BLYTTIA

NORSK BOTANISK FORENINGS TIDSSKRIFT

BIND 30 HEFTE 4

UNIVERSITETSFORLAGET
OSLO 1972

Blyttia

Redaktør: Førsteamanuensis dr. philos. Per Sunding, adresse: Botanisk Hage, Universitetet i Oslo, Trondheimsvn. 23 B, Oslo 5. Manuskript sendes til redaktøren.

Redaksjonskomité: Rektor Gunnar A. Berg, konservator Gro Gulden, professor Georg Hygen, førstebibliotekar Peter Kleppa.

ABONNEMENT

Medlemmer av Norsk Botanisk Forening får tilsendt tidsskriftet. Abonnementspris for ikke-medlemmer kr. 30,– pr. år. Enkelthefter og eldre komplette årganger kan bare skaffes i den utstrekning de er på lager når ordre innkommer. Priser, som kan endres uten forutgående varsel, oppgis på forlangende.

Abonnement anses løpende til oppsigelse skjer, hvis ikke opphørsdato er uttrykkelig fastsatt i bestillingen. – Ved adresseforandring vennligst husk å oppgi gammel adresse!

Alle henvendelser om abonnement og annonser sendes

UNIVERSITETSFORLAGET, postboks 307, Blindern, Oslo 3.

Annual subscription US $5.–. Single issues and complete volumes can only be obtained according to stock in hand when the order is received. Prices which are subject to change without notice, are available upon request. Correspondence concerning subcription and advertising should be addressed to:

UNIVERSITETSFORLAGET, P.O. Box 307, Blindern, Oslo 3, Norway

Norsk Botanisk Forening

Nye medlemmer tegner seg i en av lokalavdelingene ved henvendelse til en av nedennevnte personer. Medlemskontingenten bes sendt over den aktuelle lokalavdelings postgirokonto.

Nordnorsk avdeling: Stipendiat Karl-Dag Vorren, Tromsø Museum, Botanisk Avdeling, 9000 Tromsø. – *Rogalandsavdelingen:* Fru Hervor Bøe, Opheim, 4300 Sandnes. Postgirokonto 31 45 93. – *Sørlandsavdelingen:* Lærer Ingvald Haraldstad, Ole Bulls gt. 17, 4600 Kristiansand S. Postgirokonto 61 793. – *Trøndelagsavdelingen:* Amanuensis Asbjørn Moen, D.K.N.V.S. Muséet, Botanisk Avdeling, 7000 Trondheim. Postgirokonto 88 366. – *Vestlandsavdelingen:* Stipendiat Peter E. Kaland, Universitetets Botaniske Museum, Postboks 2637, 5010 Bergen. Postgirokonto 70 743. – *Østlandsavdelingen:* Hans Chr. Gjerlaug, Botanisk Museum, Tronheimsveien 2 B, Oslo 5. Postgirokonto 13 128.

All korrespondanse om medlemskap sendes lokalavdelingene.

Hovedforeningens styre: Konservator Sigmund Sivertsen (formann), lektor Carl Alm, lektor Haakon Damsgaard, universitetslektor Kari D. Henningsmoen, bonde Ole Gabriel Lima, rekrutteringsstipendiat Karl-Dag Vorren.

Medlemmer kan kjøpe enkelthefter og eldre komplette årganger av tidsskriftet, i den utstrekning de er på lager når ordre innkommer, ved henvendelse til: Hans Chr. Gjerlaug, Botanisk Museum, Trondheimsveien 23 B, Oslo 5.

Blyttia bd. 30, h. 4, 1972

Grønne planters respirasjon i lys

RESPIRATION OF GREEN PLANTS IN THE LIGHT

Av

ENDRE BERNER JR.[1]

(Prøveforelesning over oppgitt emne for den landbruksvitenskapelige doktorgrad ved Norges Landbrukshøgskole, 24. februar 1972).

Blant de mere fundamentale fremskritt som er gjort innenfor plantefysiologien, står de arbeider som ble gjennomført i løpet av vel 30 år på slutten av 1700-tallet. Med grunnlag i den kjennskap kjemikerne på den tid hadde fått til oksygen og andre gassarter og til oksydasjonsprosessen, kom meget viktige oppdagelser innenfor gassvekslingen hos plantene. Ved bestemmelser av endringer i tørrstoffinnholdet ble gassvekslingene knyttet til stoffomsetninger i planten.

Ved begynnelsen av 1800-årene sto det klart at grønne plantedeler har to former for gassveksling. Den ene er *respirasjonen* som forøvrig også finnes hos ikke-grønne planter og hos dyrene, og som består i opptak av oksygen og utskillelse av karbondioksyd. Respirasjonen kunne hos grønne planter bare måles i mørke, da den i lys maskeres av den omvendte gassveksling: opptak av karbondioksyd og utskillelse av oksygen. Denne prosessen kalles idag *fotosyntese,* selv om en mere korrekt betegnelse ville være fotosyntetisk karbondioksydassimilasjon.

Målinger av respirasjonsintensiteten skjer ved at oksygen-opptaket eller karbondioksyd-utskillelsen bestemmes i mørke, mens gassvekslingen ved fotosyntesen måles i lys. Denne målte fotosynteseintensitet representerer imidlertid den *apparente fotosyntese,* idet den antas å være differensen mellom intensiteten av den virkelige, den *reelle fotosyntese* og respirasjonen. Ved å summere f. eks. karbondioksyd-opptaket i lys og karbondioksyd-utskillelsen i mørke kommer man frem til den mengde karbondioksyd som er opptatt i den reelle fotosyntese.

Ved disse beregninger har man alltid antatt at respirasjonen i lys er den samme som den man måler i mørke. Allikevel har det meget

[1] Botanisk Institutt, Norges Landbrukshøgskole, 1432 Vollebekk

lenge vært et visst moment av usikkerhet over slike antagelser. Det har heller ikke manglet på arbeider der man har forsøkt å måle en eventuell virkning av lys på respirasjonen. Disse undersøkelser kan deles i to hovedgrupper, nemlig med klorofyllfri objekter og med grønne plantedeler. Det skal først nevnes litt om undersøkelser av klorofyllfri objekter, fordi resultatene her kan ha hatt en viss betydning for de tanker man har hatt om respirasjonen hos grønne plantedeler.

Mange forskjellige typer av objekter uten klorofyll har vært undersøkt, f. eks. bakterier, sopp, røtter, knoller, etiolerte kimplanter, albino-kimplanter m.m. I de fleste tilfelle er det funnet en forbigående økning i CO_2-utskillelsen ved belysning. Men det finnes også andre reaksjonstyper, f. eks. en gradvis økning eller til og med en senkning av respirasjonen ved belysning. De variasjoner som er målt ligger stort sett innenfor $\pm$ 25 % av respirasjonen i mørke, men er i enkelte tilfelle langt større. Det er mulig at de ulike reaksjoner man har fått, kan skyldes forskjeller i lysintensitet og forbehandling av objektet, men på dette felt er det få undersøkelser. Rosenstock & Ried hevdet i *Handbuch der Pflanzenphysiologie* (1960) at det ikke foreligger noen arbeider som har vist at lysvirkningen på respirasjonen hos klorofyllfri objekter er en direkte effekt, men at den som regel kan forklares som indirekte, via temperaturstigning i materialet, endring i permeabilitetsforhold m.m.

Atskillig mere problematisk er undersøkelser over lysvirkningen på respirasjonen hos klorofyllholdige organer. Man kan som tidligere nevnt ikke måle denne direkte p.g. av samtidig assimilasjon av CO_2 under fotosyntesen.

I løpet av 1960-årene er betegnelsen *fotorespirasjon* eller lysrespirasjon kommet i bruk for den eller de prosesser som fører til CO_2-utskillelse i lys hos grønne plantedeler (Goldsworthy 1970; Jackson & Volk 1970). I det følgende kalles den respirasjon som man måler i mørke og som har sitt sete i mitokondriene for *mørkerespirasjon*.

Fotorespirasjonen kan forholdsvis enkelt påvises ved belysning av et blad i et lukket system. Til å begynne med vil forbruket av CO_2 ved fotosyntesen være større enn utskillelsen av CO_2 ved fotorespirasjonen, og CO_2-innholdet i luften vil avta, men langsommere etterhvert. Til slutt nåes et punkt hvor opptak og utskillelse er like store, det såkalte *CO_2-kompensasjonspunkt*. Hvis derimot planten ikke har noen fotorespirasjon, vil CO_2-innholdet kunne senkes til henimot null.

Man skiller idag mellom to grupper planter med hensyn til fotorespirasjon. Den ene gruppen har en tydelig fotorespirasjon og derfor et kompensasjonspunkt av størrelsesorden 50 ppm CO_2. Den

andre gruppen har en meget svak eller overhodet ingen fotorespirasjon og derfor et kompensasjonspunkt som vanligvis ligger under 5 ppm CO_2. Til sammenligning kan nevnes at CO_2-innholdet i atmosfæren er ca. 300 ppm.

Det vil være naturlig først å komme litt inn på de metoder som brukes til måling av fotorespirasjonen, fordi de samtidig viser enkelte karakteristiske trekk ved denne prosessen. Alle metoder er indirekte, og de utføres alltid under en eller annen betingelse som virker begrensende. Det er i prinsippet to grupper metoder. Den ene består i å måle opptaket av oksygen, den annen i å måle utskillelsen av karbondioksyd. Når det gjelder den første metoden, har man brukt oksygen som inneholder den tunge isotopen ^{18}O, og ved hjelp av massespektrometer fulgt opptaket av denne. Imidlertid har slike målinger ført til høyst ulike resultater. Det er langt flere problemer ved tydningen av disse forsøkene enn der hvor det er brukt metoder basert på CO_2-utskillelse. Bl.a. vil noe av det oksygen som opptas i lys gå til kloroplastene, hvor oksygen trengs ved oksydasjon av visse stoffer i elektrontransport-systemet under fotosyntesen.

De fleste arbeider om fotorespirasjon er basert på målinger av CO_2-utskillelsen, som gjøres ved hjelp av en infrarød gassanalysator. Ved noen metoder prøver man å eliminere fotosyntesen. Man kan f. eks. undersøke CO_2-utskillelsen umiddelbart etter at lyset er slått av, og finner da at det er en markert utskillelse av CO_2 i en meget kort periode, før den går tilbake til et lavere nivå som svarer til mørkerespirasjonen, slik som figur 1 viser (Tregunna m. fl. 1966). Denne første CO_2-utskillelsen i mørke skyldes at fotorespirasjonen fortsetter et øyeblikk etter at lyset er slukket. Størrelsen av CO_2-toppen vil være et tilnærmet mål for fotorespirasjonens intensitet.

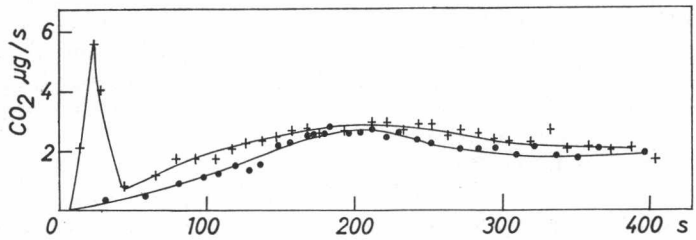

Fig. 1. CO_2-utskillelse hos et tobakkblad i mørke etter forutgående belysning med 6500 lux. Tiden angitt i sekunder fra formørkningen. (●) 2 % oksygen, (+) 21 % oksygen. (Tregunna m.fl. 1966).

CO^2 evolution from a tobacco leaf in the dark following a light period with 6500 lux. Time in seconds after the leaf was darkened. (●) 2 % oxygen, (+) 21 % oxygen. (Tregunna et al. 1966).

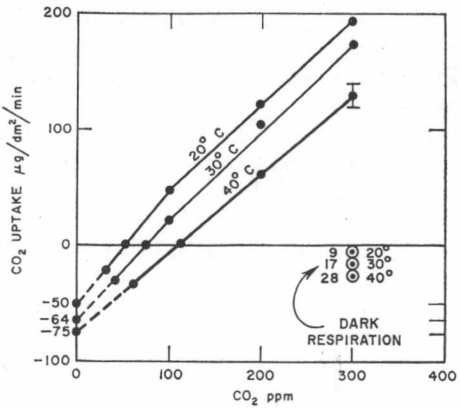

Fig. 2. Co_2 opptak hos *Mimulus* ved ulike CO_2 konsentrasjoner og temperaturer. Lysintensitet ca. 20 000 lux. (Thomas, 1965, etter Decker, 1959).
CO_2 uptake in Mimulus *at different CO_2 concentrations and temperatures. Light intensity about 20 000 lux. (Thomas, 1965, redrawn from Decker, 1959).*

Man kan også måle CO_2-utskillelsen under kontinuerlig belysning ved å arbeide med nesten CO_2-fri luft. Derved nedsettes fotosyntesen meget sterkt. Imidlertid kommer man her opp i vanskeligheter fordi CO_2-innholdet i luften blir for lavt til å kunne måles nøyaktig nok. Dessuten er det fare for at noe av karbondioksydet blir innfanget i fotosyntesen før det rekker å føres bort fra objektet. Decker (1957, 1959) prøvde å forbedre denne metoden ved å variere CO_2-innholdet i den luften som passerte et belyst blad. Han målte netto opptak eller utskillelse av CO_2, altså den apparente fotosyntese, ved de ulike konsentrasjoner. Som figur 2 viser, var det et lineært forhold mellom CO_2-konsentrasjon og -opptak. Ved å ekstrapolere en slik kurve til null CO_2-konsentrasjon, fikk Decker et mål for fotorespirasjonen. Han undersøkte 9 arter og fant at den var fra ca. 2 til ca. 5 ganger høyere enn mørkerespirasjonen.

En annen metode består i å tilføre noe ^{14}C-merket CO_2 til luft som på forhånd har et normalt CO_2-innhold og som sirkulerer forbi et belyst blad i et lukket system. Begge typer CO_2-molekyler vil assimileres. Til å begynne med vil imidlertid bare umerket karbondioksyd utskilles gjennom fotorespirasjonen. Men etter en viss tid begynner også utskillelsen av noe ^{14}C-merket CO_2. Figur 3 viser hvordan CO_2-innholdet i luften synker meget raskt og i løpet av noen minutter nås kompensasjonspunktet på vel 50 ppm CO_2. Innholdet av den radioaktive CO_2 synker imidlertid raskere, og derfor avtar

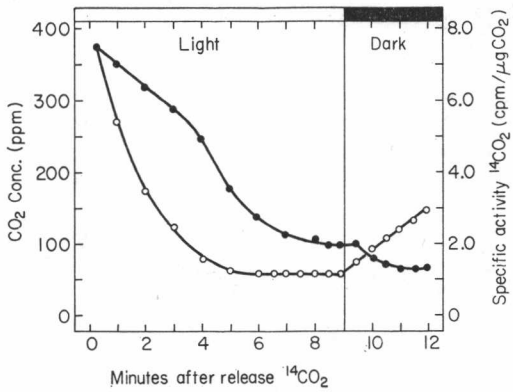

Fig. 3. Konsentrasjonen av CO_2 og spesifikk aktivitet av $^{14}CO_2$ omkring et solsikkeblad under belysning med ca. 18 000 lux og i en etterfølgende mørkeperiode. (Fra Hew m.fl., 1969).

The concentration of CO_2 and the specific activity of $^{14}CO_2$ around a sunflower leaf during illumination (about 18 000 lux) and during a subsequent dark period (from Hew et al., 1969).

den spesifikke aktivitet jevnt. Ved formørking får vi en plutselig netto utskillelse av CO_2, som før omtalt.

Hvis vi holder oss innenfor det første minutt etter at $^{14}CO_2$ er tilført, kan vi ut fra opptaket av denne beregne den reelle fotosyntese. På dette tidspunkt er det nemlig ennu ingen utskillelse av $^{14}CO_2$. På den annen side gir nettoopptaket av umerket CO_2 den apparente fotosyntese. Differensen mellom den reelle og den apparente fotosyntese gir oss da fotorespirasjonen.

Hew og medarbeidere (1969) sammenlignet de tre metoder som er nevnt: ^{14}C-metoden, ekstrapoleringsmetoden, begge i et lukket system, og metoden med utskillelse av karbondioksyd til CO_2-fri luft i et åpent system. For solsikkeblad fant de en bemerkelsesverdig god overensstemmelse mellom alle tre metoder. Ved høy lysintensitet og høy gjennomstrømningshastighet fant de at fotorespirasjonen var 40—70 % høyere enn mørkerespirasjonen. Dette er altså vesentlig mindre utslag enn det som f. eks. Decker tidligere hadde funnet.

Goldsworthy (1966) viste at den CO_2 som utskilles i lys må komme fra andre substrater enn den som utskilles i mørke. Han lot tobakkblad først assimilere $^{14}CO_2$. Deretter ble lyset slukket og bladet tilført CO_2-fri luft. Den karbondioksyd som da ble avgitt hadde en forholdsvis lav spesifikk radioaktivitet. Etter 2 timer ble lyset slått på, og øyeblikkelig steg den spesifikke aktivitet av den utskilte CO_2.

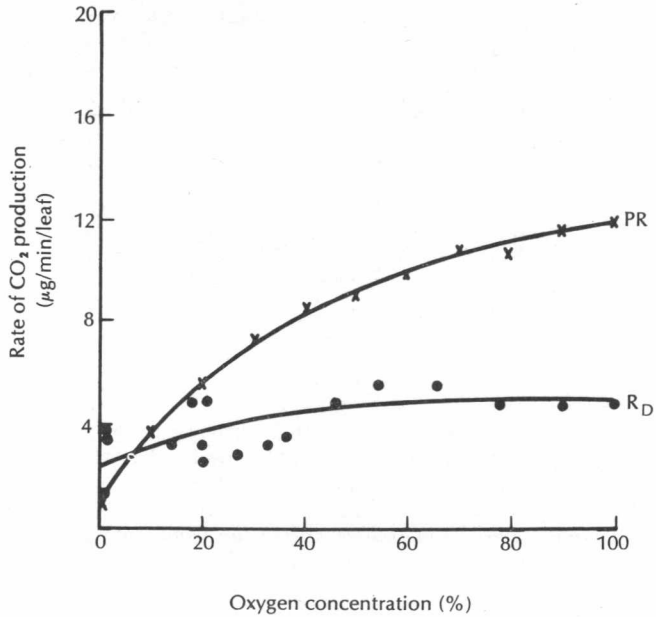

Fig. 4. Virkningen av oksygen-konsentrasjonen på fotorespirasjon (PR) og mørkerespirasjon (R_D) hos sojabønneblad. (Forrester m.fl. 1966).
Effect of O_2 on the rate of photorespiration (PR) and dark respiration (R_D) in soybean leaves. (Forrester et al. 1966).

Den totale utskillelse av $^{14}CO_2$ øket også, mens respirasjonen totalt ikke endret seg vesentlig. Også andre forsøk har gitt lignende resultater, og de må tydes slik at substratet for fotorespirasjonen er et umiddelbart produkt fra fotosyntesen i kloroplastene, mens substratet for mørkespirasjonen kommer fra andre deler av cellen.

Fotorespirasjonen skiller seg også fra mørkerespirasjonen på andre fundamentale måter. Dette gjelder bl. a. reaksjonen overfor ulike oksygen-konsentrasjoner. Som et eksempel kan nevnes et arbeide av Forrester og medarbeidere (1966), hvor de sammenlignet mørkerespirasjon og fotorespirasjon i forhold til oksygeninnholdet i luften hos sojabønneblad (fig. 4). Det var praktisk talt ingen fotorespirasjon når oksygen manglet, men den steg deretter jevnt inntil 100 % oksygen. Denne økningen i fotorespirasjon ga seg samtidig utslag i stigende CO_2-kompensasjonspunkt. Mørkerespirasjonen oppførte seg helt annerledes, idet den steg bare meget svakt med økende oksygen-konsentrasjon. Nærmere undersøkelser har vist at den stort sett holder seg konstant ved oksygen-konsentrasjoner over 2 %.

Man forklarer forskjellen mellom de to respirasjonsformers reaksjon på oksygen på følgende måte: Mørkerespirasjonen er knyttet til ATP-produksjon, hvis størrelse bestemmes av cellens behov for energi i denne form. Fotorespirasjonen er derimot ikke knyttet til ATP-produksjon, men er direkte avhengig av substratmengde og oksygentilgjengelighet. Forskjellen i følsomhet overfor oksygen gjør at man kan avgjøre om en CO_2-utskillelse skyldes mørke- eller fotorespirasjon. Man har f. eks. undersøkt respirasjonen i lys hos klorofyllfattige blad og funnet at den må klassifiseres som en mørkerespirasjon, fordi den er uavhengig av oksygenkonsentrasjonen.

I andre forsøk har man forhindret fotosyntesen hos både blad og grønnalger ved hjelp av inhibitoren DCMU (diklorofenyl-dimetylurea). Den utskillelse av CO_2 som da foregikk i lys, var ufølsom overfor endringer i oksygenkonsentrasjon. Det var altså også en mørkerespirasjon. Disse to forsøkene viser klart at det er nødvendig med et funksjonelt fotosynteseapparat for å få fotorespirasjon.

Selv om de to former for respirasjon prinsipielt skiller seg fra hverandre, er det ikke umulig at begge foregår samtidig i lys, slik at en del av den CO_2 som utskilles fra fotosynteseaktive organer stammer fra mørkerespirasjonen. Det kan også tenkes at mørkerespirasjonen hemmes mer eller mindre i lys. En rekke undersøkelser har vist at selv relativt svakt lys hemmer overføringen av merkete fotosyntese-produkter til Krebs-cyklus, om enn ikke fullstendig. Holmgren & Jarvis (1967) viste med blad fra *Rumex acetosa* hvordan CO_2-utskil-

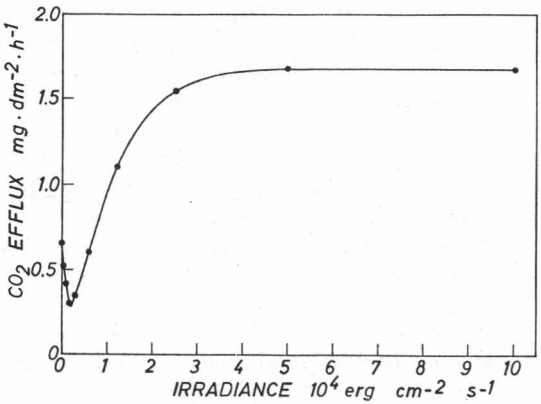

Fig. 5. Virkningen av lysintensiteten på CO_2-utskillelsen ved meget lav CO_2-konsentrasjon (1–7 ppm). (Holmgren & Jarvis 1967).
Effect of irradiance on efflux of CO_2 at very low ambient CO_2 concentrations (1–7 ppm). (Holmgren & Jarvis 1967).

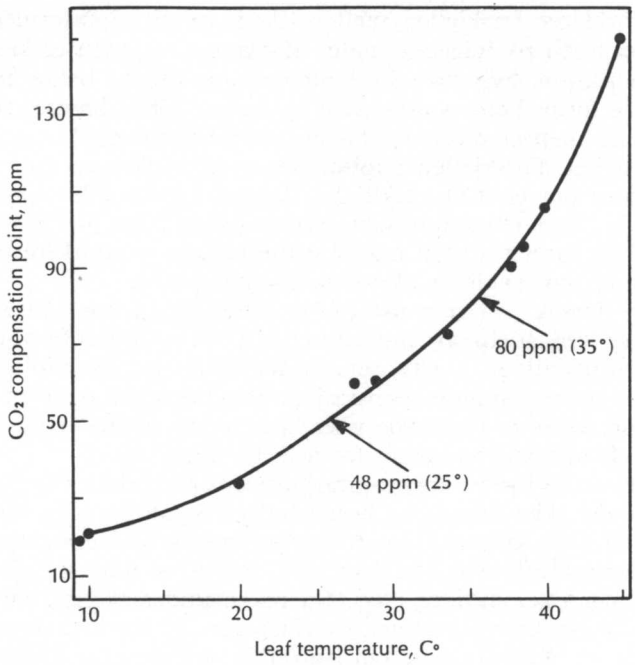

Fig. 6. Virkningen av temperaturen på CO_2-kompensasjonspunktet. Blad av tobakk i et lukket system med sirkulerende luft og belysning ca. 60 000 lux. (Zelitch 1966).

Effect of temperature on the CO_2 compensation point of excised tobacco leaves. The leaves were placed in light (about 60 000 lux) in a chamber with circulating air. (Zelitch 1966).

lelsen varierte med lysintensiteten. Kurven på figur 5 tolkes slik at ved svakt lys får vi først en hemning av mørkerespirasjonen, inntil CO_2-utskillelsen når et minimum. Deretter dominerer fotorespirasjonen. Andre forsøk, der man målte oksygen-opptaket hos blågrønnalgen *Anacystis nidulans* ved hjelp av ^{18}O-isotopen, ga helt tilsvarende resultater.

