

P 192

Libra

N° 4—7 B I

AVRIL—JUILLET

1935

BULLETIN INTERNATIONAL
DE L'ACADÉMIE POLONAISE
DES SCIENCES ET DES LETTRES

CLASSE DES SCIENCES MATHÉMATIQUES ET NATURELLES
SÉRIE B: SCIENCES NATURELLES (I)

CRACOVIE
IMPRIMERIE DE L'UNIVERSITÉ
1935



rcin.org.pl

Publié, par l'Académie Polonaise des Sciences et des Lettres, sous la direction de
M. S. Maziarski, Secrétaire de la Classe des Sciences Mathématiques et Natu-
relles (Cracovie, Institut d'Histologie de l'Université, rue Wielopole 15).

Cette publication est subventionnée par le Fonds Tyszkowski, administré
par l'Académie.

Nakładem Polskiej Akademji Umiejętności.
Drukarnia Uniwersytetu Jagiellońskiego pod zarządem Józefa Filipowskiego.

*Sprawa