

BLYTTIA

NORSK BOTANISK FORENINGS TIDSSKRIFT



1958

NR. 3

OSLO



Amfiatlantiske planter

PROBLEMS OF AMPHIATLANTIC PLANT DISTRIBUTION

Av
EILIF DAHL

Prøveforelesning over selvvalgt emne for den
filosofiske doktorgrad 6. nov. 1957.

1. *Plantegeografiske forbindelser over det nordlige Atlanterhav.*

Noen av mine tidligste botaniske minner har jeg fra en ekspedisjon til Svalbard i 1936. De fleste artene som jeg fant der, var kjenninger fra høyfjellet i Norge, men det var også en del høyarktiske arter som Svalbard deler med Novaya Zemlya og Grønland. På den tiden var det en livlig norsk botanisk virksomhet på Nordøst-Grønland, og samlingene derfra kom til god nytte under bearbeidelsen av det innsamlede materiale. Det er ikke mange arter på Spitsbergen som ikke også finnes på Nordøst-Grønland, det dreier seg om i alt omkring 13 av en flora på 139 arter av høyere planter.

Året etter reiste jeg på Syd-Grønland. Også der kunne jeg kjenne de aller fleste arter igjen fra norsk fjellvegetasjon. Noen ukjente amerikanske arter forekom også, det var ikke mange, og de dominerte på ingen måte i vegetasjonen. Enda større var fellesskapet når det gjaldt laver. Ved bearbeidelsen av materialet fant jeg i alt 3 som kunne betegnes som amerikanske av et samlet antall på 185 høyere lav (Dahl 1950). Det er praktisk talt identitet mellom Syd-Grønlands lavflora og den lavflora en finner på de norske fjell.

Helt annerledes var inntrykket da jeg mange år senere kom til New England-statene i U.S.A. Der var floraen helt fremmed. En del ugressplanter kjente jeg igjen, men i naturlig vegetasjon hadde jeg ikke stor glede av det artskjennskap jeg hadde erhvervet meg i Norge og på de Britiske Øer. Slektene var i stor utstrekning felles, men var det noen arter som så ut som våre egne, som en *Maianthemum* eller

en *Trientalis*, så var det allikevel noe fremmed over dem. De viste seg å være dobbeltgjengere av våre egne arter, eller, som det kalles, vikarierende arter.

Vi står her overfor et problem som er falt i øynene på de fleste botanikere som har reist på begge sider av det nordlige Atlanterhav. Det er et utpreget fellesskap i flora innen det område som omfatter Grønland, Svalbard, Island og fjellområdene på de Britiske Øer og Skandinavia, men kommer vi ned i lavlandet eller lengre sør, så svekkes eller opphører fellesskapet i flora mellom Atlanterhavets øst- og vestbredd. Så melder problemet seg: Hvorledes er dette gått til? Det område det her gjelder, er jo splittet ad av store havstrekninger og erfaringer fra andre deler av kloden viser at selv moderate havstrekninger kan utgjøre viktige plantegeografiske barrierer som plantene åpenbart har hatt vanskelig for å krysse. De problemer som slektskapet i flora på begge sider av det nordlige Atlanterhav reiser, har beskjeftiget mange forskere. Fra eldre tid kan man nevne Hooker, Warming, Darwin, Blytt, Nathorst og Ostenfeld og fra nyere tid Fernald, Lyng, Nordhagen, Hultén, Nannfeldt, Böcher og Löve. Lindroth (1957) har nylig på en høyst inspirerende måte behandlet den zoologiske side av problemet.

Det gjelder nu å vise at inntrykket av fellesskap mellom floraene på begge kyster av det nordlige Atlanterhav også står for en mer kritisk vurdering og dernest prøve de hypoteser som kan komme på tale for å forklare fellesskapet. Det er i de senere år gjort store fremskritt i den botaniske utforskning av de områder det her gjelder, og materialet er framlagt på en oversiktlig måte i en rekke floraverker. Fra Skandinavia foreligger det en rekke moderne floraer foruten Hulténs atlas over planteutbredelsen (1950). Fra de Britiske Øer foreligger en ny flora av Clapham, Tutin and Warburg (1952), fra Færøyene en flora av Rasmussen (1952), fra Island arbeider av Grön-tved (1942), Stefánsson (1948), Löve (1945) og Löve and Löve (1956), fra Grønland en utmerket flora av Böcher, Holmen og Jacobsen (1957), fra Arktisk Canada arbeider av Polunin (1940) og Porsild (1957), fra Quebec av Marie-Victorin (1947) og fra Øststatene av U.S.A. og tilgrensende deler av Canada ved Fernalds bearbeidelse av Grays Manual (1950). Novaya Zemlya dekkes av den nye russiske flora. Huller i dette nett av floraer har man for Labradors vedkommende og for Svalbard. Den siste flora over Svalbard er skrevet av Resvoll-Holmsen (1927) og en ny Svalbardflora vil fylle et lenge følt savn.

Mange av de artene som er felles for landene omkring Atlanterhavet, finnes også i andre arktiske strøk i Amerika og Asia. Det er arter som kalles cirkumpolære. Men i tillegg til dette cirkumpolære

element finnes det mange som bare finnes på begge sider av det nordlige Atlanterhav. De har hull i sin utbredelse i det nordvestlige Canada, omkring Beringstredet og i Sibir. Slike planter kaller vi

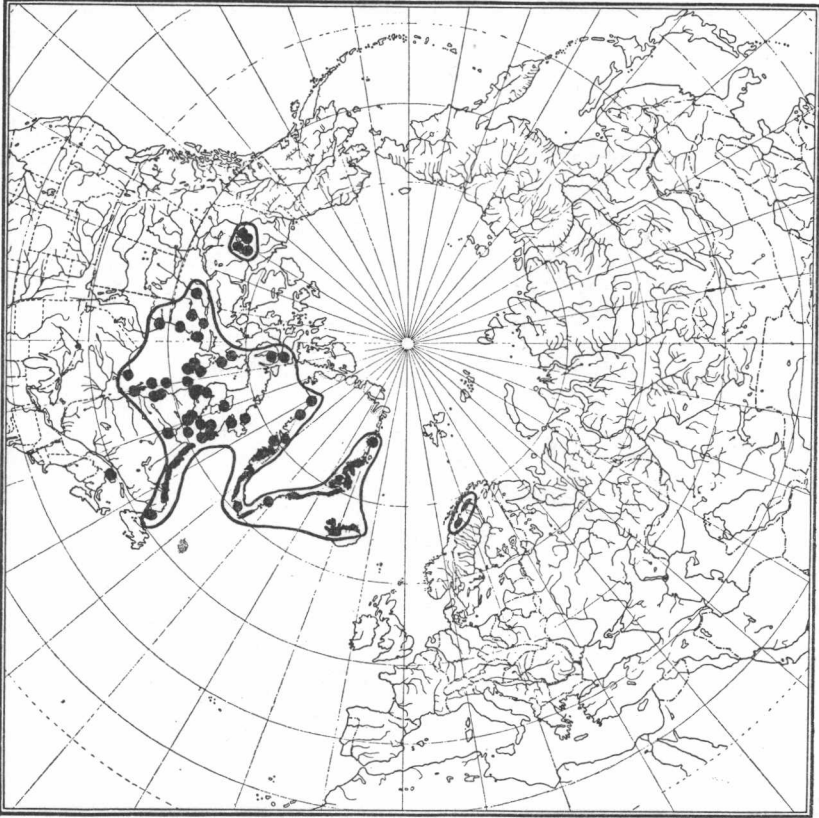


Fig. 1. Totalutbredelsen av en vestarktisk amfiatlantisk art, *Pedicularis flammea* (etter Hultén 1957).

World distribution of an amphiatlantic, west-arctic species, *Pedicularis flammea* (after Hultén 1957).

amfiatlantiske. Og vi har der forskjellige utbredelsestyper. Vi har noen som finnes over et stort område på vestsiden, men har et lite areal på østsiden (eksempel *Pedicularis flammea*, fig. 1); disse kan vi kalle vestarktiske. Så har vi en del som dekker et stort område i den gamle verden, men har bare et lite areal i den nye verden. De

kan vi kalle østarktiske (eksempel *Gentiana nivalis*, se fig. 2). Så har vi en del arter som har en mer symmetrisk utbredelse på begge sider. Av disse kan vi ta som eksempel *Bartsia alpina* (fig. 3) som

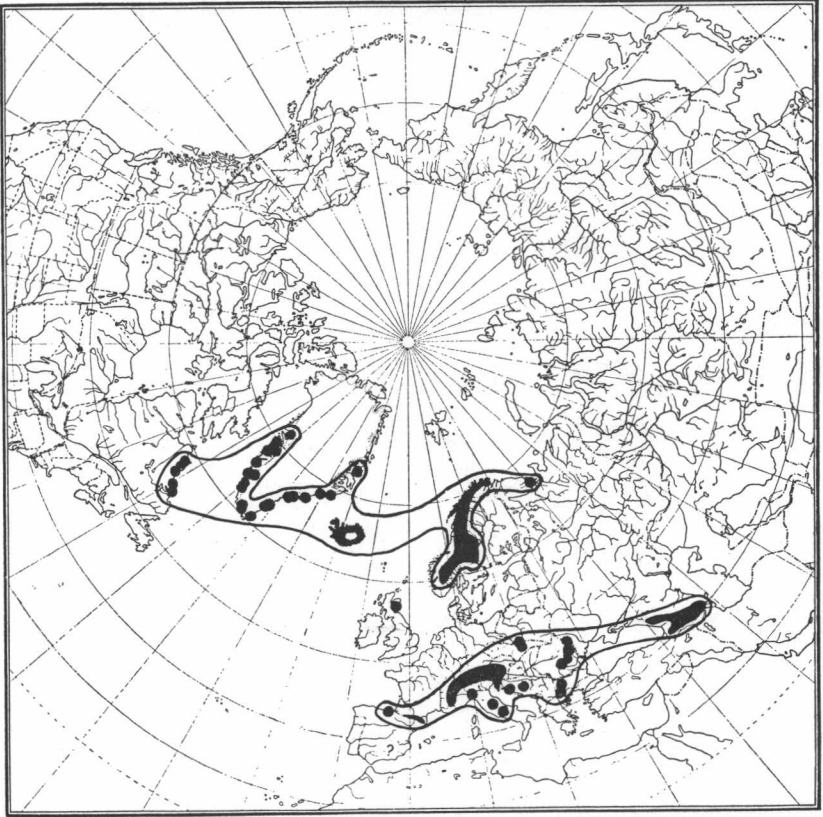


Fig. 2. Totalutbredelsen av en østlig amfiatlantisk art, *Gentiana nivalis* (etter Hultén 1957).

World distribution of an eastern amphiatlantic species, Gentiana nivalis (after Hultén 1957).

en forholdsvis sydlig eller lavarktisk type og *Cerastium regelii* (fig. 4) som en høyarktisk type.

De cirkumpolære artenes utbredelse er ikke så vanskelig å forklare. De kan ha vandret over Beringstredet som ikke er stort bredere enn at man i klarvær kan se over det; under istidene var stredet både is-

fritt og tørt. Det kan tenkes at de amfiatlantiske plantenes utbredelse kan forklares ved å anta at de opprinnelig vandret over Beringstredet og senere døde ut alle andre steder enn omkring Atlanterhavet. Den



Fig. 3. Totalutbredelsen av en lavarktisk, symmetrisk amfiatlantisk art, *Bartsia alpina* (etter Hultén 1957).

World distribution of a low-arctic, symmetrically amphiatlantic species, Bartsia alpina (after Hultén 1957).

svenske botaniker Hultén er tilhenger av en slik tanke. Men det kan også tenkes at plantene på et eller annet vis har spredt seg over Atlanterhavet. Det er da hypoteser som må prøves på det foreliggende materiale.

For å begynne med Skandinavia så var det Blytt som først pekte

på at det fantes et element av vestarktiske planter i Skandinavias fjellflora. Det dreier seg om utpreget arktisk-alpine planter. Vi vil

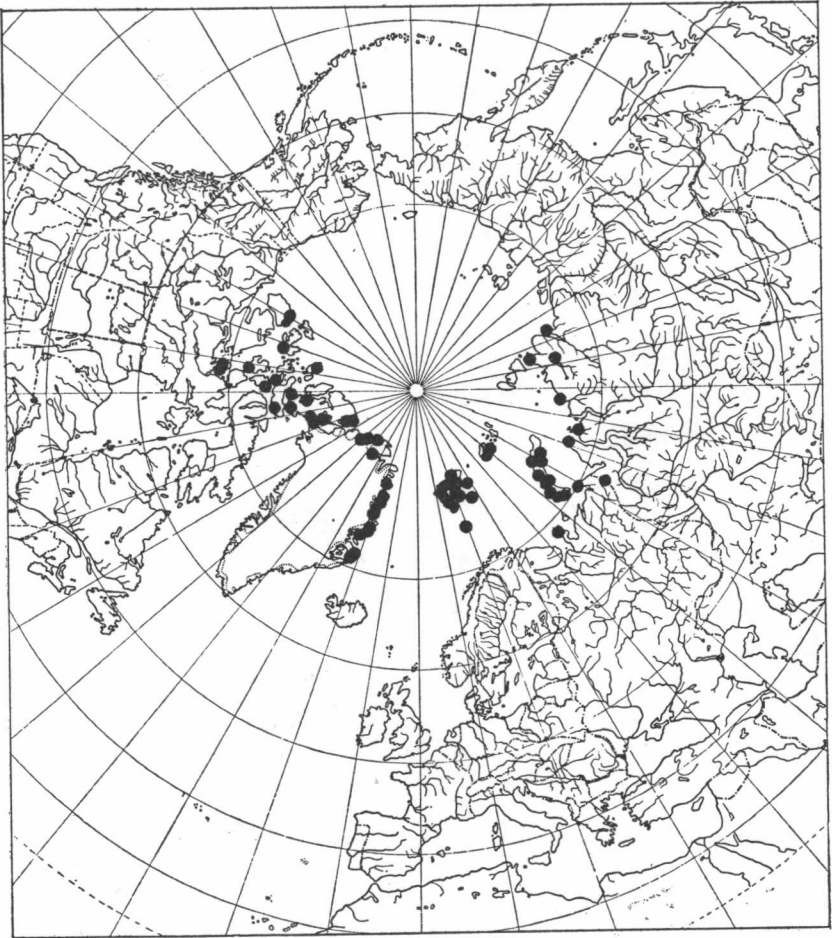


Fig. 4. Totalutbredelsen av en høyarktisk, symmetrisk amfiatlantisk art, *Cerastium regelii* (etter Hultén 1956).

World distribution of a high-arctic, symmetrically amphiatlantic species, Cerastium regelii (after Hultén 1956).

her kalle en art for arktisk-alpin hvis den har sin hovedutbredelse over barskogsgrensen, d.v.s. i bjerkebeltet og enda høyere opp på fjel-

lene, eller den har sin hovedutbredelse nord for den polare barskogsgrense. Vi skal også i dette element inkludere en del strandplanter som har sin hovedutbredelse nord for Trondheimsfjorden. Ved hjelp av denne definisjonen har jeg foretatt en opptelling av de arter i Norges, Sveriges og Finnlands flora som passer med definisjonen, og kommet til at de utgjør omtrent 250 arter; et visst skjønn er nødvendig i enkelte tilfeller (se tabell 1). Vi finner at det vestarktiske element utgjør omtrent 10 % av vår samlede arktisk-alpine flora. Jeg har i disse og følgende opptellinger holdt de polymorfe og apomiktiske slekter *Hieracium* og *Taraxacum* utenfor.

Vender vi oss nu til Skottland, er det vel kjent at de aller fleste skotske fjellplanter også finnes i Skandinavia. Det finnes en del endemiske småarter; det er i alt 7 arter som forbinder den skotske fjellflora med Alpene og som mangler i Skandinavia (Raven and Walters 1956 s. 56–57 og s. 182), mens antallet arter som er felles for Skottland og Skandinavia, men som mangler i Alpene, er omtrent tre ganger så stort. Denne sammenheng kan man iallfall foreløpig forklare ved plantevandring under istidene og i senglacial tid.

Færøyenes flora er utpreget lik den skotske. Det er i alt 7 arter som forekommer på Færøyene, men som mangler i Skottland, og alle disse finnes på Island. Et stort antall arter som mangler på Island, er felles for Færøyene og Skottland, mest det vi kaller atlantiske planter, f. eks. rome, purpurlyng, kusymre o.s.v. Det er neppe tvil om at størstedelen av den færøyske flora er kommet fra Skottland.