Det er vel kjent at mørkerespirasjonen påvirkes av temperaturen, og slik er det også med fotorespirasjonen. Ved relativt høye temperaturer øker fotorespirasjonen mere enn fotosyntesen, noe som har tilfølge at CO_2-kompensasjonspunktet stiger (fig. 6). Derved blir også den apparente fotosyntese lavere enn den ville vært uten fotorespirasjon. Zelitch (1966) viste dette eksperimentelt hos bladskiver av tobakk ved å hemme fotorespirasjonen med hydroksysulfonat. Derved

øket den apparente fotosyntese ved 35° C atskillig mere enn den gjorde ved 25° C. Dette betyr at under naturlige forhold forbrukes en større andel av fotosynteseproduktene ved 35° C enn ved 25° C. Den velkjente svakere stigning som fotosyntesen viser i forhold til respirasjonen ved stigende temperatur har muligens sin årsak her.

Etter litteraturen å dømme, er det noe uklart i hvilken grad fotorespirasjonen varierer med luftens CO_2-innhold. Men iallfall er det klart at ved konsentrasjoner som er høyere enn den naturlige 0,03 % blir det en betydelig hemning av fotorespirasjonen. Som det snart vil bli omtalt, er glykolsyre det substrat som brukes ved fotorespirasjonen. Flere forskere har funnet en kraftig hemning av glykolsyredannelsen ved høye CO_2-konsentrasjoner. Det er derfor rimelig at det samtidig foregår en hemning av fotorespirasjonen.

Det forhold som her er nevnt bør ha stor betydning ved dyrking av planter i veksthus. Her fører ofte tilførsel av CO_2 til øket vekst, noe som sannsynligvis i høy grad skyldes hemning av fotorespirasjonen, slik at den apparente fotosyntese og derved stoffproduksjonen vil øke. Bishop & Whittingham (1968) har vist at når de øket luftens CO_2-innhold omtrent 3 ganger til ca. 0,1 %, så ble relativt mindre ^{14}C inkorporert i aminosyrene glycin og serin enn ved normalt CO_2-innhold. Som vi senere skal se, er de to aminosyrer mellomprodukter under den fotorespiratoriske stoffomsetning.

Jeg skal nu gå over til i korte trekk å omtale den metabolismen som er knyttet til fotorespirasjonen. I 1958 oppdaget Zelitch ved tilsetning av α-hydroksysulfonat til avskårne blad i lys, at disse akkumulerte store mengder glykolsyre. Fra før var hydroksysulfonater kjent som kraftige og spesifikke inhibitorer for enzymet glykolsyreoksydase, som er ansvarlig for oksydasjonen av glykolsyre. Fortsatte studier har stadig bekreftet at både blad og encellete grønnalger, især ved høy lysintensitet, kan produsere rikelig med glykolsyre. Likeledes er det gjentatte ganger påvist at blad kan oksydere glykolsyre, slik at CO_2 utskilles.

Vi skal først se litt på biosyntesen av glykolsyre. Dette er den del av fotorespirasjonens stoffomsetning som er dårligst kjent. Men forsøk med både blad og alger har vist at glykolsyre-dannelsen stimuleres ved lavt CO_2-innhold og ved høyt oksygen-innhold i luften eller i næringsoppløsningen.

Det er et fremherskende syn at glykolsyre-syntesen er nær knyttet til fotosyntesen gjennom Calvin-cyklus og at den foregår i kloroplastene. Whittingham og medarbeiderne (1963) viste at i alger ble ^{14}C fra glukose overført til glykolsyre. Ved assimilasjon av $^{14}CO_2$ skjer merkingen av glykolsyre meget hurtig, både i alger, blad og isolerte kloroplaster. Nøyaktig hvilket mellomprodukt i Calvin-cyklus som

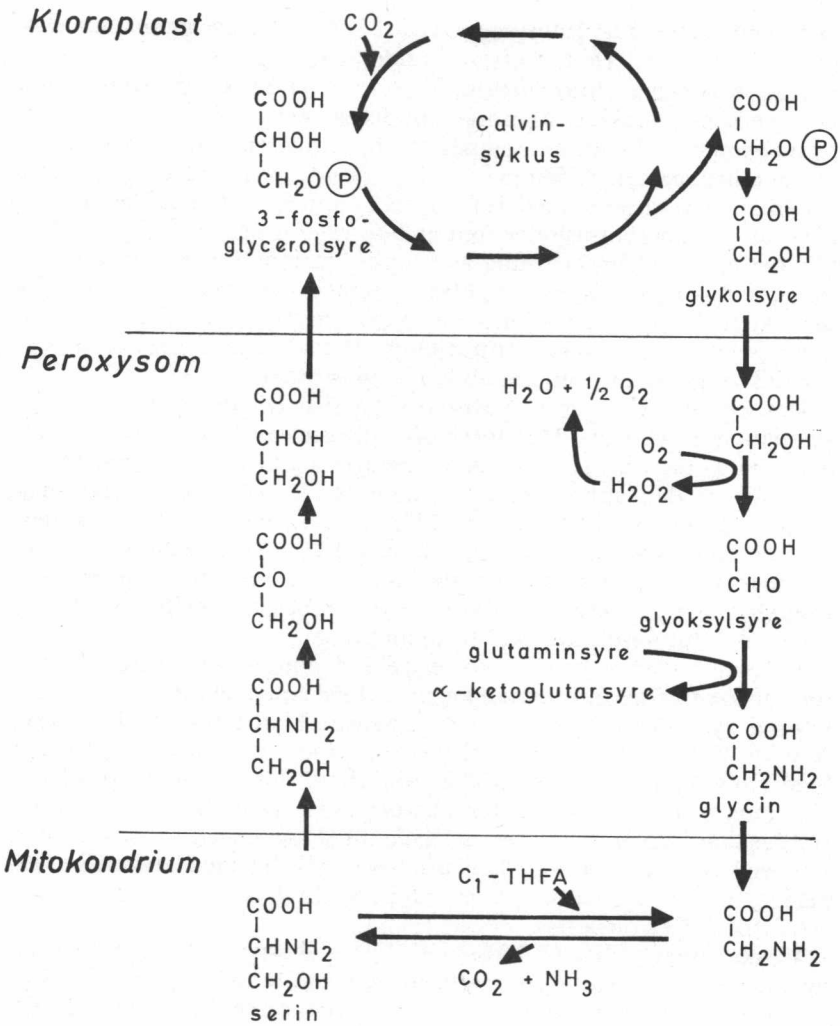

Fig. 7. Skjema over de viktigste omsetninger i forbindelse med fotorespirasjonen.

Scheme showing the major metabolic pathways connected with photorespiration.

gir opphav til glykolsyre er ikke avgjort. Men man vet at inkorporeringen av assimilert ^{14}C kommer etter at 3-fosfoglyceraldehyd og sukkerfosfater er blitt merket. Et lite stykke på vei er man kommet idet det i kloroplaster er funnet et enzym som irreversibelt kan omdanne 2-fosfoglykolsyre til glykolsyre. Derimot er det ukjent hvordan 2-fosfoglykolsyre oppstår fra et eller annet mellomprodukt i Calvincyklus (fig. 7).

Den videre skjebne for glykolsyre er forskjellig hos encellete grønnalger og blad. Iallfall de fleste grønnalger som er undersøkt mangler glykolsyre-oksydase. Istedenfor videre omdannelse av glykolsyre, utskilles denne til det omgivende medium. Algene har altså en ufullstendig glykolsyremetabolisme.

Forsøk med ^{14}C-inkorporering i isolerte kloroplaster har som nevnt gitt hurtig merking i glykolsyre, men praktisk talt ikke i glycin og serin, og heller ikke CO_2, som man vet er senere produkter i glykolsyre-metabolismen. Glykolsyre-oksydase er et induserbart enzym som dannes når glykolsyre produseres. Men det finnes svært lite av dette enzymet i kloroplastene. Det har nu vist seg at glykolsyre vandrer ut av kloroplastene til cytoplasma. Her har man relativt nylig oppdaget noen små organeller, *peroxysomer,* som viser seg å inneholde en del enzymer, bl. a. glykolsyre-oksydase. I peroxysomene oksyderes derfor glykolsyre til glyoksylsyre, idet oksygen fungerer som elektron-akseptor. Hydrogenperoksyd som derved dannes, blir fjernet av katalase, som også er påvist i peroxysomene.

Peroxysomene hører til en gruppe organeller, de såkalte *microbodies,* som først ble oppdaget for ca. 5 år siden, og som nu er funnet i både animalsk vev og i planteceller (Tolbert 1971). De fleste av dem er på størrelse med mitokondrier, men skiller seg fra disse ved å være omgitt av en enkelt membran, mens mitokondriene har en dobbelt membran. Også i det indre er de forskjellige, idet microbodies har en granulær struktur, uten cristae og ribosomer som mitokondriene. Blant microbodies ser det ut til å være ulike typer, med hver sine biokjemiske funksjoner. Peroxysomene bidrar altså først og fremst til glykolsyre-metabolismen.

Jeg nevnte at glykolsyre her oksyderes til glyoksylsyre. Kisaki & Tolbert (1969) utførte forsøk med isolerte peroxysomer, som ble tilført ^{14}C-merket glykolsyre eller glyoksylsyre. Det viste seg at disse ikke ble oksydert til CO_2. Derimot kunne begge forbindelser omdannes til glycin, idet peroxysomene innehoder en aminotransferase som overfører aminogruppen fra glutaminsyre til glyoksylsyre.

Vi vet at i belyste blad vil glycin kunne gi karbondioksyd, men isolerte peroxysomer har ikke denne evnen. Istedet utskilles glycin fra peroxysomene til cytoplasma eller til mitokondrier. Her omdan-

nes glycin lett til serin ved hjelp av enzymet serinhydroksymetyltransferase, som er påvist i bladekstrakter. Serin har 3 C-atomer mot glycin's 2. Når ^{14}C-merket karbondioksyd assimileres i et blad, blir merkingen både i glycin og serin jevnt fordelt på C-atomene. Man antar, uten å ha noe endelig bevis for dette, at noen av glycin-molekylene dekarboksyleres og også avgir aminogruppen, og resten av et slikt molekyl heftes på et annet helt glycin-molekyl under dannelse av serin. Ved denne prosessen medvirker coenzymet tetrahydrofolsyre (THFA), som er kjent som overfører av grupper med ett C-atom.

Vi ser altså at biokjemisk kan fotorespirasjonen beskrives som en oksydasjon av glykolsyre over glyoksylsyre og glycin til serin. Oksygenopptaket foregår i peroxysomene og CO_2-utskillelsen i mitokondriene.

Spørsmålet er nu: hva skjer med den serin som dannes? Noe går selvfølgelig inn i proteinsyntese og til andre metabolitter hvor serin er et forstadium. Men det meste ser ut til å omdannes til karbohydrat. Ongun & Stocking (1965) viste at belyste tobakkblad som ble gitt ^{14}C-merket karbondioksyd, relativt hurtig fikk merking av glycin, deretter serin og så karbohydrater, særlig sukrose og stivelse. Ved tilførsel av ^{14}C-merket serin gikk dette hurtig over til karbohydrater. Man mener nu at denne tilbakeføringen til Calvin-cyklus skjer via flere trinn som iallfall delvis har sitt sete i peroxysomene, slik som skjemaet (fig. 7) viser. Skjemaet er noe forenklet, idet en del sidereaksjoner er utelatt.

Jeg har hittil bare omtalt planter som har et høyt CO_2-kompensasjonspunkt. Men som nevnt i innledningen finnes det en del planter, riktignok langt færre, som har et meget lavt kompensasjonspunkt.

Hvis vi bare holder oss til de høyere planter, så finner vi lavt kompensasjonspunkt hos noen tropiske gress, som mais, sukkerrør og durra, og blant de tofrøbladete noen representanter fra ordenen Centrospermae. Blant de siste kan nevnes *Atriplex rosea,* mens *Atriplex hastata* har et høyt kompensasjonspunkt. *Amaranthus edulis* har normalt et lavt kompensasjonspunkt, men ved dyrkning i svakt lys har den tydelig fotorespirasjon og et høyt kompensasjonspunkt (Goldsworthy 1970).

Det har nu vist seg at planter med lavt kompensasjonspunkt har en fotosyntese-metabolisme som avviker fra den andre planter har. CO_2 bindes primært til fosfoenolpyrodruesyre under dannelse av oksaleddiksyre. Herav har disse planter ofte fått betegnelsen C_4-planter, i motsetning til de øvrige C_3-planter, hvor fosfoglycerolsyre er det første produkt under CO_2-assimilasjonen.

Lavt kompensasjonspunkt vil si liten eller ingen fotorespirasjon.

Det er altså øyensynlig en viss sammenheng mellom den måten CO_2 bindes på og fotorespirasjonen. Man kan her tenke seg to muligheter. Enten har C_4-artene en lav fotorespirasjon, eller så er utskillelsen av CO_2 ved fotorespirasjonen lokalisert slik at gassen lett re-assimileres før den slipper ut av bladet. Det er forhold som tyder på at begge muligheter bidrar til å gi disse artene et lavt kompensasjonspunkt.

Noen observasjoner som tyder på at fotorespirasjonen må være meget liten, er at den apparente fotosyntese hos disse plantene ikke stimuleres ved lave oksygen-konsentrasjoner, slik som hos planter med høyt kompensasjonspunkt. Heller ikke har $\varkappa$-hydroksysulfonat som hemmer fotorespirasjonen, noen effekt på den apparente fotosyntese her. På den annen side inneholder også C_4-artene de enzymer som medvirker ved oksydasjon av glykolsyre til CO_2. Men kanskje viktigere er det at f. eks. hos mais kan glykolsyre syntetiseres under fotosyntesen, men riktignok atskillig langsommere enn hos planter med høyt kompensasjonspunkt.

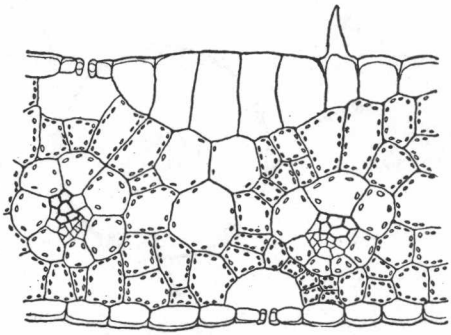

Fig. 8. Tverrsnitt av et mais-blad. En ser tydelig de to konsentriske cellelag rundt hver ledningsstreng. (Fra Eames & McDaniels: An introduction to plant anatomy, 1951).

Transverse section of a leaf from maize. Two concentric layers around each vascular bundle are evident. (From Eames & McDaniels: An introduction to plant anatomy, 1951).

Hvis det nu virkelig er en fotorespirasjon, om enn svært liten, hos C_4-artene, så må de kunne re-assimilere den dannete CO_2. Her er sannsynligvis disse planters spesielle bladanatomi av betydning (fig. 8). Rundt hver ledningsstreng finnes to konsentriske cellelag: innerst den såkalte ledningsstrengsliren, som er karakterisert ved sine store kloroplaster uten grana, men med stivelse. Utenfor sliren er det et lag med mesofyllceller med mindre kloroplaster som inneholder gra-

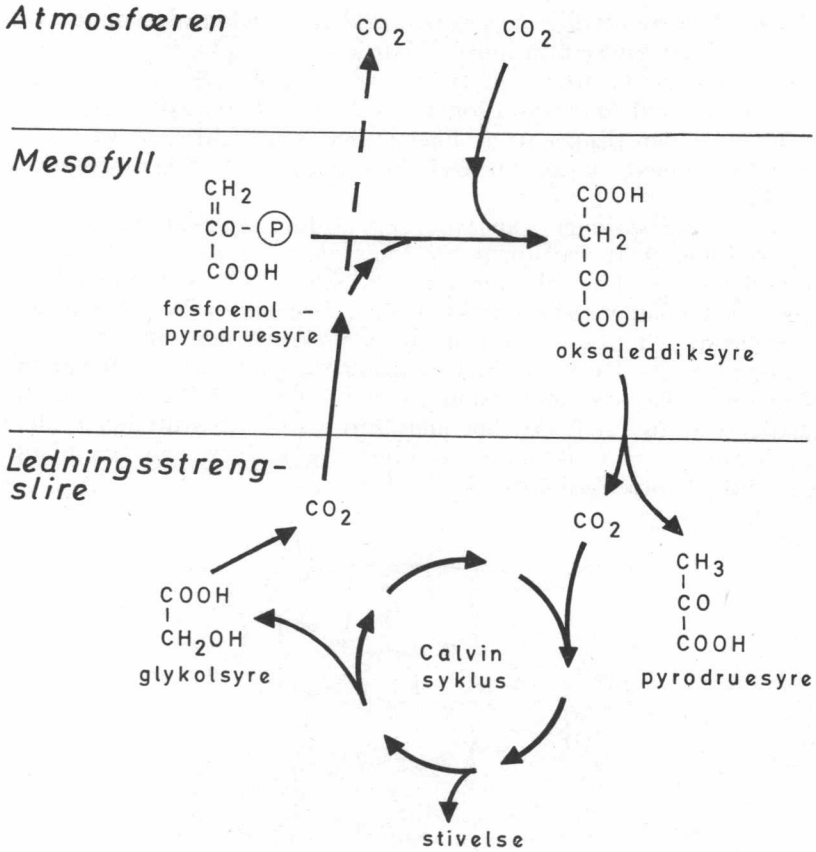

Fig. 9. Skjema over de viktigste omsetninger i forbindelse med CO_2-binding og eventuell fotorespirasjon hos C_4-planter.
Scheme showing the major metabolic pathways connected with CO_2 fixation and possible photorespiration in C_4 plants.

na, men ikke stivelse. Det er interessant at alle arter som har denne C_4-metabolismen, også har lignende trekk i bladbygningen, uansett hvor i systemet de befinner seg. De to cellelag spiller hver sin komplementære rolle i fotosyntesen (fig. 9). I mesofyllcellene bindes CO_2 til fosfoenolpyrodruesyre under dannelse av oksaleddiksyre. Denne står i likevekt med eplesyre og andre C_4-syrer. Disse C_4-forbindelser vandrer inn i sliren til kloroplastene der, hvor CO_2 avspaltes og fanges opp av ribulosedifosfat i Calvin-cyklus. I løpet av denne cyklus

antas det da å dannes en relativt beskjeden mengde glykolsyre etter det skjema som tidligere er vist. Glykolsyre oksyderes, og vi får en liten mengde CO_2 dannet ved fotorespirasjon. Karbondioksydet diffunderer fra slirens celler utover mot bladoverflaten, men ved passasje av mesofyllcellene fanges den opp og bindes pány.

C_4-plantene sies oftest å mangle fotorespirasjon. Ved gjennomgåelse av en del nyere litteratur på dette området, får man inntrykk av at dette ikke er helt korrekt. Flere, bl. a. Irvine (1970), har påvist en tydelig, men allikevel beskjeden fotorespirasjon hos blad av mais, sukkerrør og durra.

På den annen side er det heller ikke klart om C_3-plantene alltid har en betydelig fotorespirasjon når de har noenlunne normale vekstforhold. Salin & Homann (1971) har vist at fotorespirasjonen hos flere varieteter av tobakk og hos flere arter innen *Citrus*-slekten endret seg betydelig med alderen. I unge blad var fotorespirasjonen meget lav, ja den var av samme størrelsesorden som hos mais, som også inngikk i forsøket. Aktiviteten av de enzymer som inngår i glykolat-metabolismen var også vesentlig lavere hos unge blad enn hos eldre. Forsøkene kan tydes slik at i unge blad går mere av den assimilerte karbondioksyd til produkter som trengs under veksten. Samtidig er også mørkerespirasjonen (i mitokondriene) større enn senere.

Hvilken rolle spiller nu fotorespirasjonen for plantene? Det later til å være stort sett enighet om at det er en meget uøkonomisk prosess. For det første fører den til at en ganske vesentlig del av den CO_2 som bindes ved fotosyntesen utskilles igjen. Dernest føres «biproduktet» serin for en stor del tilbake til fosfoglyceraldehyd i kloroplastenes Calvin-cyklus. Men dette er en meget energikrevende prosess, idet det her forbrukes både ATP og redusert pyridin-nukleotid. Noen positiv rolle har man altså ennu ikke kunnet tildele fotorespirasjonen.

De planter som mangler eller har en meget liten fotorespirasjon utnytter den tilgjengelige karbondioksyd langt bedre og oppnår derved en vesentlig høyere apparent fotosyntese og større stoffproduksjon. Den maksimale apparente fotosyntese ved høy lysintensitet og normalt CO_2-innhold i luften er for mais, sukkerrør og durra angitt til ca. 60 mg CO_2/dm^2 bladflate/time, mens den for mange andre planter ligger på ca. 20 mg CO_2, altså bare ca. $1/3$.

Et lokkende mål for planteforedlere måtte være å komme frem til arter eller genotyper med lav fotorespirasjon. Undersøkelser av CO_2-kompensasjonspunktet for 100 genotyper innen hvete ga imidlertid lite oppmuntrende resultater, idet det lå på 52 ± 2 ppm CO_2, altså meget konstant. Lignende resultater ble oppnådd for bygg (55 ppm) og soja (74 ppm). En annen mulighet kan være krysninger, der en

kan håpe på å få overført noe av C_4-plantenes metabolisme til planter som har høy fotorespirasjon. Men dette ville være så gjennomgripende endringer i en plantes stoffskifte at man heller ikke her bør stille forventningene for høyt (Loomis, Williams & Hall 1971).

Goldsworthy (1969) har beskjeftiget seg litt med problemet om hvordan en slik tilsynelatende unyttig prosess som fotorespirasjon er kommet istand og har kunnet overleve under de konkurranseforhold som alltid har eksistert mellom organismer under evolusjonen. En nokså utbredt oppfatning idag er at kloroplastenes opprinnelse var en langt mere selvstendig status enn den de har idag og at de i likhet med algene hadde evne til å utskille glykolsyre til det omgivende medium, kanskje til ikke-grønne symbiotiske organismer i nærheten. Under de forhold som hersket tidligere regner man med at det var et vesentlig høyere CO_2-innhold i atmosfæren enn det er idag. Dette måtte da forutsettes å ha en dempende virkning på glykolsyredannelsen hos grønne planter. Da en stor del av den fri CO_2 i en periode i jordens historie ble bundet i form av kull, olje og torv, sank CO_2-innholdet så meget at glykolsyredannelsen og derved fotorespirasjonen fikk en meget sterk økning.

Forskningen innenfor området fotorespirasjon er som det vil ha fremgått av denne artikkelen meget ung, og vi kan sikkert vente oss viktige avsløringer av dens mekanikk og den eventuelle betydning som den måtte ha for de aller fleste planter.

SUMMARY

A review is given of photorespiration, the process by which green plants evolve carbon dioxide in the light. Most plants have a pronounced photorespiration and accordingly they are unable to lower the carbon dioxide content of the surrounding atmosphere to less than about 50 ppm, which is called their CO_2 compensation point. A few plants, such as maize, sugarcane, and sorghum, have very slight photorespiration and therefore a low compensation point (below 5 ppm CO_2). Photorespiration is distinct from dark respiration in several respects. It increases steadily with rising oxygen concentration, and is already inhibited by moderate concentrations of carbon dioxide. When photorespiration is inhibited, the rate of apparent photosynthesis and therefore also the rate of dry matter production increases markedly. The biochemistry of photorespiration differs from that of dark respiration and is more directly related to photosynthesis. It is mainly located in small organelles, the peroxisomes. It involves a glycolate metabolic route connected to an

intermediate in the Calvin cycle of the photosynthesis. The lack of photorespiration in maize and some other plants is probably related to their deviating photosynthetic mechanism for CO_2 fixation. No positive physiological function of photorespiration has so far been established. At present the process seems to be a purely wasteful one.

Litteratur

BISHOP, P. M. & WHITTINGHAM, C. P., 1968. The photosynthesis of tomato plants in a carbon dioxide enriched atmosphere. *Photosynthetica* 2: 31-38.

DECKER, J. P.. 1957. Further evidence of increased carbon dioxide production accompanying photosynthesis. *J. Solar Energi Sci. and Eng.* 1: 30-33.

— 1959. Some effects of temperature and carbon dioxide concentration on photosynthesis of *Mimulus. Plant Physiol.* 34: 103-106.

EAMES, A. J. & MACDANIELS, L. H., 1951. *An introduction to plant anatomy.* 2. Ed. McGraw-Hill, London. 427 pp.

FORRESTER, M. L., KROTKOV, G. & NELSON, C. D., 1966. Effect of oxygen in photosynthesis, photorespiration and respiration in detached leaves. I. Soybean. *Plant Physiol.* 41: 422-427.

GOLDSWORTHY, A., 1966. Experiments on the origin of CO_2 released by tobacco leaf segments in the light. *Phytochemistry* 5: 1013-1019.

— 1969. Riddle of photorespiration. *Nature* 224: 501-502.

— 1970. Photorespiration. *Bot. Rev.* 36: 321-340.

HATCH, M. D. & SLACK, C. R., 1970. Photosynthetic CO_2-fixation pathways. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 21: 141-162.

HEW, C.-H., KROTKOV, G. & CANVIN, D. T., 1969. Determination of the rate of CO_2 evolution by green leaves in light. *Plant Physiol.* 44: 662-670.

HOLMGREN, P. & JARVIS, P. G., 1967. Carbon dioxide efflux from leaves in light and darkness. *Physiol. Plant.* 20: 1045-1051.

IRVINE, J. E., 1970. Evidence for photorespiration in tropical grasses. *Physiol. Plant.* 23: 607-612.

JACKSON, W. A. & VOLK, R. J., 1970. Photorespiration. Ann. Rev. *Plant Physiol.* 21: 385-432.

