu$ , gaines non ou à peine lamelleuses, çà et là rugueuses à l'extérieur.

Distrib. géogr.: Cosmopolite.

#### 4. Lyngbya lutea Gomont.

GOMONT, Monographie des Oscillariées, II, 1892, p. 141 (tiré à part, p. 161), Pl. III, fig. 12—13; Fréмy, Cyanophycées des côtes d'Europe, 1934, p. 109, Pl. 28, fig. 4.

Trichomes épais de  $2,5-6 \mu$ , non atténués vers le sommet, articles subcarrés, ou jusqu'à trois fois moins longs que larges, non rétrécis aux articulations; protoplasma granuleux, cachant souvent les cloisons, cellule apicale portant une coiffe arrondie assez peu visible; gaines hyalines, d'abord minces puis s'épaississant peu à peu.

Teneriffe: Orotava, No. 3065, dans les frondes de *Codium* elongatum Ag., avec *Microcoleus codii* Frémy, et *Brachytrichia balani* Thur.; trichomes épais de 3,5  $\mu$ ; en petites touffes; assez abondant.

Gran Canaria: Las Palmas, No. 3410, autour d'une Phéophycée portant Lyngbya infixa Frémy; trichomes épais de  $3,5-4\mu$ , articles un peu moins longs que larges, à protoplasma granuleux, gaines minces, peu abondant.

Distrib. géogr.: Probablement cosmopolite.

#### 5. Lyngbya infixa Frémy.

Fréмy, Cyanophycées des côtes d'Europe, 1934, p. 110, Pl. 30, fig. 1.

Filaments fixés par leur base sur des algues très diverses, solitaires ou réunis en nombre variable, formant parfois de petites touffes, droits ou plus ou moins flexueux, assez longs. Gaines très minces, à peine visibles, hyalines, ne bleuissant pas sous l'action du chloroiodure de Zinc. Trichomes érugineux sur la plante morte, épais de 1,8 à 2,8  $\mu$ , articles moins longs que larges, parfois subcarrés, non rétrécis aux articulations; cloisons bien visibles, translucides, non granuleuses; protoplasma assez fortement granuleux; cellule apicale ni atténuée ni capitée, à membrane supérieure arrondie, non épaissie.

Cette espèce fut décrite d'après des échantillons récoltés à Banyuls (Pyrénées orientales) par M. J. FELDMANN, et croissant sur Udotea petiolata (Turra) Boerg., Codium tomentosum (Huds.) Stackh. et Lyngbya sordida Gom. En l'étudiant j'eus l'impression qu'elle ne devait pas être particulière à la region de Banyuls et qu'elle n'avait pas attiré jusqu'ici l'attention uniquement à cause de sa petite taille. Et de fait, je l'ai retrouvée, et souvent très abondante, dans des récoltes provenant des côtes du Maroc, et de l'île Bonaire. Aux Canaries, je l'ai retrouvée dans 63 des échantillons que m'a communiqués M. BOERGESEN, sur des Cyanophycées, des Chlorophycées, des Phéophycées et des Rhodophycées. Ses caractères essentiels sont ceux du type, accompagnés parfois de quelques variations de dimensions, sans importance.

Distrib. géogr.: Côtes méditerranéennes de France (Banyuls), Afrique du Nord, Ile Bonaire.

#### Oscillatoria Vaucher.

#### 1. Oscillatoria margaritifera Kütz.

KÜTZING, Tabulae phycologicae, I, 1845, p. 31, Tab. 43, fig. X; GOMONT, Monographie des Oscillariées, II, 1892, p. 216 (tiré à part, p. 236), Pl. VI, fig. 19; FRÉMY, Cyanophycées des côtes d'Europe, 1934, p. 120, Pl. 31, fig. 1.

Trichomes épais de  $17-29 \mu$ , longuement et insensiblement arqués vers leur sommet, légèrement atténués-obtus; articles 3-7 fois moins longs que larges, cloisons bordées de deux lignes de gros granules serrés; cellule apicale capitée, portant une coiffe légèrement convexe (Fig. 4).

Gran Canaria: Christoballo, No. 3785, Ulva Lactuca avec Merismopedia convoluta Bréb. — No. 3792, avec Ulva lactuca L., associé à Oscillatoria nigro-viridis Thw., O. subuliformis Kütz., O. brevis Kütz. var. neapolitana Gom. et Spirulina subsalsa Oerst.

Dans ces deux échantillons, présente les mêmes caractères; trichomes épais d'environ  $22 \mu$ , articles longs de  $3-5 \mu$ , cloisons bordées de gros granules, extrémité à peine atténuée; peu abondant.

Distrib. géogr.: Cosmopolite.

#### 2. Oscillatoria nigro-viridis Thwaites.

THWAITES *in* HARVEY, Phycologia britannica, 1846—51, Synopsis, XXXIX, No. 375, Pl, 251 A; GOMONT, Monographie des Oscillariées, II, 1892, p. 217 (tiré à part, p. 237), Pl. VII, fig. 20; Frémy, Cyanopbycées des côtes d'Europe, 1934, p. 120, Pl. 30, fig. 8.

Trichomes peu flexueux, toruleux, épais 7—11  $\mu$ , longuement et insensiblement arqués vers leur extrémité, atténués au sommet, obtus; articles 2—4 fois moins longs que larges, cloisons bordées de deux lignes de granules; cellule apicale subcapitée, à membrane supérieure convexe et un peu épaissie. (Fig. 5).

Gran Canaria: Playa de Santa Catalina, No. 3525, Taonia atomaria avec les espèces mentionnées à propos de Dermocarpa olivacea (Reinsch) Tilden. — Christoballo, No. 3792, Ulva Lactuca avec les espèces mentionnées à propos de Oscillatoria margaritifera Kütz., trichomes épais de 10  $\mu$ , articles longs de 3–4,5  $\mu$ .

Distrib. géogr.: Probablement cosmopolite.



Fig. 4. Oscillatoria margaritifera Kütz. Fig. 5. Oscillatoria nigro-viridis Thwaites. Fig. 6 Oscillatoria corallinae Kütz. Fig. 7. Oscillatoria subuliformis Kütz. × 250.

#### 3. Oscillatoria corallinae Kütz.

КÜTZING, Species Algarum, 1849, p. 276 (Leibleinia corallinae); GOMONT, Monographie des Oscillariées, II, 1892, p. 218 (tiré à part, p. 238), Pl. VI, fig. 21; FRÉMY, Cyanophycées des côtes d'Europe, 1934, p. 121, Pl. 30, fig. 9.

Trichomes allongés, flexueux, épais de  $6-10 \mu$ , longuement et insensiblement arqués vers leur extrémité, à peine atténués au sommet, articles 2-3 fois moins longs que larges, à protoplasma granuleux cachant parfois les cloisons; cloisons non granuleuses; cellule apicale subcapitée à membrane supérieure convexe et légèrement épaissie. (Fig. 6).

Gran Canaria: Bahia del Confital, No. 3776, grattage des rochers. Avec les espèces mentionnées à propos de *Microcoleus chthonoplastes* Thur.; trichomes épais de 6—7  $\mu$ . — Playa de Santa Catalina, No. 3942, avec *Lomentaria articulata* (Huds.) Lyngb. et *Callithamnion corymbosum* (Sm.) Lyngb.; trichomes épais de 10—11  $\mu$ ; peu abondant. — Christoballo, No. 4056, grattage des rochers, avec *Enteromorpha plumosa* Kütz., en très faible quantité.

Distrib. géogr.: Probablement cosmopolite.

#### 4. Oscillatoria subuliformis Kütz.

GOMONT, Monographie des Oscillariées, II, 1892, p. 226 (tiré à part, p. 246), Pl. VII, fig. 10; Fréмy, Cyanophycées des eôtes d'Europe 1934, p. 125, Pl. 31, fig. 8.

Trichomes très allongés, onduleux, non rétrécis aux articulations, épais de  $4,5-6,5 \mu$ ; très longuement atténués et très flexueux vers l'extrémité; articles subcarrés, les apicaux plus longs (iusqu'à  $11 \mu$ ); cellule apicale, non capitée, sans coiffe. (Fig. 7).

Gran Canaria: Christoballo, No. 3792, avec les espèces mentionnées à propos de Oscillatoria margaritifera Kütz.; trichomes épais de  $6,5 \mu$ , articles subcarrés, à contenu renfermant de gros granules.

Distrib. géogr.: Europe septentrionale et occidentale, Amérique du Nord.

#### 5. Oscillatoria brevis Kütz.

KÜTZING, Phycologia generalis, 1843, p. 186; GOMONT, Monographie des Oscillariées, II, 1892, p. 229 (tiré à part, p. 249), Pl. VII, fig. 14—15; Fréмy, Cyanophycées des côtes d'Europe, 1934, p. 125, Pl. 31, fig. 9—10.

