

Bengt Lidforss.

Von

OTTO ROSENBERG.

Am 23. September 1913 ist BENGT LIDFORSS, Professor an der Universität Lund, gestorben. Er hatte während der letzten Monate an einer schweren Brustkrankheit gelitten, die jedoch nicht im geringsten seine geistige Tätigkeit beeinträchtigte. Noch am selben Tage hatte er im botanischen Institut die Arbeiten der Studierenden geleitet, und am Abend starb er still und ruhig — ein Mann von hervorragender Begabung, von welchem die botanische Wissenschaft, seinen ideenreichen Werken nach zu urteilen, noch bedeutende Förderung hätte erwarten dürfen; zugleich ein Mann mit vielseitigen, literarischen und sozialen Interessen, eine fesselnde, interessante Persönlichkeit, die einen starken Einfluß auf seine Umgebung, Schüler und Freunde, ausgeübt hat. Einem solchen Manne in einem kurzen Nachrufe gerecht zu werden, ist eine schwierige Aufgabe; die folgenden Zeilen wollen denn auch weiter nichts, als in flüchtigen Zügen die hervorragendsten Seiten von LIDFORSS' wissenschaftlicher Tätigkeit andeuten.

BENGT LIDFORSS wurde am 15. September 1868 in Lund geboren als Sohn des hervorragenden Philologen V. E. LIDFORSS, Professor an der Universität Lund. Im Juni 1885 machte er das Abiturientenexamen; im September desselben Jahres wurde er an der Universität Lund immatrikuliert. Das Kandidatexamen absolvierte er im Jahre 1888, das Lizentiatexamen 1892. Er disputierte für den Doktorgrad am 15. März 1893 und wurde im selben Jahre promoviert. 1897 habilitierte er sich als Privatdozent für Botanik in Lund. Als Assistent am pflanzenphysiologischen Institut leitete er die anatomischen und physiologischen Arbeiten der Doktoranden in Lund, bis er im Januar 1910 zum Professor für Botanik an der Universität Uppsala ernannt wurde. Hier hatte er indessen nur 1 $\frac{1}{2}$ Jahre gewirkt, als er im Mai 1911 als Nachfolger BENGT JÖNSSONS an die Universität seiner Vaterstadt Lund berufen wurde.

BENGT LIDFORSS' Studienjahre fielen in eine Zeit, wo F. W. C. ARESCHOUG Vorstand des botanischen Instituts in Lund

war. ARESCHOUGS Persönlichkeit hat sicherlich bestimmenden Einfluß auf LIDFORSS' botanische Entwicklung gehabt. Nicht so jedoch, daß er sich den pflanzenanatomischen Studien, die damals in Lund mit Vorliebe getrieben wurden, in besonders hohem Grade widmete. Aber die Anregungen, die ARESCHOUG in so eminentem Grade seinen begabteren Schülern zu geben verstand, lassen sich klar in der Forschungsart LIDFORSS' verspüren. LIDFORSS selbst hat in einem Nekrolog über ARESCHOUG hervorgehoben, daß dieser stets seinen Schülern nachdrücklich einschärfte, wie wichtig gründliche chemische und physikalische Kenntnisse für eine moderne pflanzenphysiologische Forschung sind.

Während des Sommersemesters 1892 hat er in Tübingen unter der Leitung von Dr. ALBRECHT ZIMMERMANN die moderne Mikrotechnik näher studiert und dabei seine schon 1890 begonnenen Studien über die sog. Elaiosphären im Mesophyll der Blätter ausgearbeitet. Diese in schwedischer Sprache geschriebene Abhandlung wurde zugleich seine Doktorarbeit. Er gibt hier eine eingehende Charakteristik der von ihm als Elaiosphären bezeichneten eigentümlichen Ölkörper der Blattzellen zahlreicher Pflanzen. Die Elaiosphären unterscheiden sich bestimmt von den sog. Elaioplasten (Ölkörper mit plasmatischer Unterlage) und sind in physiologischer Hinsicht als Exkret zu charakterisieren. Schon diese Arbeit zeichnet sich durch die klare Disposition und kritische Behandlung des aufgestellten Problems aus, die für die Arbeiten LIDFORSS' so kennzeichnend sind. In einigen späteren Abhandlungen hat er einige speziell zytologische Probleme behandelt, so 1897 die um diese Zeit viel diskutierte Frage nach der Chromatophilie der Sexualkerne. Seine wichtigste zytologische Arbeit ist ohne Zweifel diejenige über kinoplasmatische Verbindungsfäden zwischen Zellkern und Chromatophoren. LIDFORSS hat für diese Untersuchung eine besondere Methode ausgearbeitet, wodurch es ihm gelungen ist, faserige Strukturen im Zytoplasma festzustellen, welche direkte Fortsätze der Kernmembran darstellen und andererseits gegen die Chloroplasten hin ausstrahlen. Bei Anwendung der gewöhnlichen in der Mikrotomtechnik benutzten Methoden bleiben die genannten Fäden nur sehr schlecht, wenn überhaupt erhalten. Daß es LIDFORSS gelungen ist, diese für das Verständnis der Beziehungen zwischen Kern und Zytoplasma bzw. Chromatophoren sicher sehr wichtige Entdeckung zu machen, beruht wohl in nicht geringem Grade darauf, daß er zu den nicht gerade zahlreichen Zytologen gehörte, die nicht ausschließlich mit dem Mikrotom arbeiteten.