KISAKI, T. & TOLBERT, N. E., 1969. Glycolate and glyoxylate metabolism by isolated peroxisomes or chloroplasts. *Plant Physiol.* 44: 242-250.

LOOMIS, R. S., WILLIAMS, W. A. & HALL, A. E., 1971. Agricultural productivity. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 22: 431-46.8

ONGUN, A. & STOCKING, C. R., 1965. Effect of light on the incorporation of serine into the carbohydrates of chloroplasts and nonchloroplast fractions of tobacco leaves. *Plant Physiol.* 40: 819-824.

ROSENSTOCK, G. & RIED, A., 1960. Der Einfluss sichtbarer Strahlung auf die Pflanzenatmung. *Handbuch der Pflanzenphysiologie* Bd. XII/2: 259-333.

SALIN, M. L. & HOMANN, P. H., 1971. Changes of photorespiratory activity with leaf age. *Plant Physiol.* 48: 193-196.

THOMAS, M. D., 1965. 1. Photosynthesis (carbon assimilation): environment and metabolic relationships. *In* F. C. Steward: *Plant Physiology* IV A: 9-202.

TOLBERT, N. E., 1971. Microbodies – peroxisomes and glyoxysomes. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 22: 45-74.

TREGUNNA, E. B., KROTKOV, G. & NELSON, C. D., 1966. Effect of oxygen on the rate of photorespiration in detached tobacco leaves. *Physiol. Plant.* 19: 723-733.

WHITTINGHAM, C. P., BERMINGHAM, M. & HILLER, R. G., 1963. The photometabolism of glucose in *Chlorella. Z. Naturforsch.* 18 b: 701-706.

ZELITCH, I., 1958. The role of glycolic acid oxidase in the respiration of leaves. *J. Biol. Chem.* 233: 1299-1303.

— 1966. Increased rate of net photosynthetic acrbon dioxide uptake caused by the inhibition of glycolate oxidase. *Plant Physiol.* 41: 1623-1631.

Blyttia bd. 30, h. 4, 1972

Alger fra noen innsjøer i Nordmarka ved Oslo

ALGAE FROM SOME LAKES IN NORDMARKA NEAR OSLO, SE NORWAY

Av

PÅL BRETTUM[1]

Innledning

Norsk institutt for vannforskning har i løpet av 1971 utført undersøkelser i en rekke innsjøer i Nordmarka, i tilknytning til Maridalsvannets nedbørfelt. Undersøkelsene har i alt vesentlig lagt vekt på de kjemiske og fysiske faktorer. Den 14. og 15. juli 1971 ble det imidlertid samlet inn planktonhåvtrekk fra ialt 14 innsjøer i Maridalsvannets nedbørfelt, eller tilknyttet dette gjennom overføringstunneler for vann (fig. 1). Håvtrekkene er studert bare med henblikk på algesammensetningen, og resultatene er ført opp i tabell II.

Enkelte undersøkelser er tidligere utført på algesammensetningen i innsjøer i Nordmarka (Holmboe 1900, Wille 1901, Huitfeldt-Kaas 1906, Strøm 1921, Jørgensen 1952 og Trovik 1953), men bare en av innsjøene, Øyungen (Wille 1901), er felles med innsjøene som denne undersøkelse omfatter. Disse tidligere algeundersøkelsene legger all vekt på den kvalitative sammensetning alene. Unntatt er undersøkelsene utført av Trovik (1953) som omfatter studier av såvel den kvantitative som den kvalitative algesammensetning til ulike årstider i Sognsvatn.

To interne rapporter om undersøkelser av algesammensetningen i Maridalsvatn (kvalitativ og kvantitativ) finnes på Norsk institutt for vannforskning.

De undersøkte innsjøene og deres omgivelser

Alle de undersøkte innsjøene ligger i Nordmarka ved Oslo, mellom 60° 0' og 60° 15' nordlig bredde og 10° 30' og 10° 50' østlig lengde.

Geologisk sett består området av syeniter og granitter, og det er vesentlig dekket av granskog (*Picea abies*). Innsjøene ligger mellom 526 (Ølja) og 258 (Skjærsjøen) meter over havet, og overflatearealene dekker fra 2,97 (Gjerdingen) til 0,05 km^2 (Søndre Movatn).

[1] Norsk institutt for vannforskning, Postboks 260, Blindern, Oslo 3

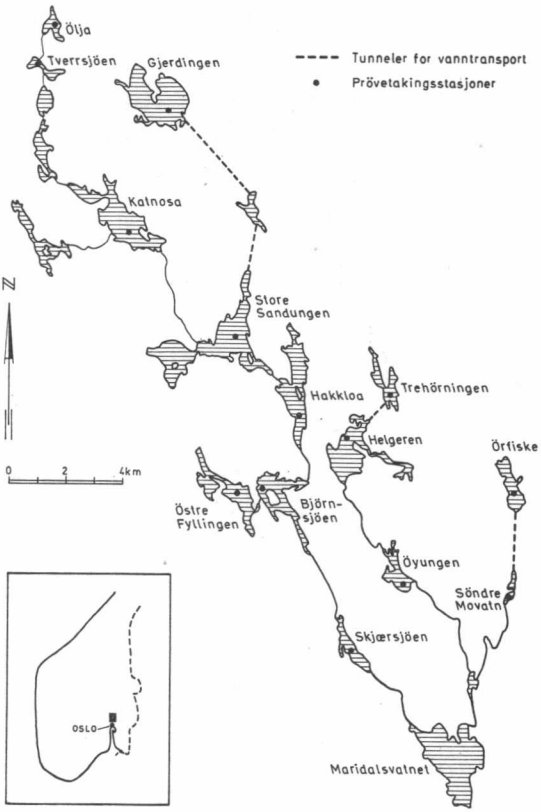

Fig. 1. Beliggenheten av de undersøkte innsjøene.
Situation of the investigated lakes.

Største dyp varierer mellom 60 m (Gjerdingen) og 10 m (Ølja). Som det fremgår av tabell I er innsjøene svært like med hensyn til de kjemiske og fysiske faktorer. Den spesifikke ledningsevne varierte mellom 28,5 (Søndre Movatn) og 17,5 (Tverrsjøen) μS/cm 20°C, pH mellom 6,83 (Øyungen) og 5,95 (Ørefiske).

Fargen, målt som mg Pt/l varierte mellom 30 (Skjærsjøen) og 11 (Gjerdingen, Helgeren og Øyungen), og turbiditeten, målt som mg SiO_2/l, mellom 1,50 (Skjærsjøen) og 0,50 (Helgeren, Katnosa). Secchi-skivemålingene viste sikte dyp mellom 10,0 m (Øyungen) og 3,6 m (Skjærsjøen).

Innsjø	Siktedyp i m	Temp. °C	pH	Spes.ledn.-evne µS/cm,20°C	O_2 %	O_2 mg/l	Farge mg Pt/l	Perm.-tall mg O/l	Turbiditet mg SiO_2/l	mg/l Cl	SO_4	Ca	Mg	K	Na	Si	µg/l PO_4-P	Tot.P	NO_3	Tot.N	Fe	Mn
ØLJA	4,5	16,90	6,35	17,8	90,2	8,5	19	4,1	0,85	0,8	5,1	1,70	0,37	0,36	0,80	1,7	2	5	10	155	50	35
TVERRSJØEN	4,8	16,60	6,36	17,5	93,5	8,3	22	4,0	0,90	0,8	4,1	1,60	0,40	0,40	0,85	1,8	2	5	10	160	110	40
KATNOSA	7,2	18,35	6,56	20,5	90,6	8,3	14	3,1	0,50	0,8	4,1	2,00	0,42	0,34	0,94	2,7	2	3	30	165	40	17
GJERDINGEN	7,1	18,30	6,73	21,5	96,7	8,9	11	2,4	0,70	0,9	3,1	2,10	0,49	0,39	0,94	2,3	2	3	50	210	20	10
STORE SANDUNGEN	7,0	18,25	6,65	21,5	92,8	8,5	17	3,2	0,80	1,2	4,5	2,30	0,43	0,36	1,13	2,4	2	4	60	225	30	20
HAKKLOA	8,8	18,25	6,57	23,0	94,0	8,6	15	3,2	0,70	1,0	4,5	2,40	0,43	0,35	1,23	2,6	2	3	85	240	30	15
ØSTRE FYLLINGEN	4,2	18,40	6,00	24,5	91,3	8,4	25	4,1	1,00	1,2	7,3	2,30	0,42	0,44	1,30	2,8	2	4	120	290	50	70
BJØRNSJØEN	4,7	17,20	6,43	22,5	93,5	8,6	26	3,2	1,30	1,2	4,5	2,20	0,43	0,37	1,02	2,7	2	4	85	230	40	25
SKJERSJØEN	3,6	18,10	6,45	23,0	92,4	8,5	30	2,9	1,50	1,0	4,8	2,30	0,42	0,38	1,08	2,4	2	5	90	235	140	75
TREHØRNINGEN	4,6	18,85	5,96	18,5	93,3	8,4	21	2,5	0,95	1,0	5,6	1,20	0,31	0,37	1,13	1,7	2	4	10	205	60	165
HELGEREN	8,2	18,55	6,62	24,8	93,0	8,5	11	2,3	0,50	1,2	7,2	2,70	0,41	0,41	0,99	2,6	2	3	150	315	20	45
ØYUNGEN	10,0	18,80	6,83	27,0	93,8	8,6	11	2,3	1,00	1,2	5,0	2,90	0,43	0,41	1,11	2,1	2	6	85	195	85	10
ØRFISKE	5,5	18,20	5,95	26,0	90,6	8,3	21,5	2,9	1,30	1,2	5,7	2,10	0,38	0,42	1,10	3,3	2	3	165	300	220	100
SØNDRE MOVATN	5,3	16,30	6,25	28,5	90,3	8,6	16	3,3	0,70	1,4	6,5	2,70	0,47	0,47	1,34	3,6	2	7	260	345	80	45

Tabell I. Noen fysiske og kjemiske data fra innsjøene i undersøkelsesperioden. Alle observasjoner fra 1 m dyp.

Some physical and chemical data from the lakes in the investigation period. All observations from a depth of 1 m.

Verdiene av farge, permanganattall og turbiditet indikerer en viss inflytelse på vannet av humusstoffer i alle de undersøkte innsjøene. Det er her snakk om vanntyper av oligo-humøs karakter.

Algesammensetningen

Til innsamling av håvtrekksprøvene ble benyttet håver der duken hadde maskevidde på 25 μ. De fleste små nannoplanktoniske artene kom følgelig ikke med i prøvene. Slike arter er i denne vanntypen oftest små chrysomonader og enkeltcellete grønnalger. Disse opptrer som regel i et stort antall, men på grunn av størrelsen har de oftest liten betydning i den totale algebiomasse om sommeren. Den relative mengde av hver art i prøvene er vurdert ut fra følgende skala:

5 – dominerende
4 – hyppig
3 – vanlig
2 – sparsom
1 – sjelden
+ – forekommer

(Dette bygger på systemet brukt av Strøm 1926).

Ut fra tabell II ser en at håvtrekkplanktonet hovedsakelig består av koloni-dannende grønnalger som *Botryoccoccus braunii, Gloeococcus (=Sphaerocystis) schroeteri* og *Crucigenia rectangularis,* blågrønnalger som *Anabaena flos-aquae, Chroococcus* cf. *minutus* og *Coelosphaerium* spp. og en art innen klassen *Chrysophyceae; Stichogloea doederleinii.* Alle disse artene var av kvantitativ betydning i de undersøkte innsjøene i Nordmarka i juli.

Ved siden av dette hadde alle innsjøene en artsrik flora av desmidiaceer og diatomeer. Diatomearter som *Frustulia rhomboides, Navicula* spp., *Tabellaria flocculosa* og *Tabellaria fenestrata* var vanlige over alt.

I to av innsjøene, Trehørningen og Ørefiske, ble det funnet enkelte individer av diatome-slekten *Stenopterobia* foruten typiske individer av *S. intermedia.* Disse har i tabell II fått betegnelsen *Stenopterobia* sp. Individene stemte i skallenes finstruktur overens med *S. intermedia,* så langt det var mulig å fastslå dette, men de hadde, sett fra valva, en langsgående bølgeform (fig. 2b). *S. intermedia* i typisk form har ikke dette (fig. 2 a), og det er mulig at det dreier seg om en ikke tidligere beskrevet variant eller form av *S. intermedia.* Det kreves nærmere studier for å få fastslått dette.

Tabell II. Liste over de funne algearter.
List of the algae species.

Art \ Innsjø	Ølja	Tverrsjøen	Katnosa	Gjerdingen	Store Sandungen	Hakkloa	Østre Fyllingen	Bjørnsjøen	Skjersjøen	Trehørningen	Helgern	Øyungen	Ørfiske	Søndre Movatn
CYANOPHYCEAE														
Anabaena flos-aquae(Lyng.) Bréb.	3	2	1	+	4	2	+					+	1	
Anabaena sp.	1													
Aphanocapsa elachista W. et G.S.West			1											
Aphanothece sp.													+	
Chroococcus cf. minutus (Kütz.) Näg.		1	3	+	2	1	2	2	2	+	+	+	3	+
Chroococcus turgidus (Kütz.) Näg.														1
Coelosphaerium kuetzingianum Näg.	1	+			1	+		+	1		+	+	2	
Coelosphaerium naegelianum Ung.				+									2	
Gomphosphaeria aponina Kütz.			+								+			
Gomphosphaeria lacustris Chod.													+	+
Merismopedia glauca (Ehrnb.) Näg.													+	
Merismopedia sp.						+			+	+	+			+
Merismopedia tenuissima Lemm.	+	1	+		+	+				+	+			+
Microcystis elabens (Menegh.) Kütz.					+	+								
Microcystis sp.									+					
Oscillatoria borneti Zukal.									+					
Pseudanabaena sp.							+							+
EUCHLOROPHYCEAE														
Ankistrodesmus falcatus var. acicularis (A.Br.) G.S. West		1	+	1	+	1	+	3	1		3	2		+
Botryococcus braunii Kütz	2		1	3	3	4	2	3	2	2	2		2	1
Chlamydomonans spp.	2	1	+						+		+			
Coelastrum microporum Näg.				2				+	+		+			
Crucigenia rectangularis (Näg.) Gay		2	3	3	2	2	+	+	+		3	4	1	
Elakatothrix gelatinosa Wille	+	2		+				1	3		1			
Eudorina elegans Ehrnb.									1					+
Gloeococcus schroeteri (Chod.) Lemm.	4	4	4	4	4	4	2	4	2	1	4	4	2	3
Gloeocystis ampla Kütz.										2	1			
Gloeocystis gigas Lagerh.	1		+	+	+	+		1	+					
Gloeocystis planctonica (W. et G.S. West) Lemm.	2	2				+					+			

Tabell II, forts.

Art / Innsjø	Øljа	Tverrsjøen	Katnosa	Gjerdingen	Store Sandungen	Hakkloa	Østre Fyllingen	Bjørnsjøen	Skjersjøen	Trehørningen	Helgeren	Øyungen	Ørfiske	Søndre Movatn
Gloeocystis rupestris (Lyng.) Rabenh.	+										+			
Gloeocystis sp.		+		+									+	
Oocystis lacustris Chod.			+		+	1		2	+		+			
Oocystis rhomboidea Fott		+		+										+
Oocystis sp.		+	+			+								
Pediastrum boryanum (Turp.) Menegh.					+									
Quadrigula closterioides (Bohl.) Printz								1						
Quadrigula pfitzeri (Schroed.) Printz	+			+		+					1		+	
Scenedesmus armatus (Chod.) G.M. Smith														+
Scenedesmus sp.														+
DESMIDIACEAE														
Closterium setaceum Ehrnb.						+		+						
Closterium sp.				+		+			+					
Cosmarium depressum var. planctonicum Rev.			+											
Cosmarium margaritiferum Menegh.				+		+								1
Cosmarium ornatum Ralfs			+	+		+	+				+			+
Cosmarium phaseolus Bréb.			+	+			+		+				+	+
Cosmarium pyramidatum Lund.														+
Cosmarium quinarium Lund.		+												
Cosmarium reniforme (Rolfs) Arch.										+				
Cosmarium subcostatum Nordst.			+	+	+									
Cosmarium subspeciosum Nordst.													+	
Cosmarium subtumidum Nordst.		+												
Euastrum ansatum Ralfs					+									+
Euastrum bidentatum Naeg.						+			+		+			+
Euastrum denticulatum (Kirchn.) Gay	+						+							+
Euastrum didelta (Turp.) Ralfs													+	
Euastrum pectinatum Bréb.														+
Gonatozygon brebissonii De Bary											+			
Gymnozyga moniliformis Ehrnb.							+		+	+				

Tabell II, forts.

Art \ Innsjø	Øija	Tverrsjøen	Katnosa	Gjerdingen	Store Sandungen	Hakkloa	Østre Fyllingen	Bjørnsjøen	Skjersjøen	Trehørningen	Helgeren	Øyungen	Ørfiske	Søndre Movatn
Hyalotheca mucosa (Dillw.) Ehrnb.				+										+
Penium sp.			+				+			+	+			
Pleurotaenium ehrenbergii (Breb.) De Bary										+				
Spondylosium planum (Walle) W. et G.S. West														+
Staurastrum anatinum Cooke et Wills	+			+							+			
Staurastrum arachne var. arachnoides W. et G.S. West													+	
Staurastrum gracile Ralfs							+				+			
Staurastrum gracile var. nanum Wille							+							+
Staurastrum lapponicum (Schmidle) Grenbl.			+				+							+
Staurastrum lunatum var. planctonicum W. et G.S. West								+	+					
Staurastrum ophiura Lund.												+		
Staurastrum oxyacanthum Arch.										+				
Staurastrum paradoxum Meyen	+					+				+	+		+	
Staurastrum teliferum Ralfs	+													+
Staurastrum vestitum Ralfs				+						+				
Staurodesmus aristiferus (Ralfs) Thom.														+
Staurodesmus dejectus (Bréb.)Teiling														
Staurodesmus extensus (Anders.) Teiling	+								+					+
Staurodesmus indentatus (West) Teiling			2	+	1	+		+	+					
Staurodesmus megacanthus (Lund.) Thumm.		+												
Staurodesmus pachyrhynchus (Nordst.) Teiling														+
Tetmemorus granulatus (Bréb.) Ralfs				+					+				+	+
Xanthidium antilopacum (Bréb.) Kütz.				+										1

Tabell II, forts.

Art \ Innsjø	Ølja	Tverrsjøen	Katnosa	Gjerdingen	Store Sandungen	Hakkloa	Østre Fyllingen	Bjørnsjøen	Skjersjøen	Trehørningen	Helgeren	Øyungen	Ørfiske	Søndre Movatn
BACILLARIOPHYCEAE														
Achnanthes microcephala Kütz.	+		+								+			
Actinella punctata Lewis							+			3	+		+	
Ceratoneis arcus Kütz									+					
Cocconeis sp.	+													
Cyclotella kuetzingiana Thwait.			2	+										
Cymbella affinis Kütz.														+
Cymbella amphicephala Näg.			+											
Cymbella hybrida Grun.									+					
Cymbella sp.									+					
Cymbella tumidula Grun.										+				
Cymbella turgida (Greg.) Cleve													+	
Cymbella ventricosa Kütz.									+					
Diploneis elliptica (Kütz.) Cleve														+
Eunotia arcus Ehrnb.			+											
Eunotia pectinalis (Kütz.) Rabnh.							+		+				+	+
Eunotia robusta var. diadema (Ehrenb.) Ralfs	+		+							+			1	
Eunotia sp.													+	
Fragilaria crotonensis (Edw.) Kitt.	+											+		
Fragilaria sp.	+		+			+			+					
Frustulia rhomboides (Ehrnb.) De Toni	+			+		+	+		+	3	1		1	
Frustulia rhomboides var. saxonica (Rabnh.) De Toni	+					+				2		+		
Gomphonema acuminatum var. coronatum (Ehrnb.) W. Smith											+			
Gomphonema constrictum Ehrnb.									+					
Melosira distans (Ehrnb.) Kütz.				2					+		+			
Melosira distans var. alpigena Grün.			1		+	+		+						
Navicula dicephala (Ehrnb.) W. Smith							+		+	+		+	+	
Navicula spp.	+		+		+	+	+		+	+	+		+	+

Tabell II, forts.

Art \ Innsjø	Øija	Tverrsjøen	Katnosa	Gjerdingen	Store Sandungen	Hakkloa	Østre Fyllingen	Bjørnsjøen	Skjersjøen	Trehørningen	Helgeren	Øyungen	Ørfiske	Søndre Nøvatn
Nitzschina sp.				+					+					
Pinnularia interrupta W. Smith											+			
Pinnularia major (Kütz.) Cleve				+	+		+							1
Pinnularia sp.							+		+					+
Pinnularia viridis (Nitz.) Ehrnb.									+	+	+			
Pinnularia viridis var. sudetica (Hilse) Hust.													+	
Stauroneis anceps Ehrnb.				+					+	+				
Stenopterobia intermedia (Lewis) Van Heurck							+			1	+		1	
Stenopterobia sp.										+			+	
Surirella linearis W. Smith									+	+			+	
Synedra acus var. angustissima Grün.	+													
Synedra nana Meist.								+	+					
Synedra ulna (Nitz.) Ehrnb.	+		+	+			+		+					
Tabellaria fenestrata (Lyng.) Kütz.				+			+	+	+	+	+		+	+
Tabellaria flocculosa (Roth) Kütz.		+	1	1		+	+	+	+			+	1	+
CHRYSOPHYCEAE														
Bitrichia chodati (Rev.) Chod.		+												
Dinobryon bavaricum Imh.									+					+
Dinobryon cylindricum Imh.													1	3
Dinobryon divergens Imh.						1		+	4					
Dinobryon suecicum Lemm.						+								
Mallomonas acaroides Perty.											+			
Mallomonas sp.											+			
Stichogloea doederleinii (Schmid.) Wille		3	3	2	2	2		1	2			2	2	
DINOPHYCEAE														
Ceratium cornutum (Ehrnb.) Clap. et Lachm.							+		+					+
Peridinium inconspicuum Lemm.		+	+	+					+	+	+			+
Peridinium sp.									+					
Peridinium willei Huitf.-Kaas						+	+		1				+	

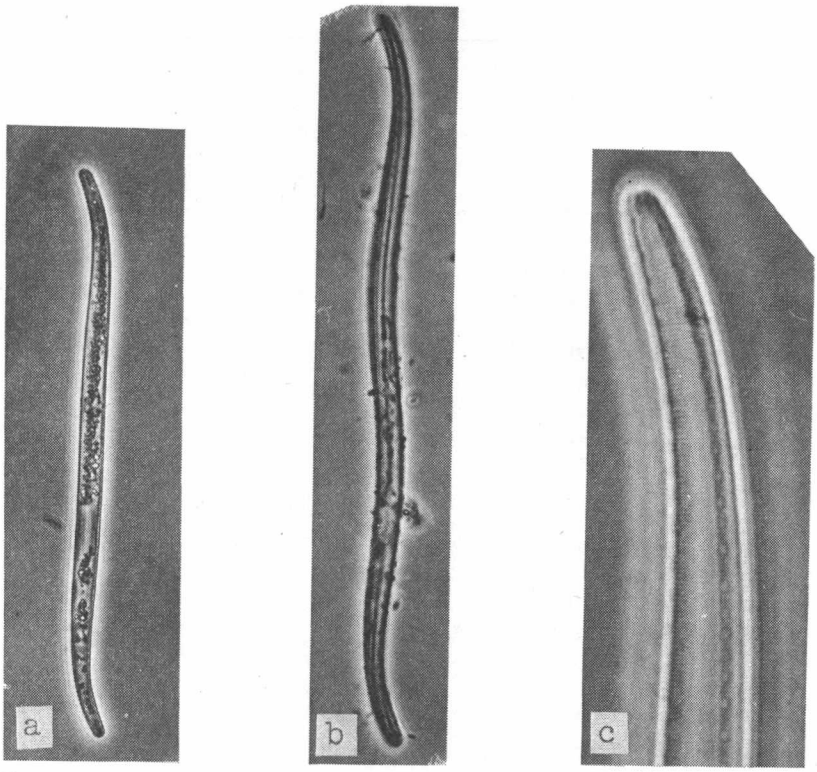

Fig. 2. a. *Stenopterobia intermedia,* typisk form. Stenopterobia intermedia, *typical form.* b. Den antatt nye form eller variant av *Stenpterobia intermedia. The probable new form or variety of* Stenopterobia intermedia. c. Detalj av valvas finstruktur. *Detail of the fine structure of the valve.*

SUMMARY

Connected with investigations of lakes in the catchment area of Lake Maridalsvatn, the water reservoir of Oslo, some net samples of algae were collected from the different lakes. These net samples were examined, and the results listed together with some physical and chemical data from the same period.

In the net samples from two of the lakes, a possible new form or variant of the diatom *Stenopterobia intermedia* (Lewis) Van Heurck was found. It is called *Stenopterobia* sp. in the list. Further investigations are needed to establish if it really is a new form or variety of *Stenopterobia intermedia.*

Litteratur

HOLMBOE, J., 1900. Undersøgelser over norske ferskvandsdiatomeer. I. Diatomeer fra indsjøer i det sydlige Norge. *Arch. Math. Naturv.* 21: 1-71.