Trichomes droits, fragiles, non rétrécis aux articulations, épais de 4-6,5  $\mu$ ; assez briévement atténués, uncinés, tortueux au sommet qui est presque aigu mais non capité; articles 2-3 fois moins longs que larges, à protoplasma finement granuleux; des articles réfringents intercalés çà et là parmi les articles normaux; cloisons granuleuses, pas de coiffe.

Gran Canaria: Cristoballo, No. 3792, avec les espèces mentionnées à propos de Oscillatoria margaritifera Kütz.; trichomes épais de  $6,5 \mu$ , articles refringents peu nombreux, apex uncinéspiralé (var. neapolilana Gom.).

Distrib. géogr.: Cosmopolite.

#### Spirulina Turpin.

#### 1. Spirulina subtilissima Kütz.

KÜTZING, Phycologia generalis, 1843, p. 183; GOMONT, Monographie des Oscillariées, II, 1892, p. 252 (tiré à part, p. 272), Pl. VII, fig. 30; FRÉMY, Cyanophycées des côtes d'Europe, 1934, p. 132, Pl. 31, fig. 20.

Trichomes d'un vert jaunâtre, épais de  $0,6-0,9 \mu$ ; spirale tout-à-fait régulière, à diamètre de 1,5 à  $2,5 \mu$ , tours de spire distants de 1,25 à  $2 \mu$ .

Gran Canaria: Bahia del Confital, No. 3585, avec les espèces mentionnées à propos de *Hydrocoleum lyngbyaceum* Kütz.; spirales épaisses de 1,25 à 2 $\mu$ , tours distants de 1,5—2 $\mu$ . — Christoballo, No. 3985, avec les espèces mentionnées à propos de *Aphanocapsa marina* Hansg.; spirales épaisses de 2—2,5 $\mu$ .

Distrib. géogr.: Cosmopolite.

#### 2. Spirulina tenerrima Kütz.

KÜTZING, Phycologia generalis, 1843, p. 183; GOMONT, MONOgraphie des Oscillariées, II, 1892, p. 252 (tiré à part, p. 272); FRÉMY, Cyanophycées des côtes d'Europe, 1934, p. 132, Pl. 31, fig. 21. Trichomes érugineux, épais de 0,4  $\mu$ ; spirales tout-à-fait régulières, épaisses de 1,4—1,6  $\mu$ , tours distants de 1  $\mu$ .

Gran Canaria: No. 3585, Bahia del Confital et 3985, Christoballo, avec l'espèce précédente; échantillons bien conformes au type.

Distrib. géogr.: Probablement cosmopolite.

#### 3. Spirulina subsalsa Oersted.

GOMONT, Monographie des Oscillariées, II, 1892, p. 253 (tiré à part, p. 273), Pl. VII, fig. 32; Fréмy, Cyanophycées des côtes d'Europe 1934, p. 133, Pl. 31, fig. 24.

Trichomes érugineux, épais de  $1-2 \mu$ , spirales subirrégulières, épaisses de  $3-5 \mu$ ; tours contigus ou subcontigus.

Gran Canaria: Christoballo No. 3792, avec Ulva lactuca L. et les espèces mentionnées à propos de Oscillatoria margaritifera Kütz.; spirales épaisses de 4  $\mu$ . subirrégulières (var. genuina Gom.); peu abondant. — No. 3976, avec Bryopsis corymbosa; spirales épaisses de 4—4,5  $\mu$ , régulières (var. oceanica Gom. = Oscillaria oceanica Crouan); en faible quantité.

Distrib. géogr.: Cosmopolite.

#### 4. Spirulina labyrinthiformis (Meneghini) Gomont.

GOMONT, Monographie des Oscillariées, II, 1892, p. 255 (tiré à part, p. 275), Pl. VII, fig. 30; FRÉMY, Cyanophycées des côtes d'Europe 1934, p. 134, Pl. 31. fig. 25.

Trichomes érugineux, épais de 1  $\mu$ , spirales tout-à-fait régulières, épaisses de 2-2,7  $\mu$ , tours contigus.

Gran Canaria: Bahia del Confital, No. 3585, avec les espèces mentionnées à propos de *Hydrocoleum glulinosum* Kütz.; spirales épaisses de  $2\mu$ , tout-à-fait régulières.

Distrib. géogr.: Europe Afrique.

### SER. II. ANHOMOCYSTEAE. Fam. 1. Rivulariaceae. Calothrix Ag.

#### 1. Calothrix aeruginea Thur.

BORNET et THURET, Notes Algologiques, II, 1880, Pl. 37, fig. 1—6; BORNET et FLAHAULT, Revision des Nostocacées hétérocystées, I, 1886, p. 358; FRÉMY, Cyanophycées des côtes d'Europe 1934, p. 140, Pl. 34, fig. 1.

Plante épiphyte des grandes algues, forme autour d'elles un enduit subcontinu de teinte érugineuse. Filaments épais de 9—10 (rarement —12)  $\mu$ , couchés et légèrement épaissis à la base; gaine assez épaisse, ordinairement incolore, plus rarement jaune dans la région inférieure, uniforme,-molle; trichomes épais de 7—9 $\mu$ , terminés par un long poil, articles courts; 1—2 hétérocystes basilaires; hétérocystes intercalaires rares.

Gran Canaria: Bahia del Confital, No. 3710, avec les espèces mentionnées à propos de Aphanocapsa littoralis Hansg.; trichomes épais de  $11 \mu$  (un peu plus que chez le type), quelques hétérocystes intercalaires; par ailleurs bien conforme à la figure 1 de la Pl. 37 des Notes algologiques.

Distrib. géogr.: Cosmopolite.

#### 2. Calothrix confervicola (Roth) Ag.

AGARDH, Systema Algarum, 1824, p. 70; BORNET et THURET, Notes algologiques, I, 1876, Pl. III; BORNET et FLAHAULT, Revision des Nostocacées hétérocystes, I, 1886, p. 349; FRÉMY, Cyanophycées des côtes d'Europe, 1934, p. 140, Pl. 35, fig. 1.

Plante épiphyte. Filaments épais de  $12-25 \mu$ , non ou très peu épaissis à la base; gaines étroites, totalement incolores, ou plus rarement d'un jaune brunâtre dans la région inférieure, homogènes, molles; trichomes épais de  $10-18 \mu$ , articles très courts; 1-2 hétérocystes basilaires. Cette espèce n'avait été trouvèe aux Canaries ni par M<sup>elle</sup> VICKERS, ni par M. SAUVAGEAU; elle y est pourtant fréquente, je l'ai observée, sur des algues très diverses, dans 27 échantillons récoltés par M. BOERGESEN.

Distrib. géogr.: Cosmopolite.

#### 3. Calothrix consociata (Kütz.) Born. et Flah.

KÜTZING, Tabulae phycologicae, II, p. 17, tab. 54, fig. III (*Schizosiphon consociatus*); BORNET et FLAHAULT, Revision des Nostocacées hétérocystes, I, 1886, p. 351.

Filaments grégaires, fixés en paquets étoilés sur des algues filiformes, épais de  $21-29 \mu$ ; courbés-décombants et un peu renflés à la base; gaines étroites, brunâtres, membraneuses, à lamelles divergentes disposées en entonnoirs emboîtés dans la région apicale, trichomes épais de  $12 \mu$ , articles 3 fois moins longs que larges; hétérocystes basilaires.

Je n'ai pas trouvé cette belle espèce dans les récoltes de M. BOERGESEN. M. SAUVAGEAU l'avait rencontrée dans l'ile de Ténériffe, à Puerto-Oratova, entre décembre 1904 et février 1905, sur des frondes de *Cystoseira canariensis* Sauv., espèce qui vit dans les flaques et les trous du niveau supérieur converts d'eau à chaque marée. Divers épiphytes et en particulier de nombreuses et minuscules touffes de *Calothrix consociata* envahissent *Cysloseira canariensis* après sa fructification. *Calothrix consociata* différe de *C. confervicola* par ses filaments plus gros et ses gaines plus foncées. Il avait été trouvé par GRUNOW, sur des *Chaetomorpha*, à Madère, auprès de Funchal (Reise der Novara, 1867, p. 32).

Distrib. géogr.: Madère, Batavia, Côtes de Californie.

#### 4. Calothrix scopulorum Ag.

AGARDH, Systema algarum, 1824, p. 29; BORNET et THURET, Notes algologiques, II, 1880, Pl. 38; BORNET et FLAHAULT, Revision des Nostocacées hétérocystées, I, 1886, p. 353; FRÉMY, Cyanophycées des côtes d'Europe, 1934, p. 143, Pl. 35, fig. 2.