Löve and Löve (1956) har laget en oppstilling over de islandske arter og underarter fordelt på de ulike plantegeografiske elementer. De regner med 405 arter og underarter som er opprinnelig ville; i tillegg kommer så de som er innført av mennesket. Av de opprinnelige ville arter og underarter er 155 circumpolære, 120 amfiatlantiske, 97 europeiske typer som ikke går lenger vest enn Island og 16 er amerikanske arter som har sin østligste utpost på Island. Til slutt er det 17 endemiske planter (se tabell 3). Det er omtrent 6 ganger så mange østlige som vestlige typer på Island, og det har aldri heller vært tvil om at Island plantegeografisk hører sammen med Europa. Det samme gjelder Islands fauna (Lindroth 1957 s. 253).

Forfatterne av den nye Grønlands Flora har også angitt utbredelsestyper for de arter som forekommer på Grønland. Noen arter har sin hovedutbredelse i Amerika og på Grønland, dit hører blant annet de fleste arter i det vestarktiske element i Skandinavia. De betegnes som vestlige. Andre har sin hovedutbredelse i den gamle verden med en utpost på Grønland eller i nærliggende deler av Amerika. De kalles østlige. Så er det en del endemiske arter, og det som da blir igjen er stort sett de circumpolære og symmetrisk amfiatlantiske artene. I hele

Grønlands flora er det 441 arter, av dem er 109 vestlige, 61 østlige og 19 endemer, d.v.s. det er en overvekt av vestlige typer (se tabell 2). Annet er jo ikke å vente når man tenker på at Grønland nesten er landfast med Nord-Amerika.

Nu er Grønland et lovlig stort område å ta som en plantegeografisk enhet. Tar vi nu for oss sørøstkysten av Grønland som ligger like overfor Island (distriktet SE i Grønlands Flora), så finnes det der 213 arter av hvilke 43 er betegnet som vestlige, 37 som østlige og 3 er grønlandske endemer. En ser at østlige og vestlige elementer holder hverandre så noenlunde i likevekt, og 18 av de arter som er betegnet som vestlige, finnes også på Island. Går vi så fra distrikt til distrikt langs Grønlands sør- og vestkyst, skal det bli vanskelig å finne noe skille.

Omkring 1890 utspant det seg en voldsom diskusjon mellom den danske botaniker Warming (Warming 1888, 1891) og den svenske geolog og botaniker Nathorst (Nathorst 1890, 1891) om hvor den plantegeografiske grense mellom Amerika og Europa gikk. Warming ville trekke den etter Danmarksstredet som skiller Island og Grønland, mens Nathorst ville trekke den over den grønlandske innlandsis. Lindroth (1957 s. 264) mener at den viktigste dyregeografiske grense går mellom Grønland og arktisk Amerika. Jeg tror saken er at det ikke er lett å trekke noen grense i det hele tatt. Det er en gradvis overgang i flora når vi beveger oss fra Skottland over Færøyene og Island til Grønlands østkyst og så langs Grønlands sør- og vestkyst over til arktisk Canada. Denne observasjon må en hypotese som skal forklare de amfiatlantiske artenes opprinnelse og historie, ta hensyn til.

2. Har de amfiatlantiske plantene fått sin utbredelse ved langdistansespredning?

Det er ulike hypoteser som søker å forklare den påfallende likhet i flora på begge sider av det nordlige Atlanterhav. Den ene hovedhypotese, som støttes av Hultén, er at vi her har for oss opprinnelig cirkumpolære arter som er vandret over Beringstredet. De er siden dødd ut i det vestlige Nord-Amerika og det østlige og nordlige Asia, men er blitt bevart på begge sider av Atlanterhavet. Den annen hovedhypotese sier at vi her har for oss en vandring av plantearter direkte mellom Nordøst-Amerika og Nordvest-Europa. Den siste hovedhypotese kan så igjen deles i to etter den måte hvorpå vandringer har funnet sted. Noen tenker seg at plantene har spredd seg over en direkte landforbindelse i tidligere geologiske perioder hvor fordelingen av land og hav var annerledes enn den er nå. Andre

tenker seg at vi har for oss en langdistansespredning over de havstrekningene som skiller landene ad.

Vi skal først ta for oss langdistansespredningshypotesen. Vi vet at plantene har meget ulike evner til å spres over store avstander. Planter kan spres over større distanser først og fremst med vind, med dyr og med havstrømmer. En rekke planter har meget små frø som lett bæres oppe av vinden. En regner med en grense på 0,2 mm diameter idet fallhastigheten i luft avtar meget raskt med avtagende diameter omkring 0,2 mm. Dessuten har mange frø hår eller vinger som reduserer fallhastigheten. Som vindspredere vil jeg derfor regne arter som har frø i gjennomsnitt under 0,2 mm diameter eller har vinger eller hår på frukt eller frø.

De planter som spres med dyr, er først og fremst enten slike som spises og da har attraksjoner i form av et spiselig fruktkjøtt eller annet hylle. Eller de har kroker eller haker på frøene eller fruktene som har lett for å henge seg fast på forbipasserende dyr. Slike typer regner jeg som dyrespredere.

For at planter skal kunne spres med havstrømmer er det nødvendig at fruktene eller frøene kan flyte godt. Nu foreligger det ikke tilstrekkelige opplysninger om frøenes og fruktenes flyteevne. Men det er ikke nok at frøene føres over havene med strømmen, frøene må også kunne spire og vokse opp til reproduksjonsdyktige planter hvis spredningen skal bli effektiv. Det er da klart at halofile planter, d.v.s. planter som har preferanse for stranden, må ha en særlig fordel ved spredning med havstrømmer. Jeg har derfor skilt de halofile artene ut som en egen gruppe. Av de data over flytetider som er samlet i *Växternas Liv* (Bind 4 s. 366–372) fremgår det at halofile arter gjennomgående har frø eller frukter som flyter godt.

Til sist er ferskvannsplantene skilt ut som egen gruppe. Særlig under diskusjonen om opprinnelsen til de amerikanske artene på de Britiske Øer har det vært antydning at ferskvannsplanter spres særlig lett over store distanser fordi gjess og andre vannfugl som trekker over store avstander, vil slå seg ned i vannsamlinger hvor de eventuelt medbragte frø vil ha gode vekst- og livsbetingelser (Heslop-Harrison 1953, Iversen 1954 s. 91). Hvor holdbar denne hypotese er vil jeg ikke ha sagt noe om, men jeg har i det følgende holdt vannplantene for seg som egen gruppe; avgrensningen er etter Samuelsson (1934).

Vi skal først undersøke om det er noe som taler for at de vestarktiske plantene i Skandinavia er vandret inn ved langdistansespredning. Vi foretar nu en undersøkelse av fordelingen av de ulike spredningstyper innen det vestarktiske element i Skandinavia og sammenlikner resultatet med den tilsvarende fordeling innen de øvrige arktisk-alpine elementer i Skandinavias flora. Resultatet er gitt i tabell 1.

Tabell 1.

Spredningsbiologiske typer innen det vestarktiske element (etter Dahl 1956) sammenliknet med tilsvarende typer innen andre arktisk-alpine elementer i Skandinavias flora.

The west arctic element in the Scandinavian flora (after Dahl 1956) compared with other arctic-alpine elements as to adaptations to long distance dispersal.

	Uten tilpasing til langdistansespredning <i>No adaptation to long distance dispersal</i>	Vindspredere <i>Anemochorous species</i>	Dyrespredere <i>Zochorous species</i>	Halofile arter <i>Halophilous species</i>	Ferskvannsarter <i>Limnic species</i>	Sum Total
Vestarktisk element <i>West arctic element</i>	21 (17.7)	3 (5.5)	0 (0.4)	1 (1.2)	0 (0.3)	25
Andre elementer <i>Other elements</i>	160 (163.3)	53 (50.5)	4 (3.6)	11 (10.8)	3 (2.7)	231
Sum Total	181	56	4	12	3	256 256

Nu er det lett å undersøke om det er noen sammenheng mellom inndelingen i plantegeografiske elementer og inndelingen etter spredningstyper. De tall som skulle stått i hver rubrikk hvis det ikke var noen sammenheng mellom spredningstype og plantegeografisk element, kan lett beregnes og er ført opp i parentes. Det er liten forskjell mellom de observerte og de beregnede tall; alle de forskjellene som finnes kan skyldes rene statistiske tilfeldigheter. Det er allikevel færre langdistansespredningstyper innen det vestarktiske element enn man skulle vente. Der er altså ingen anrikning av typer som man skulle vente hadde særlige muligheter til å spre seg ved langdistansespredning innen det vestarktiske element i Skandinavia, og dette er et moment som avgjort taler i mot at de angjeldende arter er kommet til Skandinavia ved langdistansespredning.

Tabell 2.

Spredningsbiologiske typer innen de plantegeografiske elementer på Grønland. Inndeling i plantegeografiske elementer etter Böcher, Holmen og Jacobsen (1957).

Comparison of the different phytogeographic elements in the flora of Greenland (after Böcher, Holmen og Jakobsen 1957) as to adaptations to long-distance dispersal.

	Uten tilpasning til langdistansespredning <i>No adaptation to long distance dispersal</i>	Vindspredere <i>Anemochorous species</i>	Dyrespredere <i>Zoctorous species</i>	Halofile arter <i>Halophilous species</i>	Ferskvannsarter <i>Limnic species</i>	Sum <i>Total</i>
Vestlig element <i>Western element</i>	71 (70.4)	21 (21.5)	4 (3.5)	9 (6.9)	4 (6.3)	109
Østlig element <i>Eastern element</i>	47 (39.3)	10 (12.0)	1 (1.9)	2 (3.9)	1 (3.9)	61
Endemisk element <i>Endemic element</i>	8 (12.9)	9 (3.8)	0 (0.6)	1 (1.2)	1 (1.2)	19
Andre elementer <i>Other elements</i>	159 (162.7)	47 (49.7)	9 (8.0)	16 (16.0)	21 (15.4)	252
Sum <i>Total</i>	285	87	14	28	27	441 441

Dernest skal vi undersøke om det er noe som taler for at de østlige arter på Grønland eller noen av de andre elementene på Grønland er kommet dit ved langdistansespredning. Resultatet av sammenlikningene mellom plantegeografisk element og spredningstype er gitt

i tabell 2. I opptellingen er de arter som sannsynligvis er kommet til Grønland med våre forfedre, holdt utenfor. I det store og hele er det god overensstemmelse mellom de observerte og beregnede tall. Det er en overrepresentasjon av arter uten noen særlig tilpasning til langdistansespredning innen det østlige element som forbinder Grønland med Europa, men forskjellen kan skyldes rene tilfeldigheter. Av andre ting å merke i tabellen er en tydelig overrepresentasjon av vindspredere i det endemiske element. Det skyldes sikkert at hele 5 av de grønlandsk endemiske arter tilhører slekten *Antennaria* som er meget mangfoldig og dessuten vindspreder.

Vi kan nu underkaste Islands flora en liknende undersøkelse. Resultatet er gitt i tabell 3; inndelingen i plantegeografiske elementer er etter Löve and Löve. Det første vi ser er at det er en overrepresentasjon av ferskvannsplanter i det cirkumpolære element; forskjellen kan ikke skyldes statistiske tilfeldigheter. Dette tyder på at ferskvannsplantene i plantegeografisk henseende oppfører seg annerledes enn landplanter, et moment jeg skal komme tilbake til senere. Det annet påfallende trekk er at det er en sterk overrepresentasjon av de gruppe som skulle ha særlige muligheter ved langdistansetransport innen det vestlige element. Mens vindspredere, dyrespredere og halofile arter innen floraen som helhet utgjør omtrent $1/3$ av samtlige arter, så utgjør de innen det vestlige element hele $3/4$. Selv om det vestlige element bare omfatter få arter, er forskjellen for stor til å kunne forklares ved statistiske tilfeldigheter, og det er derfor grunn til å tro at langdistansetransport har spilt en rolle ved innvandringen av det vestlige element. Derimot er det intet som tyder på at dette er tilfelle når det gjelder de øvrige elementer i Islands flora, f. eks. de østlige og amfiatlantiske plantene.

Av de statistiske sammenlikninger kan man trekke en av to slutninger: Enten har de østlige arter på Grønland, de amfiatlantiske og østlige arter på Island og de vestarktiske arter i Skandinavia fått sin utbredelse ved vandringer over noenlunde sammenhengende landområder hvor tilpasninger til langdistansetransport ikke medfører noen særlig fordel, eller så spiller de tilpasninger til langdistansetransport som vi regner med, liten rolle for plantenes evne til å krysse havstrekninger.

Det siste alternativ synes vanskelig å forsvare. Når det gjelder vindspredning er det foretatt atskillige undersøkelser over sannsynlig spredningsdistanse som funksjon av frøenes synkehastighet. En tar her hensyn til luftens vertikalbevegelser, og en finner at den sannsynlige spredningsdistanse avtar meget raskt med økende fallhastighet av frøene. Dette resultat bekreftes ved innsamling av levedyktige bakteriesporer over Nordpolen, og man kan også trekke inn de tall-

Tabell 3.

Spredningsbiologiske typer innen de plantegeografiske elementer på Island. Inndelingen i plantegeografiske elementer etter Löve and Löve (1956).

Comparison of the different phytogeographic elements in Iceland (after Löve and Löve 1956) as to adaptations to long-distance dispersal.

	Uten tilpasning til langdistansespredning <i>No adaptation to long distance dispersal</i>	Vindspredere <i>Anemochorous taxa</i>	Dyrespredere <i>Zochorous taxa</i>	Halofile arter <i>Halophilous taxa</i>	Ferskvannplanter <i>Limnic taxa</i>	Sum Total
Circumpolært element <i>Circumpolar element</i>	93 (99.6)	19 (19.2)	7 (6.9)	15 (17.2)	21 (12.3)	155
Amfiatlantisk element <i>Amphiatlantic element</i>	81 (77.0)	13 (14.8)	4 (5.3)	16 (13.3)	4 (9.4)	120
Østlig element <i>Eastern element</i>	68 (62.4)	11 (12.0)	7 (4.3)	7 (10.8)	4 (7.7)	97
Vestlig element <i>Western element</i>	4 (10.4)	6 (2.0)	0 (0.7)	6 (1.8)	0 (1.3)	16
Endemisk element <i>Endemic element</i>	14 (10.8)	1 (2.1)	0 (0.8)	1 (1.9)	1 (1.3)	17
Sum Total	265	49	18	47	32	405 405

rike funn av fjernttransportert pollen. Men spørsmålet kan best og mest entydig løses på eksperimentell vei, og dette eksperiment var naturen så elskverdig eller uelskverdig å foreta da øya Krakatau i Sundastredet mellom Java og Sumatra sprang i luften ved et vulkanutbrudd i 1883. Ved utbruddet forsvant en del av øya, og det som ble igjen, ble dekket av et lag av glohet pimpesten. Det er mulig at dette ikke var nok til å drepe alle spirer på øya, men det influerer ikke på de slutninger jeg her skal trekke av Krakataus vegetasjonshistorie etter utbruddet.

I 1886, altså tre år etter utbruddet, ble øya besøkt av en botaniker som fant 11 bregner og 15 blomsterplanter på øya. Samtlige var halofile arter eller vindspredere. I 1906, altså 23 år etter eksplosjonen, ble øya igjen besøkt av botanikere (Ernst 1907). Da var artstallet vokset til 108. Av disse hørte 67 strandsonen til, i tillegg kom 41 arter som fantes inne på øya og samtlige, muligens med et eller to unntak, var vindspredere eller dyrespredere etter de definisjoner jeg har brukt på begrepene. Det er derfor åpenbart at en tilpasning til langdistansetransport spiller en rolle når det gjelder å krysse en havstrekning på ca. 40 km, som er avstanden fra Krakatau til det nærmeste land, og det er ingen grunn til å tro at de spredningsøkologiske tilpasninger er mindre betydningsfulle når det gjelder å krysse større havstrekninger. Vi må altså forkaste langdistansespredningshypotesen når det gjelder å forklare de plantegeografiske forbindelser en finner over det nordlige Atlanterhav.

3. *Har de amfiatlantiske plantene vandret over Beringstredet?*

Det gjenstår følgelig to hypoteser som kan forklare de plantegeografiske forhold omkring Atlanterhavet. Den ene er Hultén hypotese at vi har for oss opprinnelig cirkumpolære arter som senere er dødd ut alle andre steder enn omkring Atlanterhavet. Den annen hypotese er at vi her har å gjøre med direkte plantevandringer over en tidligere landforbindelse over det nordlige Atlanterhav.

Hulténs hypotese forutsetter meget vidstrakte plantevandringer som må ha tatt betydelig tid. De populasjoner vi finner på begge kyster av Atlanterhavet må derfor ha vært isolert fra hverandre gjennom et betydelig tidsrom, og man skulle da vente at det var differensiert ut forskjellige former på begge sider av Atlanterhavet. Dette skulle særlig gjelde arter tilhørende polymorfe artskomplekser hvor man mener at differensieringen er foregått nokså raskt.