HUITFELDT-KAAS, H., 1906. *Planktonundersøgelser i norske vande.* Christiania 1906: 199 pp.

JØRGENSEN, E. G., 1952. The diatom *Tabellaria binalis* and *Actinella punctata* in South-Norway. *Nytt Mag. Bot.* 1: 125-127.

STRØM, K. M., 1921. The Phytoplankton of some Norwegian Lakes. *Skr. norske Vidensk. Akad. Oslo I Mat.-Nat. Kl.* 1921, 4: 51 pp.

— 1926. *Norwegian Mountain Alga.* An account of the biology, ecology and distribution of the alga and pelagic invertebrates in the region surrounding the mountain crossing of the Bergen railway. *Skr. norske Vidensk. Akad. Oslo I. Mat.-Nat. Kl.* 1926, 6: 260 pp.

TROVIK, S., 1953. *Fytoplanktonundersøkelser i Sognsvann.* Upublisert hovedfagsoppgave fra Bot. inst., Universitetet i Oslo.

WILLE, N., 1901. Algologische Notizen VIII. *Nyt Mag. Naturv.* 39: 1-22.

Blyttia bd. 30, h. 4, 1972

Consolida (DC.) S. F. Gray og Delphinium L. s.str. i Norge

CONSOLIDA (DC.) S. F. GRAY AND DELPHINIUM L. S.STR. IN NORWAY

Av

JOAR T. HOVDA[1]

Høsten 1971 reviderte jeg materialet av *Consolida regalis* S. F. Gray (*Delphinium consolida* L.) samlet i Oslo og belagt i herbariet ved Botanisk museum, Oslo. Dette var den eneste arten innen *Delphinium* L. s.l. (*Consolida* S. F. Gray og *Delphinium* L. s.str.) som en kjente fra Oslo. Materialet viste seg å inneholde 2 taxa til: *C. ambigua* (L.) P. W. Ball & Heywood og *C. orientalis* (Gay) Schrödinger. Våren 1972 fikk jeg lånt inn alt norsk materiale av *Delphinium* L. og *Consolida* (DC.) S. F. Gray fra herbariene ved de botaniske museene i Bergen, Tromsø og Trondheim. Sammen med det norske materialet fra herbariet i Oslo, bestod dette materialet av 6 taxa:

Korrekt navn:	Synonym:
1. *Consolida ambigua* (L.) P. W. Ball & Heywood, Feddes Repert. 66: 151 (1922)	*Delphinium ajacis* L. em. J. Gay; *D. ambiguum* L.; *D. gayanum* Wilm.
2. *C. orientalis* (Gay) Schrödinger, Abhand. Zool. – Bot. Ges. Wien 4(5): 25 (1909) subsp. *orientalis*	*D. orientale* J. Gay; *D. hispanicum* Wk.
3. *C. regalis* S. F. Gray, Nat. Arr. Britt Pl. 2: 711 (1821) subsp. *regalis*	*D. consolida* L.
4. *D. elatum* L., Sp. Pl. 531 (1753) subsp. *elatum*	*D. intermedium* Aiton; *D. alpinum* Waldst. & Kit.; *D. tirolense* Kerner

[1] Botanisk hage, Universitetet i Oslo

5. *D. elatum* L. subsp. *austriacum*. Pawl, Fragm. Fl. Geobot. 9: 434 (1963)

6. *D. fissum* Waldst. & Kit., Pl. Rar. Hung. 1: 83 (1802) — *D. leiocarpum* Huth; *D. pallasii* Nevski; *D. hybridum* Septh.

Jeg følger her inndelingen i Flora Europaea bd. 1 (1964), der *Delphinium* L. s.l. er delt i 2 slekter: *Consolida* og *Delphinium* s. str.; denne delingen bygger på klare morfologiske skillekarakterer mellom de 2 slektene:

Skillekarakter	*Consolida*	*Deplhinium* s.str.
Antall kronblad	2 sammenvokste	4 frie
Antall støvbærer-kranser	5	8
Antall belgkapsler	1	3

I norske floraer har artene innen disse to slektene vært slått sammen til én: *D. consolida (C. regalis* subsp. *regalis),* Blytt (1876 s. 947 og s. 1288 samt 1906 s. 337), Nordhagen (1940 s. 210) og Lid (1963 s. 315). Sundfær (1923 s. 104) har erstattet *D. consolida (C. regalis* subsp. *regalis)* med *D. ajacis (C. ambigua),* men da beskrivelsen hans av denne arten stemmer like godt for begge taxa, må vel *D. ajacis* her betraktes som synonym for *D. consolida.*

For å bøte på mangelen av norsk bestemmelseslitteratur for de norske taxa av slektene, har jeg satt sammen nedenstående nøkkel. Denne bygger på Huth (1895), Hegi (1909-12), Soó (1922), Hylander (1945), Hermann (1956), Fournier (1961), Weimarck (1963), Pawlowski (1963 og 1964), Chater (1964), Munz (1968a og b samt 1967-68) samt mine egne observasjoner.

A 5 kronbladliknende begerblad. 4 kronblad i 2 ulike par, det øvre paret er omdannet til 2 frie nektarier som delvis er skjult inne i den store begerbladsporen, det nedre paret har bare en utstående plate. 3 frie fruktblad som blir til 3 belgkapsler; foredlede hageformer kan ha flere fruktblad. Ett- eller flerårige arter. ..... *Delphinium* s.str. (Fig. 1)

B Bladstilken er lang, basis omfatter mere enn halve stengelen. Bladplata er håndelt helt inn, i 2 mm breie bladavsnitt. Planta er glatt til sterkt håret. Stengelknoller. ..... *D. fissum*

BB Bladstilkbasis ikke stengelomfattende. Bladplata håndelt 2/3–5/6 inn, med mere enn 1 cm breie bladavsnitt. Planta er glatt til sterkt håret. Stengelknoller mangler. ..... *D. elatum*

C De 2 utstående kronblada er brunfiolette. .... *D. elatum* subsp. *elatum*

CC De 2 utstående kronblada har samme farge som begerblada, eller svakt gulfargete. ..... *D. elatum* subsp. *austriacum*

AA 5 kronbladliknende begerblad, 2 kronblad som er omdannet til et sammenvokst nektarium, den bakre delen av nektariet er gjemt inne i begerbladsporen. 1 fruktblad som blir til en belgkapsel; foredlede hageformer kan ha flere fruktblad. Ettårige. ..... *Consolida* (Fig. 2 og 3)

D Fruktblada er glatte. Øvre del av stengelen oftest med tiltrykte hår. Kjertelhår er sjeldne, bare på begerblad og blomsterstilk, og da sammen med vanlige hår. Begerbladsporen 7 mm eller mere. .... *C. regalis* subsp. *regalis* (Fig. 2 og 3.1)

DD Fruktblada er hårete, ofte og med kjertelhår. Øvre del av stengel og blomsterstand med vanlige hår og oftest kjertelhår.

E Fruktblad med tiltrykte hår og kjertelhår, gradvis avsmalnende mot toppen, til en 2–3 mm lang opprett eller noe bakoverbøyd griffel. Øvre del av stengelen og blomsterstilken har en blanding av tiltrykte hår og kjertelhår. Begerbladsporen er mere enn 12 mm lang. ..... *C. ambigua* (Fig. 3.2)

EE Fruktblad med grove, rette delvis utstående, nesten piggformete hår og kjertelhår, jevntykt, brått sammensnørt under den 1 mm lange ofte framoverbøyde griffelen. Øvre del av stengelen og blomsterstilkene har rette, utstående hår og kjertelhår. Begerbladsporen er kortere enn 10 mm. .... *C. orientalis* subsp. *orientalis* (Fig. 3.3)

Iwar Beckman (1928) utførte i første halvdel av 1920-tallet krysningsforsøk mellom de 3 taxa av *Consolida* som er tatt med i denne

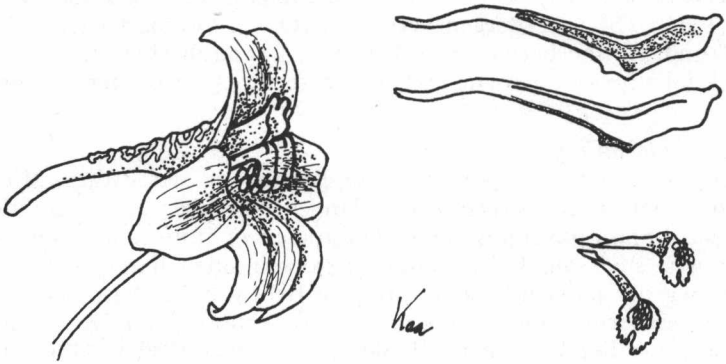

Fig. 1. Blomst av *Delphinium elatum* subsp. *elatum*. Til høyre nektariene. *Flower of* D. elatum *subsp.* elatum. *To the right the nectaries.* Tegnet av Kari Aasgaard.

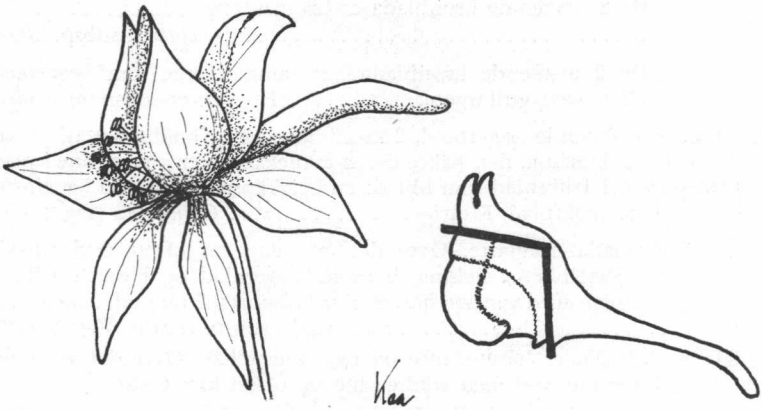

Fig. 2. Blomst av *Consolida regalis* subsp. *regalis*. Til høyre nektariet, delvis gjennomskåret.
Flower of C. regalis *subsp.* regalis. *To the right the nectarium, partly cut away*. Tegnet etter original av Kari Aasgaard.

nøkkelen. Tilsammen 2250 krysspollinerte blomster fordelt på de 3 taxa, ga ingen hybridplanter.

Jeg har ikke funnet noe litteratur om tilsvarende krysningsforsøk innen *Delphinium* s.str.

Om de ulike artene

Herbariebetegnelsene er i overensstemmelse med Lanjouw & Stafleu (1964): (BG) = Bergensherbariet, (O) = Osloherbariet, (TRH) = Trondheimsherbariet og (TROM) = Tromsøherbariet.

Bak lokalitetsangivelsene er UTM-systemets koordinater ført opp.

Consolida ambigua

Verdensutbredelse: Spontan i SØ.-Europa og det østlige Middelhavsområdet. Ergasiophygophyt i lange tider over store områder i Europa. Ergasiophygophyt er et taxon som er innført av mennesker til et nytt sted som kulturplante, men som siden har spredt seg og klarer seg der på egenhånd (Schreuder 1969 s. 231). Denne arten har særlig vært brukt som hageplante. Mot slutten av forrige århundre var den forvillet fra hager i Tyskland (Hellwig 1886 s. 347). Tidlig i dette århundret begynte den å spre seg på åkrene i Tyskland (Thellung 1915 s. 62). I Nord-Amerika skriver Ewan (1945 s. 202) at den er spredt på vegkanter og kulturmark noen få steder.

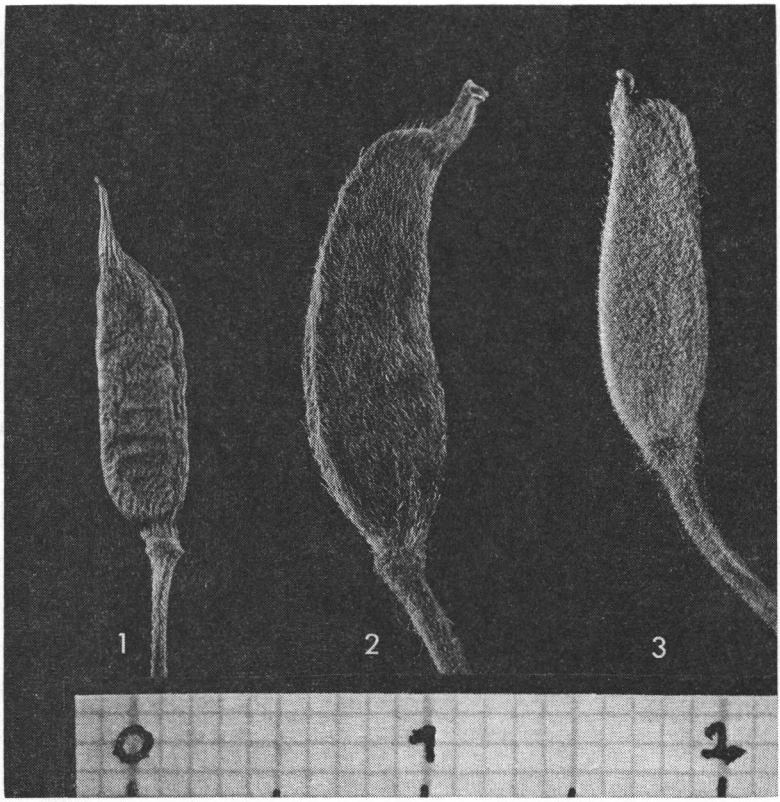

Fig. 3. Belgkapsler av *Consolida:* 3.1 *C. regalis* subsp. *regalis;* 3.2 *C. ambigua;* 3.3 *C. orientalis* subsp. *orientalis. Folicles of* Consolida. Skalaen 2 cm. *The scale 2 cm.*

Utbredelsen i Norge:

Oslo: Kristiania (NM 94), 1840, Th. Meinich (BG).
Sandanger (NM 9846), -/9 1882, N. Moe (BG) og (O).

Vestfold: Mellom Holmestrand og Sande (NM 70), 1880, Ove Dahl (O).

Sør-Trøndelag: Trondheim (NR 73), hist og her i hagene, Baade (1768 s. 395).

Disse funnene dreier seg nok om planter eller frø som er kommet ut fra hager. *C. ambigua* må derfor hos oss, som ellers utenfor dens spontane utbredelsesområde, betraktes som hageflyktning.

Consolida orientalis subsp. *orientalis*

Verdensutbredelse: Spontan fra Balkan og østover mot Himalaya, samt i Spania og Portugal (Chater 1964 s. 216). I Nord-Afrika og resten av Europa regnes den som adventiv. Nordover i Europa spredte den seg på 1840-80 tallet via Ungarn og Østerrike til Tyskland (Soó 1922 s. 237). Før første verdenskrig var den allerede spredt dels som kornadventiv, dels som hageflyktning i Tyskland (Hegi 1909-12 s. 486). Ewan (op. cit. s. 204) sier at den bare er funnet noen få ganger i Nord-Amerika, og da som hageflyktning.

Utbredelsen i Norge:

Østfold: Fredrikstad hd., Øren (PL 1262), 20/7 1904, Hartvig Johnsen (O).

Oslo: Thorshaug (NM 9945): 9/7 1920, A. Landmark (O), og 11/7 1920, Arne Magnus (O).

Storo Gartneri (NM 9946), 17/9 1928, Jens Holmboe et Johannes Lid (O) og (TROM).

Ladegårdsø (NM 94), 1873, N. Bryhn (TROM).

Telemark: Skien hd., Siloen søndenfor Skien (NL 6235), 2/7 1912, A. Landmark (O).

Sogn og Fjordane: Sogndal hd., Leitet, ca. 250 m nord for Sogndalsfjøra sentr., (LN 9891), ein plante i potetåker, -/9 1964, Lidvald Klakegg (BG), publisert av Danielsen (1970 s. 215).

Sør-Trøndelag: Skaun hd., Buvik, Pienes mølle (NR 5821), 18/8 1937, R. Tambs Lyche, publisert av Tambs Lyche (1938 s. 10); 1938, publisert av Tambs Lyche (1939 s. 38 og 39); 17/8 1953, 18/8 1954, 16/8 1955 og 30/8 1957, Einar Fondal (TRH).

Om de enkelte lokalitetene:

Øra ved Fredrikstad var en typisk ballastlokalitet, det var den ballasthavna i landet som mottok flest vektenheter ballast fra 1866 til 1927 (Ouren 1971 s. 74).

Torshov (Thorshaug) var den gamle avfallsplassen til Bjølsen valsemølle (Holmboe 1941 s. 16). Den var derfor jevnlig besøkt av botanikere, særlig amatører, fram til ca. 1930. I dag er stedet en del av Torshov-parken.

Storo gartneri er en annen av de mest besøkte adventivplantelokalitetene i Norge fram til annen verdenskrig. Gartneriet mottok mye avfall fra Bjølsen valsemølle (Jørgensen & Ouren 1969 s. 135). Lokaliteten er og kjent under betegnelser som: Storo, Storo ved Grefsen samt Gartneriet på Grefsen.

Ladegårdsø er et navn som har vært brukt om Bygdøy. Dette var tidligere et jord- og skogbruksområde, men i dag er det meste av skogen fortrengt av villabebyggelse.

Siloen sønnafor Skien hører til et mølleanlegg ved Skiensvassdraget mellom Porsgrunn og Skien. Også dette var en lokalitet som særlig amatørbotanikerene stadig besøkte mellom 1900 og 1925.

Pienes mølle i Buvik kalles og Buvik mølle. Her var det fram til ombygginger etter siste verdenskrig en rik lokalitet for adventivplanter.

Tabell I. De norske funn av *C. orientalis* subsp. *orientalis* fordelt på lokalitetstyper. *The Norwegian records of* C. orientalis *subsp.* orientalis *arranged after localities:* 1 = Ballastplanter, *Ballast plants,* 2 = Kornadventiver, *Cereal adventives,* 3 = Kornadventiver eller hageflyktninger, *Cereal adventives or garden escapers.*

Lokalitet, *location*	1	2	3
Øra, Fredrikstad	1904		
Torshov, Oslo		1920	
Storo gartneri, Oslo		1928	
Bygdøy, Oslo			1873
Siloen, sønnafor Skien		1912	
Leitet, Sogndal			1964
Pienes mølle, Skaun		1937, 38, 53–55, 57	

Consolida regalis subsp. *regalis*

Verdensutbredelse: I Europa, For-Asia, Kaukasus og Sibir er den vanlig i kornåkrer og på annen kulturmark (Soó 1922 s. 241). Til Finland er den bl. a. kommet med russisk korn; Lindberg (1903 s. 175 og 176) fant fullmodne frø av arten i havre som var importert fra Vologa og Syd-Russland, antagelig Tsjernigon-området i Ukraina. I Danmark var den vanlig i vintersæden fram til slutten av 1800-tallet (Jessen & Lind 1922-23 s. 282). Ewan (op. cit. s. 204) regner den ikke som noen egentlig adventivplante i Nord-Amerika.

Utbredelsen i Norge:

Østfold: Fredrikstad hd., Øren (PL 1262), -/7 1904, Hartvig Johnsen (O).

Hvaler hd., Spjærøy, Sand (PL 1051), 3/7 1936, H. Tambs-Lyche (BG).

Moss hd., Kambo jernbanestasjon (NL 9695), 11/8 1946, Kr. Andreassen (O).

Oslo: Kristiania (NM 94), 1880, Ove Dahl (O).

Prope Christianiam in agris (NM 94), 1827, Apotheker Møller (O).

Frydenberg, Aker (NM 9944), 16/8 1863, Chr. Sommerfelt (O), publisert av Blytt (1870 s. 94).

Ved Agerselven op imod Maridalen (NM 94), Moe, publisert av Blytt (1870 s. 94).

Bagaas brug, Gamle Aker (NM 9844), 8/9 1895, R. E. Fridtz No: 12109 (O).

Thorshaug (NM 9945), -/9 1915, A. Landmark (TROM) og 9/7 1920, A. Landmark (O).

Ugras i gartneri på Grefsen (NM 9946), 11/8 1932, A. Røstad (O).

Storo ved Grefsen (NM 9946), -/8 1934, J. Magnus (O).

Akershus: Frogn hd., Oskarsborg (NM 9016), 24/7 1946, Einar Schrøder (O).

Hedmark: Ringsaker hd., Valsigsveen i Furnæs (PN 1145), publisert av Rud (1884 s. 24).

Stange hd., Romedal, if. Bryhn, publisert av Blytt (1876 s. 1288 og 1906 s. 337).

Telemark: Skien hd., Ved Siloen søndenfor Skien (NL 6235), 18/7 1910; 2/7 og 9/8 1912, A. Landmark (O).

Aust-Agder: Lillesand hd., Fosbæk ved Lillesand på kunstig eng (MK 6355), 1887, Henrik Carlsen (O), publisert av Blytt (1892 s. 55 og 1906 s. 337).

Tvedestrand hd., Dyvåg, Risøen (NL 0801), -/7 1905 og -/8 1906, B. Lynge (BG) og (O), publisert av Lynge (1912 s. 74).

Vest-Agder: Kristiansand hd., Ved Kristiansands mølle (MK 3946), 16/8 1892, A. Røskeland (O).

Silokaia på Odderøya (MK 4144), 20/8 1959, Anders Wulff (O).

Bergen: Maaseskjæret (KN 9703), 1876 eller 77, I. Brunchorst (BG).

Hegernes mølle (KN 9603), 23/9 1920, Jens Holmboe (BG).

Sør-Trøndelag: Skaun hd., Penes mølle, Buvik (NR 5821), 1933 og 37, publisert av Tambs Lyche (1934 s. 8 og 1938 s. 10).

Trondheim: Hist og her i hagene, publisert av Baade (1768 s. 395).

Nord-Trøndelag: Frosta hd., Frosta prestegård (NR 8450), M. Jørstad (O).

Om de enkelte lokalitetene:

Øra, Torshov, Storo gartneri, Siloen sønnafor Skien og Pienes mølle er omtalt s. 204 og 205.

Sand på Spjærøy: her er det gardsbruk hvor det nok både har vært dyrket korn og holdt hageblomster. Med de moderne rensemetodene for korn må en vel kunne se bort fra at det dreier seg om et funn av en kornadventiv, men heller av en hageplante.

Kambo jernbanestasjon ligger nær siloen til Moss Aktiemølle; det er et sidespor fra stasjonen ned til siloanlegget.

Funnet ved Akerselva opp mot Maridalen bør være av en kornadventiv, da Blytt (1870 s. 94) sier at arten er meget sjelden og bare finnes i åkre.

Bagaas brug lå på vestsida av Akerselva, rett overfor Nedre Foss mølle.

Oskarsborg er ett av de gamle festningsanleggene i Oslofjorden. Utenfor festningen var det en del skuter som i gamle dager skjøt (losset) ballast før de gikk videre opp fjorden til Oslo.

Kalsigsveen i Furnes ligger i et område der det i lange tider har vært drevet korndyrking. Det var og vanlig med hager rundt beboelseshusa i dette strøket av landet.

Romedal er et tidligere herred i Hedmark. I et korrektureksemplar til Norges Flora bd. 3, har Axel Blytt skrevet «forvildet» ved lokaliteten.

På Fossbekk ved Lillesand lå det ei dampmølle, og Blytt sier (1892 s. 55) at funnet er gjort ved mølla.

Risøya ved Dypvåg var en gammel ballastlokalitet. Her lå det et verft med en av de største ballasthaugene på Sørlandet (Ouren 1971 s. 83). Lynge skriver (1912 s. 74) at plantene vokste på ballast, men holdt seg vanskelig. På en av etikettene står: ««Den er blitt borte der siden» B. Lynge 1932.»

Måseskjæret ved Bergen var et lyststed litt nordvest for Bergen by. Stedet har navn etter et skjær som ligger i sjøen rett utenfor. Rundt slike lyststeder var det vanlig med prydhager.

Frosta prestegard har sikkert og hatt et gammelt hageanlegg, men her er det og rike kornbygder. På etiketten står det skrevet «Forvildet?».

Delphinium elatum

Verdensutbredelse: Spontan fra Sentral-Europa østover gjennom Russland og Sibir (Pawlowski 1963 s. 433). Dette er et meget polymorft taxon. Som kulturplante har det vært brukt sida 1578 (Encke 1958 s. 635). Antall hageformer er svært stort, dette er vel grunnen til den store navneforvirringen omkring taxonet.

De norske kollektene fordeler seg på 2 underarter: subsp. *austriacum* og subsp. *elatum*.

D. elatum subsp. *austriacum*

Verdensutbredelse: Spontan bare i Østerrike (Pawlowski 1963 s. 434). Som prydplante er den antagelig kjent over store deler av verden.