Gazons indéfinis, d'un vert sombre ou olivâtre, se développant sur les rochers, les pierres, les morceaux de bois,

Vidensk. Selsk. Biol. Medd. XII, 5.

3

plus rarement sur les autres algues. Filaments plus ou moins sinueux-tortueux, épais de  $10-18 \mu$ , un peu épaissis à la base. Gaines assez épaisses, incolores ou plus ou moins teintées de jaune ou même de brun, parfois lamelleuses, parfois à couches divergentes dilatées en entonnoirs. Trichomes épais de  $8-15 \mu$ , 1-3 hétérocystes basilaires; pas d'hétérocystes intercalaires.

Gran Canaria: Christoballo, No. 3907, avec Hydrocoleum lyngbyaceum Kütz. var. rupestre Kütz.

Distrib. géogr.: Cosmopolite.

#### 5. Calothrix crustacea Thur.

THURET *in* BORNET et THURET, Notes algologiques, I, 1878, pp. 13—16, Pl. 4; BORNET et FLAHAULT, Revision des Nostocacées hétérocystées I, 1886, p. 358; FRÉMY, Cyanophycées des côtes d'Europe, 1934, p. 146, Pl. 38, fig. 2.

Gazons indéfinis, d'un vert brunâtre ou noirâtre, se developpant sur les rochers, dans les flaques d'eau ou sur les autres plantes marines. Filaments peu sinueux, épais de 10-20 (plus rarement -40)  $\mu$ , un peu épaissis-renflés à la base. Gaines assez épaisses, incolores ou diversement teintées en jaune ou en brun, présentant parfois des couches lamelleuses çà et là dilatées en entonnoirs. Trichomes épais de  $8-15 \mu$ , articles courts; des hétérocystes basilaires et intercalaires.

Cette espèce semble assez fréquente aux CANARIES:

Gran Canaria: Playa de Santa Catalina, No. 3494, sur une Floridée; trichomes épais de 14 $\mu$  environ; gaines jaunâtres, lamelleuses, peu épaisses; hétérocystes intercalaires rares. — Bahia del Confital, No. 3621, avec Lyngbya aestuarii Liebm.; peu abondant. — No. 3685, avec les espèces mentionnées à propos de Lyngbya majuscula Harv., filaments pourvus de nombreux hétérocystes intercalaires. — No. 3708, avec les espèces mentionnées à propos de Gomphosphaeria aponina Kütz.; filaments de longueur très variable, épais de 12—14 $\mu$  vers leur milieu; trichomes épais de 8—10  $\mu$ ; gaines lamelleuses mais non dilatées en entonnoirs; nombreux hétérocystes intercalaires; épiphyte sur des Floridées. — No. 3711, avec les espèces mentionnées à propos de Aphanocapsa salina Woron.; belle forme à longs filaments épais de 35—40  $\mu$ , à trichomes épais de 18—21  $\mu$ , à nombreux hétérocystes intercalaires, à gaines non ou faiblement colorées, subgélatineuses, érodées sur les bords, dilatées vers le sommet. — No. 3823, abondant et à tous les états de développement avec Gomphosphaeria aponina Kütz.

Distrib. géogr.: Cosmopolite.

#### Isactis Thur.

#### 1. Isactis plana (Harv.) Thur.

THURET, Essai de classification des Nostochinées, 1885, p. 382; BORNET et THURET, Notes algologiques, II, 1880, Pl. 40; BORNET et FLAHAULT, Revision des Nostocacées hétérocystées, I, 2, 1886, p. 344; FRÉMY, Cyanophycées des côtes d'Europe, 1934, p. 151, Pl. 42, fig. 1.

Thalle plan, crustacé, vivant sur les autres algues, les pierres et les coquilles. Filaments agglutinés dans une substance gélatineuse commune, serrés. Gaines minces, étroites, hyalines ou jaunâtres. Trichomes épais de 7—9  $\mu$ , érugineux ou violets, terminés par un long poil; articles moins longs que larges.

Semble peu fréquent aux Canaries:

Gran Canaria: Bahia del Confital, No. 3708, avec les espèces mentionnées à propos de *Gomphosphaeria aponina* Kütz.; petites croûtes sur une Chlorophycée, filaments épais de 8–9  $\mu$ .

Distrib. géogr.: Cosmopolite.

#### Rivularia Ag.

#### 1. Rivularia atra Roth.

Roth, Catalecta botanica, III, 1806, р. 340; Bornet et Flahault, Revision des Nostocacées hétérocystées, I, 2, 1886, р. 353; Fréмy, Cyanophycées des côtes d'Europe p. 153, Pl. 42, fig. 2; 1934. Frondes sphériques ou hémisphériques, solitaires ou confluentes, pleines, d'un vert sombre; vivant sur la terre, les morceaux de bois, les coquilles et parfois les autres algues. Filaments ne se séparant pas par la pression. Gaines étroites, hyalines où jaunes, dilatées vers le haut. Trichomes épais de  $2,5-5\mu$ , prolongés par un poil mince.

Melle VICKERS n'avait pas signalé cette espèce aux Canaries. M. SAUVAGEAU l'avait trouvée à Puerto-Oratova, dans l'Ile de Ténériffe. Voici ce qu'il écrit à ce sujet: «Le *Rivularia atra* Roth, en plages confluentes, couvre les rochers élevés et battus par la mer. Sur les rochers moins exposés.... vit aussi un autre *Rivularia* presque noir, en individus rapprochés sans confluer, fermes, arrondis, globuleux ou aplatis; d'abord entiers et de teinte uniforme, ils brunissent au centre en augmentant de diamètre; puis la partie brune disparaissant l'algue prend la forme d'une couronne entière ou échancrée; c'est le *Rivularia monticulosa* de Montagne que M. M. BORNET et FLAHAULT fait rentrer le *Rivularia atra*».

Dans une seule des récoltes de M. BOERGESEN i'ai trouvé R. atra.

Gran Canaria: Bahia del Confital, No. 3711, avec les espèces mentionnées à propos de *Aphanocapsa salina* Woron., parmi des touffes de *Calothrix crustacea* Thur., en faible quantité; frondes subglobuleuses, épaisses de 2—3 millimètres, trichomes épais d'environ 5 $\mu$  (var. *hemisphaerica* Born. et Flah.).

Distrib. géogr.: Cosmopolite.

#### 2. Rivularia bullata Berkeley.

BERKELEY, Gleanings of british algae, 1883, p. 8, Pl. 2, fig. 1; HARVEY, Phycologia britannica, 1846—51, Pl. 68; THURET, Etudes phycologiques, 1878, Pl. 1; FRÉMY, Cyanophycées des côtes d'Europe, 1934, p. 155, Pl. 44, fig. 1.

Frondes vésiculeuses, pliées-bosselées, d'un vert plus ou moins foncé, pouvant avoir jusqu'à 4 centimètres de large. Filaments serrés, ne se séparant pas par la pression. Gaines étroites, minces, hyalines ou jaunes, dilatées en haut. Trichomes épais de 7—10  $\mu$ , cellules inférieures plus longues que larges, cellules supérieures jusqu'à 3 fois plus courtes, légèrement contractées aux articulations.



Je n'ai pas trouvé cette espèce dans les récoltes de M. Boer-GESEN. Mais M<sup>elle</sup> VICKERS l'avait trouvée à Confital, sur les rochers

Fig. 8. Brachytrichia balani Born. et Flauh.  $\times$  250.

battus, à haute mer; et M. SAUVAGEAU à Puerto-Oratova, sur des rochers, ou elle croit en abondance.

Distrib. géogr.: Cosmopolite.

#### Brachytrichia Zanardini.

1. Brachytrichia balani Born. et Flah.

BORNET et FLAHAULT, Revision des Nostacées hétérocystées, I, 2, 1886, p. 372; BORNET et THURET, Notes algologiques, II, 1880, Pl. 43 et 44 (*Hormactis balani* Thur.); FRÉMY, Cyanophycées des côtes d'Europe, 1934, p. 160, Pl. 49, 50 et 51, fig. 1.

Frondes subglobuleuses, d'abord pleines puis creuses, noires ou brunâtres, pouvant avoir jusqu'à 6 millimètres de large. Trichomes épais de 5—6  $\mu$ , nostocoïdes, courbés ou flexueux, très rameux; rameaux pilifères tantôt géminés, tantôt solitaires, tantôt raccordés au filament principal par des cellules disposées en V renversé. Hétérocystes plus gros que les autres cellules, disposés sans ordre. (Fig. 8).

