

# B L Y T T I A

NORSK BOTANISK FORENING'S TIDSSKRIFT



1970

NR. 2

---

UNIVERSITETSFORLAGET  
OSLO, 1970

## Blyttia

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

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

### A B O N N E M E N T

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

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

Alle henvendelser om abonnement og annonser sendes

UNIVERSITETSFORLAGET, postboks 307, Blindern, Oslo 3.

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

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

## Norsk Botanisk Forening

*Styre:* Forskningsstipendiat Leif Ryvarden (formann); universitetslektor Kari Egede Henningsmoen (viseformann); cand. real. Sverre Løkken (sekretær); cand. real. Liv Borgen (kasserer); bibliotekar Clara Baadsnes; arkitekt Elin Conradi.

Nye medlemmer tegner seg hos sekretæren, adresse Botanisk Museum, Trondheimsvn. 23 B, Oslo 5; for Trøndelags vedkommende kan en henvende seg til Botanisk Avdeling, Vitenskapsselskapets Museum, Trondheim; for Vestlandets vedkommende til Universitetets Botaniske Museum, postboks 2637, Bergen; for Rogalandets vedkommende til fra Hervor Bøe, Opheim, Sandnes, og for Sørlandets vedkommende til lærer Ingvald Haraldstad, Ole Bulls gt. 17, Kristiansand S. All korrespondanse om medlemskap sendes sekretæren eller lokalforeningene. — Kontingenget er kr. 15,00 pr. år; for husstandsmedlemmer og studenter kr. 5,00, disse får ikke tidsskriftet.

Medlemmer kan kjøpe enkelthefter og eldre komplette årganger av tidsskriftet ved henvendelse til sekretæren i hovedforeningen, i den utstrekning de er på lager når ordre innkommer.

Medlemskontingent sendes til hovedforeningens kasserer eller til lokalforeningen.

*Hovedforeningens kasserer:* Cand. real. Liv Borgen, Botanisk Museum, Trondheimsvn. 23 B, Oslo 5. Innbetalinger besendt over foreningens postgirokonto nr. 1 31 28.

# Psilofytene i lys av 1960-årenes forskningsresultater

Av

OVE ARBO HØEG<sup>1</sup>

## 1. Opp takten

Sammenliknet med alt det man ut gjennom 1800-tallet fikk vite om karbontidens og senere geologiske perioders flora, hadde kjennskapet til devontidens planter en forunderlig langsom fremvekst. Dette gjelder særlig under- og mellomdevon, som er det vi vesentlig skal holde oss til i det følgende.

Den første planten fra denne tiden som fikk navn, var den som H. R. Göppert i 1852 beskrev fra tysk underdevon under navn av *Drepanophycus spinaeformis* (i 1871 beskrev Dawson samme art fra Kanada under navn av *Arthrostigma gracile*). Den er en primitiv lycopodiné (nå påvist også i overdevon, Banks & Grierson 1968).

Senere ut gjennom 1800-tallet ble det beskrevet flere under- og mellomdevonske planterester under forskjellige navn, av britiske, tyske, böhmiske, belgiske og noen få andre forfattere, men især av J. W. Dawson, som hadde materiale fra det østlige Kanada og litt fra nordøstre USA.

Blant Dawsons arter var den viktige planten som han kalte *Psilophyton princeps* (1859). Han kom gang på gang tilbake til denne arten, endret diagnosen, og ga flere rekonstruksjoner av planten, den siste i 1870. Likevel var denne sentrale arten svært mangelfullt kjent og forstått. Det samme gjaldt de andre planterestene som ble beskrevet i denne tiden. Materialet var dårlig bevart og undersøkelsesmetodene mangelfulle.

Denne tilstanden varte frem til 1910 og litt lengre. Hvor lite en da visste om de primitive plantene forstår man ved å lese de fleste av de spekulasjonene og hypotesene som ble fremsatt for å forklare hvordan organene hos høyere planter har utviklet seg. Desto mer imponerer de få som tross mangelfullt grunnlag kunne finne frem til riktige eller iallfall fruktbare ideer. Dette gjelder folk som engelskmannen F. O. Bower og kanskje enda mer den franske botanikeren

<sup>1</sup> Universitetet i Oslo

O. Lignier. I første desennium av 1900-tallet publiserte Lignier en del små avhandlinger om karplantenes morfologi, utviklingen av blad osv. Når man tenker på hvor lite fossilene hadde gitt ham å bygge på, må en beundre hvor klart han så problemene og hvor klart han fremstilte sine meninger.

## 2. Utviklingen 1910 – 1960

En ny epoke begynte med Th. G. Halles avhandling 1916 om Rørragen-floraen. Dette var den første bearbeidelse av en devonflora med kritisk behandling av litteraturen og med undersøkelsesmetoder som man kan kalte moderne trass i at alle de senere utviklede hjelpemidtene manglet. Men den kom i skyggen av Kidston og Lang's fem-delers monografi over de forkislete planterestene fra Rhynie i Aberdeenshire, glimrende bevart med de mest forbausende anatomiske detaljer (1917 – 1921).

Etter dette fulgte utover i 1920- og spesielt 1930-årene et stort antall avhandlinger om floraen i under- og mellomdevon, særlig fra Tyskland og Storbritannia, men også Belgia, Frankrike, Norge o. a. st. Det største materialet og det største antall nye slekter og arter ble beskrevet av Kräusel og Weyland fra vesttysk devon; de reviderte også samlinger fra Böhmen og Nord-Amerika.

En annen produktiv og viktig forsker var W. H. Lang. Hans formfullendte avhandlinger om britisk materiale og om originalmateriale av *Psilophyton princeps* fikk sin spesielle verdi gjennom hans ypperlige undersøkelsesteknikk. Sammen med Isabel Cookson skrev han også viktige avhandlinger om australsk materiale, et arbeid som hun fortsatte alene.

W. Zimmermann, som for resten ikke selv har utført nevneverdig av detaljundersøkelser av fossilmateriale, kom i 1930 med sin telomteori. Den bygget videre på ideer som andre hadde fremsatt før, men med sin presisering av problemer og ideer, og ikke minst gjennom innføringen av det veldefinerte telombegrep og det velvalgte ord telom, kom den til å spille en stor rolle i de følgende års diskusjon om den morfologiske utvikling hos kormofytene, og den har fortsatt sin verdi.

En kan spekulere på om denne økte virksomheten, som for noen tiår brakte devonfloraen inn i sentrum av paleobotanikernes interesse, kom som en følge av at Halle og Kidston og Lang hadde vist vei, eller om den ville ha kommet uten dem. Formodentlig er det en dobbelt sammenheng: Interessen for devonplantene ble sterkere, man lette mer etter dem, man fikk bedre undersøkelsesteknikk, og på den annen side, fordi kunnskapen om disse plantene derved vokste, fikk man mer å bygge på; rester som tidligere ville ha vært verdiløse.

kunne nå utnyttes fordi de gikk inn som ledd i en større sammenheng.

Når vi idag ser tilbake på hva all denne virksomheten resulterte i frem til — skal vi si 1960, kan vi være imponert over hvor meget som ble oppnådd. Men samtidig vet vi nå, enda bedre enn for ti år siden, hvor meget som fremdeles var ukjent, og vi forstår også at ett og annet av det man da mente, var feilaktig. Noen eksempler:

1) Etter Kidston og Lang's monografier kjente man floraen i Rhynie-flinten i hovedtrekkene, men etter hvert ble det også mer og mer klart hvor meget som tross alt fremdeles var uløst med hensyn til disse plantenes morfologi, forplantningsforhold og systematiske stilling, og at ett og annet som man hadde regnet som sikkert, kunne trenge en revisjon.

2) Fra andre steder var et stort antall slekter og arter av «tornete» og «tornløse» psilosyfer (eller antatte psilosyfer) blitt kjent, til dels i ganske fine detaljer, selv om oppbevaringen stod langt tilbake for den i Rhynie-flinten. De viste at gruppen var nådd frem til en langt større formrikdom enn man før visste. Dette gjorde en revisjon av klassifikasjonen av hele gruppen ønskelig og til en viss grad også mulig. Men en stor vanskelighet var det at en så fundamentalt viktig art som *Psilophyton princeps* fremdeles var svært dårlig kjent. Dawson's rekonstruksjoner var det ingen som helt ut trodde på; men det var ikke noen ny å sette i stedet, fordi arten, og dermed hele slekten, først måtte revideres på grunnlag av nytt materiale. At slikt faktisk var tilgjengelig på typelokaliteten, fikk deltakerne i den paleobotaniske ekskursjonen til Gaspé etter den IX. Internasjonale Botanikerkongress i Montreal 1959 god anledning til å konstatere, takket være ekskursjonsledernes storsinnede og effektive forarbeid på stedet.

3) Forholdet mellom «tornløse» og «tornete» slekter var uklart, liksom i det hele tatt klassifikasjonen av alt det som ble kalt psilosyfer. Det begynte å se ut til at *Rhynia* og andre, som etter hvert var kommet til å bli betraktet som de mest typiske psilosyfer, kanskje ikke skulle få lov til å fortsette å ha dette navnet i det hele tatt. Men en så radikal omordning og omdøpning som dette ville føre med seg, var det ingen som følte seg berettiget til så lenge ikke et større nytt materiale (som til dels forelå) var blitt beskrevet.

4) Aldersforholdet mellom den morfologisk primitive *Rhynia*, som var blitt regnet som mellomdevon, og den langt mer kompliserte og høyrestående *Baragwanathia*, som ble hevdet å høre hjemme i silur, var også et tankekors for mange. (Etter min mening er det et skinnproblem, dette at en primitivt bygd plante, som antas å representerer eller stå nær ved et startpunkt i en utvikling, blir funnet i yngre

lag enn høyere organiserte planteformer innenfor samme slektskapsgruppe: Det er da intet i veien for at en virkelig primitiv plante, som hører hjemme nederst i en utviklingsrekke, er persistent og fortsetter å leve lenge etter at mer avleddete former har utviklet seg. Har vi ikke eksempler nok på dette i jordens plantedekke idag? Hvis vi ikke kunne svare ja på dette spørsmålet, måtte vi revidere hele vår fylogenetiske tenkning.)

5) Endelig hadde vi det problemet som for mange stod som det viktigste av alle: Hvordan var generasjonsvekselen hos psilosyftene? Hvordan så deres gametofyter og deres archegonier ut? Det var vanskelig å tro på et så stort held som det som måtte til for at man skulle få svar på det problemet.

### 3. Renessanse i 1960-årene

I løpet av 1960-årene har studiet av under- og mellomdevontidens flora fått en renessanse, og det er oppnådd resultater som har kastet lys over flere av disse problemene — og har skapt nye. De har i vesentlig grad endret bildet av psilosyftene og nærliggende grupper. Den mest aktive i dette arbeid har vært Harlan P. Banks ved Cornell University, N. Y., sammen med elever, særlig F. M. Hueber, men overmåte viktig arbeid har også vært utført av andre amerikanere, dessuten i Europa og SSSR. Særlig kan man nevne Suzanne Leclercq og F. Stockmans (Belgia). Flere vil bli nevnt nedenfor.

Et meget sammentrengt bilde av psilosyftene og grupper som inntil ganske nylig ble regnet til dem, vil bli forsøkt gitt på de følgende sider.

Banks (1968b) har foreslått en helt ny klassifikasjon av karplantene, Tracheophyta, med følgende hovedgrupper (av rang som *subdivisio*):

1. Rhyniophytina
2. Zosterophyllophytina
3. Psilophytina
4. Lycophytina
5. Sphenophytina
6. Trimerophytina
7. Pterophytina

Nummer 3 har ikke fått navn etter *Psilophyton*, men etter den nålevende *Psilotum*. Det gamle begrep psilosyfter kommer altså overhodet ikke til syne med noe navn i dette system. I virkeligheten burde vi forsøke venne oss til å si rhyniophyter heller enn psilosyfter når det gjelder de primitiveste og eldste karkryptogamene.

Det er ikke sikkert at denne klassifikasjonen er kommet for å bli, hva alle detaljer angår. Det er, for eksempel, vanskelig å se at skillet mellom de to første gruppene er skarpere og dypere enn mellom bregnene, cycadofyter, bartrær, dekkfrøete og andre som tilsammen utgjør Pterophytina. Men det vesentlige er at skillet mellom nummer 1, 2 og 6 er blitt presisert og er kommet klart til uttrykk. Banks' klassifikasjon betegner derfor et avgjørende fremskritt.

### *Rhyniophytina*

Silur til mellomdevon. — *Rhynia*, *Horneophyton*, *Cooksonia*, *Hicklingia*, *Dutoitia*, *Taeniocrada*. — Uvisse: *Hedeia*, *Yarravia*, *Eogaspesia*, *Sporogonites*.

Denne gruppen er karakterisert ved at stenglene er glatte (NB *Dutoitia*?), gaffeldelte eller stundom med tilsynelatende sidestilte grener (de er da pseudomonopodiale), og med sentral ledningsstreg (endark protostele i de tilfelle hvor man har kunnet bringe anatomien på det rene). Sporangiene er endestilte, ovale med avrundete eller mer tilspissete ender, og fylt av (bare én slags) sporer i tetrader; sporangiene åpnet seg ved lengdesprekk, men uten noen spesiell åpningsmekanisme, så vidt man vet.

Typeslekten er *Rhynia*, som bare er kjent fra Rhynie-flinten i Skottland. Om alderen, se s. 91. Kidston og Lang beskrev to arter, *R. major*, som kunne bli henimot 60 cm høy, og den mindre *R. gwynne-vaughanii*. Alle botanikere kjenner Kidston og Lang's rekonstruksjonstegninger av disse plantene. Med unntak av visse viktige enkeltheter, som blir nærmere omtalt nedenfor, kan rekonstruksjonene ansees som korrekte, og det samme gjelder tydningen av de ganske forbausende fine anatomiske detaljer som er blitt beskrevet.

Da Kidston og Lang ble kjent med disse plantene og skulle finne en plass til dem i systemet, var de tilsynelatende ikke meget i tvil om at de måtte regnes til psilosyftene (slik som tidligere forfattere hadde gjort med andre gaffeldelte devonplanter, enten de bar torner eller ikke). Det er i grunnen underlig at de godt tok dette, i betraktning av den betydelige forskjellen mellom *Rhynia* og *Psilophyton*. Siden da har *Rhynia* ofte vært betraktet som den mest typiske av alle psilosyftyter.

Etter hvert var det nok fler og fler som følte behovet for en ny klassifikasjon, men som kviet seg for å gjennomføre en radikal endring (slik som Banks nå har gjort, på en enkel måte) før nøkkel-slekten *Psilophyton* var blitt klarlagt i morfologiske hovedtrekk og dermed også kunne få anvist sin plass i systemet.

Et av de viktigste spørsmålene i forbindelse med *Rhynia*, og

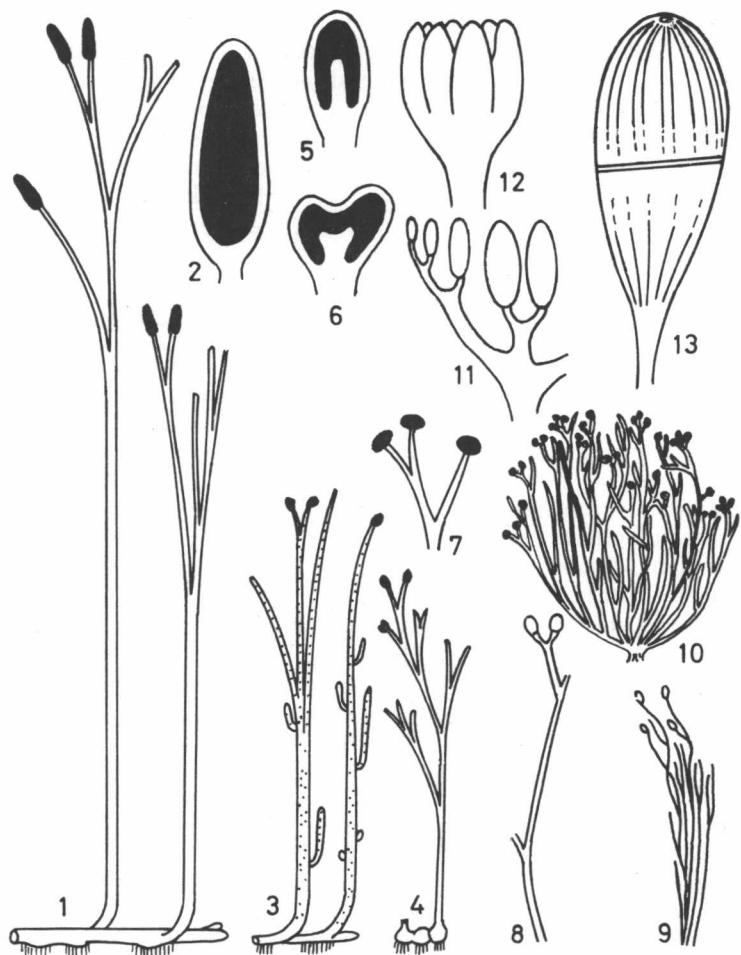


Fig. 1. Rhyniacéer. Angivelsene av størrelse er omtrentlige. 1. *Rhynia major* (1/4). — 2. Samme. Sporangium. — 3. *Rhynia gwynne-vaughanii* (1/4). — 4. *Horneophytom lignieri* (1/4). — 5. Samme. Sporangium. — 6. Samme. Sporangium i en stengelspiss som har begynt å dele seg. — 7. *Cooksonia pertonii*. Sporangier. — 8. *Cooksonia* sp. (1/1). — 9. *Eogaspesia gracilis* (1/2). — 10. *Hicklingia erecta* (1/4). — 11. *Hedeia corymbosa* (2/1). — 12. *Yarravia* sp. (2/1). — 13. *Sporogonites exuberans* (4/1). — Mest etter Sporne.

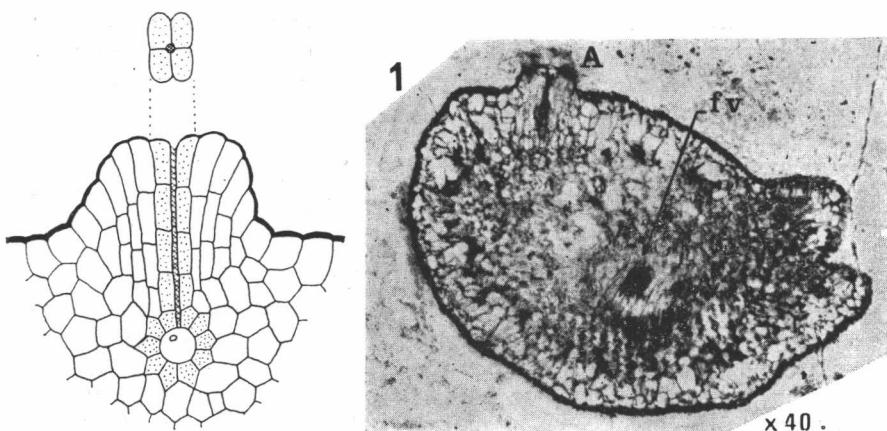


Fig. 2. *Rhynia gwynne-vaughanii*. Archegonier. Etter Lemoigne.

«psilosyntene» i det hele, gjelder deres gametofyter. Allerede tidlig dukket det spørsmålet opp, som rimelig kan være.

Materialet er jo så perfekt bevart. Det later til å omfatte alt som grodde på stedet. Hvorfor da ingen gametofyter?

Som en mulig forklaring er blitt antydet at de kanskje var svært små og kortlevende. Det ville gi en plausibel forklaring. Hvor ofte er det vi idag finner bregneforkim ute i naturen, selv i en ren bestand av bregnar? Og hvor mange av oss har funnet forkim av sneller, selv på et sted hvor en snelle-art vokser alene eller i allfall som en helt dominerende art over et ganske stort areal? Hvis en slik vegetasjon var blitt fossilisert i en kiselsyre-gel, hvilken chanse hadde vi vel da til å finne bevarte forkim i den?

Jo, ideen er god. Likevel er det en innvending, riktignok av teoretisk art: Det er et gjennomgående trekk at jo primitivere en karplantegruppe er, jo større er gametofyten, eller med andre ord: Jo mindre forskjell er det mellom de to generasjonene, i allfall i størrelse.

Letingen etter gametofytene har resultert i flere andre hypoteser enn den at gametofyten var liten og kortlevende.

H. Merker (1958, flg.) mente at de såkalte rhizomene hos *Rhynia* og dermed også *Horneophytton* i virkeligheten er gametofyter. De strukturene som Merker tydet som archegonier, er ikke overbevisende. En annen sak er at man må være enig med Merker i at det kanskje ikke er korrekt å kalle disse organene rhizomer, hva de nå ellers er for noe, og at det er flere merkelige og uforklarte forhold. Som et av disse kan nevnes at de to delene som har vært kalt

overjordsstengel og rhizom, ikke later til å være forbundet på noen helt vanlig måte. Dette eiendommelige forholdet, som kanskje er særlig påfallende hos *Horneophyton*, har man ikke funnet noen forklaring på, — hvis da ikke Merker har rett i at «rhizomet» er gametofyt.

D. D. Pant (1962) fremsatte den hypotesen at *R. gwynne-vaughanii* representerer gametofytgenerasjonen til *R. major*. Han bygde på gode iakttagelser og sund argumentering, men helt overbevisende var likevel ikke hypotesen.

Y. Lemoigne kunne i 1968, etter studium av mange hundre preparater av Rhynie-materiale, som han hadde samlet på ekskursjonen etter botanikerkongressen i Edinburgh 1964, publisere fotografier av archegonier som etter min mening er hevet over tvil: De er nedsenket i cellevevet så at munningen bare kommer frem på en uthvelvet papille. Kanalen, som er omkring 300  $\mu$  lang, er omgitt av fire rekker halskanalceller, 5–6 celler over hverandre. De omgivende celler er langstrakte i samme retning, parallelt med kanalen, så at det kunne se ut som om det var flere lag av halskanalceller; en slik tydning ville være feilaktig. Papillen med munningen er som regel omgitt av en amorf, mørk masse. I de tilfelle hvor det er funnet mer enn ett archegonium i et snitt, sitter de på en og samme side av stengelen. Det er ikke funnet noen rester etter antheridier.

Ledningsstrenge i midten av den archegoniebærende aksen er tynn og sammensatt av trakeider som alle er av samme diameter. Dette er karakteristisk for *R. gwynne-vaughanii*, til forskjell fra *R. major*, og Lemoigne er ikke i tvil om at disse snittene representerer *R. g.-v.* Han skriver: «*R. gwynne-vaughanii* blir alltid tegnet med opprette stengler som går ut fra et rhizom. I virkeligheten har man aldri påvist sammenheng mellom disse to organer, så det er tvilsomt om planten hadde denne form. Jeg tror at den bestod av liggende akser, som bare var grenet i horizontalplanet, for det viser seg at de bærer rhizoider på en side og fremspring, hvert svarende til et archegonium, på den andre» (oversatt her).

Lemoigne er svært forsiktig med å betrakte sine funn som en full bekreftelse på Pant's ovennevnte hypotese, men han fremhever at han aldri har funnet archegonier på noen av de tallrike stenglene av *R. major* som han har undersøkt, og at han på den annen side svært ofte har funnet akser av *R. gwynne-vaughanii* med de fremspringsgene som utgjør en karakteristisk del av archegonie-apparatet.

Det fortjener også å understrekkes at allerede Kidston og Lang uttrykkelig nevnte at av de sporangiebærende eksemplarene av *Rhynia* som er funnet, er det få som kunne regnes til *R. gwynne-vaughanii*. Hvis Pant og Lemoigne har rett, må enten disse eksem-

piarene høre til en annen art (*R. major*??), eller gametofyt og sporofyt hos *R. gwynne-vaughanii* er så like at stengeltverrsnitt av dem ikke kan skilles fra hverandre.

I det hele tatt, der er fremdeles uløste spørsmål, for eksempel antheridienes form og plassering, den utvilsomt eksisterende gametofyts morfologi, forholdet mellom «rhizom» og stengel hos *Rhynia* og *Horneophyton*, forholdet mellom de to arter av *Rhynia*. Likevel har Lemoigne's funn og tydninger brakt kunnskapen om de eldste landplantene meget viktige skritt fremover: Vi vet nå at archegoniene hos *Rhynia*, og dermed formodentlig også hos de andre karsporeplantene det her er tale om, er nedsenket slik som hos de nålevende karsporeplantene og i sterkt motsetning til mosene, som noen har trodd at rhyniacéene var nært beslektet med. Videre vet vi nå at gametofyten i allfall i størrelse ikke er svært forskjellig fra sporofyten, og at den er utstyrt med ledningssteng med trakeider.

I denne forbindelse er det av interesse å minne om en parallell hos den nålevende *Psilotum*. Både hos denne og hos den nærliggende *Tmesipteris* har gametofytene stor likhet med rhizomene hos sporofytene. Riktignok har gametofytene vanligvis ikke noen ledningssteng, men i 1939 beskrev Holloway gametofyter (som riktignok var diploide) av *P. nudum* fra øya Rangitoto ved Auckland, og de var utstyrt med velutviklet karsteng. De skilte seg fra sporofyt-rhizomet bare ved å ha archegonier og antheridier.

Også hos andre nålevende primitive karsporeplanter er gametofyen relativt stor, men dette er det eneste eksempel man kjenner på at den er utstyrt med ledningssteng.

Andre medlemmer av Rhyniophytina (Rhyniales) er:

*Horneophyton*, bare kjent med en art fra Rhynie-flinten. Fordi den har kolumella i sporangiene, førte Kidston og Lang den til en egen familie, men det er tvilsomt om dette bør opprettholdes. Også rhizomene er eiendommelige, fordi de tilsvarende er leddete, og den måten som luftstenglene starter på inne i rhizomene, er merkelig. Men lite nytt er kommet frem om denne arten siden den først ble beskrevet.