Tabell II. De norske funn av *C. regalis* subsp. *regalis* fordelt på lokalitetstyper. *The Norwegian records of* C. regalis *subsp.* regalis *arranged after localities:* 1 = Ballastplanter, *Ballast plants,* 2 = Kornadventiver, *Cereal adventives,* 3 = Kornadventiv eller hageflyktning, *Cereal adventives or garden escapers,* 4 = Hageflyktning, *Garden escapers,* 5 = Lokalitetstype ukjent, *Type of locality unknown.*

Lokalitet, *location*	1	2	3	4	5
Øra, Fredrikstad	1904				
Sand, Hvaler				1936	
Kambo, jb. st., Moss		1946			
Kristiania					1880
Prope Christianiam		1827			
Frydenberg, Oslo		1863			
Akerselva, Oslo		Før 1870			
Bagaas brug, Oslo		1895			
Torshov, Oslo		1915 og 20			
Storo gartneri, Oslo		1932 og 34			
Oskarsborg, Frogn	1946				
Valsigsveen, Ringsaker			Før 1884		
Romedal, Stange				Før 1876	
Siloen sønnafor Skien		1910 og 12			
Fosbekk, Lillesand		1887			
Risøya, Tvedestrand	1905 og 06				
Kristiansand mølle			1892		
Oderrøya, Kristiansand			1959		
Måseskjæret, Bergen				1876/77	
Heggrenes mølle, Bergen		1920			
Pienes mølle, Skaun		1933 og 37			
Frosta pg. Frosta			u.å.		

Utbredelsen i Norge:

Hordaland: Odda hd., Odda ved Opo utanfor fabrikkgjerdet (LM 6462), -/8 1951, Karl Sivertzen (O), publisert av Lid (1952 s. 98).

Odda, ved elvekanten på «teig 2» og «14» (LM 6462), 20/7 1952, Karl Sivertzen (O).

D. elatum subsp. *elatum*

Verdensutbredelse: Spontan over hele utbredelsesområdet til hovedtaxonet (Pawlowski 1963 s. 433).

Utredelsen i Norge:

Hedmark: Vang hd., Ved Møistad, forvildet (PN 1842), -/7 1862, O. T. Kinck (O), publisert av Lid (1952 s. 98).

Vestfold: Våle hd., Veien n. f. Våle kirke (NL 7287), 8/7 1918, Joh. Dyring (BG).

Vest-Agder: Kristiansand (MK 44), 24/7 1920, H. Resvoll-Holmsen (O), publisert av Lid (1952 s. 98).

Sør-Trøndelag: Oppdal hd., Kongsvoll. Forvilla i eng (NQ 3108), publisert av Lid (1952 s. 98).

Røros hd., ved Sandhaugane, på avfallsplass (PQ 2141), 2/8 1941, Kristen Nygaard (O), også dette funnet er publisert av Lid (1952 s. 98).

Alle disse funnene bør vel regnes som hageflyktninger.

Delphinium fissum

Verdensutbredelse: Spontan i Sør-Europa østover til Sør-Ukraina og Kaukasus. Den er og brukt som hageplante.

Utbredelsen i Norge:

Hedmark: Vang hd., Ved Vangs kirkegård (forvillet) (PN 1642), 17/8 1892, G. Jynge (BG).

Dette er det eneste funnet som er kjent fra Norge. Den er nok her kommet ut fra kirkegarden som hageflyktning.

Oppsummering

Disse 5 artene tilhører adventivfloraen i Norge. De fleste funnene er hageflyktninger og kornadventiver.

Ved Pienes mølle er *C. orientalis* funnet i en periode før og etter annen verdenskrig, mens *C. regalis* bare er funnet i begynnelsen av denne perioden, nemlig 1933 og 1937. Om funnet fra 1933 skriver Tambs Lyche (1934 s. 8) at individene antagelig tilhørte *C. regalis,* men var for unge til sikker bestemmelse. Det samme gjelder funnet fra 1937 (Tambs Lyche 1938 s. 10). Enda bestemmelsen av begge disse funnene ifølge Tambs Lyche (op. cit.) skal være bekreftet av C. Blom i Göteborg, tror jeg dette må være feilbestemmelser av det unge materialet, og at det er planter av *C. orientalis* som her er funnet. Disse 2 funnene er imidlertid ikke belagt i noe offentlig norsk herbarium. Funnene av *C. orientalis* fra Pienes mølle må henge sammen med minst 2 ulike importer, før og etter annen verdenskrig. Hverken denne arten eller noen annen art innen *Delphinium* s.l. er med i Tambs Lyches liste over floraen ved Pienes mølle fra 1942, eller i Fondals tilsvarende liste fra 1951.

Funnene av *C. regalis* før 1880-tallet henger nok sammen med import av korn fra nord-europeiske havner, da arten synes å ha vært

vanlig som kornadventiv over store deler av Nord-Europa. Etter 1880-tallet begynte en større import av korn også fra Svartehavs-området (Jørgensen & Ouren 1969 s. 124). En må derfor regne med en viss import av frø herifra både av *C. orientalis* og av *C. regalis.*

Ingen av de 6 taxa som er med i denne oversikten synes å ha greid seg i lengre tid på noen norsk lokalitet, men er stadig avhengige av import av spiredyktige frø utenfra; de må derfor regnes som ephemerophyter i vår flora. Da vi med en viss sikkerhet kjenner første-funnene for 5 av taxaene her i landet, tilhører de neophytene i vår flora. *C. regalis* derimot har en slik utbredelse ellers i Nord-Europa, at en ikke kan se bort fra at taxonet har opptrådt i vår flora lengre tilbake enn det vi nå kjenner til. Den kan faktisk ha kommet til landet allerede i middelalderen. Inntil vi kjenner mere til artens historie i Norge bør den derfor betraktes som en archeophyt.

Etter innvandringsvegene fordeler funnene seg på 2 typer: Xenophyter og ergasiophygophyter. Xenophytene er de plantene som menneskene utilsiktet har ført inn i landet (Schreuder 1969 s. 231). Dette blir da ballastplantene og kornadventivene. Ergasiophygophytene er de plantene som menneskene har ført inn med vilje og som så har spredt seg utenfor de tiltenkte habitatene (Schreuder loc. cit.). Denne gruppen omfatter da hageflyktningene.

SUMMARY

The Norwegian floras, including the new ones, have treated the species of *Consolida* (DC.) S. F. Gray and *Delphinium* L. s.str. found in Norway as one species *C. regalis* subsp. *regalis (D. consolida).*

In 1972 a revision in the collections from Norway of the two mentioned genera in the Norwegian botanical museums was made. Six taxa were found: *C. ambigua* (L.) P. W. Ball & Heywood, *C. orientalis* (Gay) Schrödinger subsp. *orientalis, C. regalis* S. F. Gray subsp. *regalis, D. elatum* L. subsp. *austriacum* Pawl., *D. elatum* L. subsp. *elatum,* and *D. fissum* Waldst. & Kit. For these taxa quies are prepared.

All six taxa are adventive plants in the Norwegian flora. Except for probably *C. regalis,* they are neophytes in the flora. One part of the collections are xenophytes (ballast plants and cereal adventives), the other are ergasiophygophytes (garden escapers).

Litteratur

BECKMAN, I., 1928. Kreuzungsuntersuchungen an *Delphinium orientale*. *Hereditas* 11: 107-128.

BLYTT, A., 1870. *Christiania Omegns Phanerogamer og Bregner*. Christiania.

— 1876. *Norges Flora. Tredie Del.* Christiania.

— 1892. Nye bidrag til kundskaben om karplanternes udbredelse i Norge. *Chr. Vid. Selsk. Forh.* 1892 No. 3.

— 1906. *Haandbog i Norges flora*. Kristiania.

BAADE, P. D., 1768. Trondhiemske Have-Planter. *Kgl. Norske Vidensk. Selsk. Skr.* 4: 372-416.

CHATER, A. O., 1964. *Consolida* (DC.) S. F. Gray: In: *Flora Europaea* Vol. I, Cambridge.

DANIELSEN, A., 1970. Nye funn av norske karplanter (Bergen-Herbariet). *Blyttia* 28: 205-228.

ENCKE, F., 1958. *Pareys Blumengärtnerei. 2. Aufg.* 1. Bd. Berlin u. Hamburg.

EWAN, J., 1945. Asynopsis of the North American species of *Delphinium*. *Univ. Color. Stud. Ser. D.* 2: 55-244.

FONDAL, E., 1951. Floristiske notater fra mølleområdet i Buvik. I. *Kgl. Norske Vidensk. Selsk. Årsb.* 1950: 83-84.

FOURNIER, P., 1961. *Les quatre flores de la France*. Paris.

HEGI, G., [1909-1912]. *Illustrierte Flora von Mittel-Europa*. Bd. III. München.

HELLWIG, F., 1886. Über den Ursprung der Ackerunkräuter und der Ruderalflora Deutschlands. *Engl. Bot. Jahrb.* 7: 343-434.

HERMANN, F., 1956. *Flora von Nord- und Mitteleuropa*. Stuttgart.

HOLMBOE, J., 1941. Spredte bidrag til Norges flora. V. *Nyt Mag. Naturv.* 82: 9-44.

HUTH, E., 1895. Monographie der Gattung *Delphinium*. *Engl. Bot. Jahrb.* 20: 322-499.

HYLANDER, N., 1945. Några anmärkningar om de som prydnadsväxter odlade arterna av *Delphinium* undersläktet *Consolida*. *Bot. Not.* 1945: 75-80.

JESSEN, K. & LIND, J., 1922-23. Det danske Markukrudts Historie. *Kgl. D. Vidensk. Selsk. Skr. Nat. Math. Afd.*, 8 R. VIII.

JØRGENSEN, P. M. & Ouren, T., 1969. Contribution to the Norwegian Grain Mill Flora. *Nytt Mag. Bot.* 16: 123-137. ,

LANJOUW, J. & STAFLEU, F. A., 1964. *Index Herbariorum*, Part I. 5. ed. Utrecht.

LID, J., 1952. Nye plantefunn 1950-1951. *Blyttia* 10: 95-105.

— 1963. *Norsk og svensk flora*. Oslo.

LINDBERG, H., 1903. Ogräsfrön bland den senaste vinter från Ryssland importerade utsädeshafren. *Medd. Soc. F. Fl. Fenn.* 29: 173-180.

LYNGE, B., 1912. Vegetationsbilleder fra Sørlandets skjærgaard. *Nyt Mag. Naturv.* 50: 53-88.

MUNZ, P. A., 1967a. A Synopsis of African species of *Delphinium* and *Consolida*. *Journ. Arn. Arb.* 48: 30-55.
— 1967b. A synopsis of the Asian species of *Consolida* (Ranunculaceae). *Journ. Arn. Arb.* 48: 159-202.
— 1967-68. A synopsis of the Asian species of *Delphinium*, sensu stricto. *Journ. Arn. Arb.* 48: 249-302, 475-302 et 49: 73-166, 233-259.
NORDHAGEN, R., 1940. *Norsk flora*. Oslo.
OUREN, T., 1971. Ballastplassene fra seilskutetiden — innfallsporter foı fremmede planter til Norge. *Norsk geogr. Tidsskr.* 25: 73-84.
PAWLOWSKI, B., 1963. Dispositio systematica specierum europaerum generis *Delphinium* L. *Fragm. Fl. Geobot.* 9: 429-446.
— 1964. *Delphinium* L. In *Flora Europaea* Vol. I, Cambridge.
RUD, J., 1884. *Mjøs-egnens flora. Fortegnelse over de i Mjøs-trakterne forekommende, vildtvoxende karplanter*. Hamar 1884.
SCHREUDER, F.-G., 1969. Zur Klassifizierung der Anthropochoren. *Vegetatio* 16: 225-238.
SOO, R. v., 1922. Über die mitteleuropäischen Arten und Formen der Gattung *Consolida* (DC.) S. F. Gray. *Österr. Bot. Zeitschr.* 71: 233-246.
SUNDFÆR, J., 1923. *Floraen i Nidaros Bispedømme*. Trondhjem.
TAMBS LYCHE, R., 1934. Bidrag til Norges adventivflora. *Kgl. Norske Vidensk. Selsk. Skr.* 1934 Nr. 5.
— 1938. Bidrag til Norgs adventivflora 1934-1937. *Ibid.* 1938 Nr. 3.
— 1939. Adventivfloraen i Buvik 1938. *Kgl. Norske Vidensk. Selsk. Forh.* Bd. 12, Nr. 11: 37-40.
— 1942. Adventivfloraen i Buvik 1939 og 1941. *Ibid.* bd. 14, Nr. 48: 181-184.
THELLUNG, A., 1915. Pflanzenwanderungen unter dem Einfluss des Menschen. *Engl. Bot. Jahrb.* 53, Beibl. 116: 37-66.
WEIMARCK, H., 1963. *Skånes flora*. Lund.

Blyttia bd. 30, h. 4, 1972

Botaniske glimt fra Hidra, Vest-Agder

BOTANICAL NOTES FROM HIDRA, SW NORWAY

Av

PER M. JØRGENSEN[1]

Hidra er en øy som har vært viet liten botanisk oppmerksomhet, og det til tross for at den lokalt er kjent for sin blomsterrikdom. Fridtz (1903) nevner en del arter derfra, men siden den tid har ytterst lite stoff tilkommet. Under en reise på Sørlandet i begynnelsen av mai 1971 fikk jeg anledning til et 28 timer langt opphold på øya, og tiltross for at lavfloraen var mitt hovedmål, gikk interessen snart over på den frodige og varierte høyere vegetasjonen.

Øya Hidra er 20,5 km² og ligger like vest for Norges sydligste punkt (se fig. 1). Den er delt i to av en lang våg. Sydvest på den vestligste delen ligger ganske høye knauser (opp til ca. 200 m). Disse gir områdene innenfor god beskyttelse mot vind. Selv er de dekket med gress og lyngmark, litt einer her og der og en og annen forblåst bjerk. På mer beskyttete steder står bjerken i tettere bestand, og den er på tydelig fremmarsj ettersom beitingen er blitt mindre intens (noe som ble bekreftet av bygdefolk). Her finner man også sterke innslag av vestlandsplanter, bl. a. bakker med *Luzula silvatica,* og under en fuktig bergvegg polstre av mosen *Breutelia chrysocoma.*

Straks man kommer ned i ly av «kystfjellene», forandrer vegetasjonen karakter: de lave haugene i det kuperte terrenget er skogdekket for det meste med eik, og langs en brattere skrent fra Våge og sydvestover finnes en frodig almeli med bl. a. *Campanula trachelium, Geranium sanguineum, Glechoma hederacea* og *Mercurialis perennis* i kanten.

Den rikeste almeforekomsten finnes imidlertid langs bergrota ved gården Urstad på den andre siden av vågen (se fig. 1). Nærmest veien er der et hasselkratt nesten uten bunnvegetasjon, men typisk nok med spredte eksemplarer av *Primula vulgaris* og *Conopodium majus.* Et lite eksemplar av *Ilex aquifolium* dukket også opp. Helt innerst i bergrota finnes en liten almeskog med en og annen lind innblandet. Bunnvegetasjonen er yppig, totalt dominert av *Allium ursinum,*

1 Botanisk museum, Universitetet i Bergen

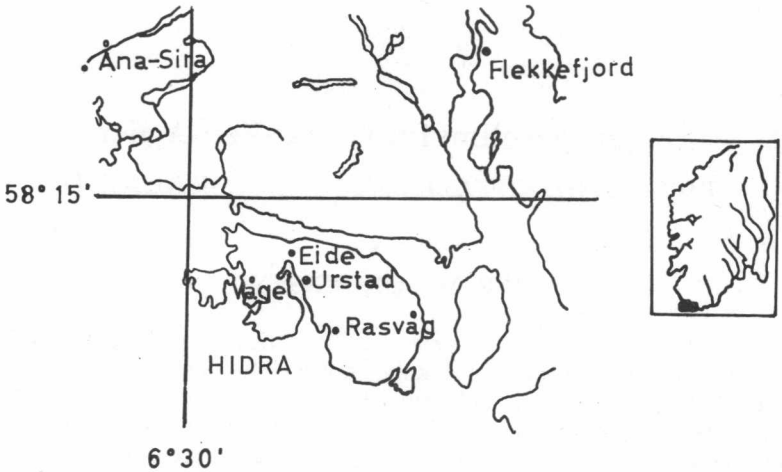

Fig. 1. Oversiktskart over Hidra-området.
Sketch map of the Hidra area.

flekkvis også av *Galium odoratum*. Opp av dette bunndekket raget *Aquilegia vulgaris* (!) og *Brachypodium silvaticum*. Et enkelt sted fantes *Hedera helix*. *Lonicera periclymenum* var hyppigere på tørrere og lysåpnere steder. Her overtok eiken, og bunnvegetasjonen ble triviell: *Anthoxanthum odoratum, Deschampsia flexuosa, Melampyrum silvaticum* og den mer interessante *Teucrium scorodonia*. Den siste er vanlig på tørrere, lysåpne steder f. eks. langs veien Eide-Rasvåg der en rekke andre fine funn ble gjort: *Jasione montana, Origanum vulgare, Satureja vulgaris* og *Vicia orobus*.

Ved Rasvåg fantes en av de typiske tørre kortgressbakkene hvis vegetasjon tørker inn allerede tidlig på sommeren. Her fantes: *Aira praecox, Myosotis hispida, Trifolium dubium* og *Veronica arvensis*. Av antropochorer er allerede *Aquilegia vulgaris* nevnt. Den opptrer fullstendig naturalisert i det skogssamfunn der den naturlig ville ha hørt hjemme i Mellom-Europa. *Petasites albus* dukket også overraskende opp nær bedehuset ved Rasvåg og skal dessuten iflg. fru Hervor Bøe finnes på to andre steder: Grønvigdalen, bak Olav Hansens garasje og Kirkehamn. Det sies at planten er kommet med ballast, men dette holder jeg ikke for særskilt sannsynlig, snarere er det rester etter tidligere dyrkning. Professor T. Ouren har imidlertid bekreftet at det ble brakt ballast til Hidra, og fra Rasvåg-området har han notert følgende mistenkte ballastplanter: *Euphorbia peplus, Galinsoga ciliata* og *Senecio viscosus*.

Så vel arter som vegetasjon er en blanding av Østland, Sørland og Vestland. Dette henger naturligvis sammen med Hidras geografiske beliggenhet og de skiftende lokalklimatiske forhold. En grundigere inventering vil sikkert bringe flere fine funn for dagen, f. eks. orkidéer som bare fantes sterile så tidlig på året. For undersøkelser av lokal- og mikroklimaets innvirkning og betydning må øya være særdeles velegnet.

Viktigere funn:

Cardamine amara. Rikelig langs bekk i myr vest for Våge sammen med *Comarum palustre, Equisetum fluviatile, Galium palustre, Myosotis palustris.* Finnes ikke belagt mellom Kristiansand og Nedstrand i Rogaland. Blytt (1876 : 975) nevner den imidlertid fra Mandal, noe Fridtz (op. cit.) gjentar. Bryhn (1877 : 66) angir den fra «Malde, Ogne osv. v. rindende vand». Særlig dette siste beror høyst sannsynlig på en sammenblanding med den storblomstrete *palustris*-formen av *C. pratensis.* Hverken K. Lye (pers. med.) eller jeg har sett *C. amara* på Jæren, og ingen belegg finnes. Det er ganske merkelig at *C. amara* er så sjelden på Vestlandet. I Europa har den ingen spesielt kontinental utbredelse. Til tross for dette er de hittil kjente lokaliteter på Vestlandet slike som har høy sommertemperatur. Et liknende fravær i vest finnes på De britiske øyer der den er sjelden eller mangler på Irland, i SV. England (særlig Cornwall), Wales og NV. Skottland (iflg. Perring & Walters 1962). Dette er områder som makroklimatisk karakteriseres av høy nedbør og milde vintre. Derimot kan jeg ikke se noen tydelig korrelasjon med sommertemperaturen her. Dette må tydes slik at *C. amara,* selv om den ikke er utpreget kontinental, av en eller annen grunn unngår de mest oceaniske områder. Når vi kommer så langt nord som til Norge, ser den ut til å ville ha høy sommertemperatur der den forekommer i vestlige strøk. Et nærmere studium av dens autøkologi er nødvendig for å kunne gi en bedre forklaring på dens utbredelse.

Dentaria bulbifera. Funnet i et lite hasselkratt blant store stenblokker mellom Råga og Sele, SV for Våge. Funnet fyller godt ut i en stor utbredningsluke (se Fægri 1960). Tidligere ikke publisert mellom Mandal og Sunnhordaland.

Petasites albus. En stor koloni like ved bedehuset i Rasvåg der den har holdt seg i mange år (Hervor Bøe pers. med.) Se forøvrig ovenfor. Den er utvilsomt forvillet som på de andre norske lokalitetene med unntak av de nær Kristiansand. Selv om Fægri (1960 : 99) i tilslutning til andre forfattere anser den som spontan der, er det grunn til å minne om *Aquilegia vulgaris* oppførsel på Hidra (se ovenfor) selv om jeg på ingen måte vil benekte at *P. albus* ved Kristiansand gjerne kan ha kommet dit uten menneskelig hjelp.

Ranunculus auricomus coll. I hasselkratt mellom Råga og Sele, SV for Våge. Den forekommer ellers spredt på Vestlandet. Dr. E. Julin har studert materialet, men har for øyeblikket ikke kunnet gi noen nærmere identifikasjon. Den likner imidlertid ganske meget på visse skånske typer.

Myosotis hispida. I kortgress-bakke ved Rasvåg (se ovenfor). Fyller godt ut i en utbredelsesluke mellom Mandal og Sogndal.

Typha latifolia. Unge eksemplar i en liten, illeluktende bekk ved veien ikke langt fra Rasvåg. Kan være en nykolonisering. Nærmeste finnested Lista kan sees fra Hidra, og derfra skulle vinden uten vansker kunne føre de lette diasporene.

De fleste ovennevnte arter er belagt i herb. BG, og nomenklaturen følger Lid (1963). Til slutt vil jeg få takke banksjefene Egenes, Flekkefjord og Løvvig, Høle samt pensjonateier Urstad, Hidra for velvillig assistanse i forbindelse med besøket. NAVF ga velvilligst økonomisk støtte til reisen. En særskilt takk til fru Hervor Bøe, Sandnes og professor T. Ouren, Bergen for opplysninger om egne funn.

SUMMARY

The small (20.5 km^2) botanically neglected island of Hidra has been visited. Due to great microclimatical differences the vegetation is varied, and the flora consists of a mixture of elements from eastern, southern and western Norway. The most important find is that of *Cardamine amara,* a curiously rare species in western Norway where it grows in habitats with high summer temperatures. A similar absence in the western districts of The British Isles is pointed out.

Litteratur

FRIDTZ, R. E., 1903. Undersögelser over floraen paa kysten av Lister og Mandals Amt. *Vidensk. Selsk. Skr. I Mat. Nat. Kl. 1903, no. 3.*

BLYTT, A. og M. N., 1876. *Norges Flora III.* Kristiania.

BRYHN, N., 1877. Bidrag til Jæderens flora. *Nyt Mag. Nat.* 22: 245-308.

FÆGRI, K., 1960. Maps of distribution of Norwegian vascular plants. I. Coast plants. *Univ. Bergens skr. 26.*

LID, J., 1963. *Norsk og svensk flora.* Oslo.

PERRING, F. H. & S. M. WALTERS (ed.), 1962. *Atlas of the British Flora.* Norwich.

Blyttia bd. 30, h. 4, 1972

Noen utenlandske og norske folkelige plantenavn med lydlig (akustisk) motiv

Av

ROLF NORDHAGEN[1]

I årenes løp har jeg etter forbilde av den avdøde svenske språkforsker, professor Bengt Hesselman i Uppsala, prøvd å komme på spor etter de *konkrete motiver* som ligger til grunn for folkelige norske og nordiske plantenavn og enkelte navn i fremmede språk. I visse tilfelle har oppgaven ikke falt vanskelig, men i mange tilfelle har «nøttene vært vanskelige å knekke». Dette gjelder særlig navn som i årenes løp er blitt forvansket, ofte til ugjenkjennelighet fordi folk ikke har forstått deres egentlige mening, eller fordi de er blitt omskapt ved folkeetymologi. Personlig har jeg hatt megen glede av å «lystvandre» i grenseområdet mellom botanikk, språkforskning og folkeminnegranskning. Det er et vågalt foretagende for en realist, men jeg har, når jeg har vært i knipetak, søkt bistand hos kolleger i det historisk-filosofiske fakultet ved universitetene i Oslo og Uppsala. Det ville imidlertid her føre for langt å nevne alle de forskere jeg står i takknemlighetsgjeld til.

Såvidt jeg vet, har hittil ingen botaniker eller folklorist prøvd å gi en samlet oversikt over folkelige plantenavn med lydlig (akustisk) motiv. Jeg er fullt oppmerksom på at denne min artikkel bare er et første forsøk. Foruten til egne erfaringer har jeg riktig nok kunnet støtte meg til en god del utenlandsk plantenavn-litteratur, men denne er på mange måter mangelfull. Jeg er overbevist om at jeg, dersom jeg hadde hatt flere populære floraer å holde meg til, særlig fra romanske, keltiske, slaviske og latin-amerikanske språkområder, ville det navnetilfanget jeg hadde kunnet presentere i denne artikkel, vært betydelig større.