Teneriffe: Orotava, No. 3065, dans le thalle de *Codium elongatum* Ag., avec *Microcoleus codii* Frémy et *Lyngbya lutea* Gom. Quand elle est ainsi endophyte, la plante appartient ordinairement à la fa. *purpurea* Frémy; dans cet échantillon elle était décolorée par l'alcool dans lequel elle était conservée. — No. 3084 et 3117, sur des cailloux, avec *Nemoderma tingitana* Schousb.; échantillons tout-à-fait conformes à ceux qui sont représentés sur les figures 3 et 4 de la Planche 43 des *Notes algologiques* de BORNET et THURET.

Distrib. géogr.: Europe occidentale, Méditerranée, Maroc, Mascareignes.

#### Fam. 2. Scytonemataceae. Microchaete Thur.

#### 1. Microchaete vitiensis Askenasy.

BORNET et FLAHAULT, Revision des Nostacées hétérocystées, III, 1885, p. 85.

Gazons lâches, courts, tomenteux, Filaments longs de 1 millimètre à peine, épais de 7—9  $\mu$ , courbés et un peu épaïssis à la base, légèrement atténués vers le haut, dressésflexueux. Gaines minces, étroites, hyalines, sur les vieux filaments plusieurs fois dilatées en entonnoirs; trichomes épais de 5—6  $\mu$ , articles un peu moins longs que larges; un seul hétérocyste basilaire. (Fig. 9). Les échantillons que j'ai trouvés dans les récoltes de M. BOERGESEN de cette algue rare sont bien conformes à la description ci-dessus, sauf pour le sommet des gaines qui n'est pas dilaté (plante jeune).



Fig. 9. Microchaete vitiensis Askenasy.  $\times$  250.

Gran Canaria: Bahia del Confital, No. 3603, sur une autre algue, avec Lyngbya infixa Frémy. — No. 3685, avec les espèces mentionnées à propos de Lyngbya majuscula Harv.; forme à articles un peu plus longs que larges; par ailleurs bien conforme au type; abondant sur une autre algue qu'il couvre parfois d'un revêtement continu. — No. 3710, avec les espèces mentionnées à propos de Aphanocapsa littoralis Hansg.; filaments épais de 6,5—7  $\mu$ , trichomes épais de 5,5—6  $\mu$ , articles un peu moins longs que larges, à protoplasma granuleux; gaines non dilatées vers le haut; assez abondant.

Distrib. géogr.: Océan pacifique, Iles Vitis, Tahiti, Laysan.

#### Fam. 3. Nostacaceae. Anabaena Bory.

#### 1. Anabaena? torulosa (Carm.) Lagerheim.

HARVEY, Phycologia britannica, 1846—51, Pl. 113. A (*Sphaero-zyga Carmichaeli* Harv.); BORNET et FLAHAULT, Revision des Nostocacées hétérocystées, IV, 1887, p. 236; FRÉMY, Cyanophycées des côtes d'Europe, 1934, p. 186, Pl. 62, fig. 1.

Trichomes épais de  $4,2-5 \mu$ , à cellules apicales coniques-aigües; articles dolilioliformes, aussi larges ou un peu moins larges que longs; hétérocystes sphériques ou ovales mesurant  $6 \times 10 \mu$ , spores subcylindriques épaisses de  $7-12 \mu$ , souvent moitié plus longues, à pôles déprimés, légèrement retrécies en leur milieu, seriées de part et d'autre d'un hétérocyste, à développement centripète, à épispore lisse, légèrement fuligineuse à maturité.

Gran Canaria: Castillo, No. 4015 b, avec Lyngbya aestuarii Liebm. et Calothrix confervicola Ag.; plante stérile mais dont l'appareil végétatif correspond exactement à celui d'Anabaena torulosa.

Distrib. géogr.: Cosmopolite.

#### Hormothamnion Grunow.

#### 1. Hormothamnion enteromorphoides Grunow.

GRUNOW, Reise der Novara, 1867, Algen, p. 31, Pl. I, fig. 25; BORNET et FLAHAULT, Revision des Nostocacées hétérocystées, IV, 1887, p. 260.

Filaments épais de 7–9  $\mu$ , réunis en un thalle d'abord étalé-muqueux, ressemblant à celui d'un *Phormidium*, puis
gazonnant, couvert de mèches dressées comme celui du Symploca hydnoides Kütz.; trichomes moniliformes, épais de 6—7  $\mu$ ; articles longs de 7—10  $\mu$ ; gaines membraneuses, très minces, hétérocystes intercalaires.

Je n'ai pas trouvé cette intéressante espèce dans les récoltes de M. BOERGESEN, mais M<sup>elle</sup> VICKERS l'a observée de novembre à février sur *Spyridia* et diverses autres algues, à Confital, récif Castillo; elle la considére d'ailleurs comme assez rare.

Distrib. géogr.: Antilles, Floride, Maurice, Indes, quelques petites iles du Pacifique.

## INDEX SPECIERUM

	C CLEQUE	
Anabæna torulosa (Carm.) Lagerh.	40	
Aphanocapsa littoralis Hansg.	8	
— marina Hansg	9	
— salina Woronichin	10	
Brachytrichia balani Born. et Flah.		
Calothrix aeruginosa Thur	32	
— confervicola (Roth) Ag	32	
– consociata (Kütz.) Born. et Flah	33	
- crustacea Thur.	34	
— scopulorum Ag.	33	
Chroococcus minutus (Kütz.) Naeg	12	
— turgidus (Kütz.) Naeg	11	
Dermocarpa biscayensis Sauv	14	
— Leibleiniæ (Reinsch) Born. et Thur	16	
— minima Geitler	13	
— olivacea (Reinsch) Tilden	15	
– prasina (Reinsch) Born. et Thur.	13	
Gomphosphæria aponina Kütz	10	
Hormothamnion enteromorphoides Grun.		
Hydrocoleum glutinosum Gom.	21	
— lyngbyaceum Kütz	20	
Isactis plana (Harv.) Thur	35	
Lyngbya aestuarii Liebm.		
— confervoides, C. Ag	24	
— infixa Frémy	26	
— lutea Gom	25	
— majuscula Harv.	24	
Microchaete vitiensis Askenasy	38	
Microcoleus chtonoplastes Thur.	18	
— codii Frémy	20	
— Wuitneri Frémy	18	
Oscillatoria brevis Kütz.	29	
— corallinæ Kütz	28	
— margaritifera Kütz	27	
— nigro-viridis Thwaites	27	
— subuliformis Kütz	29	
Phormidium fragile Gom.	22	

### Marine Algæ from the Canary Islands.

		Page
Rivularia	atra Roth	. 35
-	bullata Berk	36
Spirulina	labyrinthiformis (Menegh.) Gom	31
-	subsalsa Oersted	. 31
-	subtilissima Kütz.	. 30
—	tenerrima Kütz	. 30
Symploca	hydnoides Kütz.	22
Xenococcu	us acervatus Setch. et Gardn	. 17
-	Schousboei Thur.	16

Færdig fra Trykkeriet den 4. Februar 1936.



Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab. Biologiske Meddelelser, XII, 6.

### IMMUNISATION ACTIVE CONTRE LA PESTE AVIAIRE

PAR

### S. SCHMIDT, J. OERSKOV ET ELSE STEENBERG

AVEC 1 PLANCHE



### **KØBENHAVN**

LEVIN & MUNKSGAARD EJNAR MUNKSGAARD

1936

Printed in Denmark. Bianco Lunos Bogtrykkeri A/S.

1

T'immunisation active contre la peste aviaire n'a pas pu être Leffectuée jusqu'à présent — du moins pas d'une façon générale — quelle que soit la technique utilisée. On le conçoit en considérant tout d'abord l'énorme infectiosité du virus. Il fallait alors, pour préparer un vaccin, essayer d'atténuer par un moven quelconque le virus, soit par passage sur un animal approprié dans le sens pastorien, soit par un traitement convenable du virus avec des composés chimiques semblables à ceux ayant rendu des services pour d'autres virus (la rage p. exp.). Cependant, il semble qu'aucune de ces routes ne se soient montrées favorables pour le virus de la peste aviaire. Comme C. HALLAUER (Institut du Prof. Doerr où l'on étudie depuis vingt ans la peste aviaire) a donné récemment (Zeitschr. f. Hyg. & Infekt. tôme 116, 1934, page 456) une revue fort complète des divers essais qui se rapportent à l'immunisation contre la peste aviaire, nous nous abstenons de mentionner ici les multiples tentatives qui ont été faites à ce sujet. M. HALLAUER résume son analyse comme suit:

1) Le virus tué n'engendre aucune immunité.

2) Par un traitement approprié du virus avec certains composés chimiques, tels le phénol, ou le formol, il semble être possible de transformer le virus en une modification non-pathogène, mais encore immunisante (TODD). Les résultats obtenus avec de tels vaccins sont variables.