*Cooksonia*, med seks arter, er små planter og kanskje enda mer primitive enn *Rhynia*. De har gaffeldelte glatte stengler med kuleformete sporangier i toppen. Banks regner formen av sporangiene som så viktig at han fører slekten til en egen familie, men det synes tvilsomt om dette kan forsvareres. *Cooksonia* er funnet i eldre lag enn noen annen karplante, nemlig i böhmisk silur, i lag som har vært angitt som midtre ludlow (men kanskje heller er undre downtownian i følge Jaeger 1962), og er ellers funnet utsatt i downtownian og underdevon i Europa og den asiatiske del av SSSR.

Som rhyniacéer, så vidt en kan dømme ut fra de foreliggende fakta, kan også nevnes *Hicklingia* (mellomdevon, Skotland) og *Dutoitia* (underdevon, S. Afr.). — *Taeniocrada* (meget utbredt i devon, men noe uklart avgrenset) later til å ha delvis flate, båndformete stengler og sporangiene enten endestilte i klaser eller sidestilte på korte stilker. — Navnet *Hostinella* blir oftest brukt om en formslekt av glatte gaffeldelte stengler av psilofyter i videste mening, og *Protopteridium* m. m. (sml. s. 88).

I tillegg til disse må nevnes to små grupper, man kan kalte dem familier, av uviss systematisk stilling innenfor de primitiveste karplantene. I begge tilfelle er praktisk talt bare sporangiene eller sporangiestandene kjent:

1) Hedeiaceae, med to slekter: *Hedeia* har en slags endestilt halvskjerm av gjentatt delte, som regel gaffeldelte, grener, som ender i opprette sporangier, de største i midten så at toppen av alle sporangiene når opp i omtrent samme høyde. Sporangiene kan bli ganske store, 5—9 mm lange. Hos *Yarravia* er det (oftest) 5—6 endestilte sporangier i en krans, parallelle, tett inn til hverandre og temmelig sikkert sammenvokst med kantene så at de til sammen danner et klokkeformet synangium. Også her er sporangiene store, omtrent 1 cm lange. Da de to slektene, *Hedeia* med en art og *Yarravia* med to, ble beskrevet i 1935 fra Victoria, Australia, av Cookson og Lang, vakte de oppsikt, dels på grunn av sin merkelige form (*Yarravia* minner sterkt om synangier hos noen langt yngre frøbregner), men også på grunn av den antatte alder, fordi de forekom sammen med graptoliter som skulle høre hjemme langt nede i silur. Graptolitene er nå blitt revidert (av Jaeger), og alderen skal være underdevon (géditionen og kanskje litt høyere). — Av *Yarravia* er det nå også blitt publisert en art fra N. Frankrike og en annen fra Altai, begge underdevon.

I det nye system for de primitive karplantene er det ikke enda blitt funnet noen sikker plass for disse to slektene. Banks (1968a: 726) fører dem opp som Rhyniophytina.

2) Sporogonitaceae har typeslekten og -arten *Sporogonites exuberans*, som Halle beskrev 1916 fra Rørøgen. Han tok materialet opp til ny undersøkelse i 1936. Senere er samme art blitt beskrevet fra flere steder i NV. Europa, og andre arter fra Australia, S. Amerika og (mer eller mindre sikkert) fra flere steder. Et eksemplar er funnet på Ørlandet. *Sporogonites* består av en sporebeholder som Halle mente man helst skulle kalte et sporogonium, fordi den basale delen er massiv. Der er ikke kolumella som først antatt. På overflaten sees noen lengdestriper eller sprekker, som går fra toppen ned mot eller til litt nedenfor midten og som formodentlig har med åpningen å

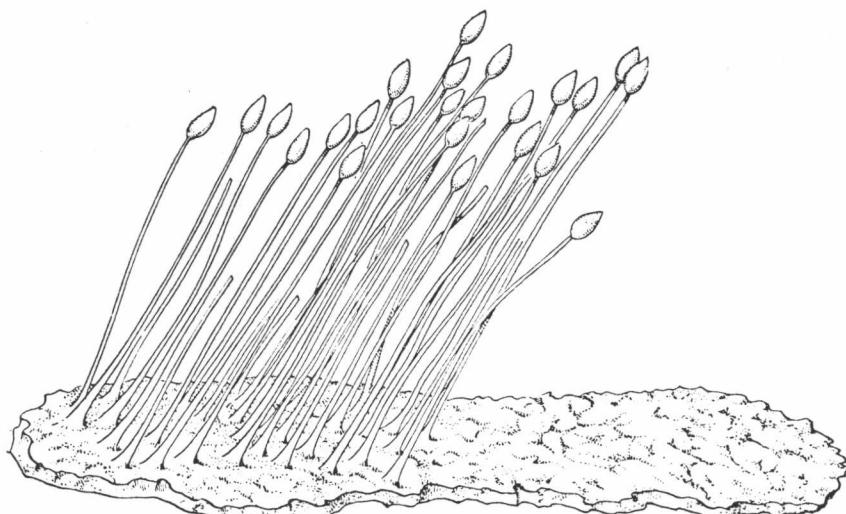


Fig. 3. *Sporogonites exuberans*. Andrew's forsøk på rekonstruksjon.

gjøre, og på tvers av disse, omtrent på midten, er det en fure. Denne eggformete eller noe kølleformete beholderen står på en stilke, som kan bli ca. 10 cm lang, men ut over dette vet man ytterst lite om planten. I museet i Bruxelles fins skuff etter skuff fylt av fine eksemplarer, samlet på et belgisk finnsted av F. Stockmans. Andrews (1960) ble slått av at sammen med de vanlige stilkete sporehusene fantes ofte noen store flate, forkullete og strukturløse legemer som tallrike parallele stilker syntes å gå ut fra. Andrews laget forsøksvis en rekonstruksjonstegning av planten på dette grunnlag, men man kan ikke si at den er blitt godtatt av alle, så interessant som den er.

Under kongressbesøket i 1959 på Gaspé fant en tysker, Daber, et velbevart fossil som han etterpå beskrev som *Eogaspesia gracilis*. Det bestod av et stort antall slanke, 8–9 cm lange stilker, hver med et lite sporehus i toppen. De må ha gått ut fra et felles legeme av betydelig størrelse, men man vet lite om dette. Basallegemet hadde trappetrakeider.

Tross alle funn er kjennskapet til disse fossilene svært ufullstendig. I den store «Traité de paléobotanique», hvorav to bind nå er utkommet, er *Sporogonites* blitt beskrevet av en forfatter under fossile bryofyter og av en annen forfatter under psilofytene. Banks (1968b) fører *Eogaspesia* opp som en rhyniacé, men sier intet om *Sporogonites*. Vi vet alt for lite om disse plantene, men en skulle tro at de var i slekt med hverandre.

*Zosterophyllophytina*

Oversilur til mellomdevon. — *Zosterophyllum*, *Bucheria*, *Gosslingia*, «*Psilophyton princeps*» var. *ornatum*, *Serrulacaulis*, *Crenaticaulis*.

Banks laget denne «subdivisio» for en rekke slekter som tidligere ble regnet med til psilofytene, men som han mener bør skilles ut. De er karakterisert ved at sporangiene er sidestilte, nyreformete, eller muligens nærmere kuleformete hos noen, og åpner seg langs øvre kant ved en sprekk som er omgitt av et spesielt vev. Stenglene er gaffeldelte, men kan også ha tilsynelatende sidestilte grener (hos

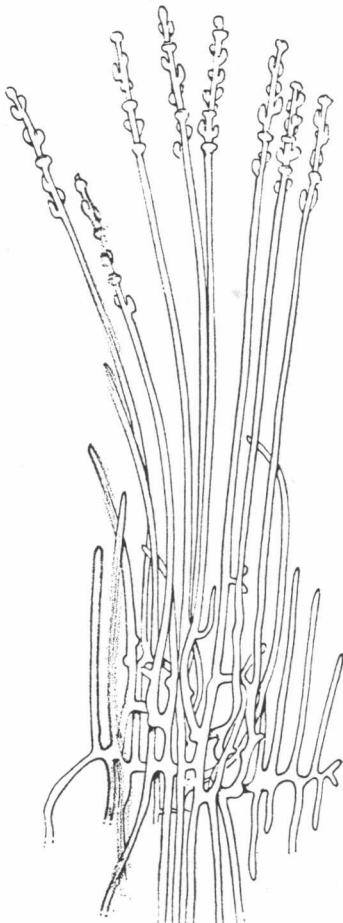


Fig. 4. *Zosterophyllum myretonianum*.  
Rekonstruksjon. Etter Walton.

*Zosterophyllum* ofte med «H-grening», se fig. 4, som riktig nok antakelig bare er en følge av måten et grensystem er blitt presset ned på), glatte, sjeldnere tornete. Ledningsstrenget i stengelen er forholdsvis massiv, eksark, mot endark i foregående gruppe, i tverrsnitt oftest elliptisk (kan være cylindrisk, D. Edwards 1969).

Etter Banks er det to familier:

1) Familien Zosterophyllaceae har glatte stengler og sporangiene sitter i aks. To slekter, *Zosterophyllum* og *Bucheria*.

2) Familien Gosslingiaceae har sporangiene spredt langs sidene av stenglene, som kan være glatte eller tornete på forskjellig vis. *Gosslingia* (underdevon, Storbritannia) er forholdsvis enkel, men andre slekter, som Banks regner til samme familie, er betydelig mer merkverdige: Til dels er de svært meget kraftigere enn *Gosslingia*, og noen av dem er utstyrt med torner, slik som vi er vant til å regne som karakteristisk for *Psilophyton* (se nedenfor). For noen av dem er det bare publisert foreløpige beskrivelser og ikke gyldige navn. En av dem er *Psilophyton princeps* var. *ornatum* (fig. 8 og 11). Som nærmere omtalt nedenfor må den ha et nytt slektsnavn. En annen er en underlig plante fra overdevon (New York) som (etter Banks) antakelig hører hit. Hueber har kalt den *Serrulacaulis*, men han har bare gitt en foreløpig beskrivelse av den. Navnet er derfor ikke gyldig enda, men Stockmans (1968), som har funnet samme plante i belgisk mellomdevon, bruker navnet likevel. Langs etter stengelen har planten to motsatte rekker av sagtann-liknende fremspring (i laboratoriejargon ved Cornell gikk den derfor under navn av *Sawtoothites*). Hvis disse robuste plantene virkelig hører med til Zosterophyllophytina, må de sannsynligvis i det minste føres til egne familier, men dette kan en vanskelig uttale seg sikkert om før fullstendig beskrivelse av materialet foreligger. — Nylig har Banks og Davis (1969) beskrevet enda en slekt, *Crenaticaulis* (underdevon, Gaspé), med en eller to rader av tenner langs stenglene og noe uregelmessig sidestilte sporangier som åpner seg i to ulike store deler.

Zosterophyllophytina er av en spesiell interesse fordi gruppen peker over mot Lycophytina, kråcefotgruppen (mer nedenfor). Fremtiden får vise om forskjellene i sporangieform og anatomi mellom Zosterophyllophytina og Rhyniophytina virkelig er tilstrekkelig til at de skal holdes atskilt.

### *Psilophytina*

Bare nåtiden. — *Psilotum*, *Tmesipteris*.

Denne gruppen omfatter bare de to nålevende slektene *Psilotum* og *Tmesipteris* og er ikke kjent i fossil tilstand i det hele tatt. Tross tidsavstanden har mange botanikere oppfattet dem som nære slektinger av psilosyftene. Denne idéen må nå helt oppgis. De står nærmere bregnene (se Bierhorst 1968).

### *Lycophytina*

Underdevon til nåtiden. — *Lycopodium*, *Selaginella*, *Lepidodendron*, *Sigillaria* o. fl. *Drepanophycus*, *Baragwanathia*, *Astroxyylon*.

I motsetning til Psilosyftina er Lycophytina ikke bare ganske rikelig representert i nåtiden (særlig *Lycopodium* og *Selaginella*), men har spilt en dominerende rolle i den geologiske fortid, især i paleozoikum. Gruppen hadde sin første begynnelse i underdevon. Der finner vi slektene *Drepanophycus* og *Baragwanathia* (om alderen av sistnevnte, se nedenfor).

Her er det nødvendig å gå litt nærmere inn på *Astroxyylon*, en av de slektene som er kommet i en helt ny stilling i de siste år.

*Astroxyylon mackiei* var blant de plantene som Kidston og Lang beskrev fra Rhynie-flinten. Den er langt mer komplisert bygd enn rhyniacéene. Stenglene har tornliknende blad omtrent som en kråkefot. Det er forsvarlig å kalle dem blad, særlig fordi ledningsstrenge i midten av stengelen (den har et lappet-stjerneformet tverrsnitt, derav navnet) sender en tynn streng ut til basis av hvert blad. Kidston og Lang fant at i de delene av flinten som inneholdt *Astroxyylon*-stengler, var det ofte også noen bladløse grensystemer med endestilte sporangier i en åpen klase; med uttrykkelig reservasjon antydet de at disse sporangiebærende skuddene kanskje hørte til *Astroxyylon*, noe som også ble vist på rekonstruksjonstegningen. A. G. Lyon (1964) har imidlertid oppdaget at dette er feil. Sammen med *Astroxyylon* har han funnet en helt annen type sporangiebærende stengel, med samme anatomiske bygning som *A.*, samme slags blad, og eiendommelige store, ganske kortstilkete, sidestilte sporangier av en form og åpningsmåte som minner om den hos *Zosterophyllum*. De tømte øyensynlig ut sine sporer meget tidlig; noen få sporer, med diameter ca. 50  $\mu$ , ble funnet. Blad og sporangier satt blandet sammen, visstnok uregelmessig. Det kan ikke være tvil om at disse skuddene hører til *A.* Denne slekten kan derfor rimeligvis best regnes som en primitiv slektning av *Lycopodium*. Dette har konsekvenser med hensyn på oppfatningen av lycosyft-bladets opprinnelse:

Telomteorien forutsetter som kjent at blad er oppstått av gren-

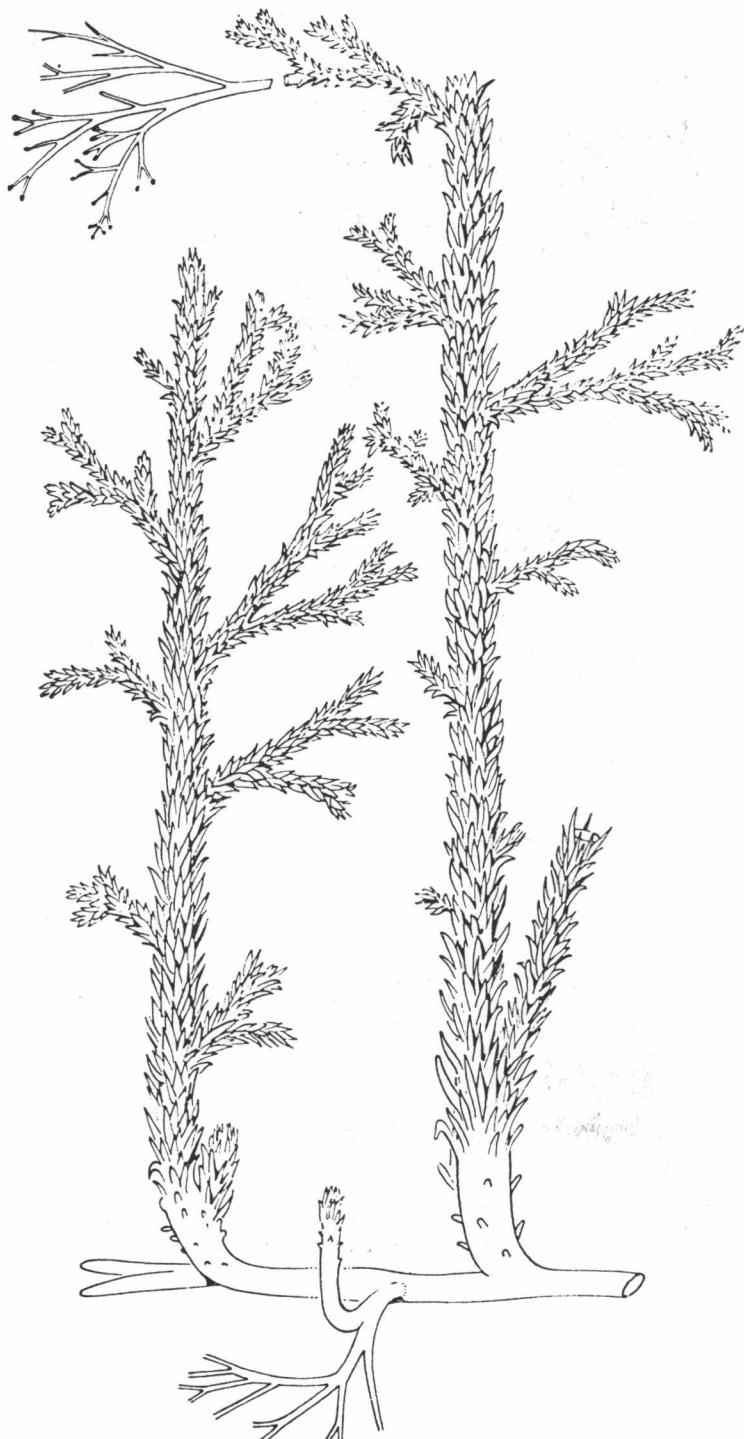


Fig. 5. *Asteroxylon mackiei*. Rekonstruksjon. Etter Kidston & Lang. Det sporangiebærende skuddet hører til en annen plante, *Nothia aphylla*.

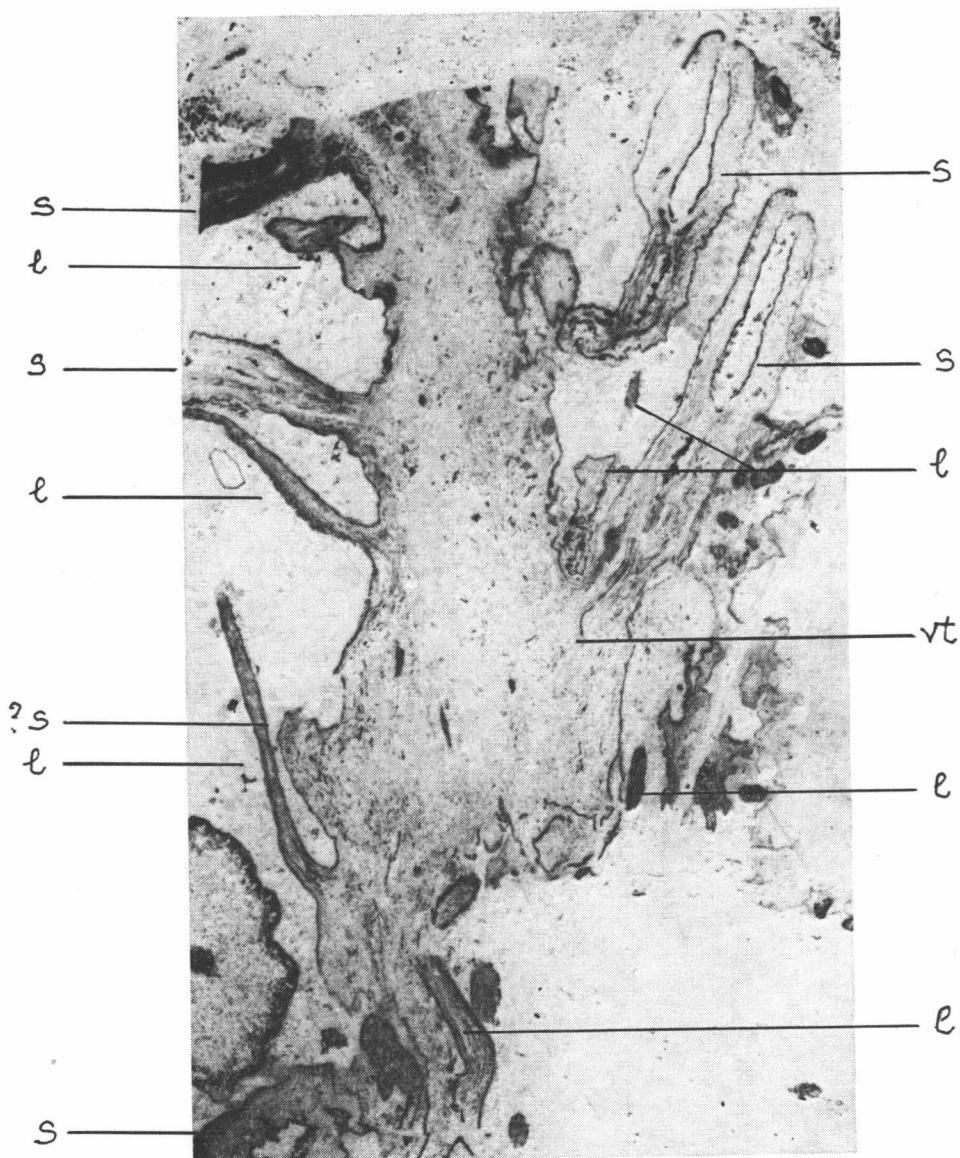


Fig. 6. *Asteroxylon mackiei*. Foto av snitt med sporangier. Det halve stengel-tversnitt nederst til venstre hører til *Nothia*. Foto Lyon.  
l = blad, vt = bladsporstreng, s = sporangium.

systemer som har ordnet seg i ett plan (planasjon) og fått mellomrommene utfylt med cellevev, som «bladkjøtt» (webbing). Det er ingen tvil om at dette holder stikk i de fleste tilfelle, men det har vært megen diskusjon om det gjelder for kråkefot-bladet, som mange har ment kunne lettere forklares som en videre utvikling fra hår- eller tornliknende utvekster maken til dem hos en del psilosyfer og hos *Asteroxylon*. Påvisningen av at sporangiene hos denne slekten sitter blandet med blad, gjør det lett å slippe fantasien løs og forstille seg at en uordnet blanding gikk over til en orden, med ett sporangium i hvert bladhjørne (en plass som kanskje hadde sine forsyningsmessige fordeler), og at sporangiene derfra gikk videre over til å bli festet til oversiden av bladet, slik som hos *Drepanophycus* og kråkefot. Hvis dette er riktig, vil det både (1) kaste noe lys over Lycophytina's opprinnelse og (2) støtte idéen om at lycofytblad er oppstått fra hår, ikke telomer (for at *Asteroxylon*-bladet skulle være et omdannet telom kan ansees som utelukket).

De glatte sporangiebærende små skuddssystemene som Kidston og Lang antok kanskje kunne høre til *Asteroxylon*, må representerer en annen plante som inntil videre ellers er ukjent. Lyon ga den navnet *Nothia aphylla*. Formodentlig hører den til Trimerophytina.

I forbigående kan nevnes at den planten som Kräusel og Weyland (1926) beskrev fra tysk mellomdevon under navn av *Asteroxylon elberfeldense*, ikke kan høre til slekten *Asteroxylon*. Den bør føres til *Thursophyton*, som Nathorst oppstilte i 1915, og som fins både på Vestlandet hos oss, i Skottland og på Kontinentet (sml. Fairon 1967).

#### *Sphenophytina*

Devon til nåtiden. — *Equisetum* og tallrike utdødde.

Inntil nokså nylig så det ut som om utviklingen av denne store plantegruppen fra psilosyfliknende forfedre var trygt og sikkert formidlet gjennom mellom- og overdevonske former, særlig *Hyenia*. Bladene er som konstruert for å tjene til illustrasjon av telomteorien, og i den ytre morfologi ellers var det lett å finne reminisenser fra slike forfedre. Men det viste seg at den indre anatomi er ganske komplisert og desidert peker over i retning av primitive bregner (se også s. 94).

#### *Trimerophytina*

Devon. — *Trimerophyton*, *Psilophyton*, *Dawsonites*, *Hostinella* (delvis). *Nothia*?

Til de mange dårlig beskrevne og utilstrekkelig kjente arter som slekten *Psilophyton* ble bebyrdet med i forrige århundre, hørte *P. robustius* Dawson fra Kanada, øverst i underdevon (ems). Hopping

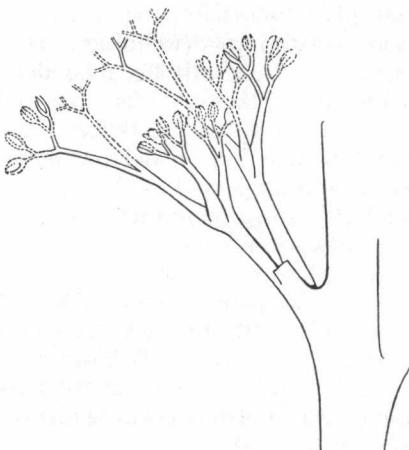


Fig. 7. *Trimerophyton robustius*. Rekonstruksjon. Etter Hopping.

ga 1956 en grundig ny beskrivelse av den og oppstilte en ny slekt for den med navnet *Trimerophyton*. Den hadde ganske kraftige, nakne stengler med sidegrener, som igjen delte seg på en noe innviklet måte (grenene tredelte noen ganger innerst, derpå todelte) og bar tette grupper av endestilte sporangier på gjentatt gaffeldelte grener. Banks har gjort denne til typeslekten for Trimerophytina (som han kanskje kommer til å endre navnet på).

Dette har fått atskillig å si for den skjebne som er blitt den ærverdige *Psilophyton princeps* til del.