Folk flest er oppdradd i den tro at planteverdenen i seg selv er taus; men i virkeligheten er det mange høyerestående landplanter som gir lyd fra seg, enten aktivt eller passivt. Når jeg er blitt oppmerksom på dette, skyldes det i første rekke det forhold at jeg i min

[1] Botanisk museum, Universitetet i Oslo

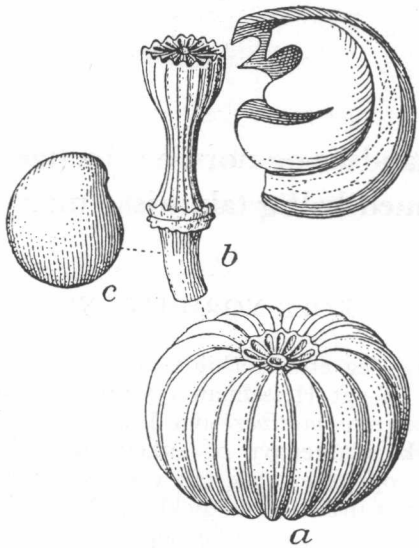

Fig. 1. Frukt av knalltre *(Hura crepitans)*. a: den flattrykte kapsel, her med 15 fruktblad, som hvert inneholder bare ett frø (c). b: fruktens midtsøyle efter eksplosjonen. Øverst til høyre en tom «hylse». a ca. ½x, de øvrige delfigurer ca. ¾x. (Efter «Växternas liv», bind 4, 1938).

professortid, først i Bergen, senere i Oslo, har holdt kurser i spredningsøkologi, en fascinerende gren av botanikken. Studiet av frøspredning stiller oss ansikt til ansikt med likeså merkelige tilpassninger som studiet av blomstenes bestøvning.

Før jeg går over til å omtale nordiske plantenavn med *akustisk* betont motiv, må jeg streife visse sydlandske, tropiske frøplanter som lager et veritabelt lurveleven i frøspredningstiden, noe som avspeiler seg i navneverket. Jeg skal begynne med det tropisk-amerikanske treslag *Hura crepitans* av vortemelkfamilien. Hva *Hura* egentlig betyr, har jeg hittil ikke kunnet finne noe om i håndbøker utover den opplysning at treet kalles *hura* av de innfødte i Syd-Amerika. Jeg har mistanke om at hura er onomatopoietisk. Artsnavnet *crepitans* er latin og betyr bl. a. «skranglende, raslende, klaprende», og sikter til frøspredningen. Treet har noen merkelige, store flattrykte kapselfrukter, som består av 5–20 pølseformede «hylser»; disse, som hver bare inneholder ett frø, danner en krans omkring en tykk midtsøyle (fig. 1). Ved modningen sprenges kransen med et knall i sine enkelte bestanddeler. Dette er en følge av uttørring og en spesiell anatomisk utformning av hylsenes vegg. Ved eksplosjonen slynges de store, flat-

trykte frøene inntil 14 meter bort fra mortreet. Hylsene, som er noe vridd, faller ned på marken. De ble i sin tid, før trekkpapiret var oppfunnet, brukt som sandbøsser, derav det engelske navnet sandbox-tree. Ellers kalles dette treslaget, som i tropiske land er et yndet allétre, i europeiske lærebøker oftest *knalltre.*

Går vi til litteratur om plantenavn i tropisk Amerika (jfr. Gerth van Wijk 1911), finnner vi mange drastiske navn på dette treslaget: blant fransktalende sydamerikanere *pet du diable* (=djevlefjert); i nederlansk, visstnok særlig i Surinam, *veestboom* (=fis-tre) foruten de mer nøytrale-prosaiske *klapperboom* og *ratelboom,* altså klapretre og rasletre. Blant engelsk-amerikansk talende folk i tropisk Amerika kalles treet bl.a. *monkey's dinner bell.*

Navnet «apekattenes middagsklokke» må sikte til et måltid utpå dagen. Det tyder på at *Hura crepitans*-fruktene først eksploderer ved middagstid, når uttørringen har nådd sitt maksimum. Man må her være oppmerksom på at det dreier seg om et opp til 24 m høyt løvtre med brede, hjerteformede blad; disse felles litt etter litt når den tørre årstid setter inn. Jeg må, etter de illustrasjoner av treet jeg har sett, anta at bladverket skygger for fruktene i morgen- og formiddagstimene, og at den maksimale uttørring av fruktene først inntrer utpå dagen. *Hura crepitans* fungerer på sett og vis som et «tidssignal», kanskje også for mennesket.

Jeg skal så omtale noen utenlandske, fortrinnsvis sydlanske, planteslag med akustisk betonte navn, men hvor den eksplosive mekanisme ikke beror på uttørring, men på turgortrykk i levende cellelag. Beslektet med vår misteltein *(Viscum album)* er dvergmisteltein, *Arceuthobium,* med 9—10 arter på den nordlige halvkule både i den gamle og den nye verden. *Arceuthobium*-artene er halvparasitter fortrinnsvis på nåletrær, og har bærfrukter med bare et eneste frø. Fruktene har i det andre året et ringformet «følsomt» parti på midten eller nær basis, og spalter seg her ved modningen eksplosivt ved den svakeste berøring eller ved rysting av mortreet. Frøene blir da skutt ut med en voldsom kraft. Dette skyldes svellingstrykket (turgortrykket) i de slimførende celler som omgir frøet (jfr. L.-G. Romell 1938). Frøet har form av en riflekule og er omgitt av slim, som gjør at det klistrer seg fast til grener og til nye trær i nærheten, eller til fugler som sitter i trærne. Fuglene transporterer frøene videre, ofte langt av sted. Fruktene av en kalifornisk *Arceuthobium*-art kalles *snappers,* som kan oversettes med «knallerter». I et offisielt amerikansk landbrukstidsskrift skriver J. R. Weir (1916) at en mengde slike *snappers* ble oppsamlet på et hustak som lå hele 400 meter fjernet fra det treet parasitten vokste på. Dette høres nesten utrolig ut, men ifølge Weir må det forklares som et resultat av en kombi-

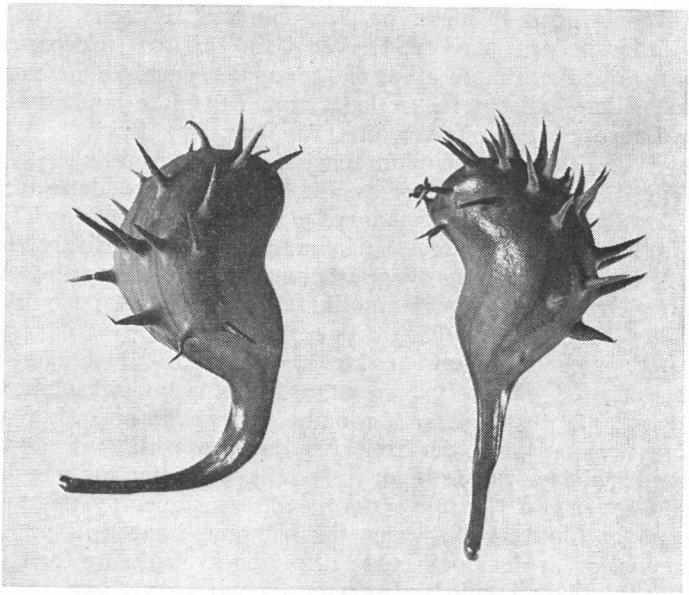

Fig. 2. Modne frukter av den klatrende urt *Cyclanthera explodens,* plukket forsiktig løs før ytre krefter er kommet i berøring med de saftige børstene i fruktens øvre ende. (Foto Bergljot Mauritz Messel).

nert spredning med vind. Disse plantene kan under stort spetakkel «avfyre» en hel geværsalve hvis man ryster det treet de vokser på.

Om høsten, i september, men før nattefrosten setter inn, kan man i Botanisk hage på Tøyen studere et par arter av en tropisk-amerikansk planteslekt *Cyclanthera* av gresskarfamilien. De er klatrende og har forholdsvis små saftige frukter med ru og sterke, men saftige børster i den ene enden (fig. 2). Når fruktene er modne, åpner de seg til slutt av seg selv eksplosivt med et smell. Det samme er tilfelle ved den svakeste berøring av børstene fra dyr (eller mennesker), og de klissete frøene slynges da ut i luften og fester seg til dyrenes kropp eller ben. Dyrene frakter så frøene videre; men mange frø faller ned på marken i en viss avstand fra morplanten. Den arten som er mest populær blant de botanikkstuderende, er *Cyclanthera explodens* fra den tropiske delen av Andesfjellene. At planten i sin hjemstavn har akustisk betonte navn blant de innfødte, kan knapt betviles, men det har hittil ikke lykkes meg å finne noen flora med folkelige plantenavn fra Andesfjellene. I århundrene etter oppdagelsen av Syd-Amerika ble et par *Cyclanthera*-arter meget populære i europeiske

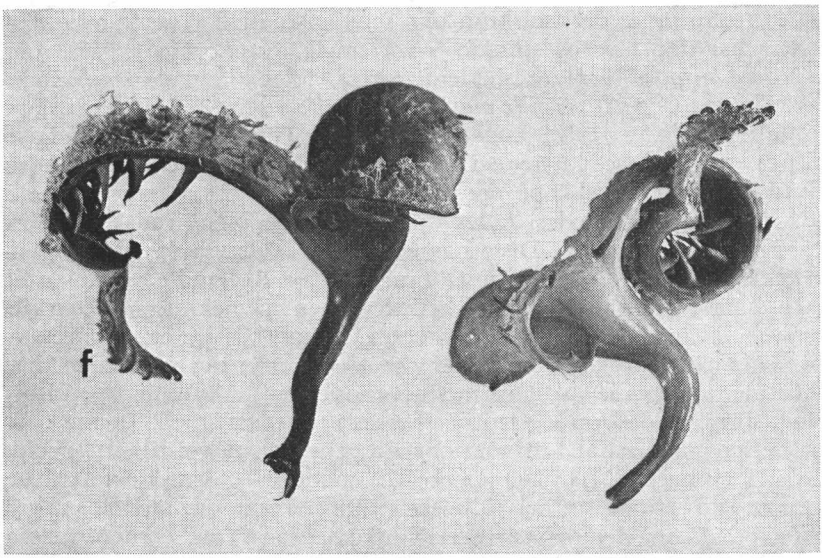

Fig. 3. Frukter av *Cyclanthera explodens* efter at de har eksplodert. Frukten har bare én frøstol (f), som har vrengt seg plutselig ut og slynget de slimete frøene i en stor bue inntil 3 m vekk fra morplanten. Noe forstørret. (Foto Bergljot Mauritz Messel).

botaniske hager nettopp fordi de har eksplosive frukter. Et sikkert gammelt tysk navn på *C. explodens* er *Kanonier-Winde* (Winde = norsk vindel; ordet brukes om slyngende-klatrende planter). Eksplosjonen skyldes i dette tilfelle saftspenning i levende celler i fruktveggen eller riktigere: et forskjellig turgortrykk i cellepartier som grenser opp til de sterke, saftige børstene i fruktens ene ende. *Cyclanthera* har oftest bare ett fertilt fruktblad (hos de fleste slekter innen gresskarfamilien finnes tre frøbærende fruktblad), og under eksplosjonen vrenges frøstolen så voldsomt ut at frøene slynges inntil 3 m av gårde (fig. 3). Det vil imidlertid her føre for langt å gi leseren en fullstendig forklaring på den anatomiske og fysiologiske side av saken. Jeg må nøye meg med å henvise til fotografiene og til L.-G. Romell's fremstilling i «Växternas liv» (bind 4, s. 307).

Etter denne eksotiske innledning skal jeg gå over til å omtale noen akustiske navn på *europeiske* plantearter. Slekten vortemelk (*Euphorbia)* har iallfall hos de fleste arter en kapselfrukt som åpner seg plutselig og eksplosivt ved uttørring, og frøene slynges da av gårde. Om *Euphorbia lathyris,* som ikke vokser i Norden, uttaler allerede Hieronymus Bock (Tragus) i 1530 at så snart fruktene blir modne

og tørre, springer de i solskinn opp med et knall. I visse franske dialekter har den lave og spinkle byvortemelk, *Euphorbia peplus,* som i Norge opptrer som et sjeldent ugress, følgende merkelige navn: *réveille-matin, petit réveille-matin* og *réveille-matin des vignes* (belagt iallfall fra 1583). Ifølge Eugène Rolland & Gaidoz: Flore populaire (1912) griper disse navnene i franske dialekter også over på andre *Euphorbia*-arter, f. eks. på det i Norge vanlige ugress åkervortemelk *(E. helioscopia).* Således kalles denne allerede i en fransk bok fra 1557 for *réveille-matin.* Disse navnene betyr både *revelje* og *morgenvekkeklokke.* Gaidoz, som utga bind IX av Rolland's verk, syntes ikke å ha forstått hvilket biologisk fenomen navnekretsen sikter til; men så var han heller ikke botaniker. Det kan ikke være tvil om at vi her står overfor plantenavn med *akustisk* motiv: om morgenen, når solstrålene begynner å få de modne kapsler til å skrumpe ved uttørring, sprekker de opp, og frøene slynges ut med et smell. Denne navnekretsen tyder på at folk som om morgenen er på vei til sitt arbeid, f.eks. i vinhagene, har lagt merke til smellene og kanskje tatt disse som et «tidssignal». Vi har tidligere stiftet bekjentskap med *Monkey's dinner bell* om det tropisk-amerikanske treslag *Hura crepitans,* som også hører til vortemelkfamilien, og at navnet må tydes som et slags «tidssignal», men ikke for morgentimene.

Semantisk beslektet med disse akustiske navn er en rekke utenlandske *Euphorbia*-navn med forleddet *spring,* f. eks. tysk *Springkraut* og *Springkorn,* som særlig er knyttet til den før nevnte *Euphorbia lathyris* (jfr. Gerth Van Wijk, Bd. 1, s. 525). Denne arten har meget store kapsler, som modnes sent og som da kløver seg i tre delfrukter med voldsom kraft og et tydelig knall. Ellers gjenfinner vi forleddet *spring-* i en rekke navn på helt andre planteslag, bl. a. på *Impatiens*-arter.

Blomstene har her 5 fruktblad, som ved modningen har saftige, levende celler. Fruktveggens anatomiske bygning og fysiologi er meget eiendommelig: de ytterste cellevev i veggen, som består av tynnveggete, saftspente celler, har det sterkeste turgortrykk, et trykk på ca. 20 atmosfærer. Disse cellelag viser tendens til å strekke fruktveggen ut i lengderetningen, men hindres av de innenforliggende fiberceller (fig. 4). Resultatet blir at det i hele fruktveggen hersker *vevsspenning.* Men til slutt løsner de 5 skilleveggene i frukten seg plutselig fra hverandre (særlig ved berøring utenfra), og i samme øyeblikk får de saftspente cellelag fritt spill: de ytre cellelag forlenger seg ca. 32 %, mens fibercellene forkortes ca. 10 % Resultatet blir at de 5 fruktbladene ruller seg plutselig sammen som urfjærer (delfigur 2) og bevirker at frøene slynges bort til alle kanter, ja hos visse arter løsner fruktens midtsøyle fra stilken slik at de sammenkrøllete frukt-

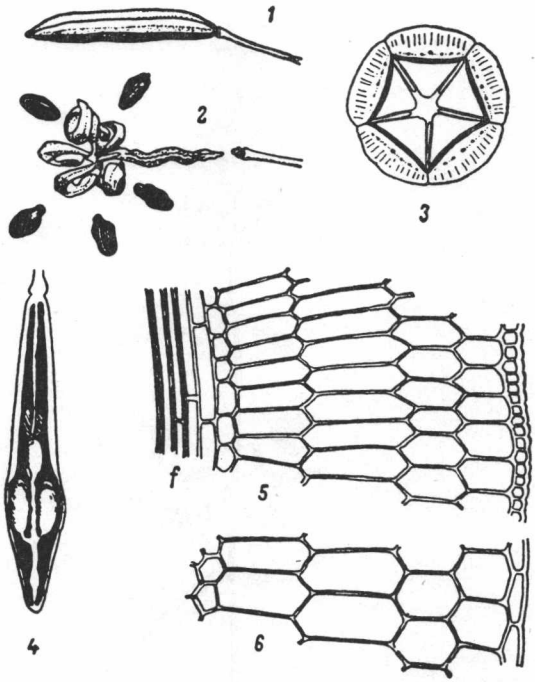

Fig. 4. En frukt og snitt gjennom denne av en springfrø- *(Impatiens-)*art. 1: moden frukt; 2: eksploderende frukt; 3: moden frukt i tverrsnitt; 4: do i lengdesnitt; 5-6: del av fruktveggen i lengdesnitt sterkere forstørret. f = fiberceller. Forklaring i teksten. (Efter Fig. 385 i «Lehrbuch der Botanik für Hochschulen». 29. Auflage, 1967).

blad faller ned på marken. I Norge har vi som viltvoksende plante *Impatiens noli-tangere,* som i floraene kalles *springfrø.* Dette navnet har vi sannsynligvis overtatt fra tysk *Springsamen.* Nederlandsk har *springzaad* (Gerth Van Wijk, Bd. 1, s. 1627). I en dansk bok fra 1944 kalles arten *Kanonadeurt,* svarende til *Flendekrut* i tyske dialekter (= Flintenkraut = bøsseurt eller geværurt; jfr. G. Hegi: Illustrierte Flora von Mittel-Europa, V. Band, 1. Teil, s. 314). Altså har *I. noli-tangere* i dansk og tysk akustisk betonte navn.

For å vende tilbake til slekten vortemelk, så opptrer 5 arter som ugress også i Norge, men aldri i nevneverdige mengder, og noen folkelige norske navn på dem med akustisk betont motiv finnes neppe. Folk er mest opptatt av den hvite melkesaften, som har vært brukt til å fjerne vorter med. En sjette art, som kan bli over meter-

Fig. 5. Storengkall, *Rhinanthus serotinus,* i fruktstadiet (tegnet av Miranda Bødtker). a: ½x, forstørret beger av en beslektet *Rhinanthus*-art ved frømodningen (efter Hegi's Flora). I begerets indre skimtes den tynnveggete kapselen, som til slutt rakner opp. Frøene blir da liggende fritt inne i begeret. Friksjonen mellom frøene og de stive begrene er årsaken til den «raslende» lyd som høres når vinden rusker i disse engplantene (forklaring i teksten).

høy, strandvortemelk *(Euphorbia palustris),* er hos oss viltvoksende på fuktige, steinete strandkanter ved salt eller brakt vann. Arten opptrer fra Indre Oslofjord langs vår sydlige kyst til Agder-fylkene. Fruktene av strandvortemelk åpner seg med et svakt smell, men jeg har hittil ikke kommet over noe navn på denne planten med akus-

tisk betont motiv. Saken fortjener imidlertid en nærmere undersøkelse, særlig i det indre Oslofjord-område.

De navn jeg hittil har streifet, skyldes *aktivitet* fra vedkommende plantearts side under fruktmodningen, henholdsvis aktivitet som følge av uttørring og en spesiell anatomisk utformning av fruktveggen. Imidlertid har vi i norsk og nordiske språk med tilsvar i andre europeiske språk en rekke plantenavn med akustisk motiv som ikke skyldes noen aktivitet, men ytre dynamiske *innflytelser,* f. eks. vind og regndråper. Til dette kommer enkelte navn som opprinnelig skyldes barns lek med blomster.

En rikt variert og fornøyelig navnekrets knytter seg til den halvparasittiske planteslekten *Rhinanthus* (maskeblomstfamilien), som i Norge er representert ved 3 arter og flere underarter. I norske floraer har *Rhinanthus* lenge vært kalt *engkall,* henholdsvis *engjakall* med varianter. Endeleddet *kall* er ikke lett å bli klok på. Ifølge Ivar Aasen brukes kall bl. a. om en aldrende mann. Kanskje bør det forklares ut ifra det forhold at bonden over store deler av vårt land så å si tar et *varsel* av disse plantene: når de er avblomstret og begynner å tørke inn, *er tiden inne for høyonna.* Av denne grunn kalles *Rhinanthus* på Nordmøre for *slåttekall,* på Voss for *slåttemann.* Disse navn er da med andre ord «kalendariske».

Langt større utbredelse har for Rhinanthus' vedkommende en navnegruppe med tydelig *akustisk* motiv. I fruktstadiet ligger de skillingaktige frøene oftest løst inne i det varige, men døde begeret, og plantene er stivt opprette (fig. 5). Når vinden rusker i disse ettårige engplantene, hører man en *raslende lyd.* Som prototyp på denne navnegruppen kan vi ta det av Ivar Aasen (1873) anførte *skjellegras,* til substantivet *skjella* (f.) = en skralle, som brukes til å skremme firbente dyr og fugler bort fra åkrene med. Meget instruktive er ellers *skraptaske* (Østerdalen) og *skråpapung* (Innherad). Her kommer det varige begeret med i etterleddene taska og pung. Ifølge Aasen betyr verbet *skrapa* bl. a. «knirke, rasle», og det samme gjelder *skråpå.*

Danske folkemål har en rekke tilsvar til denne norske navnegruppen: *Skjaller* og *skjalder* (avledet av sk(j)alde=larme), dessuten *skaller, skeldre, skratte, skrade, skrassel* og *skradekorn* (jfr. Johan Lange 1960). Svenske tilsvar er *skälla, skallergräs og ängskallra* (Lyttkens 1904, s. 233–234). Tysk har *Klapper, Klingender Hans, Rassel* og flere (Pritzel & Jessen 1882). Engelsk har *grass rattle, penny rattle, rattle, rattlebags, rattlebox* o. fl. (Britten & Holland 1886). Ordet penny sikter til de skillingaktige frøene. Norske tilsvar er *pengegras* (Vestlandet) og *pengepung* (Innherad). Flere av de sist nevnte navnene griper imidlertid over på ugresset *Thlaspi arvense,* i norske

floraer: pengeurt; men motivet ligger her i de flattrykte skulpene, som minner noe om små pengestykker.

Jeg kommer så til noen akustiske betonte navn som kan føres tilbake til barneleker. Velkjent er norsk *smelle, smella, smellegras, smelleblom* og *smellpung* om blomstene til *Silene cucubalus* (= *S. vulgaris* =*S. inflata)* av nellikfamilien. Barn morer seg med å holde fingrene for det oppblåste begeret og trykke dette lynsnart mot håndbaken for å lage et smell. Tilsvar til de nevnte norske navn finnes praktisk talt i alle europeiske språk (jfr. engelsk *rattlebags, snappers* o. fl. hos Britten & Holland 1886).

Også de røde, skjeve klokkeformede blomstene av den praktfulle, men giftige revebjølle *(Digitalis purpurea)* blir av norske barn i våre kystdistrikter, iallfall på Vestlandet, brukt til å lage et knall med. Man tar de store kronene, kniper munningen sammen og slår dem mot håndbaken. Den innestengte luft i kronene sprenger da disse med et smell. I norske dialekter har likevel denne planteart neppe noe navn med akustisk betont motiv; men i franske dialekter finnes mange slike: *pétars, pétards, pet de loup* (= ulvefjert), *claké, clakéttes, toc-toc* og en rekke varianter særlig av *pétars* (iflg. Rolland-/ Gaidoz, Flore populaire, Tome VIII). Tyske dialekter har bl. a. *Knallblume* (barnespråk), engelsk *pops* o. fl.

Et omstridt dansk-svensk-norsk plantenavn knytter seg, med varianter, til kurvblomstslektene *Petasites* (i norske floraer kalt *pestrot,* en folkeetymologi) og *Tussilago* (i norske floraer kalt *hestehov,* et adekvat navn siktende til bladenes omriss). Det dreier seg om *skræppe, skräppa, skræp, skreppe* og *leirskreppa.* De tre sistnevnte er ifølge J. E. Gunnerus og Ivar Aasen belagt fra Tondheim, trolig også fra det sydlige Nordland (Helgeland), og brukes om hestehov. Denne navnekretsen er diskutert av Johan Lange (1960), nemlig i forbindelse med *Petasites hybridus (=P. officinalis): Rød hestehov, Tordenskræppe,* og senest av den svenske forsker Sten-Bertil Vide (1969) under *Skräppa.*

Etter min overbevisning har neppe Lange eller Vide mestret den semantiske og etymologiske side ved denne navnekretsen. Vanskeligheten består deri at det sterke verbum norsk *skreppa (skrapp, skroppet),* svenske dialekter *skräppa,* kan bety helt forskjellige ting. Ivar Aasen (1873) anfører tre betydninger: 1) Gli plutselig, falle, styrte, især med noen larm (Telemark). 2) Svinne inn, krype sammen, fortørres: «Det skrepp ihop» (Hadeland, Telemark). 3) Rasle, gi en skrapende lyd: «Det var so turt at det skrapp i det». Det svenske verbum *skräppa* kan bety «smelle». Men det finnes ifølge Aasen også et svakt norsk verbum *skreppa (-er, -te)* «rose, si smigrende ord, også skryte, prale, oftest med «av» eller «utav», f. eks. «dei skrepte av ho-

nom» =de roste ham. Temmelig alminnelig, dog mest brukt i nordlige egner (svensk skräppa)». Hertil hører substantivet norsk skrepp «ros, smigrende omtale, også skryt. Svensk skräpp».

Alf Torp's utredning (1919) stemmer i alt vesentlig med Ivar Aasen's. For det svake verbum *skreppa* anfører Torp betydningene «kagle (Jæren), rose, også skryte, prale (tem. alm.), falle sterkt i øynene, prunke (Vestfold o. fl. st.)». Han anfører i denne sammenheng fra svenske dialekter det sterke verbum *skräppa* «smelle, kagle, skryte» og det danske *skræppe* «snadre (om en and)», jysk og bornholmsk også «prale». Færøyisk har det avlydende verbum *skroppa* «larme, støye».