3) Il ne semble pas qu'un composé déterminé possède une action atténuante spécifique sur le virus. En principe des combinaisons fort différentes sont capables d'atténuer le virus, par exemple le formol, le phénol, le tricrésol et l'éther.

4) Probablement la forme sous laquelle le virus se présente joue un rôle. Dans tous les cas on n'a obtenu un vaccin efficace qu'en utilisant du foie ou de la rate de poule infectée. En partant de cette dernière notion, HALLAUER étudie l'action atténuante du tissu de foie sur le virus et, en particulier, l'effet immunisant du virus ainsi affaibli. Les recherches de HALLAUER aboutissent à des résultats fort intéressants, tels que voici:

a) Le virus de la peste aviaire est rapidement inactivé dans des cultures embryonnaires de foie de poule. Tout en perdant son caractère pathogène, le virus conserve un certain pouvoir immunisant.

b) L'atténuation du virus dépend:

1) de la quantité du virus mis en œuvre,

2) de la prolifération du tissu,

3) de la durée de la culture.

c) Le tissu de foie des poules adultes infectées avec le viruspeut également servir à la préparation du vaccin dans des conditions semblables.

d) Par une seule injection de 0.5 - 1.0 cc d'un vaccin »utilisable«, Hallauer obtient une immunité absolue contre une inoculation massive de virus effectuée 15 jours après la vaccination.

Nous sommes arrivés à des résultats semblables par un tout autre moyen.

Ainsi qu'il a été communiqué récemment<sup>1</sup>, S. Schmidt et J. Oerskov ont démontré que le virus de la peste aviaire est facilement adsorbé sur l'hydroxyde d'aluminium. Les essais ont été effectués notamment avec la souris. Les souris injectées avec un complexe virus-hydroxyde aluminique et qui ont survécu à ce traitement jouissaient d'une résistance — immunité spécifique plus ou moins prononcée vis-a-vis d'une infection expérimentale avec le virus de la peste aviaire. Un grand nombre d'essais ont fait ressortir qu'il est assez difficile d'immuniser d'une façon générale, même par plusieurs vaccinations, la souris contre la peste aviaire. Cependant, nos expériences sur la souris nous ont encouragés à essayer comment se comportera la poule vis-à-vis d'un traitement analogue.

<sup>1</sup> Acta Pathol. & Microbiol. Scand. 1935, 12, 262.

4

Or, nos expériences ont démontré, tout d'abord que les mélanges virus-hydroxyde, bien qu'inoffensifs pour la souris, tuèrent régulièrement la poule, ce qui ne doit point nous étonner, vu que la poule — dans nos expériences — s'est montrée environ 20 fois plus sensible vis-à-vis du virus que la souris. Notre virus (souche de Nieschulz) tue régulièrement la poule dans une dilution à 1 p 1000.000 (cerveau virulent), tandis qu'il faut environ 1/50.000 gramme de cerveau pour provoquer une infection mortelle chez 100 pour cent des souris (voie sous-cutanée).

Comme les mélanges de cerveau virulent et d'hydroxyde d'aluminium n'ont pas pu être injectés sans danger à la poule, nous nous sommes adressés d'abord aux cerveaux de souris mortes tardivement après une injection de virus-Al (OH)<sub>3</sub>. Ces cerveaux étaient naturellement atténués. En les mélangeant avec l'hydroxyde d'aluminium nous avons réussi à préparer des complexes à la fois inoffensifs et doués de propriétés immunisantes lorsque injectés à la poule.

Plus tard, nous avons pu mettre en évidence qu'un mélange de virus virulent et d'hydroxyde d'aluminium en quantité modérée perd lentement sa nocivité tout en gardant un pouvoir antigène considérable, de sorte que les poules traitées par une ou plusieurs injections de ces vaccins sont immunisées solidement contre la peste aviaire. Nous allons donner ci-après quelques exemples démontrant comment une telle immunisation a pu être réalisée.

I.

Six poules, numéros 56-57-58-59-60-61, reçoivent, le 2 février 1935, 1 cc de virus (suspension de cerveaux provenant de souris mortes 17 à 21 jours après le traitement avec un complexe virus Al(OH)<sub>3</sub>) dilué à 1 p 100 et additionné de 20 volumes d'hydroxyde d'aluminium pour 100 volumes de suspension de cerveau, le mélange étant conservé ensuite à la cave pendant 15 jours avant d'être utilisé. Le 11 mars, les animaux sont injectés avec 1 cc d'un mélange semblable mais préparé avec des cerveaux provenant de souris mortes en 14 à 17 jours. Le 23 mars et le 4 avril, injection des mélanges préparés également avec des cerveaux atténués et additionnés d'hydroxyde d'aluminium. Le 12 avril, vaccination avec 0.2 cc d'un complexe constitué par du cerveau virulent additionné de 20 p 100 d'hydroxyde, le mélange étant conservé pendant 30 jours à 0°. Le 24 avril, injection de 0.1 cc d'un mélange de virus-Al(OH)<sub>8</sub> 1 p 20, conservé à 0° pendant 7 mois, mais à ce moment virulent pour une poule non immunisée (celle-ci injectée avec la même dose, meurt en 2 jours). Après cette injection, une des poules vaccinées (le no. 57) succombe en 5 jours à la peste aviaire, tandis que les cinq autres restes indemnes.

Puisqu'une poule normale, injectée simultanément, meurt en deux jours, on peut conclure que la poule no. 57 possède une certaine immunité acquise à la suite des injections antérieures. Les cinq poules survivantes reçoivent, le 9 mai, 0.2 cc d'une suspension à 1 p 100 de cerveau virulent dans de l'eau salée sans  $A1(OH)_3$  et, le 26 juin, encore 0.2 cc d'une suspension de cerveau virulent (1 gramme de cerveau dans 100 cc d'eau salée). Elles restent indemnes.

#### II.

Cinq poules sont injectées, le 23 janvier 1935, avec des cerveaux prélevés chez des souris mortes tardivement, 30 à 40 jours après l'inoculation de virus mélangé avec de l'hydrate d'aluminium. On donna à chaque poule un cerveau entier, mais sans Al(OH)8 seulement étendu dans de l'eau physiologique. Le 20 février, ces mêmes animaux sont injectés avec 1 cc d'un mélange de 1 gr. de cerveau virulent et de 99 cc d'Al(OH)3, mélange conservé à ce moment pendant 4 mois à 0°. Les 6 mars, on injecte 0.5 cc du mélange, constitué par 1 gramme de cerveau virulent dans 20 volumes d'Al (OH)3, mentionné dans l'expérience précédente. Les cinq poules restent indemnes, tandis que la sixième meurt de peste aviaire en 5 jours, montrant ainsi une résistance accrue contre l'infection. Le 9 et le 24 mai, on donna aux cinq poules du virus sans Al(OH)3, comme dans l'expérience précédente, sans qu'aucune d'elles ne présente de troubles. Le 26 juin, ces animaux sont exposés à une nouvelle épreuve très sévère, consistant d'une injection de 0.2 cc d'une suspension de cerveau virulent dilué dans

#### Immunisation active contre la peste aviaire.

la proportion de 1 p 10 dans de l'eau salée. Elles résistent toutes. Cette série d'animaux est particulièrement intéressante parce que les cerveaux sans  $Al(OH)_3$  sont incapables de créer de l'immunité notable, comme nous allons le voir bientôt. L'immunité a donc été engendrée dans ce cas presque exclusivement par la seule injection de 1 cc de virus- $Al(OH)_8$  à 1 p 100, mélange atténué par un séjour prolongé à 0°. Nous avons eu d'ailleurs des exemples où une seule vaccination avec un mélange convenable de virus- $Al(OH)_8$ a suffi pour produire une immunité solide:

On prépara une suspension de 1 gramme de cerveau virulent dans 100 cc d'eau salée. On ajouta 50 cc d'hydroxyde d'aluminium et l'on étendit, après lavage, le dépôt dans 100 cc d'eau physiologique. 0.2 cc du mélange récemment préparé tua une poule en 4 jours. Le mélange était conservé pendant 4 jours à 0°. On injecta alors à deux poules respectivement 0.2 cc et 1 cc. L'animal ayant reçu 0.2 cc survécu, l'autre mourut en 4 jours. La première poule fut éprouvée un mois plus tard vis-à-vis de 0.2 cc de virus (1 p 1000 de cerveau virulent) sans  $Al(OH)_8$  et en resta indemne.

Avec cette même suspension, conservée à 0° depuis sa préparation, on vaccine, le 16 août, deux poules en leur injectant respectivement 1 cc et 10 cc sous la peau. On leur inocule un mois plus tard 1/50.000 gramme (20 doses infectantes) de cerveau virulent. L'animal vacciné avec 1 cc survit à l'inoculation virulente, celui traité avec 10 cc de vaccin meurt en 9 jours, son immunité n'est que partielle, par conséquent.