Som nevnt beskrev Dawson arten i 1859 og publiserte flere rekonstruksjoner av den, siste gang i 1870. De viste en liten plante med gaffeldelte glatte stengler med endestilte sporangier. Han avbildet også eksemplarer av slike sporangiebærende skudd; dem fremstilte han på tegningene uten torner, noe som nå merkelig nok har vist seg å være feilaktig. I 1871 oppstilte han også en varietet, var. *ornatum* (sml. fig. 8), med kraftigere stengler og tallrike lange hår eller torner. D. White (1905) mente at navnet *P. princeps* burde fortrinsvis bli brukt om denne varieteten, som lot til å være vel karakterisert. Til tross for at det ikke var helt etter nomenklaturreglene, ble denne kursen fulgt av Halle og senere forfattere.

Hueber og Banks (1967) undersøkte alt tilgjengelig originalmateriale i Dawson's samlinger og nytt materiale fra hans samleplasser, og kom til at han hadde kombinert tre arter under navnet *P. princeps* (foruten at det såkalte rhizom på hans rekonstruksjonstegninger, sml. fig. 8, hørte til en fjerde, antakelig en *Taenioocrada*).

De kunne da sortere ut følgende tre arter:

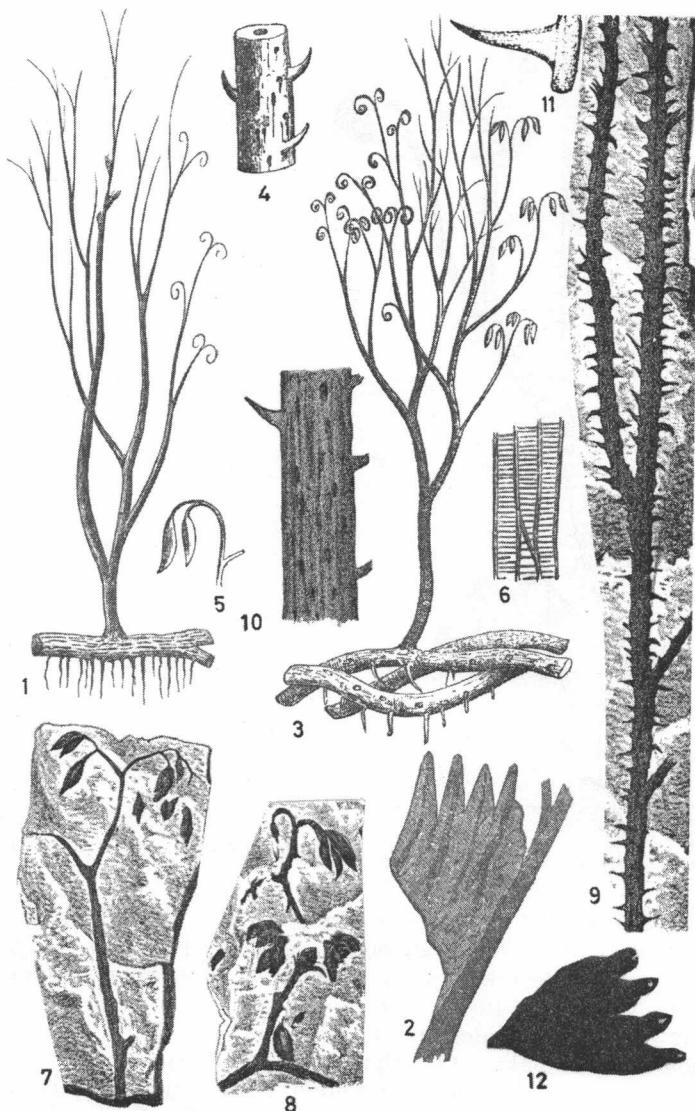


Fig. 8. *Psilophyton princeps*. — 1. Dawson's rekonstruksjon 1859. — 2. Detalj av samme, sml. fig. 12. — 3. Dawson's rekonstruksjon 1870. — 4, 5, 6. Detaljer av samme. — 7–11. Etter Dawson 1871: 7, 8. Sporangiebærende skudd av *P. princeps* (neotype) og en annen, nærliggende art. — 9. «Var. *ornatum*». (sml. fig. 11). — 10, 11. Detaljer av samme. — 12. Åtte sporangier av *P. princeps*, utpreparert og fotografert av Hueber.

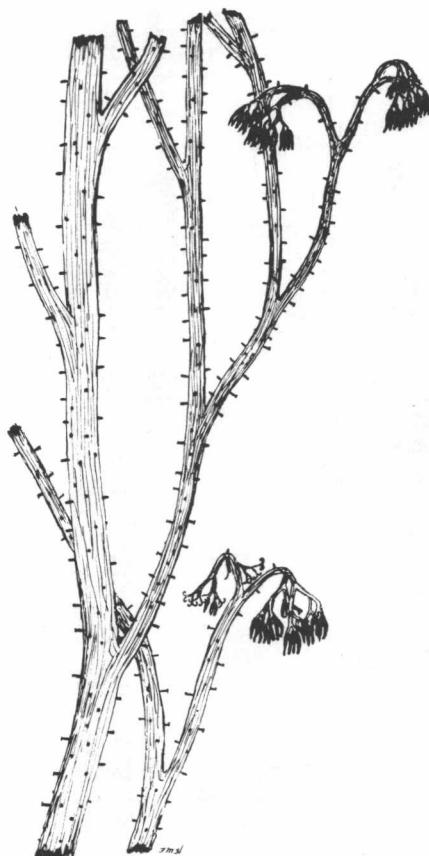


Fig. 9. *Psilopyton princeps*. Rekonstruksjon ca. 3/4. Etter Hueber.

1) *P. princeps*. Som typeeksemplar for denne arten valgte Hueber og Banks et som Dawson avbildet i 1871 (vår fig. 8 : 7). Stenglene er gaffeldelte eller har tilsynelatende sidegrener (pseudomonopodiale), og de har torner, men disse later til å være små og sparsomme (ikke tegnet i det hele tatt på Dawson's figur), og de ytterste stengeldelene er nakne. Overflaten har ofte korte lengderibber, som skyldes eiendommeligheter i et kollenkymlag ytterst i barken. Sporangiene er ca. 8 mm lange, langstrakt-elliptiske, hengende, parvise, endestilte på gjentatt gaffeldelte grener i klasør. De åpner seg ved en lengdesprekk på den siden som vender mot nabosporangiet.

Denne beskrivelsen viser at Halle hadde rett da han i 1916 oppstilte arten *Dawsonites arcuatus* for sporangiebærende grensystemer

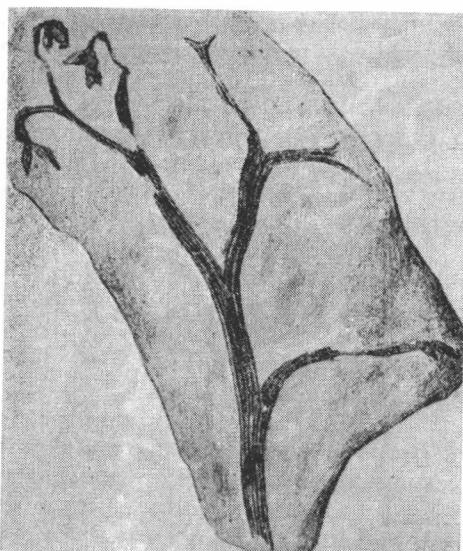


Fig. 10. *Dawsonites arcuatus* fra Rørangen. Halle's originaltegning.

fra Rørangen og skrev at de svarte til de sporangiebærende delene av *P. princeps*. Sleksnavnet *Dawsonites* bør fortsatt bevares som navn på en formslekt for slike sporangiesterdner når man finner dem uten sammenheng med resten av den planten de har hørt til.

Hos *Dawsonites* er stengelanatomi til en viss grad kjent. Stelen er langt mer massiv enn hos *Rhynia* (Hueber 1964, Banks 1964).

2) I Dawson's samlinger fantes materiale som likner dette, og som han har beskrevet under samme navn (vår fig. 8 : 8), men som har helt tornløse stengler. Hueber og Banks mener at de representerer en annen art av samme slekt. I så fall må den få et nytt artsnavn.

Disse to artene er betydelig enklere i skuddbygningen enn *Trimerophytion*, men Banks og Hueber mener at de stemmer overens i så vesentlige trekk, særlig i de klaseformete sporangiesterdene, at *Psilophytion* må regnes til Trimerophytina.

Til slekten *Psilophytion*, i den nye og avklarede skikkelse, kan man også regne flere andre arter, bl. a. *P. goldschmidtii*, opprinnelig beskrevet av Halle fra Rørangen (hvor Banks mener at også virkelig *P. princeps* forekommer). Videre en som Obrhel har beskrevet fra Böhmen, *P. kräuselii*. Likeledes *P. forbesii* Andrews fra øvre underdevon i Maine, en trekvert meter høy art helt uten hår eller torner.

I denne forbindelse bør nevnes *Hostinella* (det har vært vanlig å

skrive *Hostimella*, men det opprinnelige navn må gjeninnføres). Det er en formslekt for gaffeldelte eller noe pseudomonopodial stengler uten hår eller torner. De kan være deler av forskjellige slags devonplanter. Banks (1967) har vist at en slik stengeldorf fra Rørangen, som sikkert hørte til *Psilophyton goldschmidtii*, har sylinderisk centrark ledningsstrenge. — Denne *Hostinella* samt *Dawsonites* fra Gaspé er de eneste Trimerophytina hvis stengelanatomni man vet noe om.

3) Dawson's var. *ornatum* skal altså ikke lengre bli betraktet som den egentlige *P. princeps*, ja, ikke som noen *Psilophyton* i det hele tatt. Dette vil nødvendigjøre atskillig opprydding i angivelsene av denne arten fra forskjellige steder rundt om på jorden, og det fører med seg at denne såkalte varieteten må få et nytt slektsnavn med *ornatum* som artsnavn. En avhandling om dette kan vi forhåpentlig snart vente fra amerikansk hold.

Arten er godt karakterisert også uten sporangier ved sine kraftige stengler og lange «torner». De fleste tidligere undersøkelser over anatomiske forhold hos «*P. princeps*» har vært utført på materiale av denne arten. Derfor vet vi at den hadde spalteåpnninger av en enkel type (W. N. Edwards, Lang), og at «tornene» var mangecellete kjernehår med en endestilt pose som åpnet seg i spissen og tømte ut et sekret (Lang 1931, Hueber og Grierson 1961, o. fl.). Også ledningsstrenge i stengelen er kjent (eksark protostele med trappetrakeider, Hueber 1964). Aller viktigst er det at sporangiene sitter langs siden av stengelen og i form minner om dem hos *Zosterophyllum* (Hueber 1964). Siden de ikke er samlet i et avgrenset aks, fører Banks planten til familien Gosslingiaceae. Om den heller bør føres over til en annen, eventuelt ny, familie innenfor samme divisio, vil fremtiden vise. Det er sannsynlig. — Samme art er blitt beskrevet fra Wales av Croft og Lang (1942), og en annen art av samme slekt fra Sibir av Ananiev og Stepanov (1968).

Banks (1968) mener at den gruppen som bregnene hører til, Pterophytina, må antas å ha sitt utspring innenfor Trimerophytina. Dette er meget mulig, ja sannsynlig, uten at man derfor kan følge utviklingen i detalj (slik som Schweitzer, 1968, har forsøkt å gjøre med linjer fra *Trimerophyton* til forskjellige slekter innenfor den eiendommelige gruppen av primitive bregneliknende planter som kalles Coenopteridae).

#### 4. De eldste landplantene og aldersforholdene

Etter hvert som flere og flere landplanter ble kjent fra underdevon, meldte problemet seg om deres forhistorie. Selv om formrikdommen er beskjeden i forhold til for eksempel karbontidens, mente mange at den bare kunne forstås som resultat av en lang

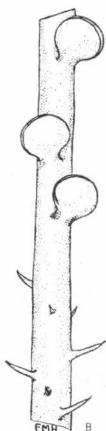


Fig. 11. «*Psilophyton*» *ornatum* (*Psilophyton princeps* var. *ornatum* Dawson) fra Gaspé. Sporangiebærende skudd, rekonstruert, etter Hueber. Sporangiene form er som hos *Zosterophyllophytina*. Planten må få et nytt slektsnavn.

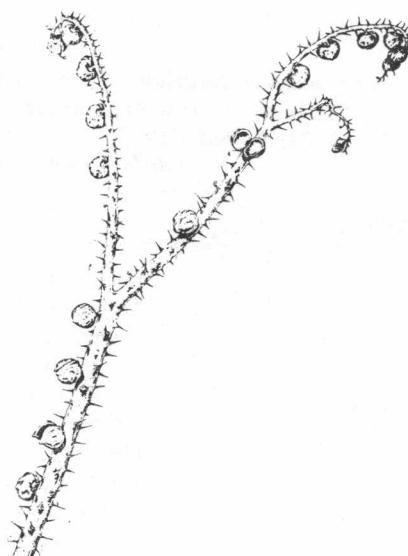


Fig. 12. «*Psilophyton*» *ornatum* fra Sibir, rekonstruert av Ananiev og Stepanov 1968. Er antakelig en ny art, men samme slekt som planten i fig. 11.

utviklingshistorie. Det ville da være å vente at det ville bli funnet rester av predevonske landplanter. Slike har man gang på gang ment å ha funnet.

Om vi foreløpig bare holder oss til makrofossilene, kunne vi sette opp en lang liste over saker som er blitt beskrevet som siluriske eller eldre landplanter. Men enten har det vist seg at alderen var feilbestemt, slik som med de australske «siluriske» plantene (*Baragwanathia* o. a.) som nå er flyttet opp i devon, og de merkeverdige restene som for omrent ti år siden (Greguss 1959, 1961, 1962) ble proklamert som ordovisiske landplanter av en tidligere ukjent gruppe («urkor-mofyter», «*Propsilophyta*»); det ble beskrevet archegonier, antheridier, sporangier og sporer, men i virkeligheten dreide det seg om røtter av nålevende landplanter, formodentlig *Carex*, som var trengt inn i sprekker i steinen. Eller alderen var sikker nok, men det dreide seg ikke om landplanter eller kanskje ikke planter i det hele tatt. Til de mest kjente av disse hører:

*Psilophyton?* *hedei* Halle 1920, fra silur på Gotland. Halle uttrykte seg svært forsiktig da han publiserte funnet og kom senere, som han

Tabell 1. Slekter av karplanter funnet i silur og underdevon.  
Etter Banks 1968.

*Genera found in Silurian — Early Devonian time. Plants from Ananiev, 1959; Cookson, 1935; Croft and Lang, 1942; Heard, 1927, 1939; Hueber, 1964; Kräusel and Weyland, 1948; Lang and Cookson, 1930, 1935; Obrhel, 1962; Stockmans, 1940.*

Stage	Genera
Emsian	<i>Eogaspesiea</i> , <i>Taeniocrada</i> , <i>Cooksonia</i> , <i>Hicklingia</i> <i>Zosterophyllum</i> , <i>Bucheria</i> , « <i>Psilophyton princeps</i> » var. <i>ornatum</i> <i>Drepanophycus</i> , <i>Protolepidodendron</i> , <i>Asteroxylon</i> <i>Archaeosigillaria</i> , <i>Thursophyton</i> <i>Trimerophyton</i> , <i>Psilophyton princeps</i> <i>Hyenia</i> , <i>Broggeria</i> <i>Pseudosporochnus</i> <i>Protopteridium</i> , <i>Tomiphyton</i> <i>Platyphyllum</i> , <i>Enigmophyton</i>
Siegenian	<i>Taeniocrada</i> , <i>Cooksonia</i> , <i>Yarravia</i> , <i>Hedeia</i> <i>Zosterophyllum</i> , <i>Gosslingia</i> , « <i>Psilophyton</i> <i>princeps</i> » var. <i>ornatum</i> <i>Drepanophycus</i> , <i>Protolepidodendron</i> , <i>Baragwanathia</i> <i>Dawsonites</i> , <i>Psilophyton princeps</i> , <i>P. goldschmidtii</i>
Gedinnian	<i>Cooksonia hemisphaerica</i> , <i>C. pertonii</i> , <i>C. downtownensis</i> cf. <i>Zosterophyllum myretonianum</i>
Ludlovian	Upper ? <i>Cooksonia</i> sp.
	Middle ? <i>Taeniocrada</i> sp., <i>Cooksonia</i> cf. <i>hemisphaerica</i> , <i>C. sp.</i> , ? <i>C. sp.</i>

fortalte meg, til at det ikke var noen plante, men kanskje et dyr.

*Aldanophyton antiquissimum* Kristofovic (1953) fra mellomkambrium i Øst-Sibir ble utgitt som en sikker landplante av kråkefotgruppen, men det er nå få eller ingen som tror på den.

*Biophyton* Obrhel (1959) fra ordovicium i Böhmen er snarere en graptolit enn en plante.

*Saxonia microphylla* Roselt fra ludlow i Sachsen, antakelig et dyrefossil.

Dessuten flere fra Sovjetunionen.

Den eldste sikre landplante skal være en *Cooksonia* og muligens en *Taenioocrada*, beskrevet av Obrhel 1959 fra bömisk silur (da regnet som midtre ludlow, men må muligens flyttes opp i underste downtownian i følge Jaeger).

De neste sikre landplantene kommer i underste devon (gedinnien). I tabell 1 gjengis hva Banks har funnet som stratigrafisk pålitelig i litteraturen frem til 1968. Den sterke øking i slekts- og artstall oppover i lagrekken er iøyenfallende. Tabellen går opp til øvre grense av underdevon.

Hva angår alderen av Rhynie-flinten, skrev Kidston og Lang i sin monografi: «Ikke yngre enn midtre Old Red Sandstone», altså ikke yngre enn mellomdevon; siden da har det vært vanlig å omtale alderen uten videre som mellomdevon. Flere autoriteter (bl. a. Walton 1959, Westoll 1963) mener imidlertid at den sannsynligvis er underdevon. Når Banks ikke har tatt plantene derfra med i sin liste, er det vesentlig fordi denne bare omfatter planter hvis alder er sikert fastslått.

I tabellen finner man flere slekter som vanligvis blir regnet som karakteristiske for mellomdevon (bl. a. *Hyenia*, *Pseudosporochnus*, *Brøggeria*). Dette skyldes at de på enkelte steder, som Sibir, kan finnes noe tidligere enn vanlig.

Psilofytene, eller de gruppene som de nå er blitt fordelt på, fortsatte så vidt opp i overdevon (frasnien), og så døde de ut.

### 5. Palynologiens bidrag

I tillegg til den resultatrike renessansen i studiet av makrofossilene i 1960-årene, kommer også, som en ny arbeidsretning, palynologien, studiet av de fossile sporene og eventuelt pollen. Først i 1960-årene gikk den for alvor løs på de problemene som knytter seg til de eldste landplantene.

Siden da har det vært en stor jakt på sporer i de eldste delene av paleozoikum og enda eldre lag, dels av «rene» vitenskapsfolk og dels av oljeselskapenes talløse palynologer. Mye rart er blitt beskrevet som sporer og mikroorganismer like fra prekambrium og oppover, og litteraturen er blitt beriket med mange fine lange navn. Men svært meget av dette er problematisk, enten ikke planterester i det hele tatt, eller i allfall ikke landplanter. De eldste hittil kjente funn av sporer av landplanter er sannsynligvis de som ble beskrevet fra undersilur i Libya (Hofmeister 1959). Disse virker pålitelige, men

ellers kan man avskrive det meste av det som har vært angitt fra lag eldre enn oversilur. Det har vært antydet at avsetningsforholdene i silur og eldre lag kanskje ikke har vært gunstige for bevaringen av sporer, men langt sannsynligere er det at vi ikke finner dem simpelthen fordi det ikke har eksistert høyere landplanter på den tid. Altså en bekrefteelse av det som makrofossilene synes å fortelle.

I underdevon opptrer atskillige slags sporer, gjennomgående lite komplisert bygde former. Høyere opp i devon øker formrikdommen sterkt. De eldste tilfelle av heterospori kommer i mellomdevon.

Viktige bidrag til kunnskapen om sporene i under- og mellomdevon er kommet fra K. C. Allen, J. B. Richardson og W. G. Chaloner (England), J. Vigran (Trondheim) o. fl.

Selvom det er ytterst sjeldent at man kjenner morplanten som en bestemt sporeform (sporomorf) stammer fra, kan sporene, fordi de har karakteristisk utseende og ofte begrenset vertikal utbredelse, være et svært verdifullt hjelpemiddel for datering og korrelering av devonfloraer. Med den mulighet som sporene har for å bli bevart, er de ofte til stede i større antall arter enn makrofossilene.

Det ville ikke være å vente at det alltid skulle være full overensstemmelse mellom to så forskjellige slags fossilmateriale som sporer og makrofossiler. Men sporene har ikke på noe vesentlig punkt forrykket det bildet som makrofossilene har gitt av de eldste landplantene og deres opptreden. Tvertom har de hjulpet til å utdype dette bildet, som nå begynner å komme frem med stadig mer markerte linjer og flere detaljer.

Men stadig også med deler som ligger i mørke, — inntil videre.

#### 6. «Psilofytene» fylogenetiske stilling

Det faktum at «psilofytene» som systematisk enhet er blitt løst opp i flere grupper (som riktig nok kanskje ikke enda har funnet sin endelige avgrensning), tar ikke bort noe av den interesse som knytter seg til dem som de mest primitive karplanter.

Hva de har utviklet seg fra, vet vi like lite om idag som tidligere.

På den annen side, hvis det spørres om de kan ansees som utgangspunktet for utvikling i retning av andre, høyere organiserte karplanter, må svaret bli ja, — om man da i det hele tatt skal våge seg inn på fylogenetiske spekulasjoner.

Blant de gruppene som er nevnt på s. 70, er Rhyniophytina utvilsomt den mest primitive, men likevel med en ganske betydelig formvariasjon. Det har vært, og er i grunnen fremdeles, et problem, dette at de opptrer med et ganske stort antall slekter tidlig i underdevon. Noen har ment at man måtte forutsette at de hadde en lang for-

historie, og at utviklingen måtte ha begynt tidlig, — det er dem som har villet legge begynnelsen helt tilbake i kambrium. Men, som nevnt ovenfor, vi skal ikke så svært langt tilbake i silurtiden før vi leter forgjeves etter rester av slike landplanter. For så vidt en parallel til de dekkfrøete blomsterplantene, som plutselig kommer med full styrke midt i kritt-tiden, mens det er ytterst få spor etter dem i eldre lag. For å forklare dem, har noen ment at de har utviklet seg i fred og ro i høyliggende innlandsstrøk, hvor det var liten chanse for at de skulle bli oppbevart som fossiler. Uansett om den hypotesen er riktig eller ikke for de dekkfrøete blomsterplantenes vedkommende (sannsynligvis ikke), må vi si at for de eldste karplantene gjelder den iallfall ikke.

Da de første karplantene, eller det som skulle bli karplanter, begynte å ta det tørre land i besittelse, gjorde det seg gjeldende et par forhold som en skal ta med i betrakning.

For det ene, man pleier å regne med at en ung plantegruppe er mer plastisk enn en gammel, den har en større evne til å danne nye former både på art- og høyere nivå. Rhyniacéene var unge en gang, de også — antakelig i slutten av silurtiden, og oppblomstringen, differensieringen, uteble ikke.

Videre: Da de selv, eller deres umiddelbare forfedre, tok det tørre land i besittelse, var de for en tid de ubestritte herskere der. De møtte et nytt miljø, totalt forskjellig fra det som deres forfedre hadde levd i, og med mange slags ulike voksesteder. Det stilte store krav til disse nyinnvandrerne, men ga dem også muligheter. Og de svarte på utfordringen med suksess. (Tydeligvis har det også vært andre plantegrupper som forsøkte å utvikle landplanter på den tiden, f. eks. den som *Prototaxites* hørte til, men de døde ut.)

Endelig: Det er mer og mer som tyder på (som det også har vært nevnt ovenfor) at de primitivere karplantene hadde relativt godt utviklet, stor gametofyt, men at den ganske snart begynte å bli undertrykt i generasjonsvekslen: Sporofyten ble den større, den mest varierte og den med lengst individuell livsvarighet. Også dette økte chansen for nykombinasjon av egenskapene og chansen for at nye former skulle oppstå.

Det er mulig at forhold som disse har bidratt til å gi de nye immigrantene på tørt land chansen til å utvikle en så pass stor formrikdom på relativt kort tid (hvis ordet kort kan brukes når det dreier seg iallfall om flere titall av millioner år), — en formrikdom som snart sprenger rammen for det gamle psilofytbegrep og peker over mot andre karplantegrupper.

Det er relativt enkle formendringer som kan lede fra rhyniacéene

over til de andre plantegruppene. Dette har lenge hørt med til vanlig lærebokstoff:

Dichotomi, dvs. gaffelgrening av skuddene, er utvilsomt et primitivt trekk. Men vi vet at det meget hyppig blir avløst av pseudomonopodial grening ved at den ene gren blir svakere og blir skjøvet til side, som en sidegren, mens den andre fortsetter hovedskuddets retning. Hvis sidegrenen ender i et sporangium, kan fortsatt svekkelse føre til at opprinnelig endestilte sporangier blir sidestilte.

Blad kan oppstå ved at sidestilte grensystemer (telomsystemer) blir flatte (planasjon), får begrenset lengdevekst og blir utstyrt med parenkymvev, «bladkjøtt», mellom de enkelte grenene, som derved blir til bladnerver (webbing, av web, svømmehud). Denne prosessen kan vi så å si følge skrittvis hos slike planter som *Psilophyton goldschmidii* og *Svalbardia*. Men som nevnt ovenfor, meget tyder på at kråkefotbladet er oppstått på annen måte, ut fra hårdannelser.