Vi kan da ta for oss en bestemt art, *Thymus drucei*, som er undersøkt av den engelske botaniker Pigott (1954, 1955). Den tilhører det meget polymorfe artskompleks *Thymus serpyllum* hvor det især i

Asia finnes en rekke småarter. I gruppen *Euserpyllum* anfører den nye russiske flora 41 arter. I Norden har man en lavlandstype *Thymus serpyllum* s. str. og i Nordøst-Skandinavia en egen underart ssp. *tanaensis* (Jalas 1947). Det hittil kjente utbredelsesområde av *Thymus drucei* er gitt i fig. 5. Totalområdet strekker seg fra Vest-

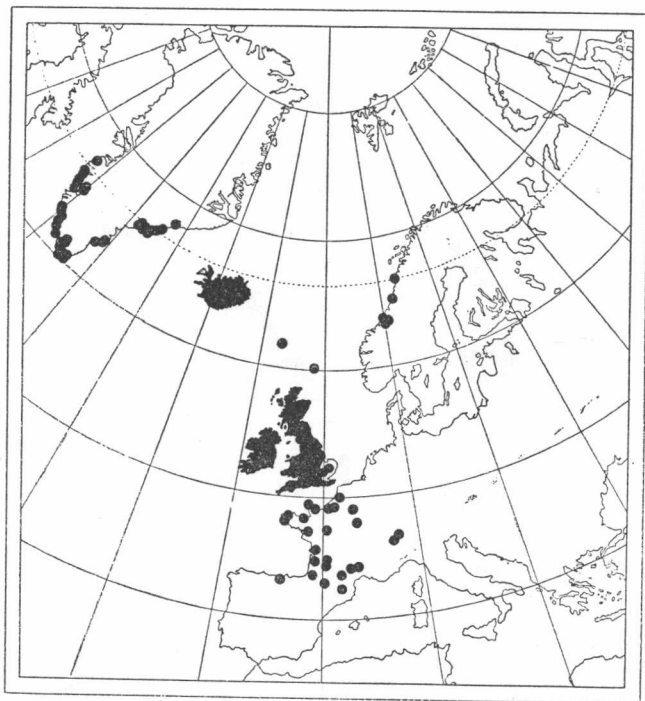


Fig. 5. Utbredelsen av *Thymus drucei* (etter Pigott 1955).

Distribution of Thymus drucei (after Pigott 1955).

Alpene, de Britiske Øer og Trøndelag, over Færøyene og Island til Syd-Grønland. Innen arten *Thymus drucei* er det igjen differensiasjon i ulike raser. Pigott peker på at de raser man finner på Grønland og Island, helt svarer til dem man finner på Britiske Øer, men skiller seg fra dem man finner i Alpene (Pigott 1954 s. 491). Dette må sees som et sterkt argument for at denne art har vandret direkte over Atlanterhavet.

Dette er langt fra et enestående tilfelle. Innen *Arenaria ciliata*-komplekset har man en underart, *Arenaria ciliata* ssp. *pseudofrigida*,

som forbinder Nordskandinavia med Spitsbergen og Øst-Grønland, og en annen art, *Arenaria norvegica*, som forbinder Vest-Norge med Skottland og Island (se fig. 6). Man finner stadig nye eksempler jo mer man lærer om detaljsystematikken innen de arktiske og subarktiske planter, således innen *Papaver radicatum*-komplekset, innen *Cerastium alpinum*-komplekset (Hultén 1956), innen *Poa arctica*-

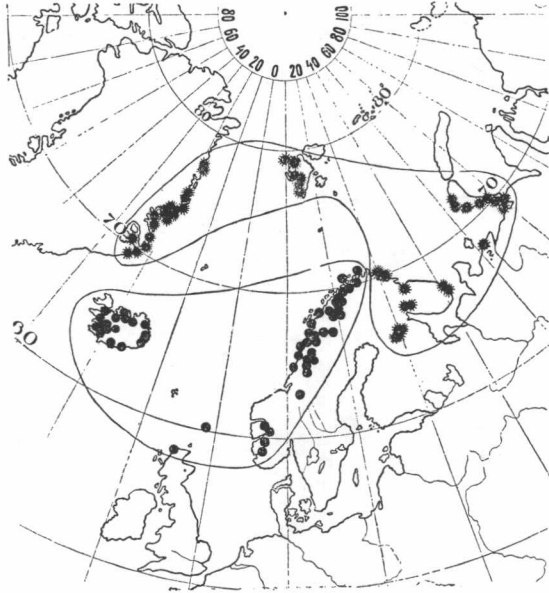


Fig. 6. Utbredelsen av *Arenaria norvegica* (prikker) og *A. ciliata* ssp. *pseudofrigida* (stjerner) (etter Nordhagen 1935).

World distribution of *Arenaria norvegica* (dots) and *A. ciliata* ssp. *pseudofrigida* (stars) (after Nordhagen 1935).

komplekset (Nannfeldt 1940, 1947), *Potentilla* (Hultén 1945), *Antennaria*, *Arnica*, *Euphrasia*, *Dryas* (Porsild 1947), *Saxifraga flagellaris* (Porsild 1954), *Roegneria* (Melderis 1950) og *Hieracium*.

Det er et hovedtrekk som Hulténs hypotese vanskelig kan forklare, og det er den gradvise overgang i flora fra Skottland over Færøyene, Island og Grønland til Nord-Amerika. Bortsett fra det amerikanske element på Island er det lite som tyder på at denne forbindelse er oppstått ved langdistansespredning. For å forklare Islands flora er det da nødvendig å postulere en landforbindelse mellom Island og Europa som Hulténs hypotese nettopp tar sikte på å unngå.

Vi kommer derfor til det resultat at den eneste hypotese som kan forklare de plantegeografiske forbindelser som vi har påvist, er hypotesen om en landforbindelse over det nordlige Atlanterhav, men den synes, så langt jeg kan dømme, å være i overensstemmelse med alle observerte fakta. Jeg vil ikke si at ikke enkelte arter kan ha hatt den historie som Hultén antyder, men hovedmassen av floraen må ha hatt en annen historie.

Over denne hypotetiske landforbindelse må så østlige elementer ha kunnet vandre fra Europa til Grønland og vestlige elementer fra Amerika til Europa. Området omkring det nordlige Atlanterhav må ha utgjort en sammenhengende provins.

Som nevnt var det grunner til å tro at langdistansetransport har vært av betydning ved innvandringen av det amerikanske element i Islands flora. Det østlige element i Grønlands flora må derimot være kommet ved vandring over land. Dette kan ikke tydes på annen måte enn at det amerikanske element i Islands flora må være kommet til Island etter at landforbindelsen ble brutt og følgelig må være av yngre dato enn det østlige element på Grønland og følgelig også et yngre element i Islands flora enn de østlige og amfiatlantiske. Dette bekreftes også ved å undersøke de endemiske arter og underarter i Islands flora. Man regner med at endemisme er en indikasjon på høy alder og alle de endemiske taksa i Islands flora etter Löve og Löves oppstilling har plantegeografiske forbindelser med Europa.

4. *Hva slags planter har kunnet vandre over det nordlige Atlanterhav?*

Innledningsvis ble det nevnt at fellesskapet i flora mellom breddene av det nordlige Atlanterhav ikke gjaldt mer sydlige planter eller planter som vokser i lavlandet. Vi skal undersøke om dette kan brukes til å uttale noe mer bestemt om hva slags klimaforhold det kan ha rådet på vår hypotetiske landbro.

Et, riktignok grovt, mål for plantenes evne til å klare seg i et kaldt klima har vi i plantenes høydegrenser. Derfor har jeg tatt for meg alle arter som forekommer i Sør-Norge sør for Trondheimsfjorden. Så har jeg gruppert dem etter deres høydegrense, en gruppe er arter med høydegrense over 2000 m, den neste er arter med høydegrense mellom 1800 og 1999 m og så videre nedover til gruppen 800–999 m. I oppstillingen har jeg tatt med alle arter som står med vanlig trykk i Lids flora. Utelukket er polymorfe apomiktiske slekter som *Sorbus*, *Rubus*, *Rosa*, *Taraxacum* og *Hieracium* og dessuten strandplanter hvor høydegrensen selvsagt ikke gir noe mål på plantenes evne til å klare seg i et kaldt klima. Høydegrensene har jeg hentet vesentlig fra Lids flora og Hulténs atlas supplert med enkelte nyere kilder (Kilander 1955,

Dahl 1957). For lavlandsplanter er det vanligvis ikke anført høydegrenser så jeg har samlet alle med høydegrense under 800 m i en gruppe. Det er et ganske godt mål for fullstendigheten av opplysningene at det bare var omtrent et snes arter hvor jeg måtte søke spesielle opplysninger om plantenes høydegrenser. Så har jeg undersøkt hvilke arter som også forekommer vest for Atlanterhavet; Island er betraktet som en del av Europa. Artsavgrensningen for Øst-Amerikas vedkommende følger Grays Manual. Resultatet av opp tellingen er gitt i tabell 4.

Tabell 4.

Den sørnorske flora gruppert etter høydegrenser med antall arter som ansees viltvoksende på Grønland og langs Amerikas østkyst. Halofile arter og arter tilhørende *Taraxacum*, *Hieracium*, *Rosa* og de polymorfe grupper av *Rubus* og *Sorbus* er ikke tatt med i opp tellingen.

The flora of South Norway grouped according to the altitudinal limits of the species with the number of species also considered native in Greenland and in the Eastern part of America. Halophilous species and species belonging to Taraxacum, Rosa, Hieracium and the polymorphic groups of Rubus and Sorbus have been excluded from the enumerations.

Høydegrense Altitudinal limit	Ikke vest for Atlanterhavet Not west of the Atlantic Ocean	Vest for Atlanterhavet Occurring west of the Atlantic Ocean	% Vest for Atlanterhavet % occurring west of the Atlantic Ocean
> 2000	3	26	89
1800–1999	5	34	87
1600–1799	13	62	83
1400–1599	18	45	72
1200–1399	65	73	53
1000–1199	54	55	51
800–999	55	32	37
< 800	441	79	15

Vi ser av tabellen at de aller fleste planter som går høyt til fjells, også finnes vest for Atlanterhavet. Prosenten avtar noe med avtagende høydegrense og av planter med høydegrense mellom 800 og 999 m er det et flertall som ikke finnes vest for Atlanterhavet, og av det element som har høydegrense under 800 m er det bare en liten prosent som finnes vest for Atlanterhavet.

Det er altså en almindelig regel at arter som går høyt til fjells, også finnes vest for Atlanterhavet (Lynge 1934), mens arter som har en høydegrense under 800 m, vanligvis ikke finnes langs Atlanterhavets

vestbredd. Det kan være av interesse å se hva slags planter det er som bryter denne regel.

Blant de arter som har høydegrense over 1600 m i Sør-Norge og som mangler i det østlige Nord-Amerika, er det et påfallende antall som tilhører «vanskelige» slekter. Det dreier seg her om våre to vanlige *Antennaria*-arter og om *Solidago virgaurea*, begge disse slekter er meget polymorfe i Nord-Amerika, samt om 5 *Salix*-arter. Her kan det være foregått en artsdifferensiering etter at forbindelsen ble brutt. Derneft har mange et ganske sammenhengende utbredelsesområde mot øst eller sør og kan være vandret inn i sen tid. Eksempler på det er *Saussurea alpina*, *Festuca ovina*, *Anemone vernalis*, *Eriophorum vaginatum*, *Melandrium rubrum* og *Vaccinium myrtillus*.

En liste over de arter som har høydegrense under 800 m og som forekommer vest for Atlanterhavet, er gitt i tabell 5. Vi ser at omtrent 1/3 (25 av 79) er vannplanter; det betyr en sterk overrepresentasjon. Til sammenlikning kan nevnes at det av 441 arter i samme element som ikke finnes vest for Atlanterhavet, er 29 vannplanter.

Vi har også tidligere truffet på et tilfelle hvor vannplantene oppførte seg unormalt i plantegeografisk henseende, det var en sterk overrepresentasjon av vannplanter i det sirkumpolære element i Islands flora (se s. 104). Det er også andre tilfeller hvor vannplantene oppfører seg paradoksalt. I avleiringer fra sen glacial tid finner man en merkelig blanding av arktiske eller alpine landplanter sammen med vannplanter som nu regnes som utpregede lavlandstyper (se Iversen 1954 s. 90). Det er mulig at mange vannplanters utbredelse i dag bare gir oss dårlig informasjon om deres evne til å klare seg i et kaldt klima; det kan være andre faktorer enn de klimatiske som begrenser deres utbredelse. Det kan også tenkes som tidligere antydning at vannplantene har særlig gode spredningsmuligheter.

Trekker vi vannplantene fra, blir det 54 landplanter igjen av vår liste på 79 (tabell 5). Disse ansees av Fernald som opprinnelig ville i Amerika. Det er imidlertid all grunn til å mistenke 10 av dem (merket A i tabell 5) for å være innført med mennesker (Lindroth 1957 s. 146). Artene har sine eneste naturlige voksesteder på Newfoundland og i de nærliggende distrikter av Amerika. Lindroth har godt gjort hvorledes en rekke billearter med liknende utbredelse ble innført med ballast til Amerika fra England under det tidlige fiske og handel på Newfoundland, muligens så langt tilbake som på 1600-tallet.

Av de gjenværende arter vokser *Thymus drucei* og *Cerastium arvense* langt nord på Grønland og *Carex tenuiflora* på Finnmarksvidda. Det er åpenbart at disse artenes høydegrense i Sør-Norge ikke gir noe riktig bilde av artenes klimakrav. Når disse og de anthropochore artene er trukket fra, blir det 41 arter igjen hvorav 18 er vind-

Tabell 5.

Amerikanske representanter for arter med høydegrense under 800 m i Sør-Norge og som ansees vildtvoksende i Nord-Amerika av Fernald (1950). F betyr ferskvannsarter, V betyr vindspredere, Z betyr dyrespredere og A betyr arter som sannsynligvis er kommet til Nord-Amerika med mennesker.

American representatives of species not reaching 800 m in South Norway, considered native in America by Fernald (1950). F are limnic species, V are anemochorous species, Z are zoochorous species and A are species probably introduced to America by man.

- V *Lycopodium tristachyum* A. Br.
- V » *inundatum* L.
- V *Botrychium matricariaefolium* A. Br.
- V *Osmunda regalis* L. v. *spectabilis* (Willd.) Gray.
- V *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn v. *latiusculum* (Desv.) Underw.
- V *Phyllitis scolopendrium* (L.) Newm. v. *americana* Fernald.
- V *Dryopteris cristata* (L.) Gray.
- V » *thelypteris* (L.) Gray v. *pubescens* (Lawson) Nakai.
- V » *robertiana* (Hoffm.) Christens.
- V *Polystichum braunii* (Spenner) Fée v. *purshii* Fernald.
- V, F *Typha angustifolia* L.
- V, F » *latifolia* L.
- F *Sparganium glomeratum* Laest.
- F *Potamogeton friesii* Rupr.
- F » *oblongus* Viviani (*obtusifolius* M. et K.)
- F » *berchtoldii* Fieber (*panormitanus* Biv.)
- F » *praelongus* Wulf.
- F *Najas marina* L.
- F » *flexilis* (Willd.) Rostk. et Schmidt.
- A *Siegelingia decumbens* (L.) Bernh.
- F *Glyceria fluitans* (L.) R. Br.
- Eleocharis (Scirpus) uniglumis* (Link) Schultes.
- Rhynchospora alba* (L.) Vahl.
- » *fusca* (L.) Ait.
- V *Eriophorum gracile* Koch.
- Carex lepidocarpa* Tausch.
- » *hartmani* A. Caj.
- » *tenuiflora* Wahlenb.
- » *pseudocyperus* L.
- A *Juncus acutiflorus* Ehrh.
- F, A » *bulbosus* L.
- A » *compressus* Jacq.
- A » *conglomeratus* L.
- A » *effusus* L.
- A *Luzula campestris* (L.) DC.
- A » *pallescens* (Wahlenb.) Bess.