### III.

Six poules sont injectées à partir du 8 mars jusqu'au 5 avril de cerveaux de souris mortes tardivement. On n'ajoute pas d'hydroxyde cette fois. Il s'agit des cerveaux provenant des souris succombées respectivement en 23, 22, 15 et 9 jours après l'inoculation d'un mélange virus-Al(OH)<sub>8</sub>. Les animaux ne présentent aucun malaise après ce traitement. Le 9 mai, un mois après la dernière vaccination, on éprouve ces poules vis-à-vis du virus virulent (0.2 cc d'une suspension de cerveau à 1 p 100). Elles meurent en 2 à 6 jours, ce qui démontre que l'inoculation des cerveaux n'a pu créer aucune ou seulement une très faible immunité contre la peste aviaire. L'hydroxyde d'aluminium joue donc un rôle très important et fort intéressant dans ces genres d'expériences.

#### Nr. 6. S. SCHMIDT, J. OERSKOV et ELSE STEENBERG:

8

Ainsi, en immunisant divers lots de poules au moyen de virus-Al(OH)<sub>a</sub>, la constitution et le nombre d'injections avant varié d'un lot à l'autre, nous avions au commencement du mois d'avril 1935, 21 animaux solidement immunisés. Le 15 août, ils recurent tous sous la peau 0.5 cc d'une suspension de cerveau virulent à 1 p 10, ce qui correspond à 1/20 gramme de cerveau, dont 1/1000.000 gramme suffisait pour tuer une poule normale en 2 jours. Aucun signe morbide n'est constaté ensuite. Le 23 août on répartit ces animaux en 4 groupes et on donne au premier groupe (6 animaux) 1 cc d'une suspension de cerveau virulent (10 p 100) sous la peau, au deuxième groupe 1 cc dans le tissu musculaire de la cuisse, au troisième groupe 0.2 cc dans la veine de l'aile et au quatrième groupe 0.1 cc sous la dure-mère. Les animaux ont reçu alors respectivement 100.000, 20.000, et 10.000 doses infectantes pour une poule non immunisée. Ils sont tous restés en parfaite santé.

# Recherche de substances virulicides dans le sang des poules immunisées.

Le 14 août, avant l'injection de la première dose massive de virus, on prélève un échantillon de sang chez les 21 poules. 0.2 cc du sérum sont mélangés avec 0.2 cc d'une suspension à 1 p 100 de cerveau virulent, et le mélange est injecté par voie intrapéritonéale à des souris. 6 souris reçoivent 0.2 cc du virus sans sérum. Ces témoins, ainsi que 5 des animaux ayant reçu du sérum, meurent typiquement de l'infection, tandis que 16 survivent. Les cinq sérums qui n'ont pu neutraliser le virus sont titrés sur la poule. On mélange 1/50.000 gramme de cerveau virulent avec 1 cc de sérum et on injecte ce mélange sous la peau de cinq poules normales. Elles n'éprouvent aucun trouble, tandis qu'une poule, ayant reçu la même dose de virus sans sérum, meurt en 36 heures. Le sérum provenant des 16 animaux et dont 0.2 cc neutralisaient 1/500 gramme de cerveau est éprouvé vis-à-vis d'une dose décuple de virus. On mélange 0.2 cc de sérum avec 0.2 cc d'une suspension de cerveau virulent à 1 p 10 (1/50 gramme) et l'on injecte les mélanges dans la cavité péritonéale de 16 souris. Une seule souris survit, les autres succombent à la peste aviaire. Ces essais démontrent ainsi la présence — en quantité variable — de substances virulicides dans le sang des animaux immunisés. Nos résultats concordent avec ceux de HALLAUER, qui trouva dans le sang de toutes ses poules immunisées d'après sa méthode des substances virulicides.

Le 5 septembre, après le traitement très intensif, on prélève de nouveau un échantillon de sang pour titrage. Cette fois le titre neutralisant est plus élevé, ainsi qu'on devait s'y attendre. On mélange 0.2 cc de sérum avec 0.2 cc de suspension de virus (1 gramme de cerveau dans 9 cc d'eau physiologique) et les mélanges sont injectés dans la cavité péritonéale de 21 souris. 10 animaux survivent, les autres meurent typiquement. Les 10 échantillons de sérum sont titrés de nouveau; on prend cette fois la même dose de virus, mais le volume de sérum est réduit au dixième. Tous les animaux injectés avec ces mélanges sont morts. Les onze échantillons sont titrés vis-à-vis d'une dose de virus correspondant à 1/500 gramme de cerveau. 5 échantillons étaient capables de neutraliser cette dose de virus. On voit ainsi qu'il y a une différence remarquable entre le pouvoir antivirulent de sérum des divers animaux bien que ceux-ci aient subi le même traitement. Cela correspond parfaitement avec ce que l'on connaît pour d'autres anticorps (antitoxines des chevaux hyperimmunisés, par exemple).

### Paralysies observées chez des animaux immunisés.

Le plus souvent l'injection des mélanges virus- $Al(OH)_8$ affaiblis ne donne pas lieu à des phénomènes morbides apparents chez les animaux. Il arrive cependant (rarement) que certains animaux présentent des signes pathologiques qui ressemblent à ceux précédant l'évolution de la vraie infection: perturbation de l'équilibre, diarrhée, cyanose de la crête, somnolence. Mais ces phénomènes sont passagers; ils ne durent qu'un ou deux jours, s'atténuent et disparaissent sans laisser de suites.

D'autre part, nous avons constaté dans quelques rares cas de vraies paralysies survenues après injection du virus sans Al(OH)<sub>3</sub> chez des animaux fortement immunisés. Nous avons trois observations et nous mentionnerons ici en particulier une d'elles, poule no. 42 (voir figure I). Cet animal avait été traité comme suit: le 13 février 1935, on lui injecta un cerveau entier provenant d'une souris morte 24 jours après une injection de virus-Al(OH)<sub>a</sub>. Le cerveau était dilué dans quelques centimètres-cubes d'eau physiologique avant l'injection. L'injection ne causa aucun trouble. Le cerveau a donc été presque avirulent. Le 27 février, la poule reçut 0.5 cc d'une suspension à 1 p 100 de virus virulent additionnée de 20 p 100 d'hydroxyde d'aluminium; le 11 mars, injection de 2 cc du même vaccin. Le 20 mars, injection de 0.2 cc de virus-Al (OH)<sub>3</sub> récemment préparé à partir d'un cerveau faiblement virulent et le 4 avril, enfin, 0.2 cc de virus-Al(OH)<sub>3</sub> 1 p 20, mélange qui tua promptement une poule normale. Le 9 mai, on injecta 0.2 cc de suspension virulente (1 gramme de cerveau dans 100 cc d'eau physiologique) sans Al (OH)3. Aucune réaction ne suivit ce traitement. L'animal devait donc à ce moment être

D. K. D.Vid. Selsk. Biol. Medd. XII. 6 [S. SCHMIDT, J. OERSKOV et ELSE STEENBERG]



Figure I.



Figure II.

#### Immunisation active contre la peste aviaire.

solidement immunisé. Le 28 mai dans la matinée, la poule ne présentait aucun signe anormal, mais à 14 heures on trouva l'animal paralysé dans sa cage; il ne pouvait pas se tenir debout, présentait en outre des spasmes du cou et de l'étouffement. Son état ne s'améliora pas beaucoup pendant la semaine suivante, peut-être les spasmes du cou devinrent-ils moins prononcés, mais les parèses des jambes persistèrent toujours. Le 7 juin l'animal fut tué. L'autopsie ne révéla rien d'anormal. Le sérum renfermait des substances virulicides, car un mélange de 1 cc de sérum et de 1/50.000 gramme de cerveau virulent pouvait être injecté à une poule normale sans produire d'infection. Une autre poule injectée avec un mélange de 1 cc de sérum et 1/5000 gramme de cerveau virulent mourut de peste aviaire.

Dans un autre cas (figure II), nous avons constaté des paralysies survenir chez une poule déjà une demi-heure après l'injection d'une dose très copieuse — 0.2 cc d'une suspension à 10 p 100 de cerveau virulent. Le tableau clinique était le même que dans le cas précédent. Ces paralysies comportent dans notre opinion un grand intérêt, parce que les poules atteintes spontanément de peste aviaire présentent quelquefois une image pathologique semblable. En outre, nous avons observé ces mêmes phénomènes chez des moineaux injectés de virus en quantités copieuses. Ces animaux présentent surtout des troubles du centre d'équilibre et des parèses des jambes, ils meurent alors subitement, la durée de la maladie étant de 3 à 4 jours en moyenne. Quelques individus échappent à l'infection malgré l'inoculation d'une forte dose de virus.