Ser vi på de enkelte plantegruppene, er det stor sannsynlighet for at kråkefotgruppen, Lycophytina, har utviklet seg fra Zosterphyllophytina, og Pterophytina fra Trimerophytina.

Derimot har de nyeste undersøkelser brakt kjerringrokkgruppen, Sphenophytina, i en usikker stilling.

Tidligere arbeider, særlig av Kräusel og Weyland, tydet på at *Hyenia* inntok en intermediær stilling mellom psilosyter og Sphenophytina. De små hårfine, grenete bladene kunne man lett tyde som en overgang fra telomsystemer til små udelte blad, og de var i allfall tilsynelatende kranstilte; sporangiene satt på små laterale gaffeldelte sporangioforer som syntes å peke over mot dem hos moderne kjerringrokk. Derfor ble *Hyenia* og noen få andre slekter, bl. a. *Calamophyton*, forenet under navn av Protoarticulatae. Nye undersøkelser, særlig av professor Suzanne Leclercq i Liège og hennes medarbeidere, har vist at disse slektene snarere må høre med til bregnenes slektskapsgruppe (Cladoxylales). Protoarticulatae er derfor en gruppe som for tiden ikke har noen medlemmer, og det er helt uvisst hvilke primitivere forfedre kjerringrokk kan ha sin opprinnelse fra.

#### SUMMARY

The paper is a review of the literature on psilophytes and related plants, chiefly published after 1960. It is not based on previously unpublished fossil material.

The knowledge of the psilophytes and other land plants from the Silurian and Lower and Middle Devonian had a slow growth from 1852 up to about 1916. With Halle's paper on the Rørangen flora

that year, and particularly the Rhynie monographs of Kidston and Lang 1917 – 1921 a new æra began. New species and genera were described, old ones redescribed, and details of external and internal morphology became known on a scale unthought of before. After 3 – 4 decennia this activity had resulted in a wealth of facts, at the same time as new problems arose, and the gaps in our knowledge as well as the need of a new classification became evident.

During the 1960s there has been a renaissance in this field of research, many gaps have been filled, and new, sometimes unexpected light has been thrown on the problems.

Among the more outstanding results may be mentioned: (1) The group previously called Psilophytes has been divided into three (by Banks) : Rhyniophytina, Zosterophyllophytina, Trimerophytina. — (2) *Psilophyton princeps* from the *loc. class.* at Gaspé, which for a long time had been incompletely known and had constituted a controversial problem, has been redescribed and reconstructed (Hueber and Banks). It has sparingly thorned stems, and sporangia of the *Dawsonites* type, showing that it belongs to the Trimerophytina. The so-called var. *ornatum* belongs to another genus, as yet unnamed, a member of the Zosterophyllophytina. — (3) *Asteroxylon mackiei* has sporangia of the lycophyte type although not attached to leaves (Lyon). Since its leaves probably have developed from hair-like emergences (the «enation theory» of Bower) and not from telomes, this is probably so also in the case of the lycophytes. — (4) In the Rhynie Chert a gametophytic, vascularized axis with archegonia has been found (Lemoigne), clearly belonging to a member of the Rhyniaceae, probably *R. gwynne-vaughanii*. — (5) The age of the *Baragwanathia* beds in Australia is Lower Devonian, not Middle Silurian (Jaeger). — (6) The Rhynie Chert is probably Lower Devonian, not Middle (Walton, Westoll). — (7) Megafossils of land plants older than the Upper Silurian are so far unknown. — (8) The Lycophytina, to which also *Drepanophycus*, *Baragwanathia* and in all probability *Asteroxylon mackiei* belong, seem to have developed from the Zosterophyllophytina, and the Pterophytina from the Trimerophytina (Banks). — (9) *Hyenia*, which seemed to connect the Spenophytina with the psilophytes, has turned out to be more closely related to primitive ferns than to the horsetails, and this also applies to the other genera previously referred to the Protoarticulatae (Leclercq, Banks). — (10) The modern *Psilotum* and *Tmesipteris* are fern allies and the idea of connecting them directly with the Devonian «psilophytes» has to be definitely abandoned (Bierhorst).

### Bibliografi

Listen nedenfor omfatter de aller fleste publikasjoner fra 1960-årene om psilosyter, med unntak av SSSR, som bare er representert ved et meget lite utvalg. Av eldre avhandlinger bare noen få.

- ALLEN, K. C., 1965. Lower and Middle Devonian spores of North and Central Vestspitsbergen. *Palaeontology* 8: 678-748, Pl. 94-108.
- A. P. АНАНЬЕВ и М. А. СЕНКЕВИЧ, 1963. Psilopsida. Псилофитовые. *Основы палеонтологии*. 15: 315-343. Москва.
- A. P. АНАНЬЕВ и С. А. СТЕПАНОВ, 1968. Находки органов спороношения у *Psilophyton princeps* Dawson emend. Halle в нижнем девоне южно-минусинской котловины (Западная Сибирь). *Труды Томск. ордена труда Госуд. Универс. В. В. Куйбышева. Серия геол.* 202: 30-48. Таб. 1-5. Томск.
- ANDREWS, H. N., 1960. Notes on Belgian specimens of *Sporogonites*. *Palaeobotanist* 7: 85-89, Pl. 1-2.
- Andrew Kasper, & Ely Mencher, 1968. *Psilophyton forbesii*, a new Devonian plant from northern Maine. *Bull. Torrey Bot. Club* 95: 1-11.
- AXELROD, D. J., 1959. Evolution of the psilophyte paleoflora. *Evolution* 13: 264-275.
- BANKS, HARLAN P., 1964. Putative Devonian ferns. *Torrey Bot. Club Mem.* 21: 10-25.
- 1965. Some recent additions to the knowledge of the early land flora. *Phytomorphology* 15: 235-245.
  - 1967. Anatomy and affinities of a Devonian *Hostinella*. *Ib.* 17: 321-330.
  - 1968a. The stratigraphic occurrence of early land plants and its bearing on their origin. *Proc. Internat. Symposium Devonian System, Calgary*, 2: 721-730.
  - 1968b. The early history of land plants. *Evolution and Environment, One Hundredth Anniv. Peabody Museum Yale Univ.* p. 73-107.
  - 1968c. Devonian plants. *J. Palaeont.* 42: 1355-1356.
  - W. G. CHALONER & W. S. LACEY, 1927. Pteridophyta. 1. *The Fossil Record, Symposium, Geol. Soc. London* p. 219-231.
  - & M. R. DAVIS, 1969. *Crenaticaulis*, a new genus of Devonian plants allied to *Zosterophyllum*, and its bearing on the classification of early land plants. *Amer. J. Bot.* 56: 436-449.
  - & J. D. GRIERSON, 1968. *Drepanophycus spinaeformis* Göppert in the early Upper Devonian of New York State. *Palaeontogr. B* 123: 113-120, Pl. 25.
- BIERHORST, D. W., 1968. Observations on *Schizaea* and *Actinostachys* spp., including *A. oligostachys*, sp. nov. *Amer. J. Bot.* 53: 719-730.
- BONAMO, PATRICIA M., & H. P. BANKS, 1966. *Calamophyton* in the Middle Devonian of New York State. *Amer. J. Bot.* 53: 778-991.
- CHALONER, W. G., 1960. The origin of vascular plants. *Science Progress* 49: 524-534.
- 1967. Spores and land plant evolution. *Rev. Paleobot. and Palynol.* 1: 83-93.

- Croft, W. N., & W. H. LANG, 1942. The Lower Devonian flora of the Senni beds of Monmouthshire and Breconshire. *Philos. Trans. R. Soc. London B* 231: 131-163, Pl. 9-11.
- DABER, R., 1960. *Eogaspesia gracilis* n. g. n. sp. *Geologie* 4: 418-425, Pl. 1-2.
- DAWSON, J. W., 1859. On fossil plants from the Devonian rocks of Canada. *Quart. J. Geol. Soc. London* 15: 477-488.
- DAWSON, J. W., 1870. The primitive vegetation of the earth. *Nature* 2: 85-88.
- 1871. The fossil plants from the Devonian and Upper Silurian formations of Canada. *Geol. Surv. Canada*, p. 1-92, Pl. 1-20.
- DELEVORYAS, T., 1969. Paleobotany, phylogeny, and a natural system of classification. *Taxon* 18: 204-212.
- EDWARDS, DIANNE, 1969. Further observations on *Zosterophyllum llanoveranum* from the Lower Devonian of South Wales. *Amer. J. Bot.* 56 (2): 201-210.
- EDWARDS, W. N., 1924. On the cuticular structure of the Devonian plant *Psilophyton*. *J. Linn. Soc. London*, B. 46: 377-385, Pl. 37.
- FAIRON, M., 1967. *L'Asteroxylon elberfeldense* Kräusel et Weyland, porte-t-il des axes terminaux du type *Hostimella hostimensis* Potonié et Bernhard? *Soc. Géol. Belg. Mém. in-4°* 10: 7-30.
- GÖPPERT, H. R., 1852. Fossile Flora des Übergangsgebirges. *Verh. Kaiserl. Leop.-Carol. Akad. Naturforsch.*, 14. Suppl.: 1-299, Pl. 1-44.
- GREGUSS, PAL, 1959. In: Roman Kozlowsky & Pál Greguss: Discovery of Ordovician land plants (preliminary communication). *Acta Palaeontol. Polonica* 4: 1-9, Pl. 1-4.
- 1961. Die Entdeckung von Urkormophyten aus dem Ordovizium. *Acta Biol. (Acta Univ. Szegediensis) N.S.* 7: 3-30, Pl. 1-7.
  - 1962. Some new data on the Ordovician land plants from Poland. *Ibid.* 8: 45-58, Pl. 6-13.
- GRIERSON, J. D., & HARLAN P. BANKS, 1963. Lycopods of the Devonian of New York State. *Palaeontographica Amer.* 4: 219-295, Pl. 32-42.
- HOFFMEISTER, W. S., 1959. Lower Silurian plant spores from Libya. *Micropaleontology* 5: 331-334, pl. 1.
- HOPPING, C. A., 1956. On a specimen of «*Psilophyton robustius*» Dawson, from the Lower Devonian of Canada. *Proc. Roy. Soc. Edinb.* B. 66: 10-28.
- HUEBER, FRANCIS M., 1961. Psilophytes in the Upper Devonian of New York (abstr.). *Amer. J. Bot.* 48: 541.
- 1964. The psilophytes and their relationship to the origin of ferns. *Torrey Bot. Club Mem.* 21: 5-9.
  - 1968: *Psilophyton*: The genus and the concept. *Proc. Internat. Symposium Devonian System, Calgary*, 2: 815-822.
  - & HARLAN P. BANKS, 1967. *Psilophyton princeps*: The search for organic connection. *Taxon* 16: 81-85, 2 pl.
  - & J. D. GRIERSON, 1961. On the occurrence of *Psilophyton princeps* in the early Upper Devonian of New York. *Amer. J. Bot.* 48: 473-479.
- HØEG, OVE ARBO, 1967. Psilophyta. p. 191-361 in: *Traité de paléobotanique*, ed. Edouard Boureau. Paris.

- JAEGER, HERMANN, 1959. Graptolithen und Stratigraphie des jüngsten Thüringer Silurs. *Abh. deutsch. Akad. Wiss., Kl. Chem. Geol. Biol.* 2: 1-197.
- 1962. Das Alter der ältesten bekannten Landpflanzen (*Baragwanathia-Flora*) in Australien auf Grund der begleitenden Graptolithen. *Paläont. Zeitschr.* 36: 7.
  - 1966. Two late *Monograptus* species from Victoria, Australia, and their significance for dating the *Baragwanathia* flora. *Proc. Roy. Soc. Victoria* 79: 393-413, Pl. 41-43.
  - 1967. Preliminary stratigraphical results from Graptolite studies in the Upper Silurian and Lower Devonian of southeastern Australia. *J. Geol. Soc. Austr.* 14: 281-286.
- А. КРИШТОФОВИЧ, 1953. Нахodka плаунообразного растения в кембрии восточной Сибири. *Доклады Акад. Наук СССР.* 91: 1377-1379, 1 таб.
- LANG, W. H., 1931. On the spines, sporangia, and spores of *Psilophyton princeps*, Dawson, shown in specimens from Gaspé. *Philos. Trans. Roy. Soc. London*, B 219 (471): 421-442, Pl. 27-28.
- LECLERCQ, SUZANNE, & HARLAN P. BANKS, 1962. *Pseudosporochnus nodosus* sp. nov., a Middle Devonian plant with Cladoxylalean affinities. *Palaeontographica B* 110: 1-34, Pl. 1-10.
- & H. J. SCHWEITZER, 1965. *Calamophyton* is not a Sphenopsid. *Acad. Roy. Belgique, Bull. Cl. Sci. Sér. 5*, 51: 1395-1403.
- LEMOIGNE, YVES, 1968. Observation d'archéogones portés par des axes de type *Rhynia gwynne-vaughanii* Kidston et Lang. Existence de gamétophytes vascularisés au Dévonien. *C. R. Acad. Sci. Paris* 266: 1655-1657, pl. 1.
- В. Г. ЛЕПЕХИНА, Н. М. РЕТРОСЯН и Г. П. РАДЧЕНКО, 1962. Важнейшие девонские растения Алтас-Саянской горной области. *Материалы к фитостратиграфии девонских отложений Алтас-Саянской горной области*. Всеги, н.с. 70: 61-142, таб. 1-24. Ленинград.
- LYON, A. G., 1964. The probable fertile region of *Asteroxylon mackiei* K. and L. *Nature* 203: 1082-1083.
- MERKER, HELMUT, 1958. Zum fehlenden Gliede der Rhynienflora. *Bot. Not.* 111: 608-618.
- 1959. Analyse der Rhynien-Basis und Nachweis des Gametophyten. *Ibid.* 112: 441-452.
  - 1961. Entwurf zur Lebenskreis-Rekonstruktion der Psilophytale nebst phylogenetischen Ausblick. *Ibid.* 114: 88-102.
- NĚMEJC, F., 1960. The taxonomic significance of the term *Psilopsida* and evolutionary trends of this plant phylum. *Palaeobotanist* 9: 17-20.
- OBRHEL, JIRI, 1960. Die Flora der Chotec-Kalke und Trebotov-Kalke (Eifel) des mittelböhmischen Devons. *Sbornik Ustredníku Ustavu Geol.*, 25: 7-55, Pl. 1.
- 1961. Die Flora der Srbsko-Schichten (Givet) des mittelböhmischen Devons. *Ibid.* 26: 7-46, Pl. 1-14.

- OBRHEL, JIRI, 1962a. Die Silur- und Devon-Flora Böhmens. *Symposium Silur/Devon-Grenze, Stuttgart*, p. 180-185.
- 1962b. Die Flora der Prídoli-Schichten (Budnany-Stufe) des mittelböhmischen Silurs. *Geologie* 11: 83-97, Pl. 1-2.
  - 1964. Zu den Pflanzenfunden im mittelböhmischen Ordovizium. *Vestnik Ustredníku Ustavu* 34: 377-379, Pl. 1.
- PANT, D. D., 1962. The gametophyte of the Psilophytale. *Proc. Summer School Botany Darjeeling June 2.-15., 1960:* 276-301.
- RICHARDSON, J. B., 1960. Spores from the Middle Old Red Sandstone of Cromarty, Scotland. *Palaeontology* 3: 45-63.
- 1964. Stratigraphical distribution of some Devonian and Lower Carboniferous spores. 5. *Congr. Internat. Stratigr. Géol. Carbonifère* 13B: 11-14.
  - 1965. Middle Old Red Sandstone spore assemblages from the Orcadian basin North-east Scotland. *Palaeontology* 7: 559-605.
  - 1967. Some British Lower Devonian spore assemblages and their stratigraphic significance. *Rev. Palaeobot. and Palynol.* 1: 111-129.
- ROSELT, G., 1962. Über die ältesten Landpflanzen und eine mögliche Landpflanze aus dem Ludlow Sachsen. *Geologie* 11: 320-333, Pl. 1-4.
- SCHOPF, JAMES M., ELY MENCHER, ARTHUR J. BOUCOT & HENRY N. ANDREWS, 1966. Erect plants in the early Silurian of Maine. *U. S. Geol. Survey, Prof. Paper* 550-D: 69-75.
- SCHWEITZER, HANS-JOACHIM, 1966. Die Mitteldevon-Flora von Lindlar (Rheinland). I. Lycopodiinae. *Palaeontographica B* 118: 93-112, Pl. 20-29.
- 1967. Die Oberdevon-Flora der Bäreninsel. I. *Pseudobornia ursina* Nathorst. *Ibid.* 120: 116-137, Pl. 19-23.
  - 1968. Pflanzenreste aus dem Devon Nord-Westspitzbergens. *Ibid.* 123: 43-75, Pl. 5-15.
- SENKEVICH, M. A., 1968. Devonian continental deposits of Central Kazakhstan. *Proc. Internat. Symposium Devonian System, Calgary*, 2: 1117-1127.
- SPORNE, K. R., 1962. *The Morphology of Pteridophytes*. London.
- STOCKMANS, FRANCOIS, 1968. Végétaux mésodévoniens récoltés aux confins du massif du Brabant (Belgique). *Inst. Roy. Sci. Natur. Belgique Mém.* 159, 49 pp, 14 pl.
- VIGRAN, JORUNN, 1964. Spores from Devonian deposits, Mimerdalalen, Spitsbergen. *Norsk Polarinstit. Skr.* 132: 1-132, Pl. 1-6.
- WALTON, J., 1959. Palaeobotany in Great Britain. *Vistas in Botany* 1: 230-244.
- 1964. On the morphology of *Zosterophyllum* and some other early Devonian plants. *Phytomorphology* 15: 155-160.
- WESTOLL, T. S., 1963. The Old Red Sandstone of North-eastern Scotland. *Brit. Ass. Adv. Sci. Aberdeen Meeting* p. 67.

# En oversikt over karplante-floraen i Røst herred

THE VASCULAR PLANTS OF RØST, NORTHERN NORWAY

Av

DAGFINN MOE<sup>1</sup>

Feltarbeidet har vært mulig takket være støtte fra Bergen museums forskningsfond, og det innsamlede materiale er innlemmet i universitetsherbariet i Bergen (BG).

Røst kommune, som består av vel 300 øyer, har i lange tidsrom vært forsømt av botanikere. J. M. Norman undersøkte i 1880-årene 8 av øyene og kom frem til 140 sikre høyere planter for hele øysamfunnet. Interessen for vegetasjonen i fuglefjellene gav i 1925 som resultat ett arbeide hver fra Nordhagen og Du Rietz. Anne Margrethe Grønlie (1948) foretok så en grundig undersøkelse av vegetasjonen på endel av de næringsrike fuglefjellene og ga samtidig en oversikt over de geografiske forhold i herredet.

De kvartærgеологiske aspekter her ute er så vidt berørt av Amund Helland (1897), Vogt (1913) og Grønlie (1940). De nevner bl. a. at det ikke finnes spor av glaciasjon i herredet. Imidlertid er det tydelig at det er mye ugjort for kvartærgеologene på Røst. Jeg observerte selv restene etter en lokal botnbre på nordsiden av Vedøy med tre markerte trinn. På Røstlandet finnes, foruten de strandvoller Helland (1897) nevner, også frostforvitret berg *in situ* med et par meters mektighet ned til ca. 3–4 m o. h. (ikke nivellert). Enkelte områder under dette nivå er ofte uten løsmateriale og ofte «polert».

Etter besøk på øyene somrene 1967, 1968 og 1969 har jeg bl. a. registrert vel 40 nye karplanter i herredet. Årsakene til denne økningen er nok flere. For det første må en regne med en naturlig nyinnvandring, bl. a. artene *Galium mollugo*, *Phleum commutatum*, *Plantago major*, *Alopecurus pratensis* og *Veronica officinale*. Disse mer eller mindre antropochore plantene var gjennomgående i plantesamfunn ved bebyggelsen. *Phleum commutatum* må nok regnes som en apofytt (en plante som er spontan, men som favoriseres av menneskenes virke) siden den ikke finnes i Normans plantelister. For det annet er andre og flere øyer undersøkt. De lokalklimatiske og økologiske forhold varierer kraftig fra øy til øy, ikke bare på grunn

<sup>1</sup> Botanisk Museum, Universitetet i Bergen

av formen og størrelsen, men også på grunn av øyenes eller holmenes eksponering mot vind og vær. Den sannsynligvis viktigste årsak til at artsantallet er økt, er den innvandringen som har funnet sted etter at beitene nu utnyttes mer rasjonelt. Enkelte øyer er bestemt for vinter- eller helårsbeite. Andre igjen er bestemt for våren, og f. eks. Hansøy er en typisk «høstbeiteøy.» Her får vegetasjonen fritt spillerom våren og sommeren igjennom, og plantene får derved stort sett gjennomført sin års-syklus før sauene slippes ut. Norman skriver i sine dagbok-notater at rogn, *Sorbus aucuparia*, herredets eneste treslag hadde en høyde på ca. en fot, mens det idag eksisterer flere kratt på 1½ meters høyde. Imidlertid bærer buskene tydelig preg av beiting, med hensyn til krattenes og grenenes utseende. Rogn er forøvrig det treslaget som finnes hyppigst i de tre ytterste herredene i Lofoten, noe som fuglene må ta ansvaret for.

En annen årsak til økningen av artsantallet er inngjerding av nedslagsfeltet for Røstlandets vannverk og de fleste privateide hager. Her innenfor, spesielt i hagene, finner vi foruten innplantede stauder etc., de spontane artene i kraftige bestander som utenfor bare så vidt klarer seg mot sauene. Innplantede eksemplarer av rogn når her en høyde på 2 – 3 meter.

Av de gamle og nye planter jeg kom over i herredet, vil jeg oppholde meg ved noen få.

*Spergula marginata*, som Sæbø (Lid 1950) fant to steder på sydsiden av Røstlandet, ble funnet tre andre steder. To av disse var inne på selve Røstlandet like over nivået for springflo, den siste på en liten øy like vest av dampskipskaien (Glea). Disse frodige lokalitetene som er de nordligste i Norge, antyder at denne plante burde ha muligheter lengre nord, f. eks. innover i Lofoten og i ytre Vesterålen.

Ryvarden (1969) anfører forskjellige nitrogenrike voksesteder for *Urtica urens*. De steder jeg har funnet planten i ytre Lofoten, er alltid under eller i nær tilknytning til fiskehjeller. Individene som fantes, var krafteksemplarer opp mot 40 cm. Det næringsrike «regnet» som vi har her, har lokket til seg også andre arter som f. eks. *Rumex* spp. og *Cochlearia officinalis*.

Lyngartene har på Røst spesiell affinitet til øyer som ikke beites eller beites lite. Dette forhold har bl. a. Nordhagen (1917 og 1922) og Goksøy (1938) diskutert inngående for øyene Froøyene, Utsira og Rundøy. En oversikt over beitingens innflytelse på bl. a. de atlantiske lyngheier finner en hos Skjeseth (1963). At jeg i tillegg til Normans arter også fant røslyng, *Calluna vulgaris*, må betraktes som ren tilfeldighet. For det første var eksemplarene knapt 5 cm høyde, og for det annet var utbredelsen så begrenset at arten er lett å overse.

## Planteliste for Røst hd.

+: J. M. Norman . Supplerende funn av: G: A. M. Grønlie, M: D. Moe, S: S. Sæbø (Lid 1950). Nomenklatur følger Lid 1963. 1: Ravnholmen, 2: Høyøy, 3: Stavøy, 4: Sandholmen, 5: Røstlandet, 6: Torvholmen, 7: Storfjellet, 8: Hansøy, 9: Skomvær, 10: Nordre Helløy, 11: Sandøy, 12: Vedøy, 13: Ellefsnyken, 14: Trenyken, 15: Hernyken.