- F *Calla palustris* L.
 F *Spirodela polyrrhiza* (L.) Schleid.
 F *Lemna minor* L.
 F » *trisulca* L.
 V *Hammarbya paludosa* (L.) O. Ktze.
 V *Liparis loeselii* (L.) Rich.
Myrica gale L.
Humulus lupulus L.
 F *Polygonum amphibium* L. v. *stipulaceum* (Coleman) Fernald.
 » *lapathifolium* L.
Chenopodium hybridum L. v. *gigantospermum* (Aellen) Rouleau.
Cerastium arvense L.
 A *Spergula rubra* (L.) D. Dietr.
 F *Ceratophyllum demersum* L.
 A *Ranunculus flammula* L.
 F » *hederaceus* L.
 » *sceleratus* L.
 F » *trichophyllus* Chaix.
Myosurus minimus L.
Rorippa islandica (Oeder) Borb.
 F *Tillaea (Crassula) aquatica* L.
 F *Callitriche hermaphroditica* L.
Lathyrus palustris L.
 F *Elatine triandra* Schkuhr.
 F *Myriophyllum verticillatum* L. v. *pectinatum* Wallr.
 V *Chimaphila umbellata* (L.) Bart. v. *cisatlantica* Blake.
 V *Pyrola virens* Schweigger (*chlorantha* Sw.)
 V » *rotundifolia* L.
 V *Monotropa hypopitys* L.
 F *Lysimachia thyrsiflora* L.
Centunculus minimus L.
Convolvulus sepium L.
Stachys palustris L. v. *nipingonensis* Jennings.
Thymus drucei Ronn.
Mentha arvensis L.
 A *Scrophularia nodosa* L.
 F *Limosella aquatica* L.
Veronica anagallis-aquatica L.
 A *Pedicularis silvatica* L.
 Z *Galium aparine* L.
 Z » *triflorum* Michx.
 V *Gnaphalium uliginosum* L.
 Z *Bidens cernua* L.

spredere og 3 dyrespredere. Det betyr en sterk overrepresentasjon av langdistansespredningstyper. Trekker man dem fra, får man 20 arter igjen hvorav de fleste er circumpolære. Det er derfor lite som tyder

på at det er foregått noen plantevandring over Atlanterhavet av arter med slike klimakrav at de ikke kan vokse over 800 m i Sør-Norge i dag.

Lindroth (1957) fant ved studiet av en rekke dyregrupper at det var lite som tydet på at det er foregått noen dyrevandring direkte over land mellom Amerika og Europa, derimot var det nær sammenheng mellom Europa, Island og Grønland (1. c. s. 253 ff.). Dette synes å stå i strid med de resultater som her er fremlagt. Uoverensstemmelsen er imidlertid lett å forklare idet de dyregrupper som Lindroth har studert, overveiende enten er slike med evne til langdistansespredning (fugler, sommerfugler, pattedyr) eller dyregrupper som overveiende forekommer i lavereliggende strøk av Europa og Amerika.

Vi kommer altså til det resultat at klimaforholdene på vår landbro må ha vært omtrent som de man finner i bjerkebeltet i Norge i dag eller kanskje litt varmere enn det klima man finner på Island. Dette tillater oss å angi en maksimumsalder for forbindelsen. I eldre og midtre tertiær regner man med at klimaet var atskillig varmere enn det er i dag, først i pliocen tid opptre klimaforhold som kan sammenliknes med de nuværende. Vi kan derfor slutte at landforbindelsen må ha eksistert så sent som i pliocen tid, og at forbindelsen gjennom et betydelig tidsrom må ha vært lukket for varmekjære planter.

5. Geologiske synspunkter på de amfiatlantiske plantenes problem.

Hittil har hele argumentasjonen vært av plantegeografisk natur, og den har gitt som resultat at den hypotese som best forklarer de plantegeografiske forhold, er den at det må ha eksistert en landbro over Nordatlanteren så sent som i pliocen tid. Dette er da en hypotese som må prøves ad geologisk vei. Det kan ikke nok som betones at alle disse hypoteser forblir hypoteser inntil man finner geologiske grunner til å tro at en slik landbro har eksistert. Man kan ikke av de plantegeografiske forhold slutte sikkert at landbroen har eksistert, og så gjennom antakelsen av landbroens eksistens forklare de plantegeografiske forhold. Da resonnerer man i sirkel og taper alle muligheter til kontroll av resultatene. Derfor må også den geologiske side av saken tas opp.

Et påfallende trekk i havbunnens utforming er den rygg som forbinder Skottland med Færøyene, Island og Grønland. Ryggen er på sitt dypeste noe over 500 m mellom Shetland og Færøyene og noe liknende mellom Island og Grønland. Under istidene regner man med at havnivået lå omkring 100 m lavere enn nå. En slik senkning av havnivået er utilstrekkelig til å skaffe forbindelse mellom Grønland og Europa. Man må også tro at de ismasser som under istidene

fantes på Grønland og Island, må ha utgjort hindringer for plantevandring.

En annen hypotese som ofte har vært trukket inn ved slike problemer, er Wegeners kontinentforskyvningshypotese. Den går som kjent ut på at kontinentene forskyver seg i forhold til hverandre, og at Nord-Europa i forholdsvis sen geologisk tid har vært landfast med Grønland og Amerika. Sett med plantegeografenes øyne kan denne hypotese være fristende. Wegmann (1943) har foreslått som en arbeidshypotese at bevegelsen foregikk etter en tektonisk hovedlinje fra Lofoten, vest for Spitsbergen og nord for Peary Land. Den rekonstruksjon av de tidligere forhold som denne hypotese innebærer, ville bringe Spitsbergen i kontakt med Peary Land eller Baffin Land og Vest-Norge i kontakt med Østgrønland. Senere har Holvedahl (1953) også uttalt seg positivt om tanken, men det må fremheves at det gjenstår meget arbeide før en kan si at tanken hviler på sikker grunn. Det er få hypoteser som er mer omdisputert enn Wegeners kontinentforskyvningshypotese, og hva som blir resultatet til slutt er ikke godt å si. Det synes derfor ikke tilrådelig å bygge for meget på den særlig når det også finnes andre muligheter som lettere lar seg kontrollere.

I et område som strekker seg fra Nord-Irland over Vest-Skottland, Orknøyene, Shetland, Færøyene, Island, Jan Mayen og til Øst-Grønland finner man mektige basaltlag. Lagene ligger alle steder flatt eller med svak helning, og petrografisk utgjør de sammenhengende provins. Mellom basaltlagene finnes det lag med bevarte planterester; på Island kalles slike lag for *surtarbrann*. Surtarbrann-lagene har vært undersøkt i Skottland, på Island og på Nordøst-Grønland, og planterestene er av gammeltertiær, særlig eocen alder, d.v.s. omkring 50 millioner år gamle (Kjartansson 1940, Schwarzbach 1956). De planterester som er kjent fra Færøyene, er for sparsomme til å tillate noen sikker datering. Det er følgelig sannsynlig at det i eocen tid var erupsjoner i dette område som ledet til dannelsen av et sammenhengende basaltplatå, noe i likhet med det man finner i India i dag. Dette basaltplatå ble senere på en eller annen måte brutt stykker, så man nu bare finner enkelte rester av det bevart.

Fra mellomtertiær tid kjenner man ingen sikre avleiringer fra dette område og det tolkes vanligvis i paleogeografien som et tegn på at området utgjorde et erosjonsområde over havet med små muligheter til å få bevart sedimenter. Først fra sentertiær tid, i pliocen og særlig pleistocen eller kvartær tid finner vi igjen avleiringer. Det er kjent marine koldtvannsmuslinger fra overgangen pliocen – pleistocen tid og planterester både fra pliocen og pleistocen tid. Store forkastningsbevegelser og livlig vulkansk aktivitet preger tiden, og den formasjon som kalles palagonittformasjonen på Island ble dan-

net. Man må tro at det er i denne tid at det gammeltertiære basalt-platå ble brutt i stykker og at basaltplatået eksisterte noenlunde sammenhengnede opp til iallfall pliocen tid.

Professor Barth har i sin bok om Island (1941) gitt denne fremstilling av Islands tilblivelseshistorie (s. 8):

«Midt over hele Island fra syd til nord strekker der sig et bredt belte av fjell og flyer med sylspisse tinder og takkede skard. Hele landet ellers, både østenfor og vestenfor dette belte, består mest av flate fjell, bygd op av lag av størknet lava som brøt frem av klodens indre for henved 50 millioner år siden, lenge, lenge før menneskenes saga begynte på jorden. Materialet som fjellene ble formet av var ildflytende lava; strøm efter strøm fosses frem, avgav sin varme til kosmos og størknet; lag efter lag dannet sig og store flate «platåfjell» ble bygd opp. Slik fødtes Gammel-Island, et veldig stenplatå som fylte nesten hele Nord-Atlanteren; for Gammel-Island var meget større enn det vi kaller Island i dag; det strakte seg dengang nordover og østover med landfast forbindelse til både Jan Mayen og Færøiene.

Men senere blev alt rolig for en tid; utbruddene stoppet og den flytende lava trakk seg langsomt nedover i jordens indre. Der lå den og ulmet i millioner av år, for så en dag atter å løftes og trenge frem i dagen. Som flommen bryter isen opp så floene sprekker og flak reises på ende, slik blev ved den nye vulkanvirksomhet platåfjellene på Gammel-Island brutt i stykker av ildmørjen som trengte på nedenfra; fra utallige riss og sprekker, fra store og små vulkaner flommet atter lavaen ut over den oprevne overflate. Grunnen under stenplatået sviktet, og som et annet Atlantis sank Gammel-Island i havet. Restene som blev igjen er alt vesentlig Færøiene og den store øen vi nu kaller Island. Dette hendte for mindre enn én million år siden, og vulkanutbruddene har så fortsatt med uforminsket kraft like ned i vår tid».

Hvis man hadde bedt om en framstilling av den geologiske historie i det nordatlantiske område som skulle passe med de plantegeografiske data som nu synes forholdsvis klare, så tror jeg ikke at noen kunne truffet bedre enn den framstilling geologen professor Barth her har gitt. Vi ser derfor at vi ad uavhengig geologisk og botanisk vei kommer til at der har eksistert en landforbindelse mellom Europa og Grønland opp i pliocen tid, og de geologiske og de botaniske resonnementer understøtter hverandre gjensidig. Tanken om en landforbindelse mellom Europa og Grønland så sent som i pliocen tid står derfor meget sterkt.

Dermed er ikke alle problemer løst; resultatene reiser kanskje like mange problemer som de løser. Hvor lenge eksisterte landforbindelsen? Enkelte mener at den eksisterte opp i senglasial tid (Malaise 1957), Lindroth mener at den ble brutt før nest siste istid (1957 s. 274) og atter andre tror at den ble brutt allerede i pliocen tid. Det er vanskelig i dag å gjøre seg opp noen sikker mening om disse spørsmål.

Det er åpenbart at en landforbindelse mellom Skottland og Island må påvirke den hydrografiske situasjon i Nord-Atlanteren på en fundamental måte idet da Norskehavet vil være stengt for vann fra Golfstrømmen. Det er derfor håp om at studier av sedimentene på bunnen av Norskehavet kan gi holdepunkter til datering av landforbindelsen, og de undersøkelser som pågår over Atlanterhavets dyphavssedimenter, må ansees å være meget sentrale for løsningen av disse spørsmål.

Fra kombinert biologisk og geologisk hold må man vente at den fortsatte utforskning av forholdene under siste og tidligere istider kan gi oss nye holdepunkter til bedømmelse av floraens historie i kvartær tid. Ytterligere detaljutforskning av kritiske plantegrupper, særlig ved hjelp av cytotaksonomiske metoder som gir holdepunkter for bedømmelse av direkte slektskapsforhold, vil kunne gi nye detaljer. Fortsatt økologisk forskning som kan gi mer presise opplysninger om hvilke betingelser som må være til stede for at våre plantearter kan leve og reproducere seg, vil være til hjelp til mer detaljert presisering av livskårene på den nordatlantiske landbro.

SUMMARY

It has long been known that close phytogeographic relationships exist within an area comprising the Scandinavian and Scottish mountains, the Faeroes, Iceland, and Greenland. It is difficult to draw any phytogeographic boundary between America and Europe within the area.

About 10 % of the arctic-alpine plants in Scandinavia belong to the west-arctic element (see table 1). The members of this element have a restricted and isolated range in Europe but are widespread in North America and Greenland. The Scottish and the Scandinavian mountain floras are closely related. The flora of the Faeroes is clearly related to the flora of Scotland. The Icelandic flora is predominantly European (see table 3). In Greenland there is a majority of western species (table 2). In Southeast Greenland, however, there are about as many eastern as western species.

These phytogeographic facts may be explained in different ways. One hypothesis suggests that the amphiatlantic species once came from the Bering Strait area and subsequently died out in the adjacent parts of America and Eurasia. Another hypothesis suggests that the species concerned migrated across the Atlantic either by means of long-distance dispersal or across a land bridge between Europe and America.

If the west arctic species in Scandinavia and the eastern species in Greenland crossed the Atlantic by means of long-distance dispersal,

one would expect species adapted to long-distance dispersal to be highly represented within these elements. The species were grouped after their adaptations to long-distance dispersal in the following groups: 1) Anemochorous species. 2) Zoochorous species. 3) Halophilous species. 4) Limnic species and 5) Species with no adaptations to long-distance dispersal.

The arctic-alpine flora of Scandinavia and the entire floras of Iceland and Greenland were grouped according to the phytogeographic affinities of the component taxa and according to their adaptations to long-distance dispersal. The figures obtained are given in tables 1–3. By means of standard statistical methods the contingency in this two-way grouping can be tested. The figures expected under assumption of no contingency are given in brackets. There is some overrepresentation of anemochorous species within the endemic element in Greenland, probably due to the presence of 5 endemic species of *Antennaria*; there is a marked overrepresentation of species adapted to long-distance dispersal within the western element and an overrepresentation of limnic species within the circumpolar element in Iceland. There are slight and statistically insignificant underrepresentations of types adapted to long-distance dispersal within the west arctic element in Scandinavia and within the eastern element in Greenland.

This means either that the amphiatlantic species reached their present localities across land or that adaptations to long-distance dispersal are of little biological significance. The latter alternative is rejected on general grounds and because it can be shown that such types had a considerable advantage in the recolonization of Krakatau across a stretch of water of 40 km.

The hypothesis that the amphiatlantic plants once came from the Bering Strait area is rejected because populations of polymorphic species and taxa of lower rank than species are closely related or identical on both sides of the Atlantic but different from those found farther east in Europe or farther west in America, e.g., *Thymus drucei* (fig. 5), *Arenaria norvegica* and *A. ciliata* ssp. *pseudofrigida* (fig. 6), and many others.

Thus there are phytogeographical reasons to believe that the amphiatlantic species once migrated across a land bridge between Europe and America, and all phytogeographic facts seem compatible with this hypothesis. However, only certain ecological types were able to cross this bridge.

The flora of South Norway was grouped according to the altitudinal limits of the component species, and the percentages of species within each group occurring west of the Atlantic was calculated

(table 4). Most species found high up in the mountains are found west of the Atlantic while few species with altitudinal limit less than 800 m. occur along the western shores of the Atlantic Ocean.

In table 5 a list of species considered native in America by Fernald (1950) and with an altitudinal limit less than 800 m in South Norway is given. Limnic species are strongly overrepresented (25 out of 79 species). There are good reasons to suspect that 11 species (marked A in the list) were introduced by man from Britain to Newfoundland and adjacent areas during the early fisheries and fishing trade (Lindroth 1957). If these are excluded an overrepresentation of anemochorous and zoochorous species within the land plants is left. If these are excluded some 20 species remains of which most are circumpolar. Thus there is little to indicate that species unable to grow above 800 m in South Norway migrated across the Atlantic as more hardy species probably did.

These observations suggest a climate on the hypothetical land bridge similar to that found in the birch belt in South Norway. Such climate probably did not occur in the region concerned until the Pliocene period and it is concluded that the land bridge existed in the Pliocene.

Independent geological evidence suggests that a basalt plateau was formed stretching from Scotland to East Greenland in the early Tertiary period and existed as a land area until it was broken up in the Pliocene or perhaps as late as the Pleistocene age. There is thus good agreement between the phytogeographic and the geologic observations.

Litteratur

- Barth, T. F. W., 1941: Island. — Oslo.
- Böcher, T. W., K. Holmen, K. Jakobsen, 1957: Grønlands Flora. — København.
- Clapham, A. R., T. G. Tutin, E. F. Warburg, 1952: Flora of the British Isles. — Cambridge.
- Dahl, E., 1950: Studies in the Macrolichen Flora of South West Greenland. — Medd. Grønland 150 (2): 1—176.
- 1955: Biogeographic and Geologic Indications of Unglaciaded Areas in Scandinavia during the Glacial Ages. — Bull. Geol. Soc. America 66:1499—1519.
- 1957: Rondane Mountain Vegetation in South Norway and its Relation to the Environment. — Skr. utg. D. Norske Vid.-Akad., Oslo, Mat. — Naturv. Klasse 1956 (3):1—374.
- Ernst, A., 1907: Die neue Flora der Vulkaninsel Krakatau. — Vierteljahrsschr. Naturforsch. Ges. Zürich 52:289—363.