Torp har dessuten substantivet *skreppa* (i *leirskreppa,* bladene på leirfivel, *Tussilago*), i danske folkemål *skræppe,* i svenske *skråp* (Jemtland). — Fra Jemtland anføres også ifølge Lyttkens (1904) *skrafvagräs.* Torp angir fra svenske dialekter verbet *skrava* «knirke, skramle, skvaldre, pludre».

Når imidlertid Torp om norsk *leirskreppa* (bladene av Tussilago), under henvisning til det danske *skræppe* og svenske dialekter *skråp* og *skravegräs,* kommer til det resultat at navnene visstnok er inspirert av plantens, nærmere betegnet bladenes, bruk som middel mot *hoste* («til verbene skreppa, skräppa og skrava»), så har han neppe truffet det rette. Jeg har hverken hos Aasen eller Torp kunnet finne at verbene *skreppa* og *skrava* brukes om hoste. Fra Sverige anføres helt tilbake til 1638 *hostaört* om Tussilago; men noe tilsvar til dette plantenavnet er hverken kjent fra Norge eller Danmark, og dog har substantivet *hosta* m. og verbet *hosta* «å hoste, å ha hoste» (jfr. gammelnorsk *hósti* m. og verbet *hósta*) vært i bruk i alle de nordiske språk.

Når Sten-Bertil Vide (1969) vil forklare en del marknavn i den svenske «Landeboken» med forleddet *Skräp(pe)* — som inspirerte av masseforekomst av storbladete urter som *Tussilago* og *Petastes hybridus,* dessuten av borre *(Arctium),* høres dette plausibelt ut; når han imidlertid fortsetter: «men i en del fall får man väl räkna med att förleden är bildat til verbet *skräppa* «skryta», kanske också någon gong til subst. *skräppa* =ränsel», har jeg meget vanskelig for å følge ham.

Den eneste som etter min overbevisning har oppfattet den semantiske side ved plantenavnet dansk *Skræppe,* er eventyrdikteren H. C. Andersen. Han hadde i virkeligheten omfattende botaniske kunnskaper, og må ha vært en «hospiterende» elev eller en venn av professor J. W. Hornemann i København, noe man kan slutte seg til av det sørgedikt han skrev ved Hornemann's død. Det er merkelig at ingen dansk botaniker, meg bekjent, har ofret denne side ved H. C. Ander-

sens allsidige personlighet den oppmerksomhet den fortjener. Jeg selv har ikke kunnet «knipe» ham i botaniske feil. Hva plantekunnskap angår står H. C. Andersen i klasse med Henrik Wergeland. William Shakespeare overgår imidlertid dem begge (jfr. Nordhagen 1964). *Skræpper* og *Skræppeblade* om *Petasites hybridus* (= *P. officinalis)* synes på en særlig måte å ha satt dikterens fantasi i bevegelse. Han omtaler disse store bladene i «Den grimme Ælling», men særlig i det underfundige eventyr «Den lykkelige Familie». Det siste begynner slik (beregnet for barn):

«Det største grønne Blad her til Lands, det er da riktignok et Skræppeblad; holder man det foran på sin lille Mave, så er det ligesom et helt Forklæde, og lægger man det på sitt Hoved, så er det i Regnveir lige så godt som en Paraply, for det er så forfærdelig stort. Aldrig vokser en Skræppe alene, nej, hvor der gro een, der gro flere, det er en stor Dejlighed, og al den Dejlighed er Sneglemad». Leser man dette eventyret omhyggelig, vil man se at dikteren åpenbart tyder *Skræppe(r)* i akustisk retning: navnet sikter til regndråpenes tromming mot de store, traktformede, horisontalt stilte bladplatene (fig. 6). Av eventyret ser man ellers at dikteren var helt klar over at planten ble dyrket i danske herregårdsparker for å skaffe føde og ly til den innførte vinbergsnegl *(Helix pomatia,* på fransk *l'escargot comestible).* I den danske utgave av verket «Våre ville planter» ved K. Gram og Knud Jessen, leser man i IV. Bind 1951 følgende: «I Danmark er arten ikke oprindelig, men i middelalderen indført som lægeplante (især mot pest) og muligvis som ly og føde for vinbjergsneglen, der her i landet ofte fines — og trives vel — sammen med den. Nu opptræder den hist og her såvel på øerne som i Jylland, men navnlig i den sydøstlige del, især ved herregårde og gamle klosterhaver, men dog også forvillet derfra».

Under reiser i Frankrike og det fransktalende Sveits har jeg flere ganger sett sneglehager *(escargotières).* De var små og omgitt av solide steinmurer, og eierne hadde over sneglene lagt avskårne, friske blad av *Petasites hybridus* med bladplatene nedadvendt — til ly og føde for sneglene.

At H. C. Andersen selv har spist l'escargot comestible på en eller flere av sine reiser i Mellom- og Syd-Europa, (hvor den er meget populær), men ikke vært særlig begeistret for den, fremgår av ordene i eventyret: «De store, hvide Snegle, som fornemme folk i gamle Dage lod lave til Frikassé, spiste og sagde: «Hum! Hvor det smager», for de troede nu det smagte så dejligt; de levede av Skæppeblade, og derfor bleve Skræpperne saaede».

I dette eventyret skriver dikteren: «En Dag var det sterkt Regn. «Hør hvor det *tromme-romme-rommer* på Skræpperne!» sagde Sneg-

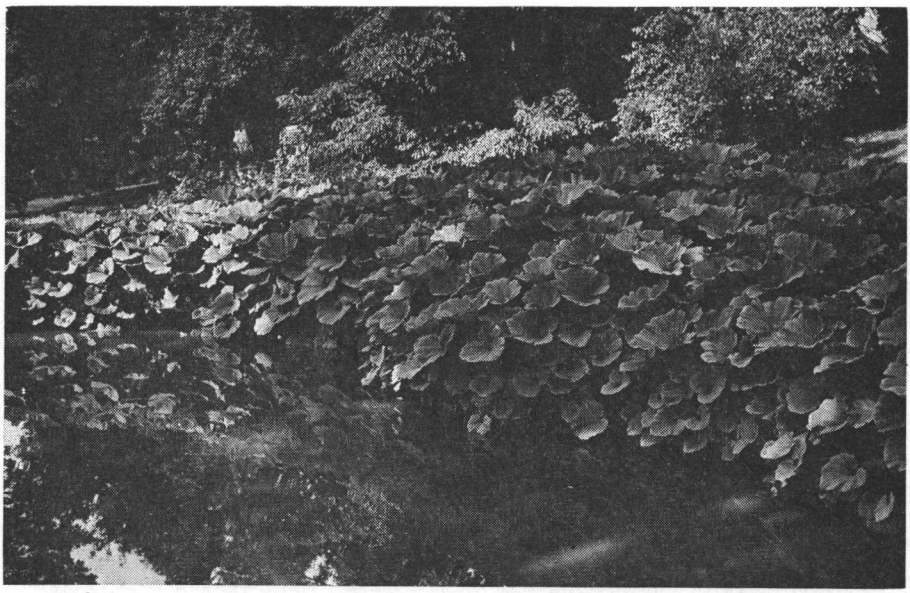

Fig. 6. Tett bevoksning av legepestrot *(Petasites hybridus)* ved dammen i Botanisk hage, Oslo. (Foto Per Sunding).

lefar». Og eventyret om Den lykkelige Familie ender slik: «— — — og Regnen slog på Skræppebladene for at gjøre Trommemusik for deres Skyld, og de vare meget lykkelige, og hele Familien var lykkelig, thi den var det.»

At *skræppe* (svensk *skräppa,* norsk *skreppa*) skulle være dannet til verbet skræppe i betydning «skryte» (se ovenfor), anser jeg for å være meget lite sannsynlig. Hva *Tussilago* angår, så har den såvisst ikke noe å skryte av. Bortsett fra at den er en kjærkommen, liten vårblomst, er den et forhatt ugress når de store bladene viser seg, og når den især på leirjord danner tette bevoksninger. Heller ikke pestrot har noe å skryte av; husdyr eter aldri bladene, men skyr dem, og de tette bevoksninger av *Petasites hybridus* er, når bladene har foldet seg ut, et veritablet ukrutt i danske herregårdsparker (også dette har H. C. Andersen gjort oppmerksom på i «Den lykkelige familie»). Arten er særbu (tvebo), men i de nordiske land forekommer visstnok bare hanplanter. Disse har en sterk vegetativ formering fra rotstokken, og løsrevne rotstokkbiter spres også med strømmende vann (jfr. G. Hegi: Illustrierte Flora von Mittel-Europa VI. Band, 2.

Hälfte, Fig. 392 g.). En tilsvarende spredning med vann har rotstokkbiter av *Tussilago farfara* (Sernander 1901).

H. C. Andersen har utvilsomt – uten direkte å innlate seg på en tydning av selve plantenavnet – oppklart den semantiske side ved saken. Jeg selv har i Botanisk hage i Oslo hatt rik anledning til å høre regndråpenes tromming mot bladplatene av fullt utvokst *Petasites hybridus,* og like ens mot bladene av *Tussilago* på steder hvor den opptrer i mengde.

At man semantisk sett her er på rett spor, synes å fremgå av en komparativ undersøkelse i tyske og engelske dialekter. Pritzel & Jessen (1882) anfører fra Ostfriesland navnet *Bullerblad* om *Petasites officinalis.* At forleddet *Buller* hører sammen med verbet *bullern* «rumle, bråke», kan neppe betviles. Jeg har også mistanke om at flere av de dialektiske engelske navn som Britten & Holland (1878) anfører for *Petasites hybridus* (tidligere: *P. vulgaris),* sikter til regndråpenes tromming mot de store bladene, f. eks. *batter dock.* Substantivet *dock* brukes om flere forskjellige storbladete urter. Verbet *batter* kan bety «slå eller hamre løs på» og «dundre på døren»; men folkemytologi (jfr. engelsk *butter dock*), kan her tenkes å ha vært på spill, så tydningen av *batter dock* som et akustisk betont plantenavn er noe usikker. Dette synes dog ikke å være tilfelle med *clatter-clogs,* som ifølge Britten & Holland er navn på *Tussilago farfara* i Cumberland. Folk har her tydeligvis sammenlignet regndråpenes smelling mot bladene med den klaprende lyden som fremkommer når man går med tresko *(clogs,* i Bergensmålet *klogger).* At substantivet *clatter* er akustisk (klirring, rasling, klapring, smelling ifølge engelske ordbøker), er opplagt. De citerte forfattere synes ikke å ha forstått meningen med *clatter-clogs.*

Jeg mener at man med full rett kan sette opp følgende semantiske «ligning»: dansk *skræppe*=norsk *leirskreppa*=tysk *Bullerblad* = engelsk *clatter-clogs.* Både *skræppe*(r) og *leirskreppa* er omstridte plantenavn; men en stor dansk dikter har her rakt plantenavnforskerne en hjelpende hånd.

Litteratur

ANDERSEN, H. C., Jubileumsutgave av 1905. *Eventyr og historier. Første Bind.* Gyldendalske Boghandel, Nordisk Forlag. København—Kristiania.

BRITTEN, J. & HOLLAND, R., 1878-1886. *A Dictionary of English Plant-Names.* Published for the English Dialect Society by Trübner & Co., London.

GERTH VAN WIJK, H. L., 1911. *A Dictionary of Plant-Names.* Martinus Nijhoff. Haag.

GRAM, K. & JESSEN, K., 1951. *Vilde planter i Norden. IV. Bind.* G.E.C. Glads Forlag. København.

HEGI, G., 1924. *Illustrierte Flora von Mittel-Europa. V. Band, 1. Teil.* München.

LANGE, JOHAN, 1960. *Ordbog over Danmarks plantenavne. Bd. II.* Ejnar Munksgaards Forlag.

LYTTKENS, AUG., 1904. *Svenska Växtnamn. Bd. 1.* C. E. Fritze's Kgl. Hofbokhandel. Stockholm.

NORDHAGEN, R., 1964. Blomstene hos Shakespeare — og hos de norske og danske oversettere. *Nordisk Tidskrift för vetenskap, konst och industri utgiven av Letterstedtska Föreningen.* Årg. 40. Seelig & Co. Stockholm.

PRITZEL, G. & JESSEN, C., 1882. *Die deutschen Volksnamen der Pflanzen.* Verlag Phillip Cohen. Hannover.

ROLLAND, EUGÈNE, & GAIDOZ, H., 1896-1914. *Flore populaire ou histoire naturelle des plantes dans leur rapports avec la linguistic et le folklore.* Paris.

ROMELL, L.-G., 1938. *Växternas spridningsmöjligheter. Växternas liv, Bind 4.* Nordisk Familjeboks Förlag. Stockholm.

SERNANDER, R., 1901. *Den skandinaviska vegetationens spridningsbiologi. Mit einem deutschen Résume.* Lundequistska Bokhandeln. Uppsala.

TORP, ALF., 1919. *Nynorsk etymologisk ordbok.* Aschehoug & Co. (W. Nygård). Kristiania.

VIDE, S.-B., 1969. *Växtnamn i Landebokens marknamn.* Sydsvenska Ortnamssällskapets Årsskrift. Sydsvenska Ortnamnssällskapets Förlag.

WEIR, J. R., 1916. Mistletoe Injury to Connifers in the Northwest. *United States Department of Agriculture. Bulletin No. 360.*

AASEN, IVAR, 1873. *Norsk Ordbog.* P. T. Mallings Boghandel. Christiania.

Bokmelding

Paul R. & Anne H. Ehrlich: *Population — Resources — Environment.* 2nd ed. XIV + 509 pp., ill. W. H. Freeman & Co. Ltd., 58 Kings Rd., Reading, England. Pris pappbind £ 2,60, innb. £ 4,30.

I flommen av litteratur om det gjensidige forhold mellom mennesket og miljøet i videste mening, fortjener denne boken en fremtredende plass. Det er et godt tegn at den allerede nå, etter to år, må komme i 2net opplag. Forfatternes mål med den har vært «to produce a reasonably comprehensive and reliable sourcebook» for studiet av de forhold som tittelen antyder, og de har nådd sitt mål. Boken er basert på en veldig mengde av informasjon. Forfatterne har gjort et klokt, allsidig utvalg, som er fremstilt på en klar og leselig måte. Der er tilstrekkelig med detaljer til å gi basis for en fullstendig diskusjon av de enkelte problemkomplekser, men uten at de store linjer blir borte.

Boken er vitenskapelig, fordi den bygger på fakta og fremstiller dem objektivt. Men dette betyr ikke at teksten er skrevet uten følelser og uten personlig engasjement, tvertom. Nettopp dette bidrar til å gjøre boken fengslende og leselig.

For en botaniker er det av spesiell interesse å lese den allsidige diskusjon av problemene omkring den «grønne revolusjon» som (dette er anm.'s mening) ofte er blitt omtalt ukritisk, som et middel til varig frelse for menneskeheten.

For en nordmann ligger det også nær å lese med spesiell interesse diskusjonen om havet som matressurskilde og det uhyggelige kapittel om hvalfangsten.

Ove Arbo Høeg

Blyttia bd. 30, h. 4, 1972

Granens (Picea abies (L.) Karst.) utbredelse i Norge. Et historisk eller økologisk problem?

Av

HAAVARD ØSTHAGEN[1]

Foredrag til hovedfagseksamen i systematisk botanikk ved Universitetet i Oslo, noe omarbeidet for publikasjon.

Når man skal forsøke å forklare en arts utbredelse, er det viktig først å skaffe til veie mest mulig viten om artens økologiske krav. Viten om artens økologi er nødvendig for å avgrense artens potensielle areal, det vil si det totale areal som arten miljømessig sett kan okkupere. Dersom en arts aktuelle areal er mindre enn det potensielle, vil artens utbredelse være begrenset av dens alder i området (Wulff 1950). Dermed er det imidlertid ikke sagt at arter hvis aktuelle og potensielle areal er mer eller mindre sammenfallende, er uten interesse for historisk plantegeografi.

Utbredelse og systematikk

Den viltvoksende granens utbredelse i Norge fremgår av fig. 1. Det vil efter min oppfatning føre for langt her å gå nærmere inn på proveniensproblematikken, men to intraspesifikke taxa som har spilt en viss rolle i diskusjonen om granens innvandringshistorie skal kort omtales.

Lengst i nordøst finnes en egen underart med obovate kongleskjell, ssp. *obovata* (Ledeb.) Domin (fig. 2). Det finnes imidlertid en kontinuerlig overgang fra denne underarten til hovedformen over typer som er kalt var. *fennica* Reg. En glattgrenet form til fjells er ofte skilt ut som en egen varietet, var. *arctica* Lindq. Fægri (1950) har imidlertid vist at denne varieteten bare representerer ytterpunktet av en klin og således ikke er noe eget taxon.

Økologi

De økologiske faktorer som kan tenkes å virke begrensende på en arts utbredelse er følgende (jfr. Dahl 1967):

Lys	Vindpress
Vann	Edafiske forhold
Temperatur	Biotiske forhold

[1] Botanisk hage, Universitetet i Oslo

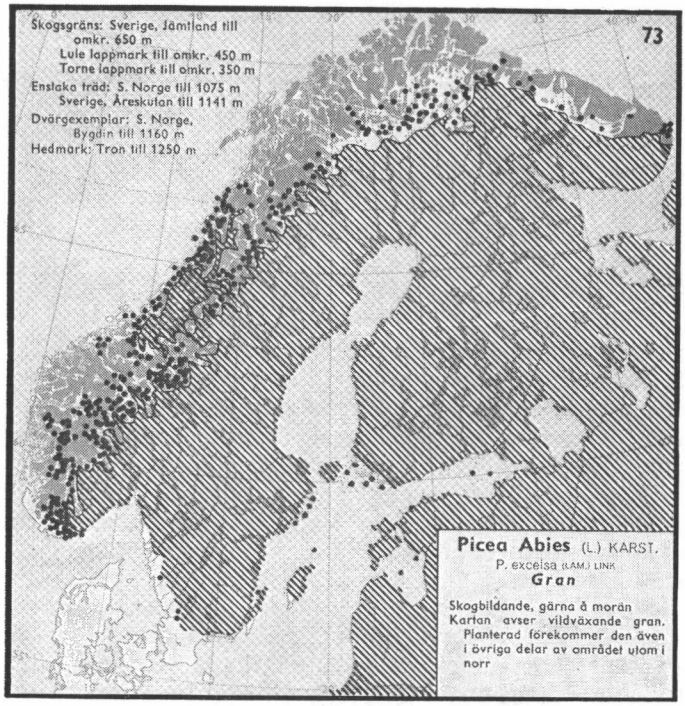

Fig. 1. Den viltvoksende granens utbredelse i Fennoskandia (efter Hultén 1971).

Eventuelt kombinasjoner av to eller flere av disse faktorer.

Solenergien er sjelden en begrensende faktor, ihvertfall for trær. Men når det gjelder granens manglende forekomst over størstedelen av Vestlandet, fremkastet Printz i 1933 den ideen at granen ikke klarte seg der på grunn av lysforholdene. I de mørke, tåkete og milde vintrene på Vestlandet ville granplantene få et så stort assimilasjonsunderskudd at de ikke klarte seg. Dette skulle særlig gå ut over de helt unge plantene hevdet Printz. Denne påstand er senere grundig tilbakevist (Ålvik 1939, Hagem 1947).

Faktorer som vann, edafiske forhold, vindpress samt biotiske forhold (inklusive menneskets virksomhet) kan trekkes frem for å forklare granens manglende forekomst lokalt (jfr. Tallantire 1972). Men i den store sammenheng er disse faktorene av meget liten betydning for dens begrensning i Norge. Tilbake står da temperaturen og økologiske krav som står i nær sammenheng med den.

Fig. 2. Utbredelsen av *Picea abies* ssp. *obovata* i Fennoskandia (efter Hultén 1971).

Siden granen stiller ulike krav til temperaturen i de forskjellige stadier av livssyklus, skal jeg først ta for meg kravene til vegetativ vekst, derefter kravene til frømodning og til slutt se på frøets og den helt unge kimplantens temperaturkrav.

Krav til vegetativ vekst

Høye temperaturer. Letaltemperaturen for gran er ikke kjent, men ligger sannsynligvis langt over de temperaturer vi har i Norge. Printz (1933) hevder at klorofyllet hos granen destrueres ved 40–45°C. Pisek & Winkler (1958) har funnet at granens nedre grense i Alpene faller noenlunde sammen med juliisotermen på 19°C.

Lave temperaturer. Lave vintertemperaturer synes ikke å ha noen varig skadelig innvirkning på stedegne provenienser av gran, men frostskader kan forekomme tidlig om våren og sent på høsten (jfr. Langlet 1960).

Lav sommertemperatur har lenge vært kjent som en viktig faktor for granens utbredelse. Det har vært gjort mange forsøk på å finne hvilken faktor som er best korrelert med den klimatiske grangrense. Mest brukt har tetratermen juni-september vært. Skre (1972) har imidlertid vist at størrelsen respirasjonskoeffesienten, Re, gir best korrelasjon. Denne størrelsen ble opprinnelig innført av Dahl & Mork (1959), og er et mål for respirasjonsmengden i løpet av døgnet. Den kan bestemmes når temperaturforløpet i døgnet og respirasjonen som funksjon av temperaturen er kjent. Skre (1972) har empirisk funnet at middelverdien for den klimatiske grangrense tilsvarer en Re på 2,85 enheter der en enhet er Re ved 10°C per 30 døgn ($Re_{t = 10} = 1$ per 30 døgn). I tillegg kommer en viss basisrespirasjon. Den tetratermen som best tilsvarer en Re på 2,85 enheter er 8,8°C-tetratermen, og den kan brukes som en tilnærmet verdi for den klimatiske høydegrense for vegetativ vekst hos gran. En reservasjon må dog tas mot å anvende denne tetratermen slavisk i euoseaniske strøk.

Krav til frømodning

Blomstring og frømodning hos granen tar normalt ett år, og frøene spres utpå eftervinteren. I tillegg til en varm og tørr sommer krever granen en gunstig temperatur den forutgående høst for å utvikle frø.

Den nedre grense for frømodning synes å være en tetraterm på 9,5–10,0°C (Hagem 1917, Mork 1933, Opsahl 1952), eventuelt 65 døgn med en middelverdi på over 12,5°C (Enquist 1929, 1933). En middeltemperatur for juli på over 18–19°C synes å være ødeleggende. (Purkyné 1877; se også Printz 1933). I tillegg til de rene temperaturkrav er godt vær i pollineringsperioden viktig for god frøsetning (Mork 1933). Lav temperatur i frømodningsperioden kan føre til svak og ufullstendig embryoutvikling (Heikinheimo 1921).

Krav til spiring

I spørsmålet om granfrøene trenger en periode med lav temperatur før spiring (vernalisering) foreligger forskjellige opplysninger. Noen (Purkyné 1877, Dengler 1912, Enquist 1929, Firbas 1949) har funnet at en hvileperiode er nødvendig for spiring, mens Mork (1933) fant at granfrøene var i stand til å spire ved relativt høy temperatur umiddelbart efter modning. Han fant også at ved temperaturer over 26°C synker spireprosenten raskt.

Den nedre temperaturgrense for spiring synes å variere noe med proveniensen. Nordlige provenienser kan klare seg med 8°C (Skre 1972), mens Mork (1933) fra Trøndelag oppgir verdier på 12–14°C. For østlandsprovenienser er ca. 10°C oppgitt (Skre 1972). Mork

(1933) har videre vist at vekslende frysing og tining kan ødelegge granfrøene, og Hagem (1947) har funnet at de unge kimplantene kan bli ødelagt av frost og tørke i snebare perioder.

Granens økologiske krav kan kort summeres opp slik:

1. Høy sommertemperatur virker ikke begrensende på granens utbredelse i Norge.
2. Høy vintertemperatur kan hindre naturlig foryngelse. Men man vet lite om eksakte temperaturverdier.
3. Lav vintertemperatur er ingen begrensende faktor.
4. Lav sommertemperatur (målt ved tetratermen) virker begrensende på alle deler av granens livssyklus.
   a. Grensen for vegetativ vekst er ca. 8,8°C.
   b. Grensen for frømodning er ca. 10°C.
   c. Grensen for frøspiring varierer fra 8° til 14°C.

Hvis man prøver å avgrense granens potensielle areal ut fra det som er nevnt om dens økologiske krav, hvordan stemmer så dette overens med det aktuelle areal? Som tidligere nevnt er det kravet til minimum sommertemperatur som er best kjent. Ut fra dette kravet skulle man vente at den polare grangrensen skulle nå havets nivå i Troms og i fjorddistriktene i Finnmark, og at den alpine grangrense i indre Troms skulle ligge på ca. 400 m o. h. (Skre 1972). Av fig. 1 fremgår det at viltvoksende gran ikke er funnet nord for Saltfjellet. At granens nordgrense i Norge sannsynligvis er historisk betinget, støttes av det faktum at nyplantinger i Troms produserer spiredyktige frø under naturlige betingelser (Barth 1918, Juul 1924).