	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
<i>Festuca rubra</i>	+	+		+	+	+	+	+	M	M	M	G	G	G	G
" <i>vivipara</i>					M							G			
<i>Filipendula ulmaria</i>	+				M			+			M				
<i>Galeopsis tetrahit</i>								G				G			
<i>Galium aparine</i>			+			+			M		M		G		
" <i>mollugo</i>						M									
" <i>palustre</i>			+			+						M			
" <i>cfr. saxatilis</i>						M									
" <i>trifidum</i>						+						M			
<i>Gentianella aurea</i>	+				+	M					M	M			
" <i>campestris</i>					+										
" <i>detonsa</i>						M									
<i>Geranium sylvaticum</i>	+	+	+					+	+		M	M			
<i>Glaux maritima</i>	+						+			M					
<i>Hieracium</i> spp.	+	+				M			+		M	M			
<i>Hippuris vulgaris</i>							+		G			M			
<i>Juncus alpinus</i>						+									
" <i>balticus</i>											M				
" <i>bufonius</i>						+	+			+					
" <i>filiformis</i>						+					M				
" <i>gerardi</i>						M									
" <i>supinus</i>						+									
<i>Lathyrus pratense</i>											M				
<i>Leontodon autumnalis</i>	+			+	+	+	+	+		M			G	G	
<i>Ligusticum scoticum</i>	+							G	+	M	M	M		G	G
<i>Listera cordata</i>						M									
<i>Lotus corniculatus</i>	+	+	+	+	M	+		+		M	M	M		G	G
<i>Luzula campestris</i>	+	+	+		+	+	+	+		M	M	M			
" <i>multiflora</i>								G					G	G	G
" <i>pilosa</i>								+							
" <i>spicata</i>								+							
<i>Lychnis flos cuculi</i>											M				
<i>Matricaria inodora</i>	+		+	+	+	+	+	+		M		M	G	G	G
<i>Melampyrum pratense</i>	+									M					
<i>Melandrium rubrum</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	M	M	M	G	G	G
<i>Menyanthes trifoliata</i>						M									
<i>Mertensia maritima</i>		+													
<i>Montia lamprosperma</i>	+						+	+			M		G		G
<i>Myriophyllum alterniflorum</i>							+								
<i>Nardus stricta</i>	+					+	+	+	+		M	M		G	
<i>Oxyria digyna</i>									+						

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Phalaris arundinacea							G	+				G			
Phleum commutatum					M										
Pinguicula vulgaris		+				+				M					
Plantago major					M				M						
" maritima	+	+	+	+	+	+	G	+	M	M	M		G		
Poa alpina	+	+	+			+	+								
" annua						+	+					G	G	G	G
" pratensis	+	+	+	+	+	+	+	+	M	M		G	G	G	G
" trivialis		+			+		+	M		M		G	G	G	G
Polygonum aviculare						+									
Polypodium vulgare			+		M	+				M					
Potamogeton natans						+				M					
" rufescens					cfr	+									
Potentilla anserina	+			+	+			+			M				
" crantzii						M									
" erecta						+		+							
Puccinellia maritima	+			+	+	+		M				G			
" retroflexa						M		M		M					
Ranunculus acris	+	+	+	+	+		+	+	M	M	M	G	G	G	G
" flammula						+									
" hyperboreus						+									
" repens						+						G			
" reptans						+		+							
Rhinanthus minor	+	+		+	+	+		+	M	M	M			G	
Rubus chamaemorus		+						+		M					
" saxatilis	+							+		M	M				
Rumex acetosa	+	+	+	+	+	+	+	+	M	M	M	G	G	G	G
" crispus	+					+		+							
" domesticus								+	M			G	G		
" obtusifolius						M									
Sagina procumbens	+	+	+	+	+	+	+	+	M		G		G		
" maritima						+									
Saussurea alpina								+							
Saxifraga groenlandica							+								
" nivalis							+								
" rivularis							+								
Scirpus quinqueflorus						+									
" uniglumis						M									
Sedum acre	+		+	+	+		+	+	M	M	G	G		G	
" roseum	+						+	M		M	G				
Selaginella selaginoides						+			M						

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Silene maritima	+	+	+	+	+	+	+	+	+		M	G	G	G	G
Sinapis alba						+									
Solidago virgaurea	+	+	+		+			+		M	M				G
Sorbus aucuparia						M			+						
Sparganium angustifolium						+					M				
Spergula marginata						S									
" salina						+	+			+					
Stellaria crassifolia						+		G	+						G
" media	+	+			+	+	+	+		M		G	G	G	G
" nemorum								+				G			
Succisa pratensis	+														
Taraxacum atropurpureum															G
" croceum												G	G	G	G
" naevosum												G			
" officinalis	+	+				+		+		M		M			
Trentalis europaea	+	+	+		+	+	+	+	+	M	M	M			G
Trifolium repens						+		G		M					
Triglochin maritimum										M					
" palustre							+								
Urtica dioica							M								G
" urens							+								
Vaccinium myrtillus						+	+		+		M				
" uliginosum	+					+	+		+		M				
" vitis-idaea						+									
Valeriana sambucifolia	+	+			+			+	M		M		G		
Veronica officinalis							M								
Vicia cracca	+	+			+	+	+	G	+	M	M		G		G
Viola biflora							M								
" canina							+								G
" montana										M	M				
" palustre							+		+		M				
" tricolor							+				M				
Zostera marina							M								

I diskusjonen om hvorvidt planter har overlevet siste istid her i Norge, har bl. a. ytre Lofoten stadig vært trukket inn, uten at forholdene på stedet har vært vel kjent. Jeg tror imidlertid at det er liten eller ingen mulighet via den resente vegetasjonen å komme med noen positive innlegg hverken i den ene eller annen retning, til det har området vært benyttet for mye til sauebeite.

## SUMMARY

During floristic investigation at the islands of Røst in Lofoten in the summers 1967, -68 and -69, more than 40 new species for the area were found. *Spergula marginata*, at its northern limit in Norway occurs richly at several localities.

It is impossible by the present flora to say anything about refuges during the last glacial period in this part of Lofoten.

## Litteratur

- DU RIETZ, G. E., 1925. Die regionale Gliederung der skandinavischen Vegetation. *Sv. Växtsoc. Sällsk. Handl.* 8.
- GOKSØYR, H., 1938. Das Pflanzenleben auf Rundøy, Sunnmøre in Norwegen. *Norske Vidsk. Akad. Oslo.*
- GRØNLIE, A. M., 1948. The Ornithocorophilus Vegetation of the Bird-Cliffs of Røst in the Lofoten Islands, Northern Norway. *Nytt Mag. Naturv.* 86: 117-243.
- GRØNLIE, O. T., 1940. On the traces of the ice ages in Nordland, Troms and southwestern part of Finnmark in Northern Norway. *Norsk Geol. Tidsskr.* 20: 1-70.
- HELLAND, A., 1897. Lofoten og Vesterålen. *Norges Geol. Unders.* 23.
- LID, J., 1950. Nye plantefunn 1945-1949. *Blyttia* 8: 41-53.  
— 1963. *Norsk og svensk flora*. Oslo.
- NORDHAGEN, R., 1917. Planteveksten paa Froøene og nærliggende øer. *Kgl. Norske Vidsk. Selsk. Skr.* 7, (1916).
- 1922. Vegetationstudien auf der Insel Utsire im westlichen Norwegen. *Bergens Mus. Årb.* 1920-1921. Naturv. Rk., 1.
- 1925. Om sammenhengen mellom fuglelivet og vegetationen paa Røst i Lofoten. *Naturen:* 339-354.
- NORMAN, J. M., 1894-1901. *Norges Arktiske Flora*. 1, del 1 (2). Kristiania.
- RYVARDEN, L., 1969. Polygonum convolvulus og Urtica urens i Norge. *Blyttia* 27: 30-32.
- SKJESETH, J., (upubl.). *Beitingens innflytelse på vegetasjonen i Norge, belyst ved plantesamfunnsundersøkelser*. Bot. Mus. Bergen, hovedfagsoppgave 1963.
- VOGT, T., 1913. Landskapsformerne i det ytterste av Lofoten. *Norsk Geogr. Selsk. Årb.* 1911-1912.

# Plantegeografiske undersøkelser på Frøya, Sør-Trøndelag

## III. Alpine og nordlige innslag i floraen

*PHYTOGEOGRAPHICAL INVESTIGATIONS AT FRØYA,  
CENTRAL NORWAY. III. ALPINE AND NORTHERN  
ELEMENTS IN THE FLORA*

Av

ARNFINN SKOGEN<sup>1</sup>

Frøya er en utpreget lav øy med høyeste punkt 78 m o. h. Hitra og fastlandet innenfor har heller ingen høye fjell. Berggrunnen består for det meste av sure bergarter, men mindre kalkberg og kalkrike løsavsetninger finnes (Skogen 1968 a : 47). Endel kravfulle fjellplanter utgjør et påfallende innslag i vegetasjonen. Selv om artene ofte inngår i tilsynelatende lite kravfull vegetasjon, finnes de fleste bare i forbindelse med kalkberg, gamle strandvoller eller andre kalkrike avsetninger.

Omfangen av begrepet fjellplanter har variert hos ulike forfattere, men er etterhvert blitt endel innsnevret. Etter det vi nå vet om kystfloraen i Midt-Norge, er det klart at endel arter som er vanlige i fjellet, men sjeldne eller mangler i skogsområdene, også opptrer regelmessig på kysten. En annen gruppe arter opptrer i Midt-Norge spredt i lavlandet, oftest bundet til større elver. Disse forekomster kan tilbakeføres til en stadig transport fra nærliggende fjellområder.

Men endel «fjellplanter» har også små lavlandsforekomster uten forbindelse med fjellområdene. Arter innen denne gruppen, som finnes på Frøya, er samlet i den følgende liste (alle uten annen angivelse, leg. A. Skogen 1967 – 68, belegg i TRH):

*Dryas octopetala*: Bunnen av Storfjorden (A. M. Lilleøien 1964 TRH). — Gammel strandvoll ved utløpet fra Stutvatn.

*Epilobium davuricum*: Stutvassheia. — Bergene N. Klevdalsvatn. Nordsiden av dalen Engdal - Storfjorden.

*Equisetum variegatum*: Stutvassheia. — Bergene N. Klevdalsvatn. — Nordsiden av dalen Engdal — Storfjorden.

*Polystichum lonchitis*: Stensvatn, Ø. begravelsesplassen. — Måsheia ved Kirkedalsvatn.

*Salix herbacea*: Dyrøy (Pettersson 1939 : 28). — Sistranda, bergrett inn for Siholmen. — Storhallaren, veiskjæring like V. kirken.

<sup>1</sup> Det Kgl. Norske Vidensk. Selskab, Muséet, Trondheim

*Saxifraga aizoides*: Bakke ved veien mellom Ervik og Dyrvik.

*S. oppositifolia*: Bakke ved veien mellom Ervik og Dyrvik. — Nabeita, strandberg. — Stutvatnet - Stutvassheia (vanlig.) — Bergene mellom Engdal, Storfjord, Sandvassheia og Stensvatn. — Nordskag. — Skjelbrudalen.

*Rhytidium rugosum*: Berg ved bunnen av Storfjorden.

*Carex subspathacea*: Flatval, strandeng like V. ferjeleiet. — Skarsvåg, brakkvannseng innerst i bukten. — Nordskag, do.

*Gentianella aurea*: Storfjorden, skjellsandvoll ved fjordbunnen.

*Siphula ceratites*: Stutvassheia. — Bergene V. Sistranda. — Sandvassheia. — Skjelbruheia. — Bergene ved bunnen av Storfjorden.

*Saxifraga oppositifolia* L. er ganske vanlig på Frøya, og finnes til dels ganske jevnt over større områder. Den er bundet til kalk, men har ellers en stor økologisk amplitud og inngår i en rekke vidt forskjellige plantesamfunn (tabell 1, 2 og 3, samt Skogen 1968 a, tabell 2). Innerst i Storfjorden opptrer den også rikelig i tidevannssonnen, i en rik strandeng med saltbunnplanter som *Juncus gerardi*, *Glaux maritima*, *Armeria maritima*, *Puccinellia retroflexa*, *Sagina maritima*, *Triglochin maritimum* og *Campylium polygamum* samt *Schoenus ferrugineus*. Selv om den oftest finnes på litt fuktige voksesteder, vokser den på flere berg som i lange perioder om sommeren er meget tørre, og preget av tørketålende arter (tabell 1, b, c, 2 d).

Arten finnes spredt i lavlandet omkring Trondheimsfjorden, nesten alltid på kalkunderlag, og er trolig den vanligste av de nevnte arter i de ytre strøk.

*Saxifraga aizoides* L. er bare funnet ett sted på Frøya, og er i dag langt fra så vanlig som Storm (1886 : 24) angir: «Ved kysten i Mængde i lavlandet». Den stiller større krav til stabil fuktighet enn *S. oppositifolia*. Den ble funnet i en rik fukteng over skjellsand. De viktigste andre artene var: *Alchemilla alpina*, *Anthyllis vulneraria*, *Bartsia alpina*, *Carex capillaris*, *C. flacca*, *C. hostiana*, *C. pulicaris*, *Listera ovata*, *Melica nutans*, *Parnassia palustris*, *Polygonum viviparum*, *Succisa pratensis*, *Thalictrum alpinum*, *Campylium stellatum* og *Ctenidium molluscum*.

Vannet i et lite sig viste pH 7,4 og ledningsevne,  $\kappa_{20}$ ,  $215 \cdot 10^{-6}$ .

*Polystichum lonchitis* (L.) Roth. Selv om Hultén (1950) angir arten som vanlig på kysten, er den hittil bare kjent fra Frøya av øyene i området. Den vokser her i kalkrik hed, sammen med en rekke kravfulle arter (Skogen 1968 a: tabell 2). Også lengst vest på fastlandet er arten temmelig sjeldent og stiller større krav til jordsmonnet enn i fjellet.

*Salix herbacea* L. er vanligere enn foregående (cf. Storm 1887 : 31.

Tabell 1. Vegetasjon med *Saxifraga oppositifolia*. (*Saxifraga oppositifolia vegetation*)

Lokalitet (Site)		a à 0,25	b 2	c 1	d 2	e 1
Analyserute (Sample area) m <sup>2</sup>	N		S	S	S	-
Eksposisjon (Aspect)		7,1	6,4	6,8	7,2	7,3
pH						
Calluna vulgaris	-	-	-	1	1	-
Erica tetralix	-	-	-	-	-	2
Juniperus communis	-	-	1	-	1	-
Alchemilla alpina	2	2	1	2	4	2
Antennaria dioica	-	-	-	-	1	1
Anthyllis vulneraria	-	-	-	-	1	1
Asplenium ruta-muraria	-	-	-	-	1	-
A. trichomanes	-	-	-	-	1	-
Bartsia alpina		*			1	1
Campanula rotundifolia	-	-	1	1	1	1
Draba incana	-	-	-	1	-	-
Epilobium palustre	-	-	-	-	-	1
Equisetum variegatum	-	-	-	-	-	1
Euphrasia spp.	-	-	-	1	1	-
Fragaria vesca	-	-	-	-	1	-
Geranium sylvaticum	-	-	-	-	1	-
Gymnadenia conopsea	-	-	-	-	-	1
Hieracium spp.	-	-	-	-	1	1
Hypericum pulchrum	-	-	-	-	1	-
Linum catharticum	1	1	1	1	1	1
Lotus corniculatus	-	-	-	-	1	-
Parnassia palustris	-	-	-	-	-	1
Pinguicula vulgaris	-	-	1	2	1	1
Plantago lanceolata	-	-	-	-	1	-
Polygala vulgaris	-	-	-	-	1	-
Potentilla crantzii	-	-	-	-	1	-
P. erecta	-	-	-	-	1	1
Rubus saxatilis	-	-	-	-	1	-
Sagina nodosa	-	-	-	1	1	-
S. subulata	-	-	-	-	1	-
Saussurea alpina	-	-	*	-	1	-
Saxifraga oppositifolia	5	5	4	5	4	2
Selaginella selaginoides	1	1	1	1	-	1
Succisa pratensis	-	-	-	-	-	1
Taraxacum sp.	1	-	1	-	-	-
Tofieldia pusilla	-	-	-	-	-	1
Viola montana	-	-	-	-	1	-
V. riviniana	1	-	1	-	1	-
Agrostis tenuis	-	-	-	1	-	-
Anthoxanthum odoratum	-	-	-	-	-	1
Carex capillaris	-	-	1	1	1	-
C. dioica	-	-	-	-	-	1
C. flacca	1	2	1	-	2	1
C. hostiana	-	-	-	-	-	1

Tabell 1, forts. Lokalitet (*Site*)

	a	b	c	d	e
C. panicea	1	-	-	1	-
Carex pilulifera	-	-	-	1	1
C. pulicaris	1	2	3	2	1
C. tumidicarpa	-	-	-	1	-
Deschampsia caespitosa	-	-	1	1	1
D. flexuosa	-	-	-	1	-
Eriophorum latifolium	-	-	-	-	-
Festuca rubra	-	-	-	1	1
F. vivipara	2	1	1	1	2
Juncus conglomeratus	-	-	-	-	1
J. kochii	-	-	-	-	1
Luzula multiflora	-	-	-	1	-
Melica nutans	-	1	-	-	1
Molinia coerulea	-	-	*	-	1
Schoenus ferrugineus	-	-	-	-	4
Sieglungia decumbens	-	-	-	1	1
Blindia acuta	-	-	-	-	1
Bryum capillare	-	-	-	1	-
Campylium chrysophyllum	-	-	-	-	1
C. stellatum	-	1	1	2	2
Ctenidium molluscum	3	3	4	2	4
Ditrichum flexicaule	-	-	-	-	1
Drepanocladus intermedius	-	-	-	-	3
D. uncinatus	-	1	-	1	-
Fissidens osmundaoides	1	1	-	1	1
F. taxifolius	-	-	-	-	1
Grimmia sp.	-	-	-	1	-
Hedwigia ciliata	-	-	-	-	1
Homalothecium sericeum	-	-	-	1	1
Leucobryum glaucum	-	-	-	-	2
Mnium undulatum	-	-	1	-	-
Rhacomitrium lanuginosum	-	-	-	-	1
R. microcarpon	-	-	-	1	2
Schistidium apocarpum	-	-	-	1	-
Scleropodium purum	4	1	-	1	2
Scorpidium scorpioides	-	-	-	-	1
Sphagnum quinquefarium	-	-	-	-	1
Tortella tortuosa	1	1	1	2	1
Colejeuna calcarea	-	-	1	1	-
Diplophyllum albicans	-	-	1	-	1
Frullania tamarisci	-	-	-	1	1
Plagiochila asplenioides	1	1	-	1	-
Riccardia pinguis	-	-	-	-	1
Cladonia arbuscula	-	-	-	-	1
Cornicularia normoerica	-	-	-	1	-
Parmelia saxatilis	-	-	-	1	-

Tillegg med dekningsgrad 1: (*Additional species w. cover 1*): a: *Veronica officinalis*, b: *Sagina procumbens*, *Valeriana sambucifolia*, *Calamagrostis epigeios*, c: *Coscinodon cribosus*, *Hypnum cupressiforme* var. *lacunosum*, *H. ericetorum*, *Poly-*

trichum formosum, Tritomaria quinquedentata, d: Carex nigra, e: Hylocomium splendens, Cladonia uncialis.

Dekningsgrader etter Hult-Sernanders skala. (*Cover degree in Hult-Sernander scale.*) (\*: Arten tilstede i samfunnet, utenfor analyseruten. (\* *Present in the community outside sampling area.*)

Lok. a: Sydenden av Stensvatn. Fuktig jorddekket bergside.

b og c: Mellom Engdal og Storfjorden. Tørt, bratt kalkberg.

d: Bunnen av Storfjorden. Bratt fukteng.

e: Stutvassheia. Fuktig grusmark.

Tabell 2. *Epilobium davuricum-Equisetum variegatum-sumper.*  
(*Epilobium davuricum-Equisetum variegatum morass*)

Lokalitet (Site)	a	b	c
pH	7,2	6,8	7,6
$\times_{20}$	230	195	334
Andromeda polifolia	—	—	1
Erica tetralix	—	—	1
Juniperus communis	1	—	—
Bartsia alpina	—	—	1
Cardamine pratensis	1	—	—
Drosera anglica	—	—	1
Epilobium davuricum	2	1	2
E. palustre	—	—	1
Equisetum variegatum	—	3	1
Geum rivale	1	—	1
Parnassia palustris	—	1	1
Pinguicula vulgaris	1	1	1
Potentilla erecta	1	—	—
Prunella vulgaris	1	1	—
Ranunculus reptans	1	—	1
Sagina nodosa	1	1	1
Saussurea alpina	—	—	1
Saxifraga oppositifolia	2	2	1
Selaginella selaginoides	1	1	1
Tofieldia pusilla	—	1	1
Agrostis canina	1	—	—
Carex capillaris	1	1	—
C. dioica	—	1	1
C. flacca	2	1	1
C. hostiana	1	2	1
C. panicea	1	1	1
C. pulicaris	1	1	1
C. tumidicarpa	—	1	1
Deschampsia caespitosa	—	1	—
Eriophorum angustifolium	—	1	1
E. latifolium	—	—	1
Festuca vivipara	1	—	—

Lokalitet ( <i>Site</i> )	a	b	c
<i>Juncus alpinus</i>	1	1	1
<i>J. kochii</i>	1	1	1
<i>Molinia coerulea</i>	—	1	1
<i>Schoenus ferrugineus</i>	—	—	1
<i>Blindia acuta</i>	—	1	1
<i>Bryum cf. cernuum</i>	—	1	—
<i>Calliergon sarmentosum</i>	—	—	1
<i>C. trifarium</i>	—	1	1
<i>Campylium stellatum</i>	1	3	1
<i>Cratoneuron commutatum</i>	5	4	4
<i>Ctenidium molluscum</i>	1	—	1
<i>Dicranella squarrosa</i>	—	2	1
<i>Drepanocladus intermedius</i>	—	2	—
<i>D. revolvens</i>	—	1	1
<i>Fissidens adianthoides</i>	1	—	1
<i>Rhaacomitrium aquaticum</i>	—	—	1
<i>Scorpidium scorpioides</i>	—	—	1
<i>Leiocolea bantriensis</i>	1	1	1
<i>Pellia endiviifolia</i>	—	1	—
<i>Riccardia pinguis</i>	1	1	1
<i>Siphula ceratites</i>	—	1	1

Analyser à 1m<sup>2</sup>. Dekning etter Hult-Sernander's skala.

(Samples à 1 sq.m. Cover in the Hult-Sernander scale.)

Lok. a-b: Storfjorden. Sumper i kalkberg ved fjordbunnen.

c: Stutvassheia. Nedenfor liten kilde nær toppen.

Wille 1923 : 62, Pettersson 1939 : 28), og finnes også på Hitra, men kan neppe regnes som vanlig på kysten. Mens den i fjellet er karakterplante for fuktige sneleier (Gjærevoll 1956), vokser den på kysten ofte sterkt eksponert både for vind og uttørkning. En lignende tendens gjør seg også gjeldende i vestlige fjelltrakter og kan ansees som et oseansk trekk (se Böcher 1938 : 168 og Ratcliffe 1959 : 264).

*Epilobium davuricum* Fisch. og *Equisetum variegatum* Schleich. Ingen av disse artene er tidligere kjent fra kysten syd for Helgeland, men begge har noen få voksesteder i lavlandet omkring Trondheim, samt i Syd-Skandinavia (Hultén 1950). Begge er kalkbegunstiget, og særlig *Epilobium davuricum* synes å foretrekke kilddepåvirkete voksesteder med åpen vegetasjon (sml. Kytövuori 1969 : 53).

Forekomstene på Frøya er tidvis uttørkede sumper med tynn torv over kalkberg. Vegetasjonen er preget av kravfulle arter (se tabell 2), hvorav mange er karakterplanter for rik-kilder (sml. Nordhagen 1943 : 419, Dahl 1956 : 210, Persson 1961 : 134). Såvel pH som elektrolytinnhold i grunnvannet er høyt (tabell 2).

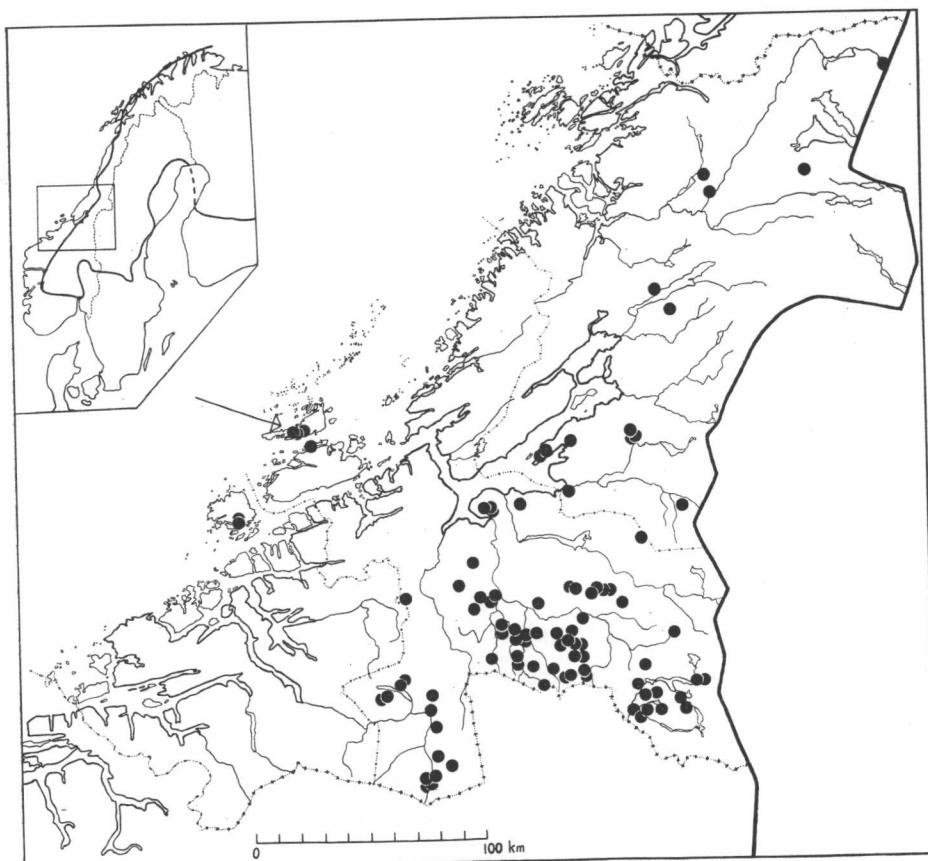


Fig. 1. Herbariebelegg for *Epilobium davuricum* i Midt-Norge.  
(Herbarium records of *Epilobium davuricum* in Central Norway.)

Begge arter har tilsvarende forekomster i kalkområdene på Smøla og Dolmøy. Sammen danner disse en isolert gruppe forekomster (se fig. 1).

*Dryas octopetala* L. er funnet innen to områder på Frøya. Alle forekomstene er små, og ligger på kalkunderlag, dels skjellsand-rike strandvoller (tabell 3 a – c), dels tørre kalkberg (tabell 3 d, e). Bestandene er små, men i alle unntatt bestand er *Dryas* meget vital.

Fra før er arten kjent i de ytterste kystfjellene i Romsdal (Dahl 1896 : 59), dels som en egen type, *D. babingtoniana*, Porsild 1958. I Helgeland finnes den ofte i havnivå (Dahl 1912, 1915). Nye funn

foreligger også fra de lave fjell på fastlandet (Ørland, leg. Flatberg og Skogen 1966, Lensvik, leg. Skogen 1961, se Gjærevoll 1962: 75, og Hemne, leg. Aune 1968, samtl. TRH). Avstanden fra disse til Frøya er dog temmelig stor.