- Fernald, M. L.*, 1950: Gray's Manual of Botany. — Eighth Ed.
- Grøntved, J.*, 1942: The Pteridophyta and Spermatophyta of Iceland. — Botany of Iceland 4 (1):1–427.
- Heslop-Harrison, J.*, 1953: The North American and Lusitanian Elements in the Flora of the British Isles. — In: Lousley, J. E. (Ed.): The Changing Flora of Britain, p. 105–123. Arbroath.
- Holstedahl, O.*, 1953: On the Oblique Uplift of some Northern Lands. — Norsk Geogr. Tidsskr. 14:132–139.
- Hultén, E.*, 1937: Outline of the History of Arctic and Boreal Biota during the Quaternary Period. — Stockholm.
- 1945: Studies in the *Potentilla nivea* Group. — Bot. Not. 1945: 127–148.
- 1950: Atlas över växternas utbredning i Norden. — Stockholm.
- 1956: The *Cerastium alpinum* Complex. — Svensk Bot. Tidskr. 50: 411–495.
- 1957: De amfiatlantiska växterna. — Svensk Bot. Tidskr. 51: 19–35.
- Iversen, J.*, 1954: The Late-Glacial Flora of Denmark and its Relation to Climate and Soil. — Danmarks Geol. Unders. II Række 80:87–119.
- Jalas, J.*, 1947: Zur Systematik und Verbreitung der fennoskandischen Formen der Kollektivart *Thymus serpyllum* L., em. Fr. — Acta Bot. Fennica 39:1–92.
- Kilander, S.*, 1955: Kärleväxternas övre gränser på fjäll i sydvästra Jämtland. — Acta Phytogeogr. Suecica 35:1–198.
- Kjartansson, G.*, 1940: Um aldur tertíeru basaltspíldnanna í norðanverðu Atlantshafi. — Náttúrufræðingurinn 10:118–128.
- Lid, J.*, 1952: Norsk flora. Andre utgåva. — Oslo.
- Lindroth, C. H.*, 1957: The Faunal Connections between Europe and North America. — Stockholm.
- Lyngé, B.*, 1934: General Results of Recent Norwegian Research Work on Arctic Lichens. — Rhodora 36:133–171.
- Löve, A.*, 1945: Islenskar jurtir. — København.
- Löve, D. Löve*, 1956: Cytotaxonomical Conspectus of the Icelandic Flora. — Acta Horti Gotoburgensis 20 (4):65–290.
- Malaise, R.*, 1957: Oceanic Bottom Investigations and their Bearings on Geology. — Geol. Fören. Stockholm Förh. 79:195–224.
- Marie-Victorin, F.*, 1947: Flore laurentienne. — Montreal.
- Melderis, A.*, 1950: The Short-Awned Species of the Genus *Roegneria* of Scotland, Iceland and Greenland. — Svensk Bot. Tidskr. 44:132–166.
- Nannfeldt, J. A.*, 1940: On the Polymorphy of *Poa arctica* R. Br. — Symbolae Bot. Upsalienses 4 (4):1–85.
- 1947: Några synpunkter på den skandinaviska fjällfloras ålder. — Kungl. Vetenskapssoc. Årsbok 1947: 51–85.
- Nathorst, A. G.*, 1890: Kritiska anmärkningar om den grönländska vegetationens historia. — Bihang Kongl. Svenska Vet.-Akad. Handl. 16 Afd. III (6): 1–50.
- 1891: Fortsatta anmärkningar om den grönländska vegetationens historia. — Öfversigt Kongl. Vet.-Akad. Förh. 1891 (4): 197–239.

- Nordhagen, R.*, 1935: Om *Arenaria humifusa* Wg. og dens betydning for utforskningen av Skandinaviens eldste floraelement. — Bergens Museums Årbok 1935. Naturvid. rekke. 1: 1—183.
- Pigott, C. D.*, 1954: Species Delimitation and Racial Divergence in British Thymus. — The New Phytologist 53: 470—495.
- 1955: Thymus. — Journ. Ecol. 43: 365—387.
- Polunin, N.*, 1940: Botany of the Canadian Eastern Arctic. Part I. Pteridophyta and Spermatophyta. — National Mus. Canada Bull. 92: 1—408.
- Porsild, A. E.*, 1947: The Genus *Dryas* in North America. — Canadian Field-Naturalist 61: 175—192.
- 1954: The North American Races of *Saxifraga flagellaris* Willd. — Bot. Tidsskr. 51: 292—299.
- 1957: Illustrated Flora of the Canadian Arctic Archipelago. — National Mus. Canada Bull. 147: 1—209.
- Rasmussen, R.*, 1952: Føroya Flora. — Torshavn.
- Raven, J., M. Walters*, 1956: Mountain Flowers. — New Naturalist. London.
- Resvoll-Holmsen, H.*, 1927: Svalbards Flora. — Oslo.
- Samuelsson, G.*, 1934: Die Verbreitung der höheren Wasserpflanzen in Nordeuropa. — Acta Phytogeogr. Suecica 6: 1—211.
- Schwarzbach, M.*, 1956: Beiträge zur Klimageschichte Islands. I. — Neues Jahrb. Geol. Paläontologie 1955: 97—130.
- Stefánsson, S.*, 1948: Flora Islands. III utg., aukin. — Akureyri.
- Warming, E.*, 1888: Om Grönlands Vegetation. — Medd. Grönland 12: 1—223.
- 1891: Grönlands Natur og Historie. — Vidensk. Medd. Naturhist. Foren. København 1890: 265—300.
- Wegmann, C. E.*, 1943: Sur un controle géologique de la dérive des continents. — Bull. Soc. Neuchâteloise Sci. Nat. 68: 97—104.

Om pollenanalyse av mageinnholdet fra Beresovka-mammuten

ON THE POLLEN ANALYSIS OF THE STOMACH CONTENTS OF THE BERESOVKA MAMMOTH

Av
ANATOL HEINTZ

I en artikkel om mammut-funn fra Norge (Heintz 1955) har jeg referert et kortere arbeide av B. A. Tikhomirov og L. A. Kuprijanova (1954) om pollenanalyse av mageinnholdet hos Beresovka-mammuten. Nylig har Kuprijanova (1957) offentliggjort en mer utførlig rapport om sine undersøkelser, som det er grunn til å refere litt grundigere. Da Kuprijanovas arbeide er skrevet på russisk, uten resyme, vil jeg i det følgende først gi en kortere oversikt over det og så føye til noen bemerkninger.

Referat av Kuprijanova's arbeid av 1957

Til analysen var det tatt ut et stykke tørket mageinnhold som veide 3 g. Det bestod av dårlig tyggede, mørkbrune planterester, hovedsakelig stengler og blad av gress og halvgress. Det er helt utelukket at prøven kan være blitt forurenset med pollen utenfra, da den ble tatt ut fra midten av et større stykke, som var oppbevart i et hermetisk lukket glass.

Materialet ble bearbeidet av Kuprijanova sammen med M. K. Monozon ved det pollenanalytiske laboratorium ved Vitenskaps-Akademiets Geografiske Institutt i Moskva.

Prøvene ble først pulverisert og siktet gjennom sil. Så behandlet med 10 % oppløsning av KOH og igjen siktet. Bunnfallet i reagensglasset etter behandlingen med acetolyseblandingen var da helt rent. Pulveriseringen og den dobbelte siktningen sparte forfatterne for en langvarig behandling med vannstoffperoksyd og ga utmerkede resultater.

Preparatene med pollen oppbevares nå i Vitenskaps-Akademiets Botaniske Institutt i Moskva.

Tidligere mikroskopiske undersøkelser av mageinnholdet og plantester funnet sammen med Beresovka-mammuten, viste følgende slekter og arter (etter Salensky 1904 og Sukachev 1914):

Alopecurus alpinus, *Agropyrum cristatum*, *Atropis distans*, *Beckmannia eruciformis*, *Hordeum jubatum*, *Hordeum violaceum*, *Agrostis borealis*, *Agrostis* sp., *Carex glareosa*, *Carex incurva*, *Carex lagopina*, *Carex* sp., *Thymus serpyllum*, *Oxytropis campestris*, *Oxytropis sordida*, *Ranunculus acer*, *Papaver alpinum*.

Dessuten ble det funnet noen frø som lignet frø av *Papaver nudicaule* og tre frø som lignet *Thymus serpyllum*. Videre to mosearter, *Hypnum fluitans* og *Aulacomnium turgidum*. Under mammutens venstre lårben fant man bruddstykker av grener og bark av *Larix* sp., en bit av en bjørkebark (*Betula alba*) og bark av *Alnus* sp.

På grunnlag av denne plantelisten har Sukachev allerede i 1914 fremhevet at den tidligere antagelse, at Beresovka-mammuten hovedsakelig levde av nåletrær, ikke er riktig. Den spiste fortrinsvis gress og halvgress. Han mente også at klimaforholdene på den tiden mammuten levde, var varmere enn nå, men at forskjellen ikke var særlig stor og at floraen den gang skilte seg lite fra nåtidens på samme sted. Da man har funnet modne frø av gress, *Carex* og andre planter, mente han at mammuten omkom i annen halvdel av sommeren.

Ved hjelp av pollenanalyse har man nå konstatert at en overveiende mengde av alt pollen hørte til gressarter, nemlig 7966 pollenkorn (97.09 %), mens pollen og sporer av andre planter er forholdsvis meget fåtallige, nemlig 13 korn av trær (0.17 %), 219 korn av diverse urter (2.67 %) og 7 sporer av moser og bregner (0.07 %). Oversikten over de funne arter, antall pollen, forekomst og blomstringstid finner man i nedenstående tabell. [Oppstilt av meg etter Kuprijanova's oppgaver A. H.] Tilstedeværelsen av de riktignok fåtallige pollenkorn (13) av trær — *Pinus sibirica* (Rupr.) Mayr., *Alnus hirsuta* Tucz., *Betula pendula* Roth.*) og *Salix* sp. er meget interessant.

At mengden er så beskjedent, er selvsagt noe eiendommelig når man vet at det sammen med mammutliket ble funnet trebiter og bark (*Larix* sp. og *Betula alba* s.l. og *Alnus* sp.). Men man må huske på at de trær det her gjelder, blomstrer i april—mai, mens de fleste gress, halvgress og urter blomstrer i juni—juli. Siden gresspollen i mageinnholdet var helt dominerende, har vi grunn til å anta at dyret om-

*) Under beskrivelsen av de enkelte pollen-korn anfører forf. *B. alba* (s. 337) men under den generelle diskusjonen *B. pendula* (s. 337). Se ellers videre side 131.

kom om sommeren, da trærne forlengst var avblomstret. Trepollen kunne således komme med i maten bare hvis det tilfeldigvis hadde festet seg til gress og urteblader. Man har således grunn til å si at det at trepollen *overhodet er blitt funnet* i maten som ble spist lenge etter treblomstringen var slutt og under full blomstring av gress og urter, tyder på at trær tross alt spilte en betydelig rolle i de områder hvor mammuten levde.

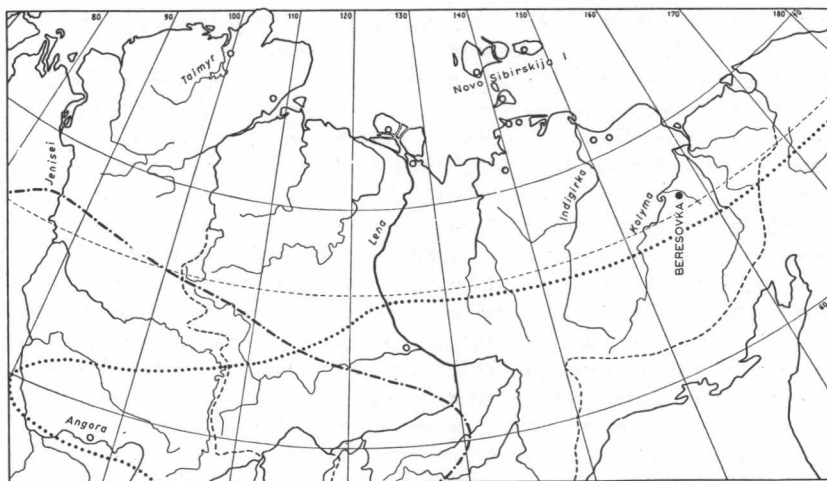


Fig. 1. Kartskisse over Jakutia (NÖ.-Sibir). Finnestedene for mer eller mindre vel bevarte mammuter merket med o, Beresovka-funnet med ●. Nordgrensen for den nåværende utbredelse av *Pinus sibirica* og for *Alnus hirsuta* Map of Yakutia (NE. Siberia). Places where more or less well preserved mammoths have been found are marked o, the locality for the Beresovka mammoth ●. Northern limit of the distribution of *Pinus sibirica* and of *Alnus hirsuta*

Særlig interessant er tilstedeværelsen av *Pinus sibirica*, når man husker på at dette tre idag vokser i den øvre delen av Aldan, d.v.s. mer enn 1000 km SV. for Beresovka. Dette tyder på at klimaet på den tiden mammuten levde, var mer fuktig og muligens noe varmere enn nå.

«De funne pollen av den hvite bjørk tyder på andre klimatiske forhold og en annen floristisk sammensetning av området. Imidlertid er de funne pollenkorn av bjørk ikke helt ensartede, og tilhører muligens to forskjellige arter av stor bjørk. Enkelte pollenkorn, bedømt etter deres form og utvikling av porene, minner mest om pollen hos

Planter bestemt ved pollenanalyse av mageinnholdet hos
Beresovka-mammuten

PLANTS FROM THE STOMACH CONTENTS OF BERESOVKA
MAMMOTH, IDENTIFIED BY POLLEN-ANALYSIS

Slekt- og artsnavn <i>Genus and species</i>	Antall pollenkorn resp. sporer <i>Number of pollengrains or spores</i>	Arktisk- alpine planter <i>Arctic- alpine plants</i>	Lavlands- planter <i>Lowland plants</i>	Blomstrer i månedene <i>Months of flowering</i>	Finnes i Norge idag <i>Found in Norway</i>
Fam. PINACEAE					
Pinus sibirica (Rupr.) Mayr	4			4	
Fam. BETULACEAE					
Betula alba s. l.	4			4-5	
Alnus hirsuta Turcz.	3			4-5	
Fam. SALICACEAE					
Salix sp.	2	+		—	+
Fam. GRAMINEAE					
Bromus sibiricus Drob.	21	+		6-7 ?	+
Agropyrum cristatum (L.) Gaertn.	205	+		6-7	
Agropyrum sp.	181			—	
Elymus sp.	5			6-8	
Phragmites communis Trin.	3	+		7	+
Alopecurus alpinus s. l.	452	+		6-7	
Beckmannia eruciformis s. l.	15		+	6-7	
Gramineae gen. et sp. 8 different types	7059				
Fam. CYPERACEAE					
2 different types	24				
Fam. POLYGONACEAE					
Rumex acetosella L.	3	+		7-8	+
? Oxyria digyna (L.) Hill.	2	+		7-8	+
Fam. CHENOPODIACEAE					
Atriplex sp. (patulum L.?)	3			7-9 ?	
Fam. CARYOPHYLLACEAE					
Sagina sp. (nodosa L.?)	5			7	
Dianthus sp.	19			6-7	
Melandrium sp.	3			—	
Cerastium sp.	2			—	
Fam. RANUNCULACEAE					
Caltha palustris L.	2	+		4-6	+
Fam. CRUCIFERAE	18				

Fam. ROSACEAE					
Sanguisorba officinalis L.	8		+	6-7	+
Potentilla sp.	5			5-8	
Rosa sp.	2			—	
Rosaceae gen. et sp.	1			—	
Fam. LEGUMINOSAE					
Oxytropis sordida (Willd.) Pers.	17	+		6-8	
Caragana jubata (Pall.) Poir.	2		+	6-7	
Fam. UMBELLIFERAE					
? Aegopodium podagraria L.	2		+	6-7	
Angelica sp. (decurrens Ldb.?)	2			6-7?	
Fam. GENTIANACEAE					
Gentiana sp.	3				
Fam. PLANTAGINACEAE					
Plantago media L.	4	+	+	5-7	+
Plantago sp.	2				
Fam. COMPOSITAE					
Tanacetum vulgare L.	4		+	7-8	
Artemisia vulgaris s. l.	14	+		7-8	+
Artemisia sacrorum Ldb.	5		+	7	
Artemisia dracunculus s. l.	5		+	7-8	
Artemisia sp. 1	27				
Artemisia sp. 2	6				
Gnaphalium uliginosum L. s. l.	2		+	7-8	+
Aster sp.	5		+	6-8	+
Mulgedium sibiricum (L.) Less.	21	+		7-8	+
Compositae (Cichorieae) indet.	3				
Class PTERIDOPHYTA					
Fam. POLYPODIACEAE					
2 different types	3				
Unknown form 1	many				
» » 2	many				
Class BRYOPHYTA					
	3				

Betula pendula Roth. — en art som er vidt utbredt i V.-Sibir, både i skog og i skog-steppe soner. Andre pollenkorn, takket være sin betydelige størrelse, kan bli regnet som tilhørende *B. platyphylla* Sukhach., som for tiden har bare en meget begrenset utbredelse i Jakutia. Storbladet bjørk finnes hovedsakelig i varme, vel beskyttede elve-daler. I den nordlige del av V.-Sibir — nordenfor polarsirkelen — vokser *B. cajanderi* Sukhach., men dens pollen er ikke kjent. Et enkelt pollenkorn av bjørk som er fotografert av oss (Pl. VII, 2), ligner på

pollenkorn av *Betula pubescens* Ehrh. — en art som idag vokser omtrent 1000 km lengre mot SV. fra mammut-finnestedet.»*)

De funne pollenkorn av *Alnus* likner mest dem hos *A. hirsuta* Turcz., men også *A. incana* (L.) Moench. *A. hirsuta* er idag utbredt noe sydligere enn Beresovka. *A. incana* derimot finnes idag først vest fra Ural. Pollenkorn av *A. fruticosa* Rupr., som nå er den mest utbredte art i Ø-Sibir, ble ikke funnet i mageinnholdet. Det er bemerkelsesverdig at pollen av furu (*Pinus silvestris*) og *Pinus pumila* — to arter som idag spiller en meget viktig rolle i sammensetningen av floraen i Ø-Sibir — ikke er funnet.