Während der Jahre 1893—1896 hat LIDFORSS die botanischen Institute in Berlin, Leipzig und Jena besucht, um dort pflanzenphysiologische Studien zu machen. Der Aufenthalt an den deutschen Instituten ist sicher von ungemeiner Bedeutung für seine wissenschaftliche Entwicklung gewesen. In Leipzig unter PFEFFER, in Jena unter STAHL hat er die pflanzenphysiologischen Methoden gründlich studiert und vielerlei Anregungen von diesen Forschern empfangen, die er weiter selbständig, nach seiner Eigenart, ausgebaut hat. So zum Beispiel in seinen wichtigen Untersuchungen über die Reizbewegungen der Pollenschläuche und Spermatozoiden. Seine Methoden zur Ausschaltung der hier so reichlich vorhandenen Fehlerquellen sind sehr sinnreich ausgedacht, und die Diskussion und Behandlung des Problems ist stets klar und distinkt. Schon früher hat MOLISCH und nach ihm MIYOSHI das Vorhandensein einer chemotropischen, und zwar saccharo-chemotropischen Reizbarkeit bei den Pollenschläuchen festgestellt, außerdem auch einen negativen Aërotropismus. LIDFORSS suchte nun die Mechanik dieser Reizbewegung näher zu beleuchten, er konnte durch zahlreiche Experimente nachweisen, daß auch eine große Anzahl proteinartiger Stoffe einen Reiz auf die Pollenschläuche ausübt, und daß eine chemotropische Reizbarkeit gegenüber diesen Stoffen eine den Pollenschläuchen der Angiospermen allgemein zukommende Eigenschaft darstellt. Da aber diese Stoffe gerade zu den besten Nährstoffen der Pflanze gehören, so geben diese Untersuchungen eine schöne Bestätigung der Annahme STRASBURGERS, nach welcher der Pollenschlauch auf seinem Wege nach der Mikropyle durch Trophotropismus geleitet wird.

Ein besonderes Interesse hat LIDFORSS der Pollenbiologie und verwandten Fragen gewidmet, so vor allem in den 1896 und 1899 in den Jahrbüchern für wissenschaftliche Botanik erschienenen Arbeiten. Auf Grund sehr genau ausgeführter Experimente konnte er nachweisen, daß die besonders von KERNER vertretene Ansicht von der unbedingt schädlichen Einwirkung des Wassers auf den Pollen keineswegs allgemeine Gültigkeit hat; in chemisch reinem Wasser, also auch im Regenwasser keimen die Pollenkörner zahlreicher Pflanzen ebensogut wie in Zuckerlösungen; es sind eben die im Leitungswasser vorhandenen Mineralsalze, die das Absterben der Pollenzellen bewirken. Ökologisch interessant ist die Beobachtung, daß gegen Benetzung resistente Pollenzellen vorwiegend bei solchen Pflanzen zu finden sind, die offen exponierte, gegen Niederschläge ungeschützte Sexualorgane besitzen. Ausnahmen von dieser Regel kommen zwar auch vor — exponierte

Sexualorgane und regenempfindliche Pollenzellen —, aber hier werden die Nachteile der mangelnden Pollenresistenz durch besondere Verhältnisse kompensiert, z. B. durch eine Vermehrung des Pollens, der auf viele, zu verschiedenen Zeiten aufgehende Blüten verteilt wird. Durch die Untersuchungen von NÄGELI, ELFVING und vor allem MOLISCH wissen wir, daß das Vorkommen von Stärke im Pollen keineswegs eine seltene Erscheinung ist. Sehr interessant ist nun LIDFORSS' Beobachtung, daß von etwa 140 untersuchten, in Skandinavien einheimischen Windblütlern alle einen sehr stärkereichen Pollen führen. LIDFORSS sieht hierin eine ökonomische Anpassung; die Anemophilen produzieren eine übermäßig große Anzahl Pollenkörner im Verhältnis zu ihren assimilierenden Blattflächen, und eine Materialersparung ist daher notwendig, die dadurch realisiert wird, daß die Stärke in den Pollenzellen vorläufig nicht in Öl übergeführt wird, bei welchem Prozeß ja Energie gebunden wird.