Ce qui nous frappe dans le cas des poules ci-dessus mentionnées, c'est leur immunité très forte au moment où

surgissent les parèses. Cela ressemble, beaucoup au phénomène constaté antérieurement par nous concernant l'immunité antidiphtérique. L'injection à des cobaves d'une toxine formolée, mais pas transformée tout à fait en anatoxine, peut produire à la fois une immunité spécifique très prononcée et donner lieu à des paralysies tardives. En effet, nous avons pu démontrer (1932) que l'injection d'une telle toxine formolée au cobaye provoque, deux semaines après l'injection, une paralysie du train postérieur. Si l'on injecte maintenant à ces animaux une forte dose de toxine, on ne constatera pas toujours de phénomènes d'intoxication aiguë, ni même un œdème au point de l'inoculation. Si les animaux meurent, cela n'est pas dû à l'injection de la toxine, mais aux paralysies provoquées déjà par le traitement initial avec la toxine insuffisamment détoxiquée. Des animaux soumis à un tel traitement peuvent renfermer dans leur sang de l'antitoxine spécifique en quantités considérables<sup>1</sup>. Nous nous sommes demandé, par conséquent, si ces paralysies tardives observées chez les poules immunisées ne seraient pas dues à une intoxication qui a débuté avant que l'immunité ait pu s'établir. Il est cependant intéressant de noter que, dans un des cas observés, la paralysie est apparue à la suite de l'injection d'une dose massive de virus; elle semble être déclenchée par l'introduction du virus, ce qui ressemble à un choc ou à un phénomène allergique. Dans l'infection spontanée, on observe également parfois des paralysies; l'infection expérimentale, au contraire, présente en général un type suraigu sans paralysies.

<sup>1</sup> Nos résultats obtenus avec la toxine formolée ont éte confirmés plus tard par Ramon, Debré et Uhry (Annales de l'Institut Pasteur 1934, **102,** 3.

## L'importance de la répartition du virus dans l'hydroxyde d'aluminium.

Dans notre première communication nous avions insisté sur le tableau fort curieux que présente les souris injectées des mélanges virus-Al(OH)<sub>3</sub>. Si l'on injecte un certain nombre d'animaux sous la peau avec 0.2 cc, par exemple, d'un mélange constitué par 1 gramme de cerveau virulent dans 100 cc d'hydroxyde, on verra quelques animaux mourir typiquement en 4 à 6 jours; d'autres meurent tardivement en 10, 15, 20 et 30 jours et un certain pourcentage survit, sans présenter aucun signe morbide. Nous avons toujours pensé que cela était dû à ce que le virus ne fût pas distribué d'une facon assez uniforme dans l'hydroxyde. Nos mélanges ont été préparés soit en triturant directement le cerveau virulent dans l'hydroxyde, soit en triturant d'abord le cerveau avec un peu de poudre de quartz, et en centrifugeant ensuité la suspension. Le centrifugat seul a donc été mélangé avec l'hydroxyde. Nos centrifugeurs ordinaires ont une allure de 3 à 4000 tours par minute seulement, et il était donc possible que la suspension avait renfermé des particules trop grandes. Quand on considère l'énorme infectiosité de ce virus — 1/50.000 gramme de cerveau virulent introduit sous la peau d'une souris tue l'animal — il est compréhensible que quelques animaux succombent malgré la présence de l'hydroxyde.

Nous avons répété, par conséquent, nos expériences, ayant eu recours cette fois à un ultra-centrifugeur d'une capacité de 15.000 tours par minute. Un gramme de cerveau virulent a été trituré soigneusement avec de la poudre de quartz et 9 grammes d'eau bidistillée. Le mélange fut centrifugé à 15.000 tours pendant 15 minutes et le liquide

surnageant fut séparé. On le mélangea ensuite avec 9 parties d'hydroxyde d'aluminium de la manière suivante: L'hydroxyde fut versé dans un gobelet en verre où se trouvait une turbine-mélangeur électrique. Celle-ci étant mise en mouvement, la suspension de virus fut introduite, goutte par goutte, au moyen d'une pipette et l'agitation fut continuée pendant 15 minutes. Le mélange fut alors distribué en »venules«<sup>1</sup>. Avec ce mélange 2 séries de souris à 10 individus chacune ont été injectées. La première série recut 0.2 cc du mélange non dilué. La seconde 0.2 cc du mélange préalablement dilué à 1 p 10 avec de l'eau physiologique. Aucun de ces animaux ne contracte l'infection. La poule, au contraire, est tuée soit par injection du mélange dilué, soit par le mélange non dilué. Mais il faut se souvenir que la poule est beaucoup plus sensible que la souris vis-à-vis du virus. L'immunité, cependant, n'était pas plus prononcée chez ces animaux que chez ceux ayant survecu dans nos essais antérieurs faits avec des mélanges virus-hydroxyde aluminique. Un mois après la vaccination on rechercha l'immunité en inoculant aux souris vaccinées 0.2 cc d'une suspension de virus à 1 p 100. Toutes les souris vaccinées avec le mélange dilué ont succombé, mais avec un retard dans l'évolution de l'infection. Les animaux ayant reçu le mélange virus-Al(OH)<sub>3</sub> non dilué, avaient une résistance plus prononcée. 5 sont morts dans le même délai que les témoins, 2 ont présenté une infection retardée et 3 sont restés indemnes. Cela est d'accord avec ce que nous avons constaté antérieurement: par une seule injection de virus Al(OH)3 on peut immuniser au maximum 50 p 100 de souris contre une dose massive de virus administrée un mois après la vaccination.

<sup>1</sup> Tubes évacués, munis d'une canule fine, qui servent à prélever des échantillons de sang chez l'homme (Behring-Werke, Marbourg).

### Conservation du virus sur l'hydroxyde d'aluminium.

Nos essais préliminaires avaient permis de constater que le virus de la peste aviaire se conserve beaucoup mieux dilué dans l'hydroxyde d'aluminium que dilué dans de l'eau physiologique. Un examen plus approfondi nous a appris que la concentration de l'hydroxyde joue un rôle prépondérant à cet égard. Ainsi, la dilution du complexe virus-Al (OH)<sub>3</sub> ci-dessus mentionné, qui contient 9 p 100 seulement d'hydroxyde, était assez instable. Récemment diluée, cette suspension tue une poule à la dose de 0.2 cc. Après être conservée à 0° pendant 3 jours, 0.2 cc ne produisent pas d'infection. Après conservation pendant 6 jours l'injection de 1 cc tue une poule en 5 jours (son cerveau est virulent). Après 8 jours de conservation 5 cc sont inoffensifs, et après 19 jours le mélange est trés atténué, puisqu'une poule injectée avec 15 cc ne présente rien d'anormal. Au contraire, le virus à 1 p 100 contenant 90 p 100 d'hydroxyde est plus stable. Conservé pendant 32 jours à 0°, ce mélange injecté à la dose de 0.2 cc tue une poule en 5 jours. Une pareille dose du même mélange, conservé pendant 44 jours, ne produit pas d'infection, mais 1 cc du mélange conservé pendant 48 jours à 0° tue une poule en 5 jours. Conservé à 22° C, le mélange est moins stable. Après 16 jours de conservation, on peut injecter, sans produire une infection, 15 cc à une poule.

L'épreuve de l'immunité de ces divers animaux (toujours injection de 1/50.000 gramme de cerveau virulent, ce qui constitue 20 doses surement infectantes) nous a appris que le mélange dilué — renfermant 9 p 100 d'hydroxyde et 1 p 1000 de virus — perd avec le caractère pathogène son pouvoir immunisant. Il en est de même pour le mélange à 1 p 100 de virus lorsqu'il est gardé à la température de laboratoire. Pour préparer un vaccin efficace il faut laisser le complexe virus hydroxyde séjourner à basse température, 0 à 5° par exemple. Dans ces conditions la pathogénité baisse lentement, le pouvoir immunisant persiste — au moins à un degré remarquable.

A la première vue, ces résultats ne semblent pas être d'accord avec ceux antérieurement communiqués<sup>1</sup>. Il faut certainement chercher l'explication de cette divergence dans le mode de préparation des suspensions. Dans nos premiers essais sur la stabilité des mélanges virus-Al  $(OH)_3$ , nous avions trituré le cerveau virulent directement dans l'hydroxyde. Dans le second cas le cerveau a été trituré avec de la poudre de quartz, et puis la suspension a été traitée dans l'ultracentrifugeur. Par ce procédé on a probablement débarrassé le virus de certaines substances qui, en présence de l'hydroxyde, jouent un rôle pour la stabilité (car il faut bien se souvenir qu'une suspension de cerveau dans de l'eau physiologique perd rapidement sa virulence).