Hva *P. silvestris* angår, så er dens pollen ikke funnet i pollenspektret fra den eldre holocen (Neishtadt 1954, 1955) i Ø-Sibir. Dette tyder på at furu har spredt seg ganske sent over Ø-Sibir, og at dens utbredelse idag nærmest må betraktes som det maksimale. Angående *Pinus pumila* kan man muligens også anta at dens utbredelse i Ø-Sibir er av nyere dato. Man må imidlertid ikke se bort fra den mulighet at når dens pollen mangler i mageinnholdet, kan det skyldes en ren tilfældighet.

Hva pollenkorn av urter angår, så legger man straks merke til en sterk dominans av gressarter (97.09 %). Store deler av gresspollen er imidlertid ikke helt modne (ca. 38.8 %), og henger sammen i klumper. Da de fleste gressarter blomstrer i juni—juli, tyder dette på at mammuten ikke omkom i annen halvdel av sommeren, som antatt av Sukhachev (1914), men i begynnelsen av sommeren.

Den rikelige forekomst av gresspollen viser at store, åpne gressstrekninger var alminnelige i de regioner hvor mammuten levde. Et relativt beskjedent antall av halvgress (bare 24 pollen), til tross for at halvgress og gress-rester danner hovedmassen av mageinnholdet, kan forklares med at halvgress blomstrer tidligere enn gress og således var avblomstret da dyret omkom.

Av *Compositae* ble det alt i alt funnet 92 pollenkorn, 57 av dem hører til *Artemisia*-artene. Dette må ikke bare tilskrives den rikelige pollenproduksjon hos denne slekten, men også dens store utbredelse.

Prøver man å få en oversikt over de planter som er bestemt på grunnlag av pollen, kan de ordnes i følgende økologiske grupper:

Steppeplanter (Steppe plants): *Agropyrum cristatum* (L.) Gaertn., *Artemisia sacrorum* L. s. l., *A. dracunculus* L., dessuten delvis *Cara-gana jubata* (Pall.) Poir. og muligens også arter av slektene *Dianthus* og *Potentilla*.

Planter fra fuktig eng og skogeng (Plants from moist meadows and

*) Ordrett oversettelse, s. 332, 1. 18 — 2 nedenfra. A. H.

open forests): *Bromus sibiricus* Drob., *Angelica archangelica* L., *Tanacetum vulgare* L., dessuten arter av *Carex*, *Gentiana*, *Melandrium* og *Cerastium*.

Sumpplanter*) (Marsh plants): *Beckmannia eruciformis* Host. s. l., *Caltha palustris* L. og *Phragmites communis* Trin.

Planter fra saltholdig grunn (Plants from saline soil): Arter fra slektene *Atriplex* og *Aster*. Muligens også *Bromus sibiricus* Drob.

Arkto-alpine arter (Arcto-alpine species): *Alopecurus alpinus* s. l., *Oxytropis sordida* (Willd.) Pers. og *Oxyria digyna* (L.) Hill.

Som man kan se er sammensetningen av floraen ved Beresovka på den tid mammuten levde, meget varierende, et forhold som forresten gjelder den dag i dag. Beresovka ligger nemlig i et område med glisen fjell-taiga vegetasjon. Skogen består her av *Larix dahurica* Turcz., *Pinus pumila* Rgl., *Alnus fruticosa* Rupr. og *Betula fruticosa* Pall.

Pollenanalysen viser at skogen på den tid mammuten levde, hadde en annen karakter. Trearter som nå er utbredt betydelig lengre mot SV., spilte den gang en større rolle. Dette gjelder bjørkearter, *Alnus* og *Pinus sibirica*, men det er mulig at skogene den gangen også var mer glisne og ikke dannet store, sammenhengende områder.

Urtefloraen har forandret seg mindre, men tilstedeværelsen av endel arter (f. eks. *Agropyrum cristatum*, *Rumex acetosella*, *Atriplex* sp., *Artemisia sacrorum*, *Gnaphalium uliginosum*) som nå bare vokser lenger mot SV., tyder på en frodig engvegetasjon. Det ser ut til at saltholdige områder også eksisterte i «mammut-tiden».

Vil man forsøke å sammenlikne floraforholdene i Beresovka på den tiden mammuten levde, med de resente, må man si at de svarer best til eng-steppe-landskapet slik man finner det idag ved Lena og Amur.

Av det foreliggende materiale er det vanskelig å trekke sikre slutninger om Beresovka-mammutens alder. Det er imidlertid sannsynlig at Karavajeva (1948) har rett, når hun fremhever at Beresovka-mammuten levde i slutten av kvartær (pleistocen). I et nylig utkommet arbeid har A. I. Popova (1955), på grunnlag av pollenanalyse av de forskjellige kvartære avleiringer i Jakutia, gitt en oversikt over klimaendringer gjennom kvartærtiden i dette område. Hun mener å kunne påvise at klimaet gradvis ble mer kontinentalt og floraen gradvis fattigere. Ved å sammenlikne våre resultater med Popova's undersøkelser, har man en viss grunn til å anta at floraen, slik som den avspeiler seg i pollenanalysen av mageinnholdet, svarer omtrent til

*) I originalen: «Strandplanter» (A. H.).

floraen mot slutten av kvartærtiden i Sentral-Jakutia. Denne floraen karakteriseres av taiga med furu, bjørk og lerk og rikelige gressmarker.

Går vi over til andre mammutfunn i Ø-Sibir, så viser de et noe uensartet bilde.

Etter undersøkelser av Portenko, Tikhomirov og Popova (1951), og senere av Zaklinskaja (1954), kunne polleninnholdet i avleiringene hvor Taimyr-mammuten ble funnet, tyde på at klimaet på den tid var varmere. Imidlertid peker undersøkelser av samme funn, basert på de fossile moser, utført av L. I. Savich-Liubitskaja og A. L. Abramova (1954), i den retning at klimaet var omtrent som idag.

E. M. Sherbakova (1954) har utført pollenanalyse av de avleiringer hvor Angora-mammuten ble funnet. Hun mener at mammuten levde i et skoglandskap som likner det nåværende. Hun gir følgende oversikt over pollenanalysen:

«Den mest utbredte art var furu med ca. 50–60 %, bjørk ca. 10–30 %, *Cedrus* ca. 10–20 %, gran ca. 1–3 %, og *Abies pectinata* ca. 1–3 %. Dette forhold svarer til den resente fordeling av artene. Prøver som ble tatt på overflaten gir gjennomsnittlig omtrent de samme resultater». Imidlertid er denne konklusjon ikke basert på tilstrekkelige detaljerte undersøkelser og er derfor ikke helt overbevisende.

Mammutrestene funnet ved *Mamontova Gora* (Mammut-fjellet) i Ø-Sibir, ble av A. P. Vasjkovskij og I. I. Tuchkov (1953) betraktet som tilhørende yngste kvartær (pleistocen). Etter disse forfatterne var de klimatiske forhold da omtrent som nå i nedre del av Aldan.

Alle de nevnte funn av mammut i Ø-Sibir behøver selvsagt ikke stamme fra dyr som har levd samtidig. Funnene er også spredt over et svært stort område som ikke hører til ett og samme florabelte, hverken nå eller i fortiden. Men hva Beresovka-mammuten angår, må vi konstatere at den har levd under et mildere klima enn idag. Vegetasjonen var derfor også rikere, slik at skoger og eng-steppelandskap var utbredt lengre mot N enn idag.

Noen bemerkninger til Kuprijanova's arbeide

Som man ser av ovenstående referat, mener Kuprijanova at tilstedeværelsen av selv meget beskjedne mengder av trepollen må tyde på at trevegetasjonen har spilt en betydelig rolle i plantedekket på de steder Beresovka-mammuten beitet. Hun fremhever at trærne for lengst er avblomstret når gressarter blomstrer. Derfor skulle det faktisk at man overhodet har funnet trepollen, være bevis nok for at trær var relativt alminnelige.

Denne konklusjonen stemmer etter min mening dårlig overens med de undersøkelser M. Salmi (1955) har foretatt til kontroll for sine studier av polleninnholdet i ekskrementer av fossile dovedyr

(*Mylodon*) fra Patagonia (se også Heintz 1956). Salmi fant nemlig ingen trepollen i dovedyrekskrementene og ville så undersøke hvorvidt en slik mangel kan betraktes som bevis på at det virkelig ikke fantes trær i de strøk hvor *Mylodon* levde. Han samlet ekskrementer av nålevende harer og elg i Finnland på en tid av året da ingen av skogens trær eller andre planter produserer pollen, nemlig i februar måned. Resultatet ble at trepollen dominerte fullstendig. For hvert 100 trepollen fant han hos hare 36, hos elg 21 pollenkorn av urter og gress og sporer av mose. Som kontroll har han foretatt pollenanalyse av gytje fra en myr på samme sted. Man regner jo at polleninnholdet i en myr gir et temmelig pålitelig gjennomsnittsbilde av vegetasjonens sammensetning i omegnen. Det viste seg at polleninnholdet i hareekskrementene i det store og hele svarte til polleninnholdet i myrprøvene, mens pollen av or dominerte i elggjødselen. Dette henger sikkert sammen med at elgen spiser orerakler. Denne undersøkelsen skulle vise at polleninnholdet i ekskrementer av planteetende dyr stort sett gjenspeiler sammensetningen av plantedekket i de områder hvor dyrene lever. Det er interessant å legge merke til at skjønt både elg og hare først og fremst er skogsdyr, inneholder deres gjødsel endel pollen av gress og urter og sporer av mose. Det viser at selv forholdsvis sparsomt forekommende planter kan konstateres gjennom pollenanalyse av ekskrementene.

Man skulle tro at det som gjelder ekskrementer, i like høy grad gjelder mageinnholdet. Var skogen virkelig vanlig på de steder mammuten beitet, skulle man vente å finne betydelig mer trepollen i mageinnholdet. Selvsagt er det meget sannsynlig at når gressartene blomstrer, produserer de så meget pollen at pollen av andre vekster, som har blomstret tidligere, kommer i bakgrunnen. Men hvis man husker på hvor enorm pollenproduksjonen er hos trær, skulle en ikke tro at forholdet mellom tre- og gresspollen ville bli som 1 til 613 som tilfelle er i Beresovka-mammutens mageinnhold, hvis trærne var forholdsvis alminnelige. Når man i februar måned finner så rikelig med fjorårets trepollen, skulle man tro at også i juni—juli må det være relativt alminnelig, til tross for den rikelige utvikling av gresspollen.

Det kunne være interessant å forsøke å kontrollere polleninnholdet i ekskrementene hos planteetende pattedyr på forskjellige tider av året. Man vil da lettere kunne konstatere i hvilken grad blomstringen av de forskjellige planter gjenspeiler seg i det pollenspekteret som en finner i ekskrementene. En slik undersøkelse ville kunne gi en interessant kontroll av Kuprijanova's antagelse. Jeg personlig kan vanskelig godta hennes forklaring, men mener at den påfallende beskjedne mengde av trepollen tyder på at mammuten har holdt seg i åpent lende, uten større skoger i nærheten.

I beskrivelsen av trepollen nevner Kuprijanova bl. a. at det er sannsynlig at skogene på denne tiden hadde en annen karakter. Trearter som nå er «utbredt betydelig lenger mot SV., spilte en større rolle». Det forekommer meg at en slik uttalelse er noe for kategorisk hvis man tar i betraktning det ringe antall av trepollen (alt i alt 13 korn, 0.17 %) og den usikkerhet som er forbundet med bestemmelsen av pollenkornene. Kuprijanova mener at 4 av pollenkornene tilhører *Pinus sibirica*, en art som nå forekommer ca. 1000 km SV. for Beresovka. Imidlertid er bestemmelsen tydeligvis ikke helt sikker. Ved den foreløpige bestemmelse, utført av Tikhomirov & Kuprijanova (1954), er de samme pollenkorn bestemt som tilhørende *Abies sibirica*. Og selv i det foreliggende arbeide nevner Kuprijanova at de «funne pollenkorn ikke er helt identiske med pollen av den nålevende art (*sibirica*). De er større». Det forekommer meg at under slike omstendigheter kan man ikke trekke sikre konklusjoner.

Det samme gjelder for bjørken. I det første arbeidet (1954) var alt bjørkepollen bestemt som hørende til *Betula verrucosa*. I det nye arbeidet bruker hun navnet *B. alba* og et par ganger *B. pendula*. Nå omfattet som kjent Linnés art *B. alba* opprinnelig *B. verrucosa* og *B. odorata*, altså vår lavlands- og fjellbjørk. *B. pendula* er synonym til *B. verrucosa*, og *B. pubescens* er synonym til *B. odorata*. Navnene *B. pendula* og *B. odorata* blir ikke nevnt i den store nye sovjetrusiske floraen, men der er på den andre siden heller intet som tyder på at de der legger noe annet i disse navnene. En kan vel derfor gå ut fra at *B. verrucosa* og *B. pendula* hos Kuprijanova betegner en og samme sak, og at *B. alba* enten blir brukt i samme betydning eller som et noe videre begrep, omfattende både *B. verrucosa* og *B. pubescens* (medd. av professor Høeg).

I det foreliggende arbeide fremhever Kuprijanova at *Betula*-pollenet ikke var helt ensartet, noen minnet mest om *B. pendula*, andre kan på grunn av sin størrelse tilhøre *B. platyphylla*, og noen igjen lignet *B. pubescens* (se s. 124). Husker man imidlertid på at forfatteren hadde alt i alt bare fire bjørkepollen til disposisjon, blir denne fordelingen i tre grupper noe usikker. Den ene art er altså representert med et forholdsvis usikkert pollenkorn, og de to andre med tre pollenkorn *tilsammen*. Dette gjør bestemmelsen mer problematisk. Det forekommer meg at også her er materialet så spinkelt at man må være svært forsiktig med å trekke noen slutninger om skogens sammensetning. Man må også huske på at mammuten sikkert har vandret fra sommer- til vinterbeiter. Om vinteren holdt den seg antakelig i mer skogkledde områder og levde av grener m.m. Kuprijanova antyder at de beskjedne rester av trepollen i magen således

kunne skrive seg fra rester av vinterføden, som på en eller annen måte ble bevart.

At klimaet på den tiden mammuten levde, var noe mildere og vegetasjonen noe rikere enn idag må man imidlertid anta som sikkert. Men dette behøver ikke bety at skogen var betydelig mer utbredt enn idag og besto av mer varmeelskende vekster.

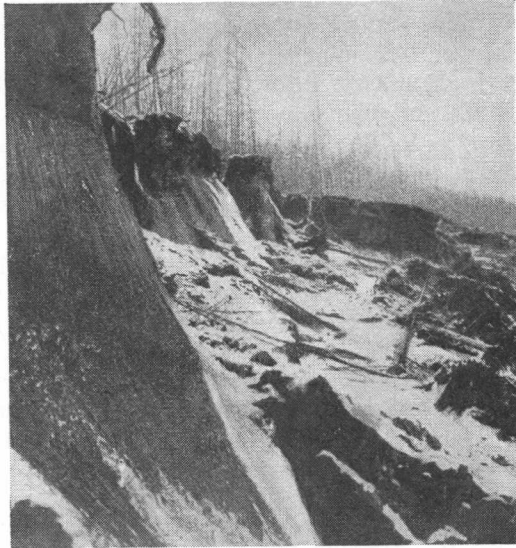


Fig. 2. Bredden av Beresovka-elven nær stedet hvor mammuten ble funnet. De bratte skråningene er fossil is (se i forgrunnen til venstre). *Shore of the Beresovka River near the place where the mammoth was found. The steep slopes are fossil ice (note the foreground to the left).* — (From Pfitzenmayer.)