Von ganz spezieller Bedeutung für LIDFORSS sind jedoch die Anregungen, die er von seinem Lehrer in Jena, ERNST STAHL, erhalten hat. Einige seiner wichtigsten Arbeiten bewegen sich auch in derselben physiologisch-biologischen Richtung, wie sie für den genannten hervorragenden Forscher so charakteristisch ist. Sprach er doch immer mit besonderer Vorliebe von den in Jena zugebrachten Jahren. Hier hat er seine wichtigen Untersuchungen über die wintergrüne Flora begonnen, auf welche Frage er während der folgenden Jahre immer wieder zurückkommt. Diese Untersuchungen, die erst 1907 unter dem Titel „Die wintergrüne Flora, eine biologische Untersuchung“ zu einem gewissen Abschluß kamen, bilden wohl die wichtigste Forschungsarbeit von LIDFORSS. Die Disposition dieser Arbeit ist geradezu musterhaft, die Problemstellung ist kurz und bestimmt, und die vorliegenden Fragen werden in einer einfachen und überaus klaren Weise behandelt. Ausgangspunkt seiner Betrachtungen sind u. a. die Beobachtungen, die KJELLMANN in den arktischen Gegenden gemacht hat, daß die dort lebenden Pflanzen mit äußeren Schutzmitteln gegen Kälte in sehr geringem Grade ausgerüstet sind, weshalb der hauptsächlich Kälteschutz wahrscheinlich im Plasma selbst zu suchen sei.

Indessen ist es LIDFORSS aufgefallen, daß die Blätter zahlreicher wintergrüner Pflanzen unseres Klimas während des Winters in einem anscheinend lebenskräftigen Zustande sich befinden, so daß dieselben Blätter beim Eintritt des Frühlings wieder anfangen zu assimilieren. Andererseits sieht man oft, wie eben solche Pflanzen, deren Blätter die Winterkälte gut vertragen haben, im

Frühling oft bei relativ niedriger Temperatur absterben. Als Hauptthema seiner Arbeit bot sich ihm demnach die Frage: worauf beruht es, daß gewisse Pflanzen vollständig gefrieren können, ohne ihre Vitalität zu verlieren, während andere auch bei sehr geringer Eisbildung zugrunde gehen?

Als erstes wichtiges Resultat seiner Untersuchung fand nun LIDFORSS, daß die Blätter der betreffenden Pflanzen während der kalten Jahreszeit durchgängig stärkefrei, aber zuckerreich sind; also ungefähr dasselbe Resultat, wie es MÜLLER-THURGAU, FISCHER u. a. früher an anderen Pflanzenorganen gefunden hatten. Über die eventuelle Bedeutung dieser Stoffmetamorphosen als Kälteschutz haben jedoch diese und andere Forscher, die das gleiche Thema behandelt haben, keine Ansicht ausgesprochen. Im Anschluß an die von STAHL aufgestellte Unterscheidung der Blätter, von physiologischem Gesichtspunkt aus, in Stärkeblätter und Zuckerblätter, von denen jene für die besonders kräftig transpirierenden, diese aber für die schwach transpirierenden Pflanzen charakteristisch sind, untersuchte LIDFORSS die Frage, ob die Blätter der wintergrünen Pflanzen, die im Winter auf einem physiologisch sehr trockenen Substrat wachsen, vielleicht eigentlich den saccharophyllen Typen angehören. Durch Heranziehung eines umfassenden Untersuchungsmaterials kam er zu dem Schluß, daß bei den untersuchten Pflanzen, die dem skandinavischen und norddeutschen Florengebiet angehören, eine Art Saison-Chemismus vorliegt. Im Winter 1897-98 unternahm LIDFORSS eine Reise nach Ober-Italien, um die wintergrüne Vegetation eines südlicher gelegenen Florengebietes zu untersuchen. Es zeigte sich, daß auch in diesem Gebiete mit so mildem Winterklima ganz analoge Stoffumwandlungen sich vollziehen. Auch die submerse Flora hat er in bezug auf die nämlichen Verhältnisse untersucht. In den konstant submersen Pflanzen, wie *Elodea*, *Stratiotes* u. a., wird die aufgespeicherte Stärke im Winter, wo das Wasser in tieferen Schichten normal nicht gefriert, nicht aufgelöst, während in den gewissermaßen amphibischen Wasserpflanzen, wie *Ranunculus Lingua*, welche im Frühjahr normale Luftpflanze entwickeln, bei andauernder Kälte die Blattstärke in Zucker umgewandelt wird.