Vegetasjonen i de fem samfunn er ganske forskjellig, men alle har et sterkt innslag av edafisk kravfulle arter (se tabell 3). a og b er floristisk nærbeslektete. Grunnen består i begge av skjellsand. a er tørrest, og vegetasjonen har preg av et åpent pionersamfunn, med bl. a. et dårlig mosedekke, hvor *Rhacomitrium canescens* spiller hovedrollen, mens b er betydelig tettere. c ligger like inntil b, men litt fuktigere på «baksiden» av strandterrassen, som en overgang mellom sandvegetasjonen og en rikmyr (også over skjellsand). Den har da også et sterkt innslag av rikmyr-arter, som *Schoenus ferrugineus*, *Eriophorum latifolium*, *Carex hostiana*, *Campylium stellatum* og *Drepanocladus intermedius*. Vegetasjonen er nærbeslektet med *Saxi-*

Tabell 3. Vegetasjon med *Dryas octopetala*. (*Dryas octopetala vegetation*.)

Lokalitet (Site)	a	b	c	d	e
Analyserute (Sample area) m <sup>2</sup>	4	1	1	1	1
Eksposisjon (Aspect)	SW	W	—	S	S
pH	8,2	7,9	7,3	6,8	5,3
$\times_{20}$			367		
Arctostaphylos alpina	—	—	1	—	1
A. uva-ursi	—	—	—	2	2
Calluna vulgaris	—	2	2	1	4
Erica tetralix	—	—	1	—	—
Juniperus communis	—	2	1	1	2
Vaccinium vitis-idaea	—	—	1	1	1
Achillea millefolium	1	1	—	—	—
Ajuga pyramidalis	1	1	—	—	—
Alchemilla alpina	—	2	—	2	1
Antennaria dioica	1	1	—	1	1
Anthyllis vulneraria	2	2	1	1	2
Arabidopsis thaliana	1	—	—	1	—
Arabis hirsuta	—	—	—	1	—
Arenaria serpyllifolia	1	1	—	—	—
Asplenium ruta-muraria	—	—	—	1	—
A. trichomanes	—	—	—	1	1
Bartsia alpina	—	1	2	1	1
Botrychium lunaria	1	1	—	—	—
Campanula rotundifolia	1	1	1	1	1
Cerastium caespitosum	1	1	—	1	—
Convallaria majalis	—	—	—	—	1
Cystopteris fragilis	—	—	—	1	—
Draba incana	1	1	—	1	—
Dryas octopetala	3	2	3	3	1

Tabell 3 forts. Lokalitet (*Site*)

	a	b	c	d	e
Euphrasia spp.	1	1	1	1	1
Fragaria vesca	-	-	-	1	-
Galium boreale	1	1	1	1	1
G. verum	1	1	-	-	-
Gentianella aurea	1	-	-	-	-
Geranium sylvaticum	-	-	-	1	-
Gymnadenia conopsea	-	-	1	-	1
Hieracium pilosella	-	-	-	1	-
Hieracium spp.	-	1	1	1	-
Hypericum pulchrum	-	1	-	1	-
Leontodon autumnale	1	1	-	-	-
Leucorchis albida	-	-	1	-	-
Linum catharticum	1	1	1	1	-
Listera ovata	-	1	1	-	-
Lotus corniculatus	1	1	-	1	1
Parnassia palustris	1	1	1	-	-
Pinguicula vulgaris	-	-	1	-	-
Plantago lanceolata	1	1	-	1	-
Polygala vulgaris	1	1	-	1	-
Polygonum viviparum	1	1	1	-	-
Potentilla crantzii	2	1	1	2	1
P. erecta	-	-	1	-	1
Ranunculus acris	1	1	1	1	1
Rubus saxatilis	-	-	-	1	-
Sagina nodosa	1	1	-	-	-
S. subulata	-	-	-	1	-
Saussurea alpina	-	-	1	-	1
Saxifraga oppositifolia	-	-	2	2	-
Sedum acre	1	1	-	-	-
S. annuum	1	-	-	1	-
Selaginella selaginoides	-	-	1	-	1
Succisa pratensis	1	1	1	-	1
Thalictrum alpinum	-	1	1	-	-
Tofieldia pusilla	-	-	1	-	-
Veronica officinalis	1	1	-	-	1
Viola montana	-	-	-	1	1
V. riviniana	-	1	1	-	-
Agrostis canina	-	1	1	1	1
Anthoxanthum odoratum	1	2	-	1	1
Arrhenatherum pubescens	1	-	-	-	-
Carex capillaris	2	1	2	2	-
C. dioica	-	-	1	-	-
C. flacca	1	1	1	1	-
C. hostiana	-	-	1	-	-
C. panicea	-	-	1	-	-
C. pilulifera	1	1	-	1	1
C. pulicaris	-	-	1	-	-
Deschampsia caespitosa	-	-	1	-	-
D. flexuosa	-	-	-	-	1
Eriophorum latifolium	-	-	1	-	-
Festuca rubra	1	1	-	-	-
F. vivipara	1	1	1	2	1

Tabell 3 forts. Lokalitet (*Site*)

	a	b	c	d	e
Luzula campestris	1	-	-	-	-
L. multiflora	-	1	1	-	-
Melica nutans	-	-	-	1	1
Molinia caerulea	-	-	1	-	-
Schoenus ferrugineus	-	-	2	-	-
Scirpus caespitosus	-	-	1	-	-
Sieglungia decumbens	-	1	-	1	1
Blindia acuta	-	-	1	-	-
Bryum capillare	1	-	-	1	-
Campylium chrysophyllum	-	-	-	1	-
C. stellatum	-	1	4	-	-
Ctenidium molluscum	-	-	2	2	-
Dicranum cf. scoparium	-	1	-	1	1
Ditrichum flexicaule	-	-	-	2	1
Drepanocladus intermedius	-	-	2	-	-
D. uncinatus	2	2	-	-	-
Fissidens osmundoides	-	-	1	-	-
F. taxifolius	-	1	-	1	-
Hedwigia ciliata	-	-	-	1	-
Homalothecium sericeum	-	-	-	1	-
Hylocomium splendens	-	1	1	-	2
Hypnum ericetorum	-	2	-	-	1
Leucobryum glaucum	-	1	1	-	1
Pleurozium schreberi	-	1	1	-	1
Rhacomitrium canescens	2	1	-	-	-
R. lanuginosum	-	1	1	1	3
Rhytidia delphus loreus	-	-	1	-	1
R. squarrosus	2	2	-	-	1
Rhytidium rugosum	-	-	-	3	-
Schistidium apocarpum	-	-	-	1	-
Scleropodium purum	-	2	1	1	-
Tortella tortuosa	1	-	-	1	1
Tortula ruralis	1	1	-	-	-
Diplophyllum albicans	-	-	1	1	1
Frullania tamarisci	-	-	-	1	1
Riccardia pinguis	-	-	1	-	-
Tritomaria quinquedentata	-	1	-	-	1
Cetraria glauca	1	1	-	-	-
Cladonia arbuscula	-	1	1	1	-
C. gracilis	-	-	-	-	1
C. pyxidata	-	1	-	-	1
Cornicularia normoerica	-	-	-	1	-
Parmelia saxatilis	-	-	-	2	1

Tillegg med dekning 1 (*Additional species, cover I*): c: *Andromeda polifolia*, *Betula nana*, *Pyrola media*, d: *Hypnum cupressiforme* var. *lacunosum*.

Dekningsgrader etter Hult-Sernanders skala. (*Cover degrees in the Hult-Sernander scale.*)

Lok. a: Bunnen av Storfjorden. Tørr strandvoll av skjellsand med endel flint.

b: Utlopet fra Stutvatn. Gammel strandvoll, som a.

c: do. Fuktig sokk på baksiden av strandvollen.

d: Tørt kalkberg ved bunnen av Storfjorden.

e: do. Gjengroningsfase med *Calluna*-hed.

*fraga oppositifolia*-typene i tabell 2. En vannprøve fra en liten grop innen bestanden er svakt basisk, med høyt mineralinnhold (tab. 3 c).

Analysene d og e stammer fra kalkbergene ved bunnen av Storfjorden. I d er vegetasjonen åpen, dominert av *Dryas* og *Rhytidium rugosum* (en karakteristisk artsombinasjon også i fjellet). Den avviker dog fra fjellforekomstene ved et sterkt innslag av termofile, dels sterkt sydlige oseaniske arter, som *Arabidopsis thaliana*, *Arabis hirsuta*, *Arenaria serpyllifolia*, *Asplenium ruta-muraria*, *A. trichomanes*, *Hypericum perforatum*, *H. pulchrum*, *Plantago lanceolata*, *Sagina subulata*, *Sedum anglicum* og *Scleropodium purum*. Slekskapet med de tørreste *Saxifraga oppositifolia*-samfunn er stort. Særlig d viser stor likhet med *Dryas*-samfunn fra Irland, især «*Dryas-Hypericum pulchrum*-Ass.» (Ivimey-Cook & Proctor 1966 : 248). *Dryas*-samfunnene på Helgelandskysten har oftest et sterkere preg av fjellplanter enn på Frøya, men viser også mange fellestrek (Dahl 1912, 1915).

I bestand e er *Dryas*-vegetasjonen på vei til å overvokses av *Calluna vulgaris* og andre lite kravfulle «hedplanter», mens *Rhacomitrium lanuginosum* dominerer bunnskiktet. Berget er dekket av seig lyngtorv. Utviklingen fra d til e er en naturlig suksjon, muligens som følge av at sauebeitet har opphørt i den senere tid. Utviklingen fører til en drastisk forsuring av substratet, som bortsett fra konkurransen, gjør miljøet uegnet for *Dryas*-vegetasjonen. En lignende utvikling er beskrevet fra kalkberg i Irland (Ivimey-Cook & Proctor op. cit.: 249).

*Rhytidium rugosum* (Hedw.) Kindb. er bare funnet i ett lite *Dryas*-samfunn på sydeksponert kalkberg (tab. 3, d), der den dannet to store, sterile puter. Denne mosen har en merkelig utbredelse i Europa. Dels er den karakterart for kalkrike fjellheder (se bl. a. Du Rietz 1942), dels opptrer den som en typisk xeroterm, «pontisk» art i Mellom- og Sydøst-Europas steppevegetasjon (Herzog 1926, Reimers 1940). Lignende forekomster har arten i Syd-Skandinavia (Ryan & Hagen 1896 : 141, Albertsson 1940, 1946 : 187, Hallberg 1959). Også omkring Indre Trondheimsfjord har den endel lavlandsforekomster i mer og mindre sydvendte kalkberg. Den er tidligere ikke funnet på Trøndelagskysten, og er bare kjent fra fjellokaliteter, fortrinnsvis i indre fjordstrøk av Møre og Romsdal (Kaalaas 1911 : 88).

Arten er funnet fertil bare i fjellstrøk, og ansees derfor som en primær fjellart (Savicz 1928).

Forekomsten av *Rhytidium* på Frøya understreker det blandingspreg av sydlige varmekrevende og alpine innslag som vegetasjonen på disse kalkberg har.

Det nordlige innslag i Frøyas flora er sterkest i strandvegetasjonen.

Typiske er både *Carex subspathacea* Wormsk. og *Gentianella aurea* (L.) H. Sm.. Begge finnes relativt sparsomt. Den første vokser på litt fuktig, humusrik strandeng, den andre helst i tørr sandvegetasjon. *Carex subspathacea* vokser i alle fall sydover til Smøla (leg. Skogen, TRH). *Gentianella aurea* er også funnet i Romsdal (Hustad, Gjæreyoll 1955 : 74). Sammenlignet med eldre angivelser, bl. a. Hoffstad (1899), synes *Gentianella aurea* å være mindre vanlig nå enn tidligere. Dette kan skyldes oppdyrkning av mange egnete voksesteder, sammen med endret beite og slått. *Carex subspathacea* har derimot muligens utvidet sitt areal i senere tid. Andre nordlige strandplanter som også finnes, er bl. a. *Carex glareosa* Wahlenb. og *C. mackenziei* Krecz., begge temmelig sparsomt.

*Siphula ceratites* (Wbg.) E. Fr. Denne laven har også en klar nordlig utbredelse, men følger kysten til Rogaland (Fægri 1952, Dahl 1954). Arten er ganske vanlig i groper med oxydert torv og vekslende vannstand såvel på Frøya som i kystdistriktsene omkring. Den finnes både på kalkrikt (tab. 2) og ombrogent substrat (Skogen 1969). Det vesentligste edafiske krav er at vannstanden varierer så sterkt at sluttete samfunn av andre arter er umulig. Selv kan den danne tette matter, oftest holdt sammen av alger. Ved høy vannstand løsner de fra underlaget og flyter opp som en kake.

Det relativt rike innslag av alpine og nordlige arter på Frøya, står i sterk kontrast til deres nesten totale fravær fra øyene utenfor (Nordhagen 1917 : 113, Pettersson 1939). De fleste nevnte arter mangler også på Hitra og i lavlandet på fastlandet, flere også i de nærmeste fjellområdene. Nordhagens oppfatning (1917 : 120) at «fjeldplanterne avtar i antall utover mot det aapne hav» har derfor ikke almen gyldighet.

Selv om de fleste artene forekommer på Helgelandskysten (Dahl 1912, 1915) dels også på Fosen, er forekomstene på Frøya idag temmelig isolerte. Det synes derfor usannsynlig at artene skal ha spredt seg til Frøya og enkelte berg på kysten i ny tid. En stadig tilførsel fra nærliggende fjell er umulig.

Allerede Sommerfelt (1828 : 7) og Norman (1855 : 280), og i den senere tid særlig Dahl (1951, 1966) har tillagt lave sommertemperaturer avgjørende betydning for forekomsten av fjellplanter i lavlandet på kysten. Hvis dette var en dominerende faktor, skulle man vente at en rekke fjellarter opptrådte noenlunde jevnt over hele skjærgården, hvor egnet berggrunn finnes. Og de kjøligste lokaliteter burde være rikest på fjellarter. Nå opptrer slike arter alt annet enn jevnt. Og på Frøya, som overalt i Trøndelags lavland, er det påfallende at de fortrinnsvis vokser i sydvendte bergvegger og andre varme

voksesteder, sammen med en rekke termofile arter, som dels har sine nordgrenser på de samme lokaliteter (sml. bl. a. Skogen 1963 : 183, 1965 : 63, 1968 b : 8). Når disse artene er sjeldne i lavlandet, kan det for de flestes vedkommende derfor neppe skyldes for høye sommertemperaturer.

En interessant parallel finnes i de mange sammenfallende sydlige utpostforekomster av fjellplanter og nordlige utposter av varmekrevende arter på «sydberg» i Norrlands skogsområder (Andersson & Birger 1912 : 69, Selander 1957 : 340, Wistrand 1962 : 181) og i indre Trøndelag (Gjærevoll 1950 : 120).

De rikeste fjellplante-forekomster finnes innen den bredeste del av strandflaten, oftest langt ut mot havet. Den sterke vindeksposisjon her gjør at det trolig aldri har vært helt sluttet skogvegetasjon. (En meget gammel og tett bosetting [Møllenhus, in prep.] har dessuten virket sterkere i disse strøk enn i de fleste deler av landet.) Også de frodige høyurt-lier som er så vanlige i mange kysttrakter (Ostenfeld 1908, Nordhagen 1923, Goksøyr 1938, Grønlie 1948, Skogen 1965), spiller meget liten rolle på Frøya. De relativt konkuransesvake og lyskrevende fjellarter har derfor hatt større sjanse til å klare seg, hvis de engang var etablert, her enn inne i landet (se Frødin 1911).

Undås (1934, 1942) og Holtedahl (1953 : 721) har påpekt de store mengder flint som finnes på Trøndelagskysten, især på Frøya. Denne må være kommet sydfra med isfjell på en tid da isen dekket deler av Danmark («Danien-flint», cf. Johansen 1955, Møllenhus, in prep.). Hvis dette er riktig, må deler av Trøndelagskysten ha vært isfri på en tid da Jylland var dekket av *Dryas*-tundra (cf. Holtedahl 1928 og Undås op. cit.). Det er ikke urimelig at det med de samme isfjell som har fraktet flinten, kan ha fulgt frø eller planter som har slått rot i de samme strandvoller hvor flinten havnet, eller i bergene inntil (cf. Berg 1963 : 165). Det er påfallende at det nettopp er de rikeste flintstrøkene som også huser flest fjellplanter.

En slik mulig innvandring passer godt med antakelsen om Trøndelag som et senter for post-glasial spredning (Holmboe 1937). At fjellplantene idag mangler på og ved mange flintrike lokaliteter i indre fjordstrøk og i lavlandet forvrugt, kan forklares ved at de engang i tiden er blitt utkonkurrert av skog, trolig ikke minst *Ulmus* og *Corylus*, og annen sub-oseanisk vegetasjon. At endel fremdeles finnes i endel stupbratte berg, er i god overenstemmelse med dette.

## SUMMARY

The island Frøya is a lowland area, the highest point reaching only 78 m. a. s. l., but alpine species are fairly common, especially on calcareous rocks and marine shell deposits. The following species are reported: *Dryas octopetala*, *Epilobium davuricum*, *Equisetum variegatum*, *Polystichum lonchitis*, *Salix herbacea*, *Saxifraga aizoides*, *S. oppositifolia*, and the moss *Rhytidium rugosum*. The northern (sub-arctic) species *Carex subspathacea*, *Gentianella aurea*, and the lichen *Siphula ceratites* also occur on the island.

Except *Salix herbacea*, all the alpine species are edaphically exacting, and occur in calciphilous plant communities.

For the bulk of the species, the occurrences on Frøya, partly together with similar occurrences on Hitra and Smøla, are strongly isolated from the «main» alpine areas. The localities richest in alpine species, are cliffs with a southern exposure and a high summer temperature, where alpine species grow together with pronouncedly «southern» or «southern oceanic» species. Thus their occurrences on Frøya can hardly be explained as a result of the cool summers.

Frøya, as the rest of the strandflat islands of Central Norway was ice-free during stages of the late-glacial period when parts of Denmark was covered by the ice. Large amounts of flint knolls in the shore terraces show that ice bergs driftet northwards from South-Scandinavia. It is suggested that they have also carried seeds or plants, thus causing a northward migration of arctic-alpine plants from the tundra areas in Denmark. Because of the absence of a complete forest cover during the whole Post-glacial some alpine plants may have survived in exposed localities on the very coast.

## Litteratur

- ALBERTSSON, N., 1940. *Rhytidium rugosum* (Hedw.) Lindb. i Fennoscandia. *Svensk bot. Tidskr.* 34: 77-100.  
 — 1946. Österplana hed. Ett alvarområde på Kinnekulle. *Acta phytogeogr. suec.* 20: 1-267.
- ANDERSSON, G. & S. BIRGER, 1912. Den norrländska florans geografiska fördelning och invandringshistoria med särskild hänsyn till dess sydkandinaviska arter. *Norrl. Handbibl.* 5: 1-416.
- BERG, R. Y., 1963. Disjunksjoner i Norges fjellflora og de teorier som er fremsatt til forklaring av dem. *Blyttia* 21: 133-177.
- BÖCHER, T. W., 1938. Nogle studier over Færøernes alpine vegetation. *Dansk bot. Tidsskr.* 44: 154-201.

- DAHL, E., 1951. On the relation between summer temperature and the distribution of alpine vascular plants in the lowlands of Fennoscandia. *Oikos* 3: 22-52.
- 1954. *Siphula ceratites* (Wbg.) E. Fries i Ytre Nordfjord. *Blyttia* 12: 170.
  - 1956. Rondane. Mountain vegetation in South Norway and its relation to the environment. *Norske Vidensk.-akad. Oslo. Skr. I. Mat.-Naturv. Kl.* 1956, 3: 1-374.
  - 1966. Plantenes varmeveksling med omgivelsene og dens betydning for plantenes morfologi og utbredelse. *Blyttia* 24: 105-129.
- DAHL, O., 1896. Kystvegetationen i Romsdal, Nord- og Søndfjord. *Chr. Vidensk. Selsk. Forh.* 1896. 3: 1-76.
- 1912, 1915. Botaniske undersøkelser i Helgeland. I-II. *Kra. Vidensk. Selsk. Skr. I. Mat.-Naturv. Kl.* 1911. 6: 1-221, 114. 4: 1-184.
- DU RIETZ, G. E., 1942. Rishedsförband i Torneträskområdets lågfjällbälte. *Svensk bot. Tidsskr.* 36: 124-146.
- FRÖDIN, J., 1911. Om fjällväxter nedanför skogsgränsen i Skandinavien. *Ark. Bot.* 10. 16: 1-63.
- FÆGRI, K., 1952. Om utbredelsen av *Siphula ceratites* (Wbg.) E. Fr. i Norden. *Blyttia* 10: 77-87.
- GJÆREVOLL, O., 1950. Vegetasjonen i Gudfjelløyas sørberg, Røyrvik i Namdalen. *Ibid.* 8: 115-124.
- 1955. Frå floraen i Trøndelag IV. *K. Norske Vidensk. Selsk. Mus. Årb.* 1954: 69-75.
  - 1956. The plant communities of the Scandinavian alpine snow-beds. *K. Norske Vidensk. Selsk. Skr.* 1956. 1: 1-405.
  - 1962. Frå floraen i Trøndelag. VI. *K. Norske Vidensk. Selsk. Mus. Årb.* 1962: 75-78.
- GOKSØYR, H., 1938. Das Pflanzenleben auf Rundöy, Sunnmøre in Norwegen. *Norske Vidensk.-akad. Oslo. Skr. I. Mat.-Naturv. Kl.* 1938. 1-184.
- GRØNLIE, A. M., 1948. The ornithocophilous vegetation of the bird-cliffs of Røst in the Lofoten Islands, Northern Norway. *Nytt Mag. Naturvid.* 86: 117-243.
- HALLBERG, H.-P., 1959. *Rhytidium rugosum* (L. ex Hedw.) Kindb. i Bohuslän. *Svensk bot. Tidsskr.* 53: 49-63.
- HERZOG, T., 1926. *Geographie der Moose*. Jena.
- HOFFSTAD, O. A., 1899. Vegetationen og floraen paa kysten af Trondhjems stift nordenfor Trondhjemsfjorden. *Nyt Mag. Naturvid.* 37: 1-39.
- HOLMBOE, J., 1937. The Trondheim district as a centre of late glacial and post-glacial plant migrations. *Avhandl. Norske Vidensk.-akad. Oslo. I. Mat.-Naturv. Kl.* 1936. 9: 1-59.
- HOLTEDAHL, O., 1928. Om landisens bortsmelting fra strøkene ved Trondhjemsfjorden. *Norsk geogr. Tidsskr.* 2: 95-118.
- 1953. Norges-geologi. *Norg. geol. Unders.* 164: 1-1118.
- HULTÉN, E., 1950. *Atlas över växternas utbredning i Norden*. Sthlm.

- IVIMEY-COOK, R. B. & M. C. F. PROCTOR, 1966. The plant communities of the Burren, Co. Clare. *Proc. R. Ir. Acad.* 64. B. 15: 212-301.
- JOHANSEN, E., 1956. Tilgangen på lokal flint i Øst-Norge under yngre steinalder. *Stav. Mus. Årb.* 1955: 87-94.
- KAALAAS, B., 1911. Untersuchungen über die Bryophyten in Romsdals Amt. *K. Norske Vidensk. Selsk. Skr.* 1910. 7: 1-91.
- KYTÖVUORI, I., 1969. *Epilobium davuricum* Fisch. (Onagraceae) in Eastern Fennoscandia compared with *E. palustre* L. A morphological, ecological and distributional study. *Ann. bot. fenn.* 6: 35-58.
- MØLLENHUS, K. R. (in prep.). Den eldste steinalderbosetning i Møre og Trøndelag.
- NORDHAGEN, R., 1917. Planteveksten på Froerne og nærliggende øer. *K. Norske Vidensk. Selsk. Skr.* 1916. 11: 1-151.
- 1923. Vegetationsstudien auf der Insel Utsire im westlichen Norwegen. *Bergens Mus. Årb.* 1920-21. Naturv. R. 1. 1-149.
  - 1943. Sikilsdalen og Norges fjellbeiter. *Bergens Mus. Skr.* 22: 1-607.
- NORMAN, J. M., 1855. Botanisk reise i et strøg af kysten mellem Stavanger og Bergen fra c.  $59^{\circ} 12'$  n. B. til c.  $60^{\circ} 8'$  n. B. *Nyt Mag. Naturvid.* 8: 249-335.
- OSTENFELD, C. H., 1908. The land-vegetation of the Faroes. *Bot. of the Faroes* 3.
- PERSSON, Å., 1961. Mire and spring vegetation in an area north of Lake Torneträsk, Torne Lappmark, Sweden. I. Description of the vegetation. *Opera Botanica* 6: 1-187.
- PETTERSSON, B., 1939. Botaniska anteckningar från Dyröya och några angränsande öar vid norska västkusten. *Acta Soc. Fauna Flora Fenn.* 62: 1-36.
- PORSILD, E. A., 1958. Dryas Babingtoniana, nom. nov. An overlooked species of the British Isles and Western Norway. *Canada Dept. of North. Aff. and Nat. Res. Bull.* 160. Contr. to Bot.: 133-148.
- RATCLIFFE, D. A., 1959. The mountain plants of the Moffat Hills. *Bot. Soc. of Edinburgh Trans. and Proc.* 37: 257-271.
- REIMERS, H., 1940. Geographische Verbreitung der Moose im südlichen Harzvorland (Nord-Thüringen) mit einem Anhang über die Verbreitung einiger bemerkenswerter Flechten. *Hedwigia* 79.
- RYAN, E. & I. HAGEN, 1896. Iakttagelser over mosernes utbredelse i den sydvestlige del av Smaalenenes amt. *K. Norske Vidensk. Selsk. Skr.* 1896. 1: 1-168.
- SAVICZ, L., 1928. Sur la fructification de *Rhytidium rugosum* (Ehrh.) Kindb. en Russie. *Ann. Bryol.* 1: 140-143.
- SELANDER, S., 1957. *Det levande landskapet i Sverige*. Sthlm.
- SKOGEN, A., 1963. Noen plantefunn fra Trøndelagskysten. *Blyttia*. 21: 178-188.
- 1965. Flora og vegetasjon i Ørland herred. Sør-Trøndelag. *K. Norske Vidensk. Selsk. Mus. Årb.* 1965: 13-124.
  - 1968a. Plantergeografiske undersøkelser på Frøya, Sør-Trøndelag. I-II. *Blyttia* 26: 47-62.