En meget interessant opplysning som pollenanalysen gir, er at mammuten sannsynligvis omkom på forsommeren, ikke som tidligere antatt i slutten av sommeren. På dette tyder de store mengder av umodne gresspollen (38 %), som peker på overgangen mellom juni og juli måned. Med andre ord har kadaveret ligget minst 2–3 måneder etter døden utsatt for relativt høye sommertemperaturer. Etter de meteorologiske data jeg har kunnet finne (Vise 1927), varierer gjennomsnittstemperaturen i Jakutia meget sterkt. I områdene ved Sredne-Kolymsk, dvs. omtrent der hvor Beresovka ligger, har bare 4 av årets måneder gjennomsnittstemperatur over 0°. Dette gjelder

juni (+ 12,6°), juli (+ 14°), august (+ 9,7°) og september (+ 2,5°). I åtte måneder er altså gjennomsnittstemperaturene under 0°, og i de tre koldeste månedene desember, januar og februar synker den under -35° . Dersom klimaet var mildere i Beresovka-mammutens tid, var også gjennomsnittstemperaturene i månedene juni–september høyere enn nå. Og når gjennomsnittet idag kan ligge på + 13–14°, betyr det utvilsomt meget høye temperaturer i enkelte perioder og på særlig lune steder. Hvordan kan det så forklares at mammutkadaveret ikke råtnet mer i løpet av de første månedene, og at dyrets muskler og delvis innvoller var så pass vel bevart?

Etter de fleste forskeres mening (Toll 1895, Pfitzenmayer 1926, Vollosovich 1915) skyldes dette tilstedeværelsen av «fossil is». «Fossil is», som ikke må forveksles med telen jord (permafrost), er konstatert på svært mange steder i N.-Sibir. Den kan ligge som mektige islag av betydelig utstrekning og tykkelse (fra 2–3 til over 50 m) og spiller en vesentlig rolle i utformningen av landets relieff. På enkelte steder (Nysibiriske Øyer) har man til og med konstatert et dobbelt lag av fossil is, skilt av sand og gruslag med planterester og dyreknokler (bl. a. av mammut). Øverst er den «fossile is» alltid dekket med et ca. 2–3 m tykt lag med jord, sand og grus bevokst med mer eller mindre frodige skoger eller annen vegetasjon. Isen er synlig hovedsakelig langs kystene av polarhavet, i elvedaler (fig. 2) eller på bunnen av innsjøer. Isen beskrives delvis som kornet firn-is (Grigorjeva 1927), delvis som forholdsvis ren, blålig og halvgjennomsiktig i friske brudd, men brunlig når den blir utsatt for luftens og solens påvirkning (Pfitzenmayer 1926).

Hvorledes disse mektige ismasser er blitt dannet er man ikke helt enige om. Enkelte forskere mener at fossil is er rester av de isbreer som under den siste istid dekket hele N.-Sibir (Toll 1895). Andre tror at den ble dannet av vann som om sommeren trengte inn i jordsprekker og frøs til is (Bunge 1903). Andre igjen mener at det er rester av et snedekke, som under istiden lå over de deler av Sibir hvor breene ikke var utviklet. Med tiden ble sneen sammenpresset og forvandlet til mer eller mindre kompakt firn-sne og deretter til is (Vollosovich 1915, Tolmachev 1911, Grigorjeva 1927). Betingelsen for oppbevaring av fossil is til våre dager må selvsagt være at det er permafrost under islaget. Og permafrost er konstatert over hele Jakutia, så langt mot syd som ca. 60°. Den kan på sine steder nå betydelig mektighet. Det er i enkelte gruver målt tykkelser på over 120–150 m.

På grunn av smeltevannet om sommeren kan det i den fossile is dannes mer eller mindre dype kløfter, til og med huler. Toll, Pfitzenmayer og andre mener at akkurat slike kløfter og huler tjente som naturlige feller for mammuten. I enkelte tilfeller kunne hulene være

dekket av jord eller et tynt islag, slik at det tunge dyret lett kunne falle ned i en slik «fallgruve» og bli drept. At Beresovka-mammuten omkom ganske plutselig fremgår tydelig bl. a. av det faktum at den hadde matrester i munnen, klemt mellom kinntennene. Etter å ha falt ned i en issprekk døde dyret meget fort (hvis det ikke direkte ble drept ved fallet). Og så ble det sannsynligvis raskt begravet av sand,

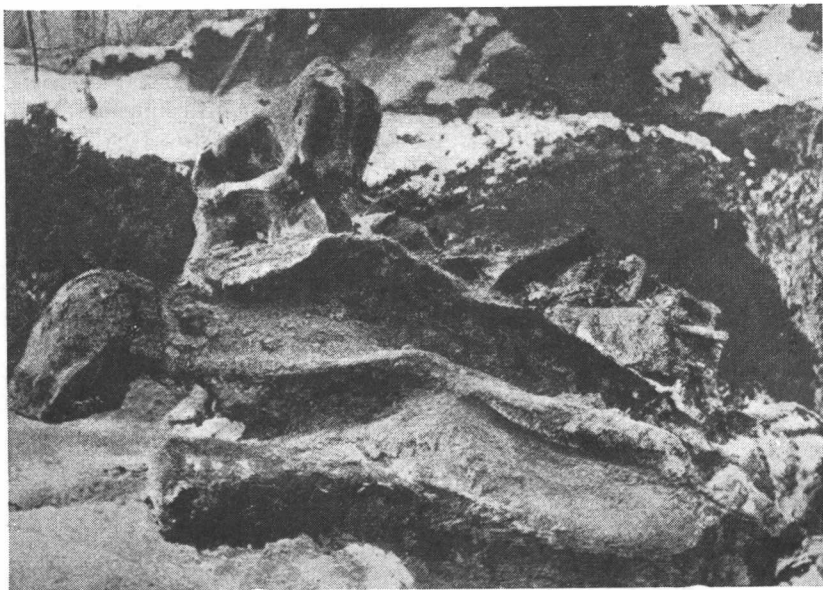


Fig. 3. Kadavret av Beresovka-mammuten delvis utgravd. Man ser kraniet, venstre for- og bakben og en del av kroppen.

The carcas of the Beresovka mammoth partly excavated. The cranium, left fore and hind legs, and parts of the body are visible. — (From Pfitzenmayer.)

jord og grus, som vannet førte med seg inn i sprekken. Litt etter litt ble kadaveret gjennomfrosset, og har derfor ligget i tusener av år uten å ta større skader.

Det ser ut til at Beresovka-mammuten er blitt oppbevart på denne måten. Det stedet hvor dyret ble funnet, ligger på et temmelig bratt stup ned mot elven Beresovka. Stupet er ca. 55 m høyt, og på det øverste platå vokser det glisen taiga. På mange steder i stupet stikker det fram fossil is, som kan danne 5–8 m høye loddrette vegger (fig. 2). Ved å grave et par meter dype sjakter kunne Pfitzenmayer fastslå at det var fossil is langs hele skråningen, både øverst, i midten

og ved elvebredden. Islaget må således være over 50 m tykt. Mammutkadaveret lå ca. 35 m over elven, midt på skråningen. Pfitzenmayer antar at dyret sammen med den fastfrosne jorden og gruset som den var begravet i, hadde sklidd ned langs skråningen en tid før det ble oppdaget. Opprinnelig lå sikkert sprekken som mammuten falt ned i, forholdsvis langt fra stupet. Men litt etter litt, under tining av selve isen om sommeren, ved graving av bekker og smeltevann og tilslutt ved Beresovka-elvens erosjon ble den blottlagt. Hele sprekkfyllingen sammen med mammutkadaveret og jord, gled så ned langs skråningen og ble liggende ca. 35 m over elven. Under glidningen ble så mammutkadaveret delvis blottlagt. Mammuten ble oppdaget høsten 1900 av noen lamuter, som fortalte om funnet til en kosakk, som på sin side meddelte saken til øvrigheten. På denne måte fikk Akademiet beskjed om funnet og sendte ut en ekspedisjon. Da dyret ble funnet av lamutene, stakk bare en del av hodet og ryggen fram. Hodet var da dekket med hud, og en del av snablen var bevart. Dessuten var en av dyrets støttenner tilstede, men lamutene brøt den av og tok den med seg. Ved neste besøk noen måneder senere kunne man konstatere at ulvene, sannsynligvis tiltrukket av stanken, også hadde oppdaget liket. Overalt kunne man se tallrike dyrespor. Huden fra hodet og snablen var gnaget vekk, og selve ryggen var revet i stykker. Dyret ble så dekket med trestammer og stein for å beskytte det mot videre ødeleggelser.

Utgravningen begynte sommeren 1901 og ble avsluttet i oktober måned samme år. Tross det at dyret sikkert var blitt stivfrosset like etter døden, var kadaveret temmelig oppløst. Det stod en intens stank av dyret, og så å si alt hår og ullen var falt av huden (fig.3, 4) og lå som et tykt lag omkring. Dyret hadde antakelig begynt å råtne allerede den første sommeren etter at det var omkommet; forråtnelsen fortsatte da det igjen ble blottlagt og utsatt for sommervarmen. Da man tinte opp de tilsynelatende godt bevarte, mørkerøde kjøttpartier, var de ytterst uappetittelige, gråaktige og slappe, og utstrålte en meget intens ammoniakklukt.*) Dette forhindret ikke at hunder, kråker, skjærer osv. med begjær spiste kjøttet. Best bevart var ekstremitetene. De ble senere dissekert i Akademiets laboratorier og viste tydelig bygningen av muskler, sener, blodkar og nerver.

I kroppshulen fant man bare rester av magesekken. Alle andre innvoller som hjerte, lunger, lever, tarmer m.m. var borte. Hvorvidt de var råtnet bort eller ble spist opp av rovdyr er vanskelig å si, men den siste antakelse er mest sannsynlig (Pfitzenmayer). Dyrets rygg var

*) Påstandene om at mammutkjøtt også var blitt spist av mennesker savner ethvert grunnlag.



Fig. 4. Kadavret av Beresovka-mammuten sett forfra. Man ser kraniet, begge forbena og sålen av venstre bakben (rundingen foran spaden).
The carcass of the Beresovka mammoth seen from the front. Visible are the cranium, both forelimbs, and the sole of the left hind leg (the circle in front of the spade). — (From Pfitzenmayer.)

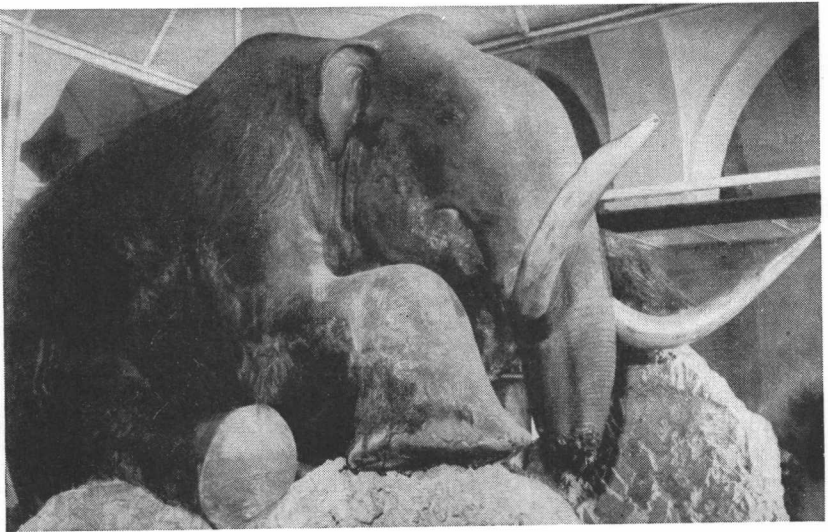


Fig. 5. Beresovka-mammuten utstilt i Zoologisk Museum i Leningrad.
The Beresovka mammoth exhibited in the Zoological Museum, Leningrad.

revet i stykker og en del hvirvler og ribben var også borte. Det er derfor opplagt at det hadde vært rovdyr på ferde. Hvorvidt innvollene var oppspist allerede samme år dyret omkom eller senere, er vanskelig å si. En stor blodansamling nederst i kroppshulen tyder imidlertid, etter min mening, på at innvollene var spist opp før de ble fastfrosset. Som sagt var rester av magesekken det eneste som ble funnet i kroppshulen. Magen viste også tydelig tegn på forråtnelse. Den var gråsort med store brune flekker, og betydelig skadet og revet i stykker (av rovdyr?). Fra alle sprekkene tõt det ut matrester. Ekspedisjonen klarte å ta vare på ca. 12–15 kg av mageinnholdet.

Kjøttet hos mammuten var overalt isprengt med delvis store mengder fett, og under den ca. 2–3 cm tykke lærhuden lå det også et sammenhengende ca. 9 cm tykt fettlag. Sammen med den tykke pelsen, som bestod av tett ullhår, og opptil 50 cm lange rødbrune og sorte hår, tjente fettlaget som en effektiv beskyttelse mot kulden. Et annet spesialorgan mot kulden var en hudklaff som dekket over analåpningen. Alt dette viser at mammuten var et utpreget arktisk dyr.

Kuprijanova sier i sitt arbeide at det er vanskelig med sikkerhet å bestemme tidsperioden da mammuten omkom. Det eneste man kan si er at på den tiden var klimaet noe mildere enn det er idag. Det kunne derfor enten dreie seg om siste interglasial tid eller den varme postglasiale tid. At funnene stammer fra den interglasiale tid må imidlertid anses som helt utelukket. I en så lang periode kunne ikke kadaveret ha blitt oppbevart, selv dypfrosset. Dessuten antar man at «fossil is» stammer fra den siste nedisingen. På dette tyder bl. a. at man som før nevnt på de Nysibiriske Øyer fant *to lag* av fossil is, skilt med fossilførende jord og gruslag. Man antar at det nederste islaget stammer fra nest siste istid, gruslaget fra mellomistiden og øverste lag fra siste istid (Vollosovich).

Også Kuprijanova sier at det er mest sannsynlig at mammuten døde ut i slutten av pleistocen- (kvartær-) perioden. Undersøkelsene av avleiringer der Taimyr-mammuten ble funnet, viser at den levde i den varme postglasiale tid (Zaklinskaja 1954). Det er derfor rimelig å anta at Beresovka-mammuten gjorde det samme. Dyret har sannsynligvis levd i Sibir i en periode som tilsvarer vår Tapes-tid for ca. 6–7.000 år siden.

Til tross for at Beresovka-mammuten har levd under mer gunstige klimatiske forhold enn de som eksisterer i NØ.-Sibir idag, må man ikke glemme at forskjellen i klimaet ikke var særlig stor. Dyret var etter hele sin bygning et typisk polardyr og holdt seg i alpin-arktiske strøk.

Som kjent har konservator Øyen (1913, 1916) hevdet at mammutfunnene i Norge stammer fra dyr som levde i den postglasiale tid.

Vi vet nå altså at mammuten var alminnelig i NØ.-Sibir i den varme postglasiale tid. Denne kjennsgjerning kunne tydes som et bevis på at Øyen hadde rett. Andre skandinaviske geologer og paleontologer mener imidlertid at mammuten levde i Skandinavia i mellomistiden. Jeg har behandlet saken mer utførlig tidligere (Heintz 1955, her litteratur). Her vil jeg bare igjen fremheve at hadde mammuten virkelig levd hos oss i etteristiden, måtte man vente ganske annerledes rikelige funn av dens rester, slik som forholdene er f. eks. i Sibir. Alle våre funn (unntatt det siste) er deler av kinn- eller støttenner, dvs. de mest motstandsdyktige deler av skjelettet. Særlig det nest siste funnet er av interesse. Det var et større stykke av en støttann, funnet ved Skreia på Toten (Heintz 1956 a, b), og den lå i en typisk uforstyrret bunnmorene. Hadde mammuten levd i etteristiden, kunne selvsagt ikke tannen ligge i en bunnmorene fra siste istid.

De nye pollenundersøkelser av Kuprijanova bekrefter således den antakelse at mammuten i Skandinavia holdt seg i fjelltraktene, sannsynligvis på grensen mellom skogen og fjellviddene.

S U M M A R Y

A paper published by Kuprijanova in 1957 gives a detailed description of the pollen found by the analysis of 3 grammes of the stomach contents of the Beresovka-mammoth. The material was first pulverized, then sifted through a strainer, treated with 10 % KOH, and sifted again. After being acetolysed, the dregs in the test-tube were perfectly clean. The microslides are preserved in the Botanical Institute of the Academy of Sciences of USSR in Moscow. On 9 plates — some drawings and some photographs — a number of pollen grains are depicted.