Når det gjelder å avgrense det potensielle areal mot vest, er man straks på mer gyngende grunn. Det er foryngelsesprosessen som her er den begrensende faktor, og om den vet man lite eksakt. Nærmere undersøkelser for å finne grenseverdier for hva frøene og de unge granplantene tåler av temperatursvingninger omkring nullpunktet må foretas før man kan avgrense noe potensielt areal på Vestlandet. Det er også mulig at de generelt dårlige værforhold kan virke begrensende. Som nevnt vil granen helst ha to på hverandre varme og tørre sommere samt godt vær i pollineringsperioden for god frøsetning. At granen i Snillfjord setter spiredyktige frø (Aune 1969) kan tas som et indisium på at grangrensen mot vest ihvertfall delvis kan være historisk betinget. Også syd for sin spontane grense i Skåne forynger granen seg selv (Sjørs 1967).

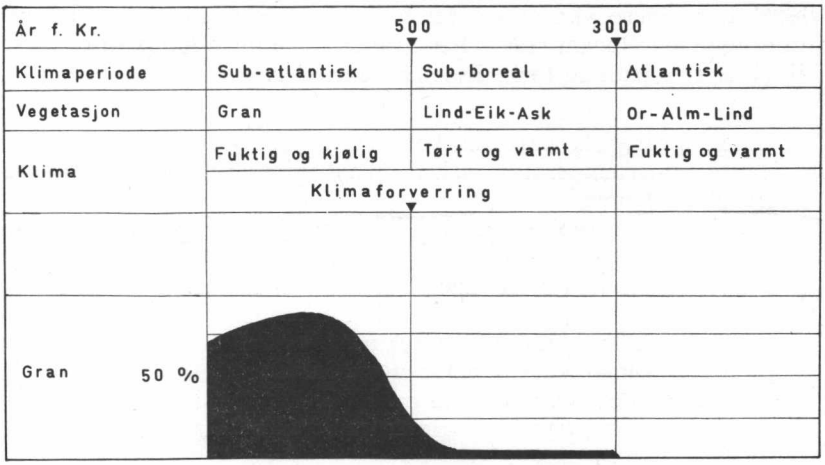

Fig. 3. Pollendiagram for Oslo-trakten av gran (omtegnet efter Hafsten 1963).

Innvandringshistorie

Det er idag alminnelig enighet om at granen er en sen innvandrer i vår flora. Teorien om at granen har overvintret Weichsel-istiden i Norge (jfr. Lindquist 1948) har ingen tilhengere idag.

Som tidligere påpekt (s. 233) finnes det en egen underart, ssp. *obovata,* lengst i nordøst. Det er mulig at denne underarten kan ha innvandret uavhengig av hovedformen og langs en nordligere rute. Det meste av det man mener å vite om granens innvandring bygger imidlertid på pollenanalysen, og det er pollenanalytisk ikke mulig å holde de intraspesifikke taxa fra hverandre. Det som videre nevnes gjelder derfor *Picea abies* s. lat.

Pollenanalysen har vist oss at fra ca. år 500 f. Kr. ekspanderte granen voldsomt (jfr. fig. 3). Denne ekspansjonen falt sammen med en drastisk klimaforverring. Av pollendiagrammet, som er et standarddiagram for Oslo-trakten, fremgår det også at noen få prosent granpollen har vært til stede helt fra ca. år 3000 f. Kr. Denne «halen» tolkes på to måter.

Noen, blant annet Moe (1970), hevder at dette pollenet er fjerntransportert. «Moe-skolen» mener at granen invaderte kontinuerlig med en frontfremflytning som fremgår av fig. 4. Hvordan er så mulighetene for en slik fjerntransport? Granen er vindbestøver og en stor pollenprodusent, og Moe (1970) har funnet opptil 3 % granpollen (av ΣAP) i Beiarn over 100 km fra nærmeste granlokaliteter. For å forklare «halen» på grankurven i Oslo-diagrammet (jfr. fig. 3), må

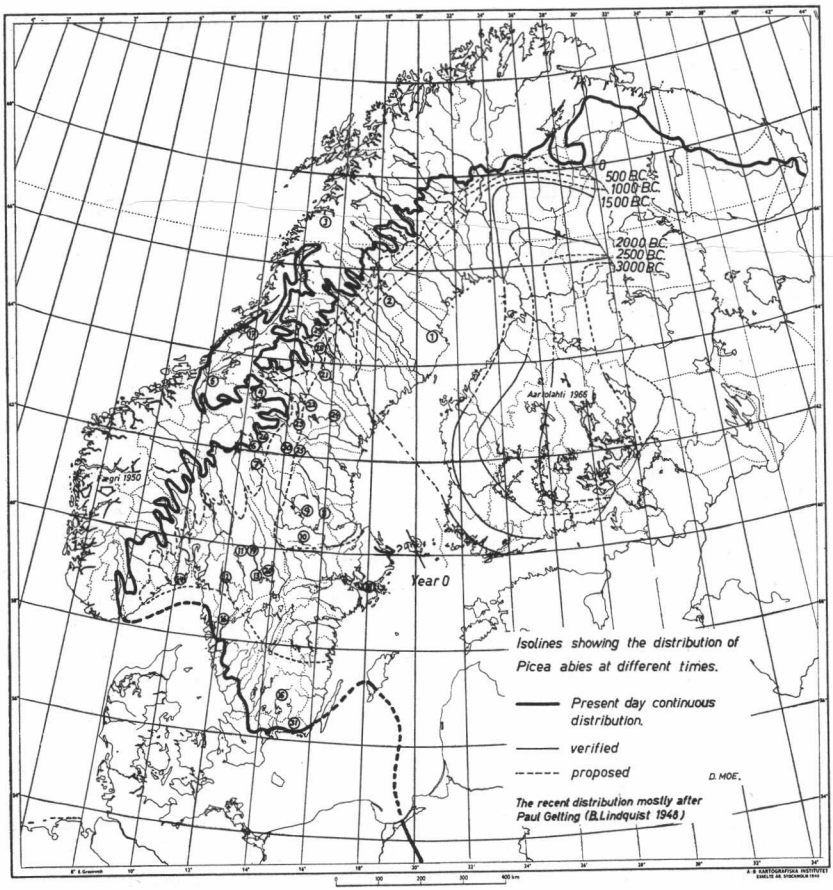

Fig. 4. Innvandringen av hovedfronten av gran ved forskjellige tidspunkter (efter Moe 1970).

man ha en fjerntransport på over 1000 km. År 3000 f. Kr. sto nemlig granens hovedfront antagelig helt øst i Finnland (jfr. fig. 4). Hvis man på denne tid hadde noenlunde de samme syklonbaner som nu, og det er det grunn til å anta, måtte denne pollentransport ha skjedd mot den fremherskende vindretning. Den andre «skolen», la meg kalle den «Hafsten-skolen», forklarer halen med at pollenet kom fra små grupper av grantrær som sto som en slags femte-kollonister på steder som var mindre egnet for klimaksskogen (vesentlig edelløvskog), og at granen koloniserte landet fra disse regionale spredning-

sentra ved klimaforverringen. «Hafsten-skolen» mener at forskyvningen av hovedfronten fra øst mot vest var korrelert med en klimagrense (Tallantire 1972).

Diskusjon

Jeg skal nu forsøke å ta for meg sammenhengen mellom granens utbredelse, dens aktuelle og potensielle areal, og de to innvandringsskoler.

Dersom det potensielle areal er større enn det aktuelle, særlig hvis det potensielle areal strekker seg vest for det aktuelle, er dette en støtte for «Moe-skolen». De kan da hevde at granen har innvandret så sent at den ennu ikke har rukket å nå sitt potensielle areal. At de viltvoksende granskogene på Vestlandet og i Trøndelag er meget unge (jfr. Fægri 1950, Moe 1970) underbygger «Moe-skolens» teori. De kan hevde at granen kom for sent til å komme over Langfjellene og Kjølen i den postglasiale varmetiden med unntak av de lave fjelloverganene mellom Jämtland og Trøndelag. Når det gjelder de viltvoksende vestlandsgranskogene hevder Tallantire (1972; se også Fægri 1950) at de er oppstått ved menneskets hjelp, mens Hafsten (1972) tror at granfrø kan ha føket over på skaren om vinteren.

Også ved sydvest-grensen for sin utbredelse er granen på vandring vestover (Hafsten 1972). Som tidligere nevnt vet man for lite om granens økologi til å kunne avgrense noe potensielt areal mot vest og sydvest. Det er således vanskelig å avgjøre om vandringen vestover er en okkupering av et potensielt areal, eller skyldes den pågående klimaforbedring. Et usikkerhetsmoment ligger også i den mulighet at granen kan ha tilpasset seg nye miljøer genetisk; at den kan ha utviklet nye og mer kystklimatolererende provenienser.

Det påviste potensielle areal for granen i Nord-Norge er en støtte for teorien om granen som kontinuerlig innvandrer. En sikker påvisning om at Vestlandet er et potensielt granområde vil underbygge denne teori ytterligere. For «Hafsten»skolen» vil det være essensielt å vise at granens aktuelle og potensielle areal er mer eller mindre sammenfallende (jfr. Tallantire 1972). Hvis granen var tilstede på Østlandet allerede for 5000 år siden, hvorfor vandret den da ikke over fjellet til Vestlandet i varmetiden og ekspanderte der ved klimaforverringen dersom Vestlandet er et potensielt granområde? En avklaring av spørsmålet om Vestlandet er et potensielt område for en naturlig granskog samt en eventuell nærmere avgrensning av et slikt område, vil kunne gi ny næring til diskusjonen om hvorledes granen innvandret. Granens utbredelse i Norge idag er således ikke et historisk *eller* økologisk problem, men ihvertfall inntil videre et historisk *og* økologisk problem.

Litteratur

AUNE, E. I., 1969. Vegetasjon og flora i Hemne og Snillfjord, Sør-Trøndelag. *Blyttia* 27: 194-202.

BARTH, A., 1918. Granen i Tromsø amt endnu engang. *Tidsskr. Skogbr.* 26: 261-283.

DAHL, E., 1967. *Forelesninger i økologi ved Norges Landbrukshøgskole.* Vollebekk. (Stensiltr.) 173 s.

— & E. MORK, 1959. Om sambandet mellom temperatur, ånding og vekst hos gran *(Picea abies* (L.) Karst.). *Medd. Norske Skogfors. Ves.* 16: 81-93.

DENGLER, A., 1912. Untersuchungen über die natürlichen und künstlichen Verbreitungsgebiete einiger forstlich und pflanzengeographisch wichtichen Holzarten in Nord- und Mittel-Deutschland. II/III. *Mitt Forstl. Vers. Wes. Preussens. Neudamm.* 1912: 1-131.

ENQUIST, F., 1929. Studier över samtidiga växlingar i klimat och växtlighet. *Svensk geogr. Årsb.* 1929: 7-50.

— 1933. Trädgränsundersökningar. *Svenska skogsv. För. Tidskr.* 31: 145-214.

FIRBAS, F., 1949. *Spät und nacheiszeitliche Waldgeschichte Mitteleuropas nördlich der Alpen.* Bd. 1. *Allgemeine Waldgeshichte.* Jena. 480 s.

FÆGRI, K., 1950. Studies on the Pleistocene of western Norway. IV. On the immigration of *Picea abies* (L.) Karst. *Univ. Bergen, Årb. 1949. Naturv. R. 1:* 1-53.

HAFSTEN, U., 1963. *Oslo-trakten gjennom 10 000 år. Myrer og tjern forteller.* Bergen. 71 s.

— 1972. *Plantegeografi.* Trondheim. 125 s.

HAGEM, O., 1917. Furuens og granens frøsætning i Norge. Belyst ved undersøkelse av kongleaarene 1912-13-14. *Medd. Vestland. Forstl. Fors. St.* 1 (2): 1-188.

— 1947. The dry matter increase of coniferous seedlings in winter. Investigations in oceanic climate. *Ibid.* 8(1): 1-317.

HEIKINHEIMO, O., 1921. Die Waldgrenzwälder Finnlands und ihre künftige Nutzung. *Metsätiet. Koelait. Julk.* 4: 1-20.

HULTÉN, E., 1971. *Atlas över växternas utbredning i Norden. Fanerogamer och ormbunksväxter.* 2. omarb. uppl. Stockholm. 56, 531 s.

JUUL, J. G., 1924. Granens vestgrænser i Norge. II. *Tidsskr. Skogbr.* 32: 218-227.

LANGLET, O., 1960. Mellaneuropeiska granprovenienser i svenskt skogsbruk. *Kungl. Skogs. Lantbr. Akad. Tidskr.* 99: 259-329.

LINDQUIST, B., 1948. The main varieties of *Picea abies* (L.) Karst. in Europe, with a contribution to the theory of a forest vegetation in Scandinavia during the last Pleistocene glaciation. *Acta Horti Bergiani* 14: 249-342.

MOE, D., 1970. The post-glacial immigration of *Picea abies* into Fennoscandia. *Bot. Notiser* 123: 61-66.

MORK, E., 1933. Temperaturen som foryngelsesfaktor i de nordtrønderske granskoger. *Medd. Norske skogfors. Ves.* 5: 1-156.

OPSAHL, W., 1952. Om sambandet mellom sommertemperatur og frømodning hos gran. *Ibid.* 11: 619-662.

PISEK, A. & E. WINKLER, 1958. Assimilationsvermögen und Respiration der Fichte *(Picea excelsa* Link) in verschiedener höhenlage und der Zirbe *(Pinus cembra* L.) an der alpinen Waldgrenze. *Planta* 51: 518-543.

PRINTZ, H., 1933. Granens og furuens fysiologi og geografiske utbredelse. *Nyt mag. Naturv.* 73: 167-219.

PURKYNÉ, E., 1877. Ueber zwei in Mitteleuropa wachsende Fichtenformen. *Allg. Forst Jagdztg.* 1877: 1-10.

SJÖRS, H., 1967. *Nordisk växtgeografi.* Stockholm. 240 s.

SKRE, O., 1972. High temperature demands for growth and development in Norway spruce *(Pices abies* (L.) Karst.) in Scandinavia. *Meld. Norges Landbr. Høgsk.* 51, Nr. 7: 1-29.

TALLANTIRE, P. A., 1972. The regional spread of spruce *(Picea abies* (L.) Karst.) within Fennoscandia: a reassessment. *Norw. J. Bot.* 19: 1-16.

WULFF, E. V., 1950. *An introduction to historical plant geography.* Waltham. 223 s.

ÅLVIK, G., 1939. Über Assimilation und Atmung einiger Holzgewächse im westnorwegischen Winter. *Medd. Vestland. Forstl. Fors. St.* 6(4): 1-266.

Bokmelding

H. E. Hess, E. Landolt & R. Hirzel: *Flora der Schweiz und angrenzender Gebiete.* Birkhäuser Verlag, Basel.
Bd. 1: *Pteridophyta bis Caryophyllaceae.* 1967. 858 s., ca. 1050 illustr. sv.-hv. Pris innb. S.fr. 128,–.
Bd. 2: *Nymphaeaceae bis Primulaceae.* 1970. 956 s., ca. 1200 illustr. sv.-hv. Pris innb. S.fr. 148,–.

La det være sagt med en gang: dette er *ikke* en flora av den typen man putter i ryggsekken for å ta med på fjelltur. Komplett i 3 bind vil den komme til å veie ca. 12 kg, og på grunn av et noe ukonvensjonelt bredformat, trenger hvert bind en plass på 64 cm bredde når man skal åpne det. Men om man ikke kan ta den med seg *til* problemene, så er det i et hvert fall et ytterst verdifullt verk å ha for hånden når man kommer hjem med problemene.

Området som dekkes av floraen, er Schweiz og «tilgrensende» områder i Tyskland, Frankrike, Italia og Østerrike. For dette området er floraen komplett for karsporeplantene og blomsterplantene, i særdeleshet fordi den i høy grad tar med forvillete og naturaliserte innførte arter. Familiene behandles i rekkefølge etter Engler's system, slik vi er vant til fra norske floraer. Bind 1 dekker karsporeplantene, de nakenfrøete, de enfrøbladete og de tofrøbladete blomsterplanter til og med nellikfamilien. I bind 2 finner vi familiene fra og med Nymphaeaceae til og med Primulaceae, dvs. blant annet store familier som Cruciferae, Saxifragaceae, Rosaceae, Leguminosae og Umbelliferae. Bind 3, som er opplyst å skulle komme i løpet av inneværende år, vil dekke resten av de tofrøbladete.

Forfatterene opererer med et relativt snevert artsbegrep og betegner som arter meget av det som i de fleste andre floraer ville blitt kalt underarter eller endog varieteter. Derved blir ofte slektskapet mellom opplagt nærstående taxa kamuflert for leseren. I motsatt retning virker det riktignok at beslektede «arter» i tekst og i nøkler behandles samlet som «artsgrupper». Intraspesifikke taxa blir faktisk nesten ikke benyttet i floraen; for polymorfe arter (som opprettholdes som arter) blir som regel variasjonen beskrevet uten at det blir skilt ut noen slike.

Hva man måtte ha å innvende om dette, er jo likevel en mindre ting. Viktigere er det at teksten gir gode og dekkende beskrivelser av artene, og med fyldige og korrekte angivelser også av cytologi, voksestedsforhold og utbredelse, såvel i floraområdet som utenfor. (Det

er gledelig å kunne konstatere at disse utbredelsesdataene også er korrekte hva gjelder Skandinavia, hvilket man ikke alltid er vant til fra floraer fra andre områder.)

Navneverket i floraen fortjener noen ord for seg. Forfatterene har anvendt en meget konservativ nomenklatur, ofte med suveren forakt for gjeldende regler, og anerkjenner i mange tilfelle ikke de navn som f. eks. i det siste ti-år er vist å være de korrekte, men beholder de eldre, ut fra begrunnelser som at de er entydige og greie, eller at de er mer illustrerende eller mer dekkende i sin beskrivelse av planten. Noen og enhver kan se seg lei på ustabiliteten i de latinske plantenavn, men her har forfatterene opplagt gått for langt i motsatt retning. I andre tilfelle forkastes eldre og velkjente (og *gyldige*) navn, med lignende subjektiv begrunnelse, f. eks. *Luzula luzuloides* og tilsvarende sammensetninger som forfatterene finner «absurde».

Tekst og illustrasjoner følger hverandre, som regel på samme oppslag. Og illustrasjonene alene gjør det å bruke disse bøkene til en fryd. Sort-hvitt strektegningene (av Rosmarie Hirzel) av de aller fleste artene i floraen er uhyre delikat utført, detaljrike uten å være overlessete og virker så absolutt *levende*. Reproduksjonen av tegningene er så fortreffelig som man er vant til å se det ved sveitsisk reproduksjonskunst på sitt ypperste. Alle habitustegningene er gjengitt i ½ gangs forstørrelse. Dette har ført til at enkelte små alpe-polsterplanter er blitt ganske ørsmå på de store sidene, med *Saxifraga rudolphiana* som den verste (habitusbildet mindre enn 1 × 1 cm). Ved detaljtegninger er grad av forstørrelse/forminskelse angitt i hvert tilfelle.

Floraens to første bind kom med beundringsverdig kort opphold. Når bind 3 kommer, forhåpentlig innen dette eller neste år, vil forfatterene virkelig ha utført en imponerende innsats. Innvendinger mot artsavgrensning og nomenklatur til tross, — dette floraverket må både hva tekst og illustrasjoner angår betegnes som en milepel i mellomeuropeisk floralitteratur. Med Schweiz' sentrale posisjon i Mellom-Europa i mer enn en forstand, vil floraen få anvendelse også langt utenfor det området den egentlig dekker. Man ser frem til det avsluttende bindet med stor forventning.

P. Sunding

BLYTTIA

NORSK BOTANISK FORENINGS TIDSSKRIFT

BIND 30

1972

UNIVERSITETSFORLAGET

© Universitetsforlaget 1972

Redaktør
Førsteamanuensis dr. philos. Per Sunding

Redaksjonskomité:
Rektor Gunnar A. Berg, konservator Gro Gulden,
professor Georg Hygen, førstebibliotekar Peter Kleppa

Harald Lyche & Co. A.s, Drammen

Innhold

Egil Ingvar Aune: Eit nytt funn av *Cordyceps gracilis* Mont. & Dur. i Noreg. *(A new find of* Cordyceps gracilis *Mont. & Dur. in Norway.)* 111

Endre Berner jr.: Grønne planters respirasjon i lys. *(Respiration of green plants in the light.)* 169

Jørn Erik Bjørndalen: Jernbanefloristiske notater fra Finse og Haugastøl. *(Notes on the railway flora at Finse and Haugastøl stations, the Oslo–Bergen railway.)* 125

Bokmeldinger 71, 119, 163, 232, 243

Botanisk Selskap for Tønsberg og omegn 57

Pål Brettum: Alger fra noen innsjøer i Nordmarka ved Oslo. *(Algae from some lakes in Nordmarka near Oslo, SE Norway.)* 187

Doktordisputaser i 1971 60

Joar T. Hovda: *Consolida* (DC.) S. F. Gray og *Delphinium* L s.str. i Norge. (Consolida *(DC.) S. F. Gray and* Delphinium *L. s.str. in Norway.)* 199

Per M. Jørgensen: Botaniske glimt fra Hidra, Vest-Agder. *(Botanical notes from Hidra, SW Norway.)* 213

Per M. Jørgensen: Noen interessante lavfunn, særlig fra Vestlandet. *(Interesting lichen finds, mainly from West Norway.)* 153

Anders Landgangen: Characé-vegetasjonen på Hvaler-øyene. *(Die Characeen-Vegetation auf den Hvaler-Inseln, Südost-Norwegen.)* 1

Jakob Naustdal: *Vicia tenuifolia* Roth ny på Vestlandet. (Vicia tenuifolia *new to western Norway.)* 113

Rolf Nordhagen: Noen utenlandske og norske folkelige plantenavn med lydlig (akustisk) motiv 217

Norsk Botanisk Forening 31

Norsk Paleontologisk Forening 117

Norsk Soppforening i 1971 58

Tore Ouren: Ballastplasser og ballastplanter i Aust-Agder. *(Ballast heaps and ballast plants in the county of Aust-Agder in Norway.)* 81

Personalia 1971 62

Kåre Rapp: En cytotaksonomisk undersøkelse av *Alopecurus pratensis* ssp. *alpestris.) (A cytotaxonomic investigation of* Alopecurus pratensis *ssp.* alpestris). 101

Leif Ryvarden: EDB og registrering av plantesamlinger 135
Leif Ryvarden: Litt om Akerøyas flora. *(Notes on the flora of Akerøya, SE Norway.)* 105
Soppforeningen i Bergen 1970/71 59
Per Sunding: Vegetasjonsforandringer på Kalvøya i Bærum 1961–1971. *(Vegetation changes on Kalvøya island, Bærum, SE Norway 1961–1971.)* 15
Hartvig Sætra: Ny nordgrense for *Scirpus silvaticus* L. *(A new northern limit for* Scirpus silvaticus *L.)* 115
Øivind Wiik & Torbjørn Nerland: Interessante algefunn fra Sunnmøre. *(Interesting finds of algae from Sunnmøre, NW Norway.)* 141
Haavard Østhagen: Granens *(Picea abies* (L.) Karst.) utbredelse i Norge. Et historisk eller økologisk problem? 233

Rolf Vik

VASSDRAG OG SAMFUNN

Problemene som følger med utnytting og forurensning av vann og vassdrag står sentralt i dagens samfunnsdebatt. I denne boka er det gjort et forsøk på å få til en tverrfaglig grenseoppgang omkring disse problemene. Selv om det i stor utstrekning er sett i relasjon til Vossavassdraget, så har boka et generelt siktepunkt som peker langt utover det rene lokalsamfunn.

Den tar bl.a. for seg luftforurensningen og dens virkninger, limnologiske og økologiske hovedtrekk i vassdrag, forurensning, vassdragsutbygging og helsestell, naturvernpolitikken og -viljen.

243 sider U-bok nr. 163 Kr. 16,50.

Universitetsforlaget

UNIVERSITETSSENTRET
BLINDERN
OSLO 3

Bind 30 **Hefte 4**

Innhold

Endre Berner jr.: Grønne planters respirasjon i lys. *(Respiration of green plants in the light.)* 169

Pål Brettum: Alger fra noen innsjøer i Nordmarka ved Oslo. *(Algae from some lakes in Nordmarka near Oslo, SE Norway.)* 187

Joar T. Hovda: Consolida (DC.) S. F. Gray og Delphinium L. s.str. i Norge. *(Consolida (DC.) S. F. Gray and Delphinium L. s.str. in Norway.)* 199

Per M. Jørgensen: Botaniske glimt fra Hidra, Vest-Agder. *(Botanical notes from Hidra, SW Norway.)* 213

Rolf Nordhagen: Noen utenlandske og norske folkelige plantenavn med lydlig (akustisk) motiv 217

Haavard Østhagen: Granens (Picea abies (L.) Karst.) utbredelse i Norge. Et historisk eller økologisk problem? 233

Bokmeldinger 232, 243

Svein Haftorn

NORGES FUGLER

«....Det er god grunn til å gratulere både professor Haftorn og hans mange medarbeidere med fullførelsen av dette storverket innen norsk fuglelitteratur. Boken vil utvilsomt i en rekke år forbli en «Fuglebibel» for alle norske fuglevenner. Jeg vil gi boken min aller beste anbefaling.»

Hj. Munthe-Kaas Lund i Verdens Gang

928 sider Innbundet kr. 160,00

UNIVERSITETSFORLAGET

LYNETRYKK