- 1968b. Hårskallen — en rik fjellplanteutpost på Innherred. 3 *naturområder i Levanger*. (Levanger Feltbiol-For.): 4-8.
  - 1969. Trekk av noen oseaniske myrers vegetasjon og utvikling. Myrers økologi og hydrologi. Symposium om myrer Ås, 10.-11. mars 1969. IHD. Rapp. 1: 88-95.
- SOMMERFELT, C. S., 1828. Bemærkninger paa en botanisk excursion til Bergens stift. *Mag. Naturvid.* 9: 1-33.
- STORM, V., 1886-1888. Notitser til Trondhjems omegns flora. I-III. *K. Norske Vidensk. Selsk. Skr.* 1885-1886.
- UNDÅS, I., 1934. Fra istiden i Trøndelag. I. *Ibid.* 1934. 7: 1-64.  
— 1942. On the Late-Quaternary history of Møre and Trøndelag (Norway). *Ibid.* 1942. 2: 1-92.
- WILLE, N., 1923. Karplanter og ferskvannsalger fra øerne Husøy, Ona og Røsholmen paa Nordmør. *Nyt Mag. Naturvid.* 61: 53-89.
- WISTRAND, G., 1962. Studier i Pite lappmarks kärlväxtflora med särskild hänsyn till skogslandet och de isolerade fjällen. *Acta phytogeogr. suec.* 45: 1-211.

# Dryopteris spinulosa-komplekset

THE DRYOPTERIS SPINULOSA COMPLEX

Av

EVA MÆHRE LAURITZEN<sup>1</sup>

«Dryopteris spinulosa-komplekset» omfatter tradisjonelt de tre artene *D. spinulosa* (Müll.) Watt (= *D. carthusiana* [Villars] H. P. Fuchs), *D. cristata* (L.) A. Gray, *D. dilatata* (Hoffm.) A. Gray (= *D. austriaca* [Jacq.] Weyn.) og deres hybrider. Lid (1963) angir hybriden *D. cristata*  $\times$  *D. spinulosa* (= *D. uliginosa* [Newm.] Druce). I Storbritannia er hybriden *D. dilatata*  $\times$  *D. spinulosa* = *D. deweveri* [Jansen] Jansen & Wachter den vanligste hybriden.

## Artenes innbyrdes slektskap

Kromosomtallsundersøkelser av Manton (1950) viser at artene har samme kromosomtall,  $n = 82$ . I 1948 oppdaget man en type man mente var en form av *D. dilatata* med  $n = 41$ . Denne ble funnet i Norge, Sverige, Skottland, Sveits og på Madeira. Man kom da frem til at *D. spinulosa*, *D. cristata* og den normale *D. dilatata* var tetraploider, mens den nyoppdagete representerte en diploid form. Sistnevnte avviker morfologisk fra tetraploid *D. dilatata* ved smalere bladomriss og annen form på nedre hovedfinne. Den har imidlertid den mørke nerven på skjellene som er typisk for *D. dilatata*. Man fant også en morfologisk forskjell mellom den europeiske diploide form og den fra Madeira; sistnevnte har bl. a. en langt finere oppdeling av bladfinnene. Walker (1955) ga den europeiske diploide typen artsrang, *D. assimilis* S. Walker. Denne viste seg å være identisk med en tidligere beskrevet varietet av *D. dilatata*, var. *alpina* Moore. Den diploide fra Madeira fikk navnet *D. maderensis* Alston. *D. assimilis* viste seg å hybridisere med *D. dilatata* i naturen. En slik hybrid ble første gang funnet i Bayern, denne var triploid.

«*D. spinulosa*-komplekset» omfatter da fire arter i Europa; tre tetraploide og en diploid. Alle kan hybridisere i naturen eller eksperimentalt i kultur.

Artene utgjør et *coenospecies* etter Turessons nomenklatur i det eksperimental-systematiske hierarki. Det omfatter fire *økospecies* som

<sup>1</sup> Botanisk Hage, Universitetet i Oslo

er tilpasset forskjellige grader av vannmettet jord, fra sumpaktig vått (*D. cristata*) til tørt (*D. spinulosa*).

Walker (1955) undersøkte artene og deres naturlige og syntetiske hybrider for å finne ut hvordan de var innbyrdes beslektet. De tre tetraploide kunne tenkes oppstått ved autoploidi (fordobling av eget genom) eller ved alloplandi (ved kryssing av to diploide arter uten reduksjonsdeling). Cytologiske undersøkelser av *D. cristata* og *D. dilatata* viste at man ikke fikk parring av kromosmer i meiosen. Dette viser at artene ikke har to homologe diploide kromosomsett; og utelukker autoploidi. *D. spinulosa*'s hybrider viste en parring i meiosen, men antall bivalenter var sterkt varierende, og Walker tok dette som et bevis på at også denne arten var alloplloid.

Walkers hybridisingsforsøk og cytologiske undersøkelser viste at artene var beslektet på følgende måte:

*D. cristata*            A + B

*D. spinulosa*            B + C

*D. dilatata*            C + D, (eller B + D, eller C + A)

Bokstavene representerer de opprinnelige genomene. *D. cristata* og *D. spinulosa* har et felles genom (B). *D. spinulosa* og *D. dilatata* et annet felles genom (C). For *D. dilatata* fantes flere muligheter. Watson viste imidlertid at genomet B ikke kan være felles for alle tre arter. Kombinasjonen B + D kan derved utelukkes. Tilsvarende kan en også utelukke kombinasjonen C + A, da genomet A må være ansvarlig for den enklere finning hos *D. cristata*. Genomet D ble så innført, dette ga *D. dilatata* opprett rhizom og mørk farge på skjellene. Disse tre tetraploide artene er altså resultatet av hybridisering mellom minst fire diploide forfedre, representeret ved genomene A, B, C, og D.

Undersøkelser av de diploide *D. assimilis* og *D. maderensis* og deres hybrider med de tetraploide artene viser at disse representerer genomet D. Dette tyder på at den felles diploide forfar til *D. dilatata* og *D. spinulosa* nå er representeret ved *D. assimilis* og *D. maderensis* (genomet C).

Slektskapet mellom artene i «*D. spinulosa*-komplekset» i den gamle og den nye verden er undersøkt av Walker (1961). *D. cristata* og *D. spinulosa* viser i Nord-Amerika full overenstemmelse med de europeiske. En såkalt *D. dilatata* med  $n = 41$ , viser seg å representerere genomet C. Den ligner imidlertid sterkt på *D. assimilis*, og videre undersøkelser vil sannsynligvis vise at det er samme art. *D. campyloperta* (Kunze) Clarkson er tetraploid og ligner sterkt den europeiske *D. dilatata*. Den har tidligere vært regnet som en var. *americana* av denne, tildels også av *D. spinulosa*. Videre undersøkelser vil sannsynligvis bringe på det rene at den er identisk med *D. dilatata*.

Den diploide *D. intermedia* (Mühl.) A. Gray har vært regnet som en Nord-Amerikansk endemisme. Arten er meget lik *D. maderensis* og kan cytologisk ikke skilles fra denne. Også morfologisk viser de full overenstemmelse ved en finere oppdeling av finnene og mindre sporer enn de øvrige artene i komplekset. Walker (1955) mener at det her er tale om en art, som da må få navnet *D. intermedia*, da dette har presedens overfor *D. maderensis*.

Komplekset omfatter da følgende arter:

Tetraploide:

<i>D. cristata</i>	A + B
<i>D. spinulosa</i>	B + C
<i>D. dilatata</i>	C + D
(=? <i>D. campyloptera</i> )	

Diploide:

<i>D. assimilis</i>	C
(=? « <i>D. dilatata</i> » i N. - Am)	
<i>D. intermedia</i>	C
(inkl. <i>D. maderensis</i> )	

Kromatografiske undersøkelser av bregnefloroglucider i rhizomer fra artene har vært utført i Holland av Wiefferding, Fikenscher & Hegnauer (1965) og i Finnland av Widén & Sorsa (1966). Det viste seg ved disse undersøkelsene at *D. spinulosa*, *D. dilatata*, *D. assimilis* og *D. intermedia* inneholder en rekke felles bregnefloroglucider som mangler hos *D. cristata*. Det er naturlig å tro at dette skyldes genomet C som disse artene har felles og som mangler hos *D. cristata*. Tilsvarende finnes endel bregnefloroglucider bare hos *D. cristata* og *D. spinulosa* som må tillegges genomet B.

#### Anatomiske og morfologiske forskjeller mellom artene

De to diploide artene avviker fra hverandre i finning og sporesørrelse. *D. assimilis* har store sporer, gjennomsnittlig 55 µ, *D. intermedia* små, gjennomsnittlig 42 µ og langt finere oppdelte finner.

*D. cristata* er den eneste som har enkeltfinnede blad uten frie småfinner.

*D. spinulosa* har til forskjell fra *D. dilatata* og *D. assimilis* lyse skjell uten nerve og mangler kjertelhår.

Det volder ofte store problemer å skille *D. dilatata* og *D. assimilis*. Crane (1955) viste at artene har like store sporer, men med en markert forskjell i den piggete perisporen (ytre sporemembran). *D. assimilis* har tynn, lysbrun hinneaktig perispor med små, mindre enn



Fig. 1. Frons-siluetter ( $\times 1/4$ ): 1) *D. cristata*, 2) *D. spinulosa*, 3) *D. dilatata*,  
4) *D. assimilis*. 1, 2 og 4 etter Walker (1961), 3 etter Walker (1955).

Frons silhouettes ( $\times 1/4$ ): 1) *D. cristata*, 2) *D. spinulosa*, 3) *D. dilatata*,  
4) *D. assimilis*. 1, 2 and 4 after Walker (1961), 3 after Walker (1955).

*Tabell I. Skillekarakterer mellom D. assimilis og D. dilatata*  
*Distinguishing characters between D. assimilis and D. dilatata*

	D. assimilis	D. dilatata
Kromosomtall	n = 41	n = 82
Sporestruktur	Tynn lysbrun perispor, spredte pigger 1 $\mu$	tykk mørkebrun perispor, tette pigger opptil 2 $\mu$
Epidermisceller, antall pr. 0,12 mm <sup>2</sup>	41,6 – 48,6	25,8 – 28,1
Skjell	$\pm$ spinkel nerve	kraftig nerve
Kjertelhår	rikeliggst på finnene	rikeliggst på bladskift og rachis
Frons	hinneaktig tynn, lys grønn, småvokst	tykk, mørk grønn, kraftig
Innerste nedadrettede småfinne på nederste hovedfinne	minst halvparten så lang som hovedfinnen	mindre enn halv- parten så lang som hovedfinnen

1  $\mu$ , butte spredtstilte pigger. *D. dilatata* har tykk, mørkebrun læraktig perispor, med grove pigger, opptil 2  $\mu$  høye, som sitter meget tett. Ifølge Nannfeldt (1966) er dette utmerkede skillekarakterer mellom artene, når disse har modne sporer. Fargeforskjellen på sporene kan ses uten mikroskop, i sterkt lys på hvitt papir.

De fleste feltkarakterer for å skille artene er relative og lite stabile. Normalt vil imidlertid et flertall av karakterene i siste del av tabell I stemme.

*D. assimilis* har hinneaktig lysegrønn frons og er vanligvis småvokst. *D. dilatata* har tykk mørkegrønn frons og er vanligvis kraftig. Karakterene er imidlertid ustabile, da *D. assimilis* i skygge kan bli mørk grønn, nå og da utvikler den også kjempemønstre som ikke finnes hos *D. dilatata*. Den har imidlertid alltid tynn frons. Begge arter har mer eller mindre mørkebrune skjell med nerve på blad-

skaftet. Nerven er alltid kraftig utviklet hos *D. dilatata*. Hos *D. assimilis* er den spinklere og kan være dårlig utviklet.

Det er nærliggende å tro at det også finnes kvantitative forskjeller mellom de diploide og tetraploide artene. Wieffering, Fikenscher & Hegnauer (1965) fant at de tetraploide artene har større epidermisceller enn de diploide. Metoden de brukte for å påvise dette var en opptelling av antall spalteåpninger og epidermisceller på et 0,12 mm<sup>2</sup> stort område på bladfinnene. For antall spalteåpninger fant de ingen tydelig forskjell. Antall epidermisceller var imidlertid 25,8 – 28,1 pr. 0,12 mm<sup>2</sup> på de tetraploide artene, og 41,6 – 48,6 på de diploide.

#### *Utbredelse*

Alle de europeiske artene i komplekset har sannsynligvis cirkumpolar utbredelse. De finnes alle i Norge. *D. cristata* er utbredt fra Tromøy og Hvaler til Ringsaker, ifølge Lid (1963).

*D. spinulosa* finnes spredt til Nord-Trøndelag. Hybriden mellom disse to artene er kjent fra Oslo, Bærum og Hof i Vestfold.

Lid (1963) skiller ikke *D. assimilis* og *D. dilatata*. Den angitte utbredelsen for *D. dilatata*, hele landet, omfatter begge arter.

Nannfeldt (1966) har vist at *D. dilatata* er sørlig i Sverige og ikke går nord for *limes norrlandicus*, som omrent tilsvarer eikas nordgrense. I Finnland er arten bare kjent som meget sjeldent fra den sørligste delen. Arten er ellers kjent fra Færøyene og Island, den er vanlig i Danmark og på De Britiske Øyer, og den er den dominerende art på det europeiske kontinent. I Norge har Nannfeldt (1966) sett *D. dilatata* fra Oslo-trakten, Vest-Agder og Sogn og Fjordane.

*D. assimilis* er i Sverige utbredt over hele landet og går i Sylene opp til 1 460 m o. h. På De Britiske Øyer er den bare kjent fra fjellstrøkene i Nord-England og Skottland, og på det europeiske kontinent bare fra noen høyliggende lokaliteter i Alpene.

Dette tyder på at *D. dilatata* er en vest- og mellomeuropeisk art som bare finnes i den sørlige og vestlige del av Norge. *D. assimilis* ser derimot ut til å være nordlig. De svenske undersøkelsene tyder på at den er meget vanlig i Norge. Hovedmengden av *D. dilatata* i den avgrensning taxonet har i Lid (1963) er *D. assimilis*. Bare i Sør- og Vest-Norge kan en finne *D. dilatata* sensu Walker, mens *D. assimilis* er utbredt over hele landet. I Sør- og Vest-Norge vil en kunne finne begge artene, muligens også artenes triploide hybrid.

## SUMMARY

The genetic interrelationship of the various European, Macaroneian and American species of the «*Dryopteris spinulosa* complex» is discussed in view of current literature on the subject. The value of some distinguishing characters is discussed, especially for *D. dilatata* and *D. assimilis* which often have been confused. The Norwegian distribution of the latter is not completely known. A probable distribution is postulated based on the present known distribution in Europe, especially in Northwest Europe.

## Litteratur

- CRANE, F. W., 1955. Comparative study of diploid and tetraploid spores of *Dryopteris dilatata* from Britain and Europe. *Watsonia* 3: 168-169.
- LID, J., 1963. *Norsk og svensk flora*. Oslo.
- MANTON, I., 1950. *Problems of cytology and evolution in the Pteridophyta*. Cambridge.
- NANNFELDT, J. A., 1966. *Dryopteris dilatata* och *Dr. assimilis* i Sverige. *Bot. Not.* 199: 136-152.
- WALKER, S., 1955. Cytogenetic studies in the *Dryopteris spinulosa* complex-I. *Watsonia* 3: 193-209.
- 1961. Cytogenetic studies in the *Dryopteris spinulosa* complex-II. *Amer. Journ. Bot.* 48: 607-614.
- WIDÉN, C.-J. & SORSA, V., 1966. A chromatographic and cytological study of the *Dryopteris spinulosa* complex in Finland. *Hereditas* 56: 377-381.
- WIEFFERING, J. H., FIKENSCHER, L. H. & HEGNAUER, R., 1965. Chemotaxonomische Untersuchungen mit *Dryopteris*-Arten. *Pharm. Weekblad* 100: 737-754.

# Spredte bidrag til Rogalands flora

CONTRIBUTION TO THE FLORA OF ROGALAND,  
S.W. NORWAY

Av

LEIF RYVARDEN<sup>1</sup>

De siste år har jeg botanisert endel i Rogaland, særlig i de indre deler, dvs. i herredene Suldal og Hjelmeland i nord, og Lund, Sokndal og Bjerkreim i syd. Undersøkelsene har vært finansiert av Nansenfondet og Vassdragsvesenet, og de to institusjonene takkes hjertelig for sin generøsitet.

.Statsgeolog Ellen Sigmond Kildal har gjort meget detaljrike geologiske undersøkelser i Suldal og omliggende områder, og jeg er henne meget takknemlig for å ha fått lov til å tegne av hennes foreløpige karter. Førstekonservator A. Danielsen ved Botanisk Museum i Bergen har lest gjennom manuskriptet og kommet med verdifulle opplysninger og rettelser, og jeg takker ham for hans velvillighet.

Alle de nedenfor angitte funn er belagt med eksemplarer i Botanisk Museum, Oslo. De angitte opplysninger om utbredelse er basert på samlingene i Botanisk Museum, Oslo, krysslister fra de angeldende områder, det kartotek Flora-atlas har på Botanisk Museum i Oslo, foruten tilgjengelig litteratur.

*Botrychium boreale* Milde. Suldal: Vest siden av Drakeheii ved Stovedalsvann, ca. 1 100 m o. h. Dette er første funn i Rogaland. Tidligere var arten kjent syd til Litlos på Hardangervidda (leg. J. Lid), ca. 90 km nord for Drakeheii.

*Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod. Suldal: Kvilldalstranden ved Suldalsvannet. Arten er åpenbart meget sjeldent i Rogaland. Hofstad nevner den ikke, Dahl (1907 p. 16) angir «Skovlier og ved bakke i de lavere trakter, vistnok sj.». I Oslo-herbariet finnes ingen innsamlinger fra Rogaland. Per M. Jørgensen opplyser at han bare har sett arten på nordsiden av indre Lysefjorden.

*Asplenium septentrionale* × *trichomanes* og *A. septentrionale* × *ruta-muraria*. Suldal: Hovden ved Kvilldal. Disse to hybridene fantes side om side i store mengder sammen med foreldreartene. Sistnevnte hybrid synes tidligere ikke å være kjent fra Rogaland.

<sup>1</sup> Botanisk Museum, Universitetet i Oslo.

*Cystopteris montana* (Lam.) Bernh. Suldal: Smørslagonuten ved Stranddalsvann, ca. 1 050 m o. h. Første funn i Rogaland og ny sydgrense i Norge. Nærmeste kjente lokalitet er Galden ved Osa i Ulvik herred (Hordaland), ca. 130 km nord for Stranddalsvann. Arten er ikke kjent hverken fra Telemark eller Agderfylkene, og lokaliteten ved Stranddalsvann ligger således ganske isolert.

*Polystichum lonchitis* (L.) Roth. Lund: Vestsiden av Rusknuten ved Rudsalsvann ca. 130 m o. h. Tidligere kjent syd til Hemra Storheii i Hjelmeland, ca. 70 km lengre nord. I Rusknuten kunne man forøvrig innenfor et felt på vel 200 m finne alle våre tre *Polystichum*-arter, noe som er relativt sjeldent, ettersom *P. lonchitis* er en alpin plante mens *P. brauni* og *P. lobatum* er mer varmekjære løvskogssarter. Rusknuten utmerker seg forøvrig nettopp ved en blanding av alpine og mer varmekjære arter. Her finnes arter som *Carex atrata*, *Lactuca alpina*, *Saxifraga oppositifolia* og *S. stellaris* sammen med *Origanum vulgare*, *Carex digitata*, *Satureja vulgaris* og *Vicia hirsuta*, for å nevne noen.

*Roegneria borealis* (Turcz) Nevaski. Hjelmeland: Hemra Storheii, ganske rikelig på vestsiden. Tidligere kjent syd til Stranddalsvann i Suldal.

*Carex rupestris* All. Bjerkreim: Tussefjell og Mjåvassknuten ved Ørdsalsvann ca. 150 m o. h. Ny sydgrense for arten, tidligere kjent til Hemra Storheii i Hjelmeland, ca. 70 km lengre nord. Disse nye lokalitetene ligger meget lavt og bare ca. 15 km fra Egersund. Begge voksesteder er nordvendte bergsider, sikkert med lengre snødekket enn det som ellers er vanlig i området. Typisk var at bergstarren her opptrådde sammen med *Sedum rosea*, som i søndre del av Rogaland kommer inn så snart det blir nok skygge og fuktighet. *C. rupestris* har således her en helt annen økologi enn ellers, hvor den ofte særpreges vindblåste og kalkrike lokaliteter. Bergartene ved Ørdsalsvann skal ifølge de geologiske kartene være noritter og anortositter, som vanligvis er meget sure. Det må imidlertid fra Ørdsalsvann og over mot Moi og Sirdalsvann gå et drag med litt bedre bergarter, fordi man i dette strøket stadig støter på svake kalkindikatorer som *Asplenium ruta-muraria*, *Carex digitata*, *Saxifraga oppositifolia* og *Silene acaulis*, for å nevne noen.

*Carex chordorrhiza* Ehrh. Suldal: Fidjane ved Mosvannets østsida, ca. 550 m o. h., meget rikelig, sammen med *Carex livida*. *C. chorrorrhiza* er tidligere i Rogaland bare kjent fra Natlandsstølen i Erfjord, ca. 7 km sydvest for Mosvannet (Danielsen & Fægri 1960 p. 102).

*C. paireae* Schultz. Lund: Sydsiden av Grøneheii ved Moi, ca. 510 m o. h. Første funn i Rogaland. Nærmeste lokalitet synes å være

Høyland ved Vanse på Lista, forøvrig også den eneste lokaliteten i Vest-Agder.

*C. adelostoma* Krecz. Hjelmeland: Rundemannsheii syd for Jøsenfjordens bunn, ny sydgrense for arten. Arten er ganske vanlig i selve Suldalsheiene, men er strengt bundet til skifer og forsvinner raskt når denne begynner å synke under ca. 900 m, slik at den forekommer ikke utover mot fjordmunningene i det indre Ryfylke.

*C. atrata* L. Lund: Vestsiden av Rusdalsknuten, ca. 300 m o. h. Dette er ny sydgrense for arten, tidligere kjent til Øvstebø i Hunneden, dvs. ca. 30 km lenger nord.

*C. atrofusca* Schkuhr. Hjelmeland: Vestsiden av Hemra Storheii, ca. 700 m o. h.; Suldal: Vestsiden av Kvitserkbenken ca. 1 000 m o. h., begge steder sparsomt. Tidligere var arten kjent syd til Stranddalsvann i Suldal, ca. 30 km nord for Kvitserkbenken. Arten er i det hele sjeldent i Rogaland.

*Carex digitata* L. Lund: Grøneheii ved Moi, Rusknuten ved Rusdalsvann; Bjerkreim: Tussefjell og Mjåvassknuten ved Ørsdalsvann; Hjelmeland: Vestsiden av Øksnafjell; Suldal: Hovden ved Kvilldal. Arten er sjeldent i Rogaland og er f. eks. ikke nevnt hverken av Hofstad i hans oversikt over fylkets flora eller av Dahl i hans liste fra Ryfylke. Fig. 1 viser utbredelsen i fylket.

*Carex glacialis* Mack. Suldal: Kvitserkbenken ved Jøsenfjorden, og Nov ved Stovedalsvann. Tidligere kjent til Raufjell ved nordenden av Suldalsvann, ca. 30 km nord for Kvitserkbenken.

*Carex livida* (Wahlenb.) Willd. Suldal: Fidjane på østsiden av Mosvannet ca. 600 m o. h., meget rikelig sammen med *C. chondorrhiza*. Dette er annet funn i Rogaland, tidligere bare kjent fra Njåfjell i Time (Bryhns innsamling). Nærmeste lokaliteter er Sandvad nær Hedlo på Hardangervidda (leg. J. Lid) og Dale i Bygland i Vest-Agder (leg. A. Røskeland).

*Juncus castaneus* Sm. Suldal: Kaldavadet ved Grasdalsheii, i stien til Stranddalshytta. Fra Rogaland bare kjent fra Raudfjellet ved Suldalsvannet og fra Kvandalen mot grensen til Røldal.

*Betula nana* L. Lund: Grøneheii ved Moi, ca. 550 m o. h. Artens sydgrense i Norge er et lite tjern mellom Åsen og Eikeland i Vennesla herred (Vest-Agder), ca.  $58^{\circ} 23' N$  og  $7^{\circ} 50' \text{Ø}$  (Danielsen 1957 p. 86). Dvergbjørken har en meget ujevn utbredelse i Rogaland. Den mangler totalt på høyfjellet i Suldalsheiene, noe som ble bemerket allerede av Ove Dahl. Sommeren 1969 gikk jeg i dette området og så bevisst etter arten i ti dager, men uten hell. Fig. 1 viser utbredelsen i Rogaland.