Um nun die biologische Bedeutung der winterlichen Zuckeranhäufung zu erklären, geht LIDFORSS von einer Beobachtung, die oft gemacht werden kann, aus, daß nämlich im zeitigen Frühjahr, wenn die Sonne die Pflanzen zu erwärmen beginnt, viele Pflanzen, die die Winterkälte gut vertragen haben, jetzt von den Nacht-

frösten stark geschädigt werden. LIDFORSS zeigt, daß nicht die Erwärmung an und für sich die Schuld an dieser größeren Kälteempfindlichkeit trägt, denn Zweige, die im Dezember mehrere Wochen in geheiztem Zimmer wuchsen, erwiesen sich ungefähr ebenso unempfindlich gegen Kälte wie sonst. Im Dezember findet aber bei Erwärmung noch keinerlei Stärkeregeneration statt, im Frühjahr dagegen, wenn die Sonnenstrahlen die Blätter erwärmen, öffnen sich die Spaltöffnungen, die Stärke wird regeneriert, und nun ist die Kälteresistenz erheblich geschwächt. Diese Beobachtungen führen nun LIDFORSS zu dem Schluß, daß die gelösten Kohlehydrate eine gewisse Schutzwirkung gegen die nachteiligen Folgen der Kälte ausüben. Durch sinnreiche Versuche ist es ihm gelungen, die Richtigkeit dieser Schlußfolgerung zu beweisen; so z. B. zeigten Blätter, die auf künstlichem Wege Zuckerlösungen aufgespeichert hatten, eine erheblich größere Kälteresistenz als die Kontrollblätter.

Die nächste Frage war die, in welcher Weise der durch Zucker bewirkte Kälteschutz zustande kommt. Im allgemeinen wird, wie LIDFORSS mit GORKE (1906) annimmt, das Erfrieren der Pflanzen durch eine Ausfällung von Eiweißstoffen veranlaßt, die von den Mineralsalzen der Zelle herbeigeführt wird, wenn der Zellsaft eine gewisse Konzentration erreicht. Eine solche Konzentration tritt aber ein, wenn bei der Abkühlung Wasser aus der Zelle herausfriert. Auf Grund der Resultate einiger Versuche mit Erfrieren salzhaltiger Eiweißsubstanzen mit und ohne Zusatz von Zucker kommt LIDFORSS endlich zu dem interessanten Schluß, daß der Zucker das Plasma gegen Erfrieren schützt, indem er die sonst beim Gefrieren eintretende Denaturierung der im Plasma erhaltenen Eiweißkörper verhindert.

In einer kleineren Arbeit über den biologischen Effekt des Anthocyans hat er einen Fall geschildert, der eine sehr schöne Bestätigung seiner Anschauungen liefert: eine rotblättrige Form von *Veronica hederifolia* hatte im Frühling, als kalte Nächte auf warme Tage folgten, sehr durch die Kälte gelitten, während die grüne Normalform gut aushielt. Durch das Anthocyan tritt eine starke Erwärmung der Blätter ein, dadurch wird die Stärkeregeneration gefördert, und durch den so auftretenden Zuckerverlust nimmt die Widerstandsfähigkeit gegen Kälte ab. Seine Experimente haben diese Annahme auch bestätigt. Dies hindert nicht, daß in anderen Fällen das Anthocyan als wärmeabsorbierendes Mittel im Sinne STAHLs eine große Bedeutung erlangen kann,

weil die Pflanzen dadurch in den Stand gesetzt werden, noch bei Temperaturen zu assimilieren, bei denen die grünblättrigen Formen dies nicht mehr tun können.