The overwhelming majority of the pollen grains belonged to grasses (Gramineae), 7966 pollen grains or 97.09 %. Various herbs gave 219 or 2.67 % and the trees only 13 pollen grains or 0.17 %. In addition, 7 spores of ferns and mosses were discovered. In Table 1 of this paper are given the names of the identified plants, the number of the pollen grains of each species, the ecological character (whether arctic-alpine or lowland species), the flowering season, and whether the plants occur in Norway (page 125).

The great number of immature grass pollen (38.8 %) shows that the mammoth perished at the beginning of the summer season, when the grasses begin to flower (June—July), and not in the second part of the summer as previously assumed. Kuprijanova supposed therefore that the presence of even a very moderate quantity of pollen from the trees (13), which flower a couple of months earlier than the

grasses, indicates that the trees were relatively abundant in the district where the mammoth lived.

The plants, determined according to pollen analysis, can be arranged in 5 different ecological groups: 1) steppe plants; 2) moist forest and meadow plants; 3) marsh plants; 4) saline soil plants; 5) arctic-alpine plants (page 127).

According to Kuprijanova, the pollen analysis shows that the flora in the vicinity of Beresovka during the period when the mammoth lived, differed considerably from the recent flora. It was richer and partly contained plants which now are known only further SW., indicating that the climate was somewhat warmer and probably also moister.

The geological period during which the Beresovka-mammoth (and other — more or less well-preserved — mammoths) lived in Siberia is not so easy to determine. However, it seems most probable that it was late *Pleistocene*. The investigation of the development of the flora in Siberia during the Pleistocene, and studies of the deposits in which other known mammoth carcasses have been discovered, all point in this direction (Karavajeva 1948; Popova 1955; Portenko, Tikhomirov & Popova 1954; Zaklinskaja 1954; Savich-Liubitskaja & Abramova 1954; Sherbakova 1954; Vasjkovskij & Tuchkov 1953).

In my opinion, some of Kuprijanova's conclusions are disputable, especially her assertion that the forest was more or less abundant in the district where the Beresovka-mammoth grazed. She bases her conclusion on the fact that tree pollen is found in the stomach, although the mammoth perished at the time when the grasses flowered, at least $1\frac{1}{2}$ —2 months after the flowering of the trees. In this connection it is of interest to note that Salmi (1955) in Finland investigated the excrements of elk and hare collected in February — at a time when no plants were in flower — and found that the pollen from trees was 3 to 5 times more abundant than the total amount from all the other plants. According to Kuprijanova's investigation, the pollen of the grasses in the stomach contents of the Beresovka-mammoth is 600 times more abundant than the pollen from trees. In my opinion such an enormous predominance of grass-pollen cannot be explained merely on the assumption that the grasses were flowering at the time when the mammoth died. It must indicate that the mammoth lived in relatively open and tree-barren districts.

It also seems to me that the determination of the different species of trees is somewhat doubtful. The number of pollen grains is very moderate (only 13) and the determination of the species is partly based on only one or two — not even quite typical — pollen grains.

This uncertainty makes the determination of the climatic conditions more uncertain.

Various Russian scientists (Toll 1895; Pfitzenmayer 1926; Vollosovich 1915) have been of the opinion that the preservation of the mammoth carcasses up to the present day is due only to the presence of «fossil ice» down in the ground in Siberia (fig. 2). The mammoths must accidentally have fallen into cracks in the «fossil ice» and thus rapidly become «deep-frozen».

During the excavation of the Beresovka-mammoth (Pfitzenmayer 1926) one could see that the animal had probably slipped into a crack and had been badly injured or perhaps killed instantaneously. The carcass when excavated was more or less decomposed (fig. 3, 4). All the entrails, with the exception of the stomach, had disappeared (perhaps devoured by carnivores?). The stomach too was badly damaged, torn and partly decomposed. In spite of this, however, about 12 – 15 kilos of the stomach contents were saved.

Kuprijanova's paper makes it clear that the Beresovka-mammoth lived in the somewhat warmer part of the post-glacial period (late Pleistocene). This period can probably be correlated with the Tapes period in Norway and is thus dated about 6–7.000 years ago.

The Norwegian glaciologist Øyen (1915) advocated the opinion that the mammoth teeth discovered in Norway are remains of animals that lived in Scandinavia *after* the last glaciation period. It seems that the relatively young age of the mammoth carcasses in Siberia would support Øyen's theory. This is not so, however.

As mentioned in a former paper (Heintz 1956 a) all the other Scandinavian geologists are of the opinion that the Scandinavian mammoths lived in the last interglacial period. The discovery of the Pilgrimstad-mammoth in Sweden, embedded in interglacial sediments, and the tusk of a mammoth in a ground-moraine in Norway (Heintz 1955 b) shows clearly that in Scandinavia the mammoth belonged to the interglacial fauna.

Litteratur.

- * Bunge A., 1903. Einige Worte zur Bodeneisfrage. — Zap. St. Pet. Min. Obsh. 40. St. Petersburg.
- Grigorjeva A. A., 1927. Geomorfologicheskij ocherk Jakutii. / The geomorphology of Yakutia. In Russian. / — Yakutia. Sbornik statej. Akad. Nauk SSSR. Leningrad.
- Heintz A., 1955 a. Når og hvor levde mammuten i Norge? — *Naturen*, 79.
- 1955 b. The Mammoth Teeth from Norway. — *N. Geol. Tid.* 34.
- 1956 a. Et nytt funn av mammutstøttann fra Norge. — *N. Geol. Tid.* 36.

- 1956 b. Mammutfunn på Toten. — Toten, nr. 3.
- 1956 c. Hvorfor døde kjempeovendyrene ut? — Naturen, 80.
- * *Karavajeva M. N., 1948.* Osnovnye momenty razvitija rastitelnogo pokrova sentralnoj Jakutii, etc. / Main feature of the development of the vegetation in Central Yakutia, etc. In Russian. / — Akad. Nauk SSSR, Jakutsk.
- Kuprijanova L. A., 1957.* Analis pyltsy rastitelnykh ostatkov iz zheludka Berezovskago mamonta. / Pollen analysis of plant fragments found in the stomach of the Beresovka-mammoth. In Russian. / — A. N. Krishtofovich Memorial Volum. Akad. Nauk SSSR. Moskva.
- * *Neinschadt M. I., 1945.* Istoria rastitelnogo pokrova SSSR v golotsene po dannym pyltseвого analiza. / The history of the vegetation in SSSR in Holocene according to pollen analysis. In Russian. / — Vopr. Botaniki. 1. Akad. Nauk SSSR. Moskva.
- Pfitzenmayer E. W., 1926.* Mammutleichen und Urwaldmenschen in Nordost Sibirien. — Leipzig.
- * *Popova A. I., 1955.* Sporovo-pyltsevyje spektry chetvertichnykh otlozhenij Tsentralnoj Jakutii, etc. / Pollen diagrams from the Quarternary deposits from Central Yakutia, etc. In Russian. / — Trud. Inst. Biol. Jakuskogo otdel. Akad. Nauk SSSR. Moskva.
- * *Portenko L. A., Tikhomirov B. A. i Popova A. I., 1954.* Pervyj rezultat raskopok taimyrskogo mamunta etc. / The first results from the excavation of the Taimyr-mammoth etc. In Russian. / — Zool. Zhurn. SSSR. 30. Moskva.
- . *Salmi M., 1955.* Additional information on the findings in the Mylodon Cave at Ultima Esperanza. — Acta Geogr. 14. Helsinki.
- Salensky W. W., 1904.* Ueber die Hauptresultate der Erforschung des im Jahre 1901 am Ufer der Beresowka entdeckten männlichen Mammutcadavers. — Compt. rend. des Science 6 Congr. intern. de Zool. Sess. de Berne.
- * *Savich-Liubitskaja L. I. i Abramova A. L., 1954.* Iskopaemye mkhi iz rajona raskopok taimyrskogo mamonta. / The fossil mosses from the district where the Taimyr-mammoth has been excavated. In Russian. / — Bot. Zhurn. SSSR. 39. Moskva.
- * *Sherbakova E. M., 1954.* Ob uslovijakh obitanija mamonta i nosoroga v bassejne reki Angory. / On life conditions of mammoth and rhinoceros in the district of the river Angora. In Russian. / — Materialy po Paleogeografii. I. Moskva. Univers.
- * *Sukhachev V. N., 1914.* Isledovanija rastitelnykh ostatkov iz pishi mamonta najdenного na r. Berezovke Jakutskoj oblasti. / Examination of plant remains from the food of the mammoth, discovered on the Beresovka-river, Jakutsk District. In Russian. / — In: Nauchnye

- result. eksped. snar. Akad. Nauk dlja raskopki mamonta najd. po r. Beresovke v 1903 g. 3. Petrograd.
- . *Tikhomirov B. A. i Kuprijanova L. A., 1954.* Isledovanie pyltsy iz rastitelnykh ostatkov pishi berezovskago mamonta. / Investigation of pollen from plants remains found in the stomach of the Beresovka-mammoth. In Russian. / — Dokl. Akad. Nauk. SSSR. Nov. ser. 45. Moskva.
- * *Toll E. V., 1895.* Iskopaemyj led Novo-Sibirskikh ostrovov, ikh otnoshenie k trupam mamontov i k lednikovomy periody. / Fossil ice from the New Siberian Islands and its relation to the carcass of mammoths and the glacial period. In Russian. / — Mem. Acad. Imp. Sc. de St. Petersb. Ser. VII, 42. St. Petersburg.
- * *Tolmachev I. P., 1911.* Po Chukotskomu poberezhju Ledovitago okeana. / Along the Chukotsk coast of the North Arctic Ocean. In Russian. / — St. Petersburg.
- 1933. The Carcasses of Mammoth and Rhinoceros found in the frozen ground of Siberia. — Trans. Am. Phil. Soc. New Ser. 23. Philadelphia.
- * *Vasjkovskij A. P. and Tuchkov I. I., 1953.* Reshenie odnoj iz vaznykh paliogeograficheskikh problem Mamontovoj gory na Aldane. / The solving of one of the main paleogeographical problems connected with the Mammoth mountains in Aldan. In Russian. / — Kolyma. 9. Magadan.
- Vise V. J., 1927.* Klimat Jakutii. / The climate of Yakutia. In Russian. / — Jakutia. Sbornik statej. Akad. Nauk SSSR. Leningrad.
- * *Vollosovich K. A., 1915.* Mamont ostrova Bolshogo Ljakhovskogo. — Novo Sibirskie ostrova. / Mammoth from the Bolshoy Ljakhovskij Island, New Siberian archipelago. In Russian. / — Sap. Imp. Miner. Obsh. Ser. II, 50. Petrograd.
- Zaklinskaja E. D., 1954.* K voprosu o rastitelnom pokrove v epokhu zhizni i gibeli taimyrskogo mamonta. / The question of vegetation at the time the Taimyr-mammoth lived. In Russian. / — Dokl. Akad. Nauk SSSR 48, Moskva.
- Øyen P. A., 1913.* Mammot og moskusokse i Norge. — Naturen, 37.
- 1916. Mammot og moskusokse i vort land. — Festskrift til prof. Amund Helland.

Arbeider merket * har ikke vært tilgjengelige for forfatteren.
*Papers marked with a * have not been accessible to the author.*

Bokmeldinger

Verden vi lever i. Norsk redaktør: A. Heintz. Redaksjonskomité: J. A. Dons, F.-E. Eckblad, Natascha Heintz. Oversetter: Egil Meidell Hopp. A/S Norsk Faglitteratur, G. Reinert, Oslo. Uten år [1957]. Folio. 304 s. Innb. Kr. 176.—.

For noen år siden lot det amerikanske tidsskriftet *Life* utarbeide en lang serie overdådig illustrerte artikler om vår klodes historie og livet her. Serien ble avsluttet i 1952, og etterpå utga tidsskriftet den i form av en bok, som ble en stor suksess. Så ble den sendt ut i tysk utgave, og nå er den kommet i mange flere land, deriblant Norge.

Der er avsnitt om hvordan jorden ble til, om livets historie gjennom to milliarder år, om livet idag i korallrevene, i ørkner, polarstrøk, tropisk regnskog og temperert løvfellende skog, og meget mer. Teksten er solid og høyst leseverdig (og meget godt oversatt), men det er først og fremst bildene som fanger øyet, — fargeglade bilder som til dels ikke nøyer seg med en helside, men er foldeplansjer av tre siders størrelse. Svært mange av dem er fargefotografier, og disse er høyt hevet over kritikk. Andre er fargetegninger, hvorav vel ikke alle innbyr til høyeste superlativer, men iallfall mange er ypperlige.

Det kan ikke ha vært spart noe da denne serien ble til. «Utelukkende av hensyn til denne boken ble det til disse strøkene (nordlige Sør-Amerika) sendt en ekspedisjon for å drive studier, ta fotografier og lage tegninger. Ekspedisjonen trengte inn i urskogen i Nederlandsk Guyana, til et område hvor hvite mennesker bare en gang tidligere hadde vært.» Men så er da også bildene fra tropisk urskog kanskje de fineste av alle i denne boken, — eller blir de slått av bildene fra ørknene?

Innledningsvis nevnes et par hundre vitenskapsmenn som har vært tatt med på råd i førsteutgaven. Det er førsteklases folk, hvis navn gir en viss garanti. Merkelig nok forekommer det likevel ett og annet som en kan innvende mot. I forbindelse med skildringene fra tropisk

urskog heter det (s. 236): «Mange slyngplanter klamrer seg til unge trær og lar seg løfte oppover mot lyset ved treets vekst.» Denne setningen bør biologilærere legge frem for sine elever til ettertanke og kommentar. — Om de første landplantene heter det i teksten (s.96) at «vi må anta» at de hadde generasjonsskifte, akkurat som bl.a. vår tids bregner. Denne forsiktige fremstillingsmåten er helt blitt borte i illustrasjonene med tilhørende forklaringer: De gir tegninger av kjønnsgenerasjonen hos psilofyter og *Archaeopteris*, noe som i virkeligheten er helt ukjent og som hører til de viktigste uløste problemer i planterikets historie. Det er også litt uheldig at ordet kar blir brukt på disse bildene om det som er trakeider.

Det blir ellers opplyst (ganske interessant) at de europeiske utgavene i noen grad skiller seg fra den amerikanske originalen ved en skarpere sontring mellom det som vi tror er sikre kjennsgjæringer, og det som er hypoteser eller uløste problemer. Men helt er det altså ikke lyktes.

Den norske utgaven har en klok og fint skrevet innledning av Professor Heintz.

Typografisk ville boken være hevet over kritikk, om bare ikke alle nye avsnitt hadde begynt ute ved venstre marg, til og med uten at det er noen ekstra avstand mellom avsnittene. At det fremdeles fins trykkerier som fortsetter med denne tåpelige moteretningen, som gjør teksten stygg og tunglest.

Boken blir dessverre ikke solgt gjennom bokhandlerne hos oss. Måtte den likevel få den utbredelse den fortjener, — det er ikke noe lite ønske.

O. A. H.

Særtrykk av »BLYTTIA«

Av mange tidligere
artikler i «Blyttia»
fins et begrenset antall
særtrykk til salgs
gjennom redaksjonen
til priser fra

kr. 0,50 til kr. 2,50 pr. stk.

De bør
forespørre hos
Harald Lyche & Co.
Drammen (telefon 83 79 70)
hvis De skal ha
utført vanskelige
trykkarbeider

Innhold.

Dahl, Eilif: Amfiatlantiske planter. (Problems of Amphiatlantic Plant Distribution. Summary).	93
Heintz, Anatol: Om pollenanalyse av mageinnholdet fra Beresovka-mammuten. (On the Pollen Analysis of the Stomach Contents of the Beresovka Mammoth. Summary).	122
Småstykker:	
Bokmeldinger	143

Norsk Botanisk Forening.

Styret for 1958: Professor R. Tambs Lyche, formann; universitetslektor Ove Sundene, viseformann; frøken Aslaug Tobiesen, sekretær; cand. real. Per Halldal, kasserer; lektor fru Randi Sagberg, konservator Rolf Berg.

Nye medlemmer tegner seg hos sekretæren, adresse Universitetets Botaniske Laboratorium, Blindern; for Vestlandets vedkommende kan en henvende seg til Botanisk Museum, Universitetet i Bergen, og for Trøndelags vedkommende til Botanisk Avdeling, Vitenskapsselskapets Museum, Trondheim. — Kontingenten er kr. 10,00 pr. år, for husstandsmedlemmer og studenter kr. 2,50; disse får ikke tidsskriftet.

Kassererens adresse er: Universitetets Botaniske Laboratorium, Blindern, Oslo. Innbetalinger bes sendt over postgirokonto nr. 131.28.

Blyttia.

Redaktør: Professor Ove Arbo Høeg.

Redaksjonskomité: Lektor Gunnar A. Berg, disponent Halvor Durban-Hansen, professor Georg Hygen, førstebibliotekar Peter Kleppa.