Knaben (1952 p. 98) har diskutert forekomsten av *Betula nana* i Sogn og nevner at den er vanlig i innlandet, mer sjeldent mot kyst-



Fig. 1. *Carex digitata* (prikker), *Betula nana* (firkanter) og *Tussilago farfara* (trekanter) i Rogaland.

*Carex digitata* (dots), *Betula nana* (squares) and *Tussilago farfara* (triangles) in Rogaland, SW Norway.

ten. Det omvendte synes å være tilfelle i Rogaland. Arten synes ikke å tåle langvarig snødekke, og dette kan delvis forklare at den mangler i Suldalsheiene, hvor snømengdene kan være formidable. Ikke desto mindre er det også i disse trakter alle overganger fra de helt vindblåste steder hvor snøen smelter fort og til de steder hvor snøen ligger langt utover sommeren, slik at lokaliteter med hensyn til passende snømengde ikke synes å mangle totalt. Knaben konkluderer med at utbredelsen i Sogn synes å være avhengig av temperatur og vind, idet arten på sine utposter synes å foretrekke litt varmere og mer beskyttede lokaliteter. Dette kan også være tilfelle i Rogaland, hvor arten ikke forekommer på det rene høyfjell, dvs. i den mellom- og høyalpine sone, mens den synes å trives best fra skoggrensen og nedover, da alltid på lysåpne plasser, dvs. på myrer, langs elveører og lignende steder.

*Minuartia biflora* (L.) Sch. et Th. Hjelmeland: Store Blåfjell. Arten er sjeldent i Suldalsheiene, og man finner vanligvis bare små og spredte enkelteksemplarer som tyder på at arten befinner seg på sin eksistensgrense.

*Stellaria calycantha* (Led.) Bong. Hjelmeland: Vestsiden av Hemra Storheii. Tidligere i Rogaland bare kjent fra et par lokaliteter, lengst nord i Suldal herred. Sydgrensen synes å være Valle i Setesdalen (leg. Fridtz).

*Silene acaulis* (L.) Jacq. Lund: Vestsiden av Rusknuten, ca. 200 m o. h. Ny sydgrense, tidligere kjent til Ørsdalsvannet i Bjerkreim, hvor den forekommer flere steder, så som Tussefjell, Målandsnuten og Skårafjell (se Lid 1952 p. 102).

*Saxifraga paniculata* Mill. (*S. aizoon* Jacq.). Siden sist utbredelsen ble angitt (Ryvarden 1966) er det tilkommet endel nye lokaliteter, alle i Suldal: Botnavannet, ved utløpet, mellom Kvilldal og Vestre Kaldafjellet (dette er en foreløpig nordgrense), Kvitserkbenken ved Førrejuvet, Napungen og Drakeheii ved Stovedalsvannet. Mens man på Brendeknutene, Skarveheii og Grånipba syd for Jøsenfjorden kan finne tusenvis av eksemplarer oppover fjellsidene, noe som også er tilfelle omkring Stranddalsvannet og Svinestølsvannet ca. 30 km lengre nord, så ble det bare funnet 3–5 enkle tuer på Napungen, Drakeheii og Kvitserkbenken, som ligger midt mellom de nevnte områder. Jeg har ingen rimelig forklaring på artens varierende forekomst innen dette ellers plantogeografisk homogene område.

*Saxifraga oppositifolia* L. Vest-Agder, Flekkefjord: Dippledalsknutens vestside ca. 150 m o. h., meget sparsomt. Rogaland, Lund: Grøneheii ved Moi, Rudsalsknuten, Drangsdalen flere steder; Bjerkreim: Tussefjell, Daurmålsnuten og Holmen gård ved Bjerkreimselven. Arten synes bare å være svakt kalkrevende i Syd-Rogaland. I Suldalsheiene forekommer den overalt på skiferen.

*Saxifraga aizoides* L. Bjerkreim: Tussefjell ved Ørsdalsvann, samt Holmen gård ved Bjerkreimselven. Langt mer sparsomt utviklet enn *S. oppositifolia* på de samme lokaliteter.

*Potentilla recta* L. Suldal: Meget rikelig i veiskråning litt vest for Suldalsporten. Antakelig innkommet ved innsåing av skråningen.

*Origanum vulgare* L. Lund: Rudsalsknutens vestside, Tronvik på vestsiden av Lundevannet (leg. Johan Sirnes). I Rogaland var arten tidligere bare kjent fra Sauda, Sand og Suldal i det indre Ryfylke. Særlig i Suldal er arten meget vanlig i liene langs Suldaalslågen fra utløpet og opp til osen.

*Tussilago farfara* L. Suldal: Stranddalsvannets nordside i bekkesig, ca. 1 050 m o. h. Arten er ikke vanlig i Rogaland, og fig. 1 viser utbredelsen i fylket.

*Petasites frigidus* (L.) Fr. Suldal: Grønafjell sydøst for Krossvann, ca. 1 200 m o. h. Ny for Rogaland og ny sydgrense. Tidligere kjent til Meien i Bykle, ca. 25 km nord for Grønafjell.

*Arctium vulgare* (Hill.) Evans. Suldal: Kvilldalstranden, meget flott utviklet i fuktig sig i tett skog av *Alnus incana*. Ny for Rogaland. Nærmeste lokaliteter synes å være Olsbu i Froland (Aust-Agder) og Tokagjelet i Røldal (ca. 35 km nord for Kvilldal).

*Lactuca alpina* (L.) A. Gray. Lund: Rusdalsknuten, ca. 300 m o.h. Arten er meget sjelden i Rogaland med unntak av indre Suldal omkring Suldalsvannet (jfr. Fries 1949 p. 24). I den sørnre delen av fylket er arten tidligere bare kjent fra Bjønnbåsen i Høle (Sandnes herred) (pers. medd. P. M. Jørgensen). Sydgrensen for arten i Norge er Lundevoll, Kvås herred i Vest-Agder (Lid 1955 p. 41).

### SUMMARY

The author reports some more interesting floristic data concerning vascular plants from Rogaland, a county in south-western part of Norway. The following plants were new to Rogaland: *Botrychium boreale*, *Cystopteris montana*, *Carex pairaei*, *Petasites frigidus*, and *Arctium vulgare*. New southern limit is given for the following alpine plants: *Botrychium boreale*, *Cystopteris montana*, *Polystichum lonchitis*, *Carex rupestrис*, *C. adelostoma*, *C. atrata*, *C. atrofusca*, *C. glacialis*, *Juncus castaneus*, *Minuartia biflora*, *Silene acaulis* and *Petasites frigidus*.

### Litteratur

- DAHL, O., 1906–1907. Botaniske Undersøkelser i Indre Ryfylke. I, II. *Chr. Vidensk. Selsk. Forhand.* 1906, Nr. 3. & 1907, Nr. 4.
- DANIELSEN, A., 1957. Planteliv. *Torridal Sorenskriveri:* 49-94.
- DANIELSEN A. & FÆGRI K., 1960. Erfjord, herredet botanikerne glemte. *Blyttia* 18: 99-107.
- FRIES, M., 1949. Den nordiska utbredningen av *Lactuca alpina*, *Aconitum septentrionale*, *Ranunculus platanifolius* och *Polygonatum verticillatum*. *Acta Phytogeogr. Suecica* 24.
- HOFFSTAD O. A., 1892. Stavanger amts flora. *Stavanger Mus. Årsberetning*. 1891. 23-56.  
— 1895. Nogle nye voksesteder for fanerogamer og karkryptogamer i Stavanger amt. *Ibid.* 1894: 45-51
- LID J., 1952. Nye plantefunn 1950–1951. *Blyttia* 10: 95-105.  
— 1955. Nye plantefunn 1952–1954. *Ibid.* 13: 33-49.
- RYVARDEN L., 1966. *Saxifraga paniculata* Miller (syn. *S. aizoon* Jacq.) i Ryfylke. *Blyttia* 24: 322-330.

## Småstykker

*Utbredelse, variasjon og økologi for Impatiens glandulifera*

Fra professor D. H. Valentine, Department of Botany, The University, Manchester har jeg mottatt følgende anmodning:

I am making a study of variation in the species *Impatiens glandulifera* Royle (= *I. roylei* Walp.), which has been introduced into Europe from India and is widely naturalised.

I am particularly interested — a) in its geographical distribution, b) in the variation in flower colour, which may range from dark red or purple to almost white, c) in its habitat, which is often, though not always, on the banks of rivers and streams, and in rather wet soil.

I should be most grateful if you could give me any references to the literature on this plant. I should also be glad if you could give me any information about it which you or your colleagues may happen to have. It would be helpful to receive, later in the season, seeds from some of the populations in your area, particularly from populations in which the colour of the flowers is uniform. —

Jeg ville være takknemmelig om norske botanikere ville sende meg opplysninger som angitt ovenfor, så skal jeg eventuelt sørge for å få dem sendt samlet til professor Valentine.

Botanisk museum, Bergen

*Knut Fægri*

*Mykologkongress i England 1971*

Den første internasjonale mykologkongress vil bli holdt ved University of Exeter, Devon, i tiden 7. – 16. september 1971. Som president for kongressen fungerer professor C. T. Ingold. De forbere-dende arbeider utføres av en eksekutivkomité bestående av Dr. C. G. Ainsworth, Professor J. Webster og Dr. J. G. Manners, supplert med representanter fra forskjellige engelske botaniske institusjoner og foreninger. I tillegg til dem kommer så en rekke korresponde-rende medlemmer, valgt av nasjonale, mykologiske foreninger eller spesielt inviterte fra land utenfor Storbritannia.

I «First Circular» blir det opplyst at alle som er interessert i mykologi kan delta mot en avgift på £ 10.0.0 som dekker alle kongressaktiviteter og publikasjoner. Studenter og personer som føl-ger kongressdeltagerne, slipper med £ 3.0.0. Foredrag kan hol-des på hvilket som helst sprog, men der vil ikke bli gitt noen simul-tanoversettelse. Trykte programmer og korrespondanse vil foregå på engelsk.

I den tiden kongressen varer, vil 7 symposier gå samtidig, grup-pert etter følgende skjema:

- I. Struktur og morfogenese.
- II. Cytologi og genetikk.
- III. Taksonomi.
- IV. Fysiologi og biokjemi.
- V. Industriell og anvendt mykologi.
- VI. Økologi.
- VII. Symbiose og patogenitet.

Det vil bli holdt spesielle møter vedrørende organisasjon innen mykologi, og møter vedrørende spesielle emner kan foreslås.

Det er ikke planlagt noen ekskursjoner under kongressen. I uken like etter kongressen inviterer imidlertid British Mycological Society til høstekskursjon i Northumberland. British Lichen Society invite-rer til et møte i Vest-England uken før kongressen. Hvis det melder seg et tilstrekkelig antall deltagere, planlegges også en ekskursjon etter kongressen for mykologer interessert i mikromyceter i området omkring Southampton. Etter kongressen vil det også bli arrangert turistekskursjoner.

Det er muligheter for overnatting ved Exeter University Halls of Residence til en pris som ikke skal overstige £ 3. 0. 0. pr. dag. Dette omfatter da overnatting, frokost og aftens. Det er også muligheter for overnatting på hoteller i byen.

I forbindelse med kongressen vil det bli dannet en Internasjonal Association for Mycology (evt. en International Federation of Mycological Societies) som da skal arrangere neste kongress.

Interesserte vil få tilsendt preliminære innmeldingsskjemaer ved henvendelse til Norsk Soppforening v/herr Peter Wassum, Langrudsvingen 14, Oslo 11, eller til undertegnede, adresse Statens plantervern, Botanisk avdeling, 1432 Vollebekk.

*Halvor B. Gjærum*

## Bokmeldinger

T. Robinson: *The biochemistry of alkaloids.* Vol. 3 i Molecular biology, biochemistry and biophysics Springer Verlag, Berlin 1968, 149 s. Pris, US dollar 9,75 innbundet.

Alkaloidene er en stor gruppe kjemiske forbindelser man hovedsakelig finner i høyere planter, men som også er kjent fra visse dyr og grupper av lavere planter. En rekke alkaloider har sterkt fysiologisk virkning, og alkaloidholdige planter ble av den grunn meget tidlig anvendt, dels for stimulerende og dels for medisinske formål. Av mer kjente alkaloider i denne forbindelse kan nevnes belladonna, coffeein, kokain, meskalin, morfin og nikotin. Som så mange andre kjemiske stoffer, har også alkaloidene vært forsøkt benyttet som hjelpemiddel i klassifikasjonen. Robinson hevder at uten å kjenne stoffenes metabolisme, vil en slik klassifikasjon være av nokså spekulativ karakter. Et typisk resonnement i så henseende er at når et og samme alkaloid finnes i to på forhånd antatt beslektede grupper, så taes forekomsten av nevnte alkaloid som et ytterligere bevis på slektsskap. Hvis samme alkaloid derimot finnes i to på forhånd antatt ikke-beslektede grupper, så snakker man om konvergent utvikling.

Robinson hevder at en forekomst av to forskjellige alkaloider i to ellers nærliggende plantegrupper ikke nødvendigvis svekker antagelsen om nært slektsskap, fordi en enkel genmutasjon kan gi opphav til en metabolisme hvor byggestenene settes sammen på en ny måte og derved gitt et nytt alkaloid. Et grundig kjennskap til alkaloidenes metabolisme er således nødvendig før de fruktbart kan anvendes i taksonomien.

Robinson er kjemiker, og hans bok omhandler bare metabolismens kjemiske side. Det er ingen botaniske konklusjoner, de må leseren selv trekke etter beste evne. For en ren botaniker vil således boken ha begrenset verdi. Den vil imidlertid være uvurderlig for en taksonom som ønsker å anvende alkaloidenes forekomst og struktur som systematisk hjelpemiddel.

L. Ryvarden

D. M. Henderson, P. D. Orton og R. Watling: *British Fungus Flora, Agarics and Boleti: Introduction.* Royal Botanic Garden, Edinburgh. Her Majesty's Stationery Office. 1969. 58 s. Pris 12 sh.

Heftet danner opptakten til en moderne flora over Englands rør- og skivesopper (Agaricales). Man skal tilbake til Reas «British Basidiomycetae» fra 1922 for å finne en samlet flora over denne soppguppen i England, men da utforskingen både på arts- og slektsnivå er langt fremskredet siden den tid, har britene såvel som mykologer i det øvrige Europa, hovedsakelig anvendt sentral-europeiske floraer i de siste årtier. Med et solid utgangspunkt i to tidligere sjekk-lister, den siste fra 1960 (New Check List of Agarics and Boleti av Dennis, Orton og Hora) står britene imidlertid usedvanlig godt rustet for oppgaven.

Floraen vil bli utgitt i flere deler, hver del omfattende en eller flere familier. Ialt vil den komme til å behandle ca. 2000 arter fordelt på 20 familier og 111 slekter. Da systematikk og nomenklatur i det vesentlige følger Singers system fra 1951 og sjekk-listen, vil hjemlige lesere her finne godt samsvar med nyere norsk litteratur. Introduksjonsheftet som nå foreligger, gir først noen praktiske råd for innsamling og undersøkelser, samt oppskrifter på mikro og makrokjemiske reagenser. Dernest følger nøkler til familier og slekter, og et illustrert vokabular. Til fargekartet, som ligger i en lomme i permen, er det laget en utførlig tekst hvor fargene sammenholdes med de mest kjente fargestandarder, bl. a. Ridgway.

Nøklene er den vesentligste bestanddelen av heftet. Til familiene gis både en kunstig nøkkel og en nøkkel oppbygget etter taxonomisk-teoretisk sentrale karakterer. Den siste tar utgangspunkt i den anatomiske oppbygning av hatt og skivetrama. Til slektene gis foreløpig bare en kunstig nøkkel, men denne vil senere bli supplert med slektsnøkler under de enkelte familier. Forfatterene har tydeligvis hatt den gode intensjon å konstruere de kunstige nøklene på grunnlag av ytre karakterer. Mikroskopiske karakterer er ofte gitt som supplement, men bryter iblant igjennom som nøkkel-karakterer. Når det selv i den kunstige familienøklen, som gis å bygge på «friesiske» karakterer, også benyttes mikroskopiske nøkkel-karakterer, er det et tydelig vitnesbyrd om at resultater og metoder fra den klassiske mykologi er uugjenkallelig distansert. Uten gjennomprøving er det vanskelig å avgjøre hvor gode nøklene er, men både med hensyn til oppsett, valg av karakterer og disses gjensidige uteslutning, virker de klare.

Det fremgår implisitt av introduksjonen at floraen ikke vil komme til å inneholde illustrasjoner i særlig grad, men derimot fyldige hen-

visninger til illustrasjoner i andre verker. I så måte vil den tilsvare den viktigste floraen vi har på området i dag (Moser, Kühner & Romagnesi). Å dømme etter introduksjonsheftet, som virker gjennomtenkt og nøkternt, er det all grunn til å tro at floraen vil bli et meget verdifullt hjelpemiddel både for amatører og forskere, i Norge så vel som i Europa forøvrig.

*Gro Gulden*

W. Bavendamm: *Der Hausschwamm und andere Bauholzpilze*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 1969. 69 s., 33 ill. DM 14,80.

Boken gjør på en klar og instruktiv måte rede for våre farligste skadesopper i hus og trevirke. Den gir i første rekke oppskrift på hvordan man identifiserer soppene, men også på hvordan man forebygger soppangrep og hvordan skadene kan utbedres når soppene har fått fotfeste. Ti storsopper, blant dem ekte hussopp (*Merulius lacrymans*), kjellersopp (*Coniophora cerebella*), husporesopp (*Poria vaillantii*), svillesopp (*Lentinus lepideus*), huspluggsopp (*Paxillus panuoides*) og honningsopp (*Armillaria mellea*), behandles meget grundig i tekst og fotografier. Det gis videre en kortfattet oversikt over mikrosopper som bevirker forskjellige former for misfarging og bløtråte av ved. Av perifer betydning i Norge og temmelig overraskende i forhold til bokens tittel, er omtalen på de siste sidene av misteltein, *Loranthus* og slyngende kaprifoliumarter som vedødelegere.

Utvilsomt vil enhver hus- eller hytte-eier, eller potensielle sådanne, og forøvrig arkitekter, byggmestere o.l., kunne ha meget nytte av denne hendige boken.

*Gro Gulden*

Gro Gulden: *Musseronflora*. Universitetsforlaget, 1969. 96 s., 4 fargepl. 19 fig. i teksten. Pris innb. kr. 37,50.

Denne boken utkommer i en serie av bestemmelsesbøker over kryptogamer som tegner til å bli meget verdifull, og som der ikke finnes noen parallel til i de øvrige nordiske land. Flere andre bøker i serien er under forberedelse.

Musseronfloraen omfatter alle de grupper som tradisjonelt har vært ført til slekten *Tricholoma*. Ved siden av de ekte musseroner (slekten *Tricholoma* (Fr.ex Fr.) Kumm. s.str.) er slektene *Calocybe*, *Dermoloma*, *Lepista*, *Melanoleuca* og *Tricholomopsis* medtatt i sin helhet i den utstrekning artene er blitt klarlagt i Norge. Skiller man

ut de *Collybia*-lignende *Lyophyllum*-artene i en egen slekt, *Tephrocybe*, er også slekten *Lyophyllum* tatt med så langt den hittil er utredet i Norge. Et par arter av slekten *Leucopaxillus* inngår også (de resterende vil da rimeligvis måtte tas med i en eventuell kommende behandling av norske traktsopper!). I alt er nærmere behandlet 65 arter (derav et par som hittil ikke er funnet i Norge), mens noen få arter som ikke er spesielt behandlet i teksten, har fått plass i nøklene.

Foruten et forord har boken en generell del med definisjoner, angivelse av hvilket system som er blitt fulgt, en kortfattet slektsoversikt, terminologi, en oversikt over de systematisk viktige morfolologiske og anatomiske karakterer, sesongforhold og matverdi, økologi og utbredelse og rettledning for innsamling og bestemmelse.

Nøklene har fått 11 sider. I alt vesentlig ser de fornuftige ut, men det er alltid vanskelig å bedømme nøkler før man har fått anledning til å prøve dem i praksis en sesong eller to. På side 23 står *Lepista luscina* oppført i nøkkelen under «Ikke knippevoksende», mens det i teksten s. 28 står at den «Vokser enkeltvis eller i løse knipper».

Beskrivelsene av de enkelte artene er forholdsvis fyldige og opptar størstedelen av boken. Mikroskopiske karakterer, som er meget viktige for den gruppen som behandles, har fått en god plass, i motsetning til hva som ellers har vært vanlig i bøker av semipopulær type. Utbredelse og økologi er litt vekslende, men stort sett dekkende. Matverdien av de forskjellige arter er angitt ved tegn. Den mest inngående behandlingen finner vi i *Tricholoma* s. str. som har vært gjenstand for spesiell og fullstendig bearbeidelse ved forfatteren. Flere arter har ikke tidligere vært angitt for Norge, eller har vært ufullstendig kjent. Men alle de artene som er blitt tatt med fra de andre slektene, er også meget fyldig beskrevet.

Tekstillustrasjonene i svart-hvitt er tegnet av Anne Tone Torshaug. De virker gjennomgående gode og karakteriserende. Farvereproduksjonene på de 4 plansjene er av vekslende kvalitet. Her kan det være på sin plass å nevne at omslagsbildet er blitt noe misvisende i farven, foten på de avbildede eksemplarene skulle ha vært mer blåfiolett.

Til slutt i boken er tatt med en kort litteraturliste, register for norske og vitenskapelige navn og en ordliste for forklaring av de vitenskapelige navnene som finnes i boken.

En lang rekke nye norske navn er innført for arter som tidligere ikke hadde slike. En del forandringer av norske navn er også gjennomført i og med at de enkelte slekter har fått egne norske navn, slik som ridderhatt for *Lepista* og fagerhatt for *Calocybe*. Enkelte soppveteraner vil kanskje beklage dette i første omgang, men i det

lange løp vil det sikkert by på fordeler når det gjelder å holde styr på systematikken.

Et par småting: Hyfe er på s. 12 definert som en langstrakt, trådformet celle. For den gruppe som behandles burde det være mer korrekt å si at det er en celle-kjede, da hyfene deles på tvers av cellevegger. Om karminofile basidier (i moderne litteratur ofte kalt siderofile, da det synes å være jernet som er utslagsgivende) heter det på s. 16 at de finnes bare hos *Calocybe*, *Lyophyllum* og *Asterophora*. Slike basidier er også angitt å skulle forekomme innenfor Rhodophyllaceae, men uten å ha fått noen systematisk betydning der. Av bibliografisk betydning kan det være at det tilsendte eksemplar ikke er forsynt med trykkeår.

Med sitt pene utstyr og sin saklig sett gode behandling av denne soppgruppen fortjener boken en vid utbredelse blant soppinteresserte av forskjellige kategorier.

Sigmund Sivertsen



## Nye U-bøker

### KAN RØYKEVANER ENDRES?

Redigert av  
Sosialdepartementet

U-bok nr. 95  
150 sider, kr. 15.—

### PENSJONSALDEREN -

meningsfylt eller meningsløs?

Redigert av  
Sosialdepartementet

U-bok nr. 104  
132 sider, kr. 15.—

Willy Dahl

### STIL OG STRUKTUR - 2. utg.

Utvikling i norsk prosa  
gjennom 150 år

U-bok nr. 33  
207 sider, kr. 15.—

Åse Hiorth Lervik

### IBSENS VERSKUNST I BRAND

U-bok nr. 102  
223 sider, kr. 15.—

Edgeir Benum

### MAKTSENTRA OG OPPOSISJON

Spaniasaken i Norge  
1964 og 1947

U-bok nr. 105  
152 sider, kr. 12.—

Kenneth Chapman

### HOVEDLINJER I TARJEI VESAAS' DIKTNING

Å sanse det slik det er

U-bok nr. 106  
220 sider, kr. 15.—

Karin Holter

### MEURSALT-EN FREMMED?

En studie i  
Albert Camus' *L'Etranger*

U-bok nr. 103  
148 sider, kr. 12.—



UNIVERSITETSFORLAGET

## Innhold

Ove Arbo Høeg: Psilosyftene i lys av 1960-årenes forskningsresultater	67
Dagfinn Moe: En oversikt over karplante-floraen i Røst herred. ( <i>The vascular plants of Røst, northern Norway</i> ) .....	100
Arnfinn Skogen: Plantogeografiske undersøkelser på Frøya, Sør-Trøndelag. III. Alpine og nordlige innslag i floraen. ( <i>Phytogeographical investigations at Frøya, Central Norway. III. Alpine and northern elements in the flora</i> ) .....	108
Eva Mæhre Lauritzen: Dryopteris spinulosa-komplekset. ( <i>The Dryopteris spinulosa complex</i> ) .....	125
Leif Ryvarden: Spredte bidrag til Rogalands flora. ( <i>Contribution to the flora of Rogaland, SW Norway</i> ) .....	132
Småstykker:	
Utbredelse, variasjon og økologi for Impatiens glandulifera ..	138
Mykologkongress i England 1971 .....	139
Bokmeldinger .....	141

SE ANMELDELSE I DETTE HEFTET AV BLYTTIA

*Gro Gulden*

## MUSSERONFLORA

*Definisjon av musseroner - Systematikk - Terminologi - Morfologi og anatomi - Sesong og matverdi - Økologi og utbredelse - Innsamling og bestemmelse - Bestemmelsesnøkkel*

96 sider, illustrert, fargeplansjer, innbundet

Kr. 37,50

UNIVERSITETSFORLAGET