Der physiologischen Natur der von VÖCHTING zuerst beobachteten sogenannten psychroklinischen Bewegungen hat LIDFORSS in einigen Arbeiten 1901, 1902 und 1908 eingehende Untersuchungen gewidmet. LIDFORSS gebührt das Verdienst, die experimentelle Analyse dieser biologisch sehr interessanten Phänomene geliefert zu haben. Er kommt zu dem Schluß, daß die psychroklinisch reagierenden Sprosse bei niederen Temperaturen diageotropisch, bei höheren dagegen negativ geotropisch reagieren; zugleich tritt, aber nur am Licht, eine starke Epinastie auf. Unter der Bezeichnung Psychroklinie werden, wie LIDFORSS zeigt, sehr verschiedenartige Phänomene zusammengefaßt, die durchaus nicht physiologisch gleichwertig sind. Eine anatomische Untersuchung lehrt, daß auch hier bewegliche Stärke vorkommt, ganz den Anforderungen der NEMEC-HABERLANDTschen Stätolithentheorie entsprechend.

Schon als junger Student interessierte sich LIDFORSS für das Studium der polymorphen Gattung *Rubus*, zuerst nur von rein floristischem Gesichtspunkt aus. Aber bald hat er mit experimentellen Kulturen von *Rubus*-Arten angefangen, in der Absicht, die Verwandtschaft der zahllosen Formen zu erforschen. Auch Kreuzungsversuche wurden gemacht und die Nachkommen der Bastarde genau verfolgt. 1905 wurden die ersten Resultate seiner Erblichkeitsforschungen publiziert, und im Jahre 1907 ist ein ausführlicher Bericht der bis dahin gewonnenen Resultate erschienen. Wenn man bedenkt, daß bei *Rubus* eine Generation mindestens drei Jahre dauert, daß LIDFORSS unter sehr ungünstigen Verhältnissen arbeitete, daß seine Kulturen aus Mangel an einem geeigneten Versuchsgarten nur in kleinem Maßstabe ausgeführt werden konnten und daher nur langsam fortgeschritten sind, und viele Kulturen außerdem sehr schlecht gediehen und ausstarben, so muß man die zielbewußte Energie und die Geduld LIDFORSS' bewundern. Glücklicherweise hat LIDFORSS vor seinem Tode ein Manuskript über die neuesten Resultate seiner wichtigen *Rubus*-Forschungen zum Abschluß bringen können, das wohl über diese während mehr als 15 Jahre genau verfolgten Versuche näheren Aufschluß bringen wird. In dem Folgenden sollen nun in aller Kürze die wichtigsten Resultate von LIDFORSS' *Rubus*-Untersuchungen angeführt werden. Zuerst kann er konstatieren, daß eine große Anzahl von *Rubus*-Arten sich in einem Stadium der Mutation

befinden, in Analogie mit den von DE VRIES bei *Oenothera* gefundenen Verhältnissen. Ganz besonders unter den Bastarden treten neue Merkmale auf, die als Bastardmutationen gedeutet werden. Sehr interessant sind die Angaben über das Vorkommen von „falschen Hybriden“. Bemerkenswert ist, daß er bei der Kombination *R. caesius* und *R. polyanthemos* niemals echte Bastarde erhielt, dagegen über hundert „falsche Bastarde“. Da die *Rubus*-Arten ohne Bestäubung nie Samen bilden können, so ist es nicht möglich, diese Bildung von mutterähnlichen Bastarden einfach als durch Apogamie hervorgerufen zu erklären. Am wahrscheinlichsten ist die Erklärung, nach LIDFORSS, daß diese „falschen Bastarde“ aus einer Art Pseudogamie hervorgegangen sind, die durch den Reiz der Pollenschläuche ausgelöst wird. Er wollte selbst diese Frage durch zytologische Untersuchungen näher beleuchten, aber der Tod hat es ihm nicht vergönnt.

Wenn man jetzt, nach den neuen Erfahrungen auf dem Erbliehkeitsgebiet, die Resultate seiner vieljährigen *Rubus*-Untersuchungen überblickt, so ist wohl nicht ganz außer Frage zu lassen, daß viele seiner als Mutanten beschriebenen Formen vielleicht als Neukombinationen bei Bastardspaltungen zu deuten sind. Sicher werden die nachgelassenen Aufzeichnungen LIDFORSS', die schon in Korrektur vorliegen, hierüber nähere Auskunft geben.

In einer Darstellung der wissenschaftlichen Bedeutung LIDFORSS' darf eine andere Seite seiner schriftstellerischen Tätigkeit nicht vergessen werden, nämlich seine ausgezeichneten populärwissenschaftlichen Schriften. In seinen in schwedischer Sprache geschriebenen Naturwissenschaftlichen Plaudereien, „Naturvetenskapliga kåserier“, hat er den skandinavischen Ländern einen wirklichen Schatz von überaus schön und klar geschriebenen Schilderungen der neueren Fortschritte der biologischen Wissenschaften, und ganz besonders der Botanik, hinterlassen. Seine Schilderungen sind stets frei von den leider allzu oft in dergleichen Schriften vorkommenden pathetischen Phrasen über die Wunder und Schönheiten der Natur, klar und distinkt und dennoch fesselnd geschrieben. Dazu trägt wohl auch eine andere Seite seiner reichen Begabung bei, die hier nur angedeutet werden soll, nämlich sein in bestem Sinne journalistischer Stil, welcher zusammen mit einer stets gewährten Achtung vor wissenschaftlicher Exaktheit seinen Schilderungen einen eigenartigen Reiz verlieh.

Botanische Veröffentlichungen.

1885. Några växtlokaler till Skånes Flora. Botaniska Notiser. Lund.
1890. Växternas skyddsmedel emot yttervärlden. Verdandis Småskrifter. Uppsala.
1892. Über die Wirkungssphäre der Glukose- und Gerbstoffreagentien. K. Fysiografiska Sällskapets Handlingar, Bd. 4. Lund.
1893. Studier öfver elaiosferer i örtbladens mesofyll och epidermis. Ibid. Bd. 4.
1896. Zur Biologie des Pollens. Jahrb. f. wissensch. Botanik, Bd. XXIX.
— Zur Physiologie und Biologie der wintergrünen Flora. Vorl. Mitteilung. Bot. Centralbl., Bd. LXVIII.
1897. Zur Physiologie des pflanzlichen Zellkernes. K. Fysiogr. Sällsk. Handl., Bd. 7. Mit 1 Tafel.
1898. Über eigenartige Inthaltkörper bei *Potamogeton praelongus*. Bot. Centralbl., Bd. LXXXIV.
1899. Weitere Beiträge zur Biologie des Pollens. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXXIII.
— Batologiska iakttagelser. Öfversigt K. Vet. Akademiens Handl. 1899, Nr. 1, Stockholm.
— Über den Chemotropismus der Pollenschläuche. Vorl. Mitteilung. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch., Bd. XVII.
1901. Några fall af psykroklini. Bot. Notiser. Lund.
— Batologiska iakttagelser. II. Öfversigt K. Vet. Akad. Handl. Stockholm
— Studier öfver pollenslangarnes irritationsrörelser I. K. Fysiogr. Sällska. Handl. Bd. 12, Nr. 4. Lund.
1902. Über den Geotropismus einiger Frühjahrsplanzen. Jahrb. f. wiss. Botanik. Bd. XXXVIII. Mit 3 Tafeln.
1904. Über die Reizbewegungen der *Marchantiaspermatozoiden*. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XLI.
1905. Studier öfver artbildningen hos släktet *Rubus*. K. Vetensk. Akademiens Arkiv f. bot. Bd. 4. Stockholm.
— Über die Chemotaxis der *Equisetumspermatozoiden*. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. Bd. 23.
1906. Studier öfver pollenslangarnes irritationsrörelser II. K. Fysiogr. Sällskapets Handl. Bd. 16, Nr. 6. Lund.
1907. Studier öfver artbildningen hos släktet *Rubus* II. K. Vet. Akademiens Arkiv f. bot. Stockholm. Mit 16 Tafeln.
— Die wintergrüne Flora. Eine biologische Untersuchung. K. Fysiogr. Sällsk. Handlingar N. F. Bd. 2. Lund. Mit 4 Tafeln.
— Über das Studium polymorpher Gattungen. Bot. Notiser. Lund.
1908. Über kinoplasmatische Verbindungsfäden zwischen Zellkern und Chromatophoren. K. Fysiogr. Sällsk. Handl. N. F. Bd. 19. Lund. Mit 2 Tafeln.
— Weitere Beiträge zur Kenntnis der Psychroclinie. Ibidem, N. F. Bd. 19. Lund.
— Untersuchungen über die Reizbewegungen der Pollenschläuche. I. Der Chemotropismus. Zeitschr. f. Botanik. Bd. 1. Mit 1 Tafel.
1909. Über den biologischen Effekt des Anthocyans. Bot. Notiser. Lund.
1911. BENGT JÖNSSON. Nachruf. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch., Bd. XXIX.
1912. Über die Chemotaxis eines Thiospirillum. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch., Bd. XXX.