## Identité immunologique de diverses souches de virus à différente pathogénité.

Nous avons utilisé jusqu'à présent dans nos expériences une souche de virus qui est fortement pathogène pour la souris. Ce virus tue régulièrement la souris avec une dose de 1/5000 gramme de cerveau virulent. Même la dose 10 fois plus réduite est capable d'infecter un nombre considérable, 50 p 100 d'animaux. Ces résultats se rapportent à l'injection sous-cutanée. La pathogénité de ce virus ne semble pas

<sup>1</sup> Voir Acta Pathol. & Microbiol. Scand. 1935, 12, 262.

avoir remarquablement diminué vis-à-vis de la poule, malgré le grand nombre de passages qu'il a subis sur la souris, puisque 1/1000.000 gramme de cerveau suffit pour tuer une poule. D'autre part, les passages sur la poule (au moins quelques passages, car nous ne savons pas encore s'il est possible d'affaiblir le virus vis-à-vis de la souris par des passages successifs de poule à poule) n'influent pas sur la virulence vis-à-vis de la souris.

Ayant eu à notre disposition un certain nombre de poules immunisées avec du cerveau de souris en combinaison avec l'hydroxyde d'aluminium, nous avons cru intéressant de rechercher si ces animaux résisteraient également à l'inoculation d'un virus entretenu exclusivement sur la poule. Un tel virus a été mis, très obligeamment, à notre disposition par M. le Prof. Doerr à Bâle. Nous avons fait d'abord avec ce virus trois passages successifs sur la poule. Le cerveau de la dernière poule fut prélevé immédiatement après la mort, et l'on en prépara une suspension constituée par 1 gramme de cerveau dans 10 cc d'eau. La suspension était centrifugée et filtrée sur papier. 21 poules immunisées recoivent maintenant chacune 0.5 cc de la suspension sous la peau, ce qui correspond à 1/20 gramme de cerveau. On injecte à des poules normales des doses correspondant à 1/30.000, 1/100.000, 1/300.000. 1/1000.000 et 1/3000.000 gramme de cerveau. Elles sont toutes mortes en 1 jour et demi à 2 jours. Le virus est donc très virulent. Cependant aucune des poules immunisées n'ont présenté la moindre réaction. Elles sont donc absolument immunes, aussi contre cette souche de virus. Le virus, au contraire, semble être peu virulent pour la souris, car 3 souris ayant recu de la suspension à 1 p 10, 0.2 cc (correspondant à 1/50.000 gramme de cerveau) sous la peau

Vidensk. Selsk, Biol. Medd. XII, 6.

et 3 autres injectées de la même dose dans la cavité péritonéale sont restées indemnes, sauf une de celles ayant reçu le virus sous la peau.<sup>1</sup>

# Recherche des anticorps virulicides dans les œufs des poules immunes.

Respectivement le jaune et le blanc d'un œuf pondu. par une des poules immunes est mélangé avec 1/50.000 gramme de cerveau virulent, et les mélanges sont injectés sous la peau de deux poules. Deux autres poules sont injectées avec des mélanges semblables mais préparés à partir d'un œuf provenant d'une poule non immunisée. En outre, une poule recoit 1/50.000 gramme de cerveau dilué dans de l'eau salée. Ces trois derniers animaux sont morts après 2 joursenviron. Les deux premiers ne présentent aucun signe morbide pendant la première semaine. Au neuvième jour, on trouve la poule avant recu le virus mélangé avec le blanc d'œuf, morte sans qu'elle ait présenté aucun symptôme la veille. La tête du cadavre avait cependant bien l'aspect caractéristique, mais pour plus de sûreté on préleva le cerveau et l'on en injecta une petite quantité à une poule normale. Celle-ci succombe en 2 jours de peste aviaire typique. La poule traitée par le mélange virus-jaune d'œuf n'a présenté rien d'anormal.

<sup>1</sup> Le cerveau de cette souris morte 12 jours après l'injection fut délayé dans 2 cc d'eau physiologique et l'on injecta de cette suspension 0.2 cc à une poule et 0.2 cc à 6 souris, 3 par voie sous-cutanée et 3 par voie intra-péritonéale. La poule reste normale. Les trois souris ayant reçu l'injection sous la peau et deux de celles injectées dans la cavité péritonéale ne présentent pas non plus de signes morbides, tandis que le sixième animal meurt en 6 jours. Son cerveau est injecté à une poule qui meurt en 2 jours. Un peu de son cerveau est inoculé à une nouvelle poule, celle-ci succombe typiquement en 24 heures. Il semble donc que ce virus peut infecter seulement des souris particulièrement sensibles. Le pouvoir neutralisant de deux autres œufs pondus par des poules immunisées a été dosé, mais cette fois on employa une quantité de virus dix fois plus grande (1/5000 gramme de virus) que dans la première expérience. Dans l'un des cas et le blanc et le jaune de l'œuf pouvaient neutraliser complêtement le virus, dans l'autre cas seul le jaune de l'œuf était capable d'empêcher l'infection, la poule ayant reçu le virus mélangé avec le blanc de l'œuf est morte en 3 jours, c'est-à-dire dans le même délai qu'une poule normale, injectée avec le virus seul. Ces expériences démontrent ainsi la présence en quantités considérables des anticorps virulicides dans les œufs des poules immunisées. Il semble que ces anticorps se trouvent notamment dans le jaune de l'œuf.

### Conclusions.

- Le cerveau de souris ayant succombé tardivement après une injection de virus de la peste aviaire en mélange avec de l'hydroxyde d'aluminium, a une virulence relativement faible. Une inoculation de tels cerveaux chez des poules n'engendre aucune, ou bien seulement une très faible immunité. Si l'on mélange, au contraire, la suspension de cerveau avec une quantité convenable d'hydroxyde d'aluminium, on peut, par une série d'injections, obtenir une immunité solide contre l'infection.
- 2. Des mélanges de cerveau virulent et d'hydroxyde d'aluminium perdent — laissés à basse température et à l'obscurité — lentement leur pathogénité vis-à-vis de la poule. Le pouvoir immunisant, au contraire, persiste, sinon intégralement au moins à un degré remarquable, pendant des mois. Même une seule injection de ces complexes peut dans certains cas produire chez la poule

2\*

20

une immunité fort solide contre la peste aviaire expérimentale.

- 3. Les poules vaccinées, d'après la technique mentionnée ici, supportent des doses énormes de virus virulent, non seulement administrées par voie sous-cutanée ou intramusculaire, mais aussi par voie intra-veineuse et même sous-dure-mérienne.
- 4. Les animaux vaccinés avec la souche ayant servi à toutes nos expériences (Nieschulz & Bos) se sont montrés également réfractaires contre l'inoculation avec des doses massives d'un autre virus (Doerr) qui a été entretenu exclusivement sur la poule. La différence essentielle entre ces deux souches de virus est que le premier est fortement pathogène et pour la poule, et pour la souris (quel que soit le mode d'introduction), tandis que le second, très dangereux pour la poule, se montre au contraire peu virulent vis-à-vis de la souris.
- 5. Toutes les poules renferment mais en quantités variables — des anticorps virulicides dans leur sang. Cela était démontré par le fait que le sérum des animaux pouvait neutraliser in vitro le virus de la peste aviaire.
- 6. Nous avons constaté dans quelques rares cas des paralysies survenues chez des poules fortement immunisées. Dans un cas, ce phénomène a été observé à la suite d'une injection copieuse de virus. Il y a là une analogie avec les paralysies constatées antérieurement par l'un de nous chez les cobayes activement immunisés avec une toxine diphtérique formolée, mais incomplètement détoxiquée. Les animaux, bien que présentant des paralysies sévères, renfermaient des quantités remarquables d'antitoxines dans leur sang.

7. En préparant des mélanges de virus-Al (OH)<sub>3</sub> il importe

que le virus soit distribué d'une façon uniforme dans l'hydroxyde, si l'on veut obtenir des complexes à propriétés constantes. On s'adresse alors de préférence à un ultra-centrifugeur qui permet de séparer du virus les grosses particules protéiniques ou lipoïdes qui peuvent renfermer des quantités abondantes de virus.

8. Les œufs pondus par des poules activement immunisées renferment des anticorps virulicides. Il semble que ces anticorps soient liés en particulier au jaune de l'œuf.

(Institut Sérologique de l'Etat).

### Bibliographie.

Hallauer, C.: Zeitschr. f. Hyg. 1934, 116, 456. Schmidt, S. & Oerskov, J.: Acta Pathol. & Microb. Scand. 1935, 12, 262. Oerskov, J. & Schmidt, S.: Revue d'Immunologie, 1935, 1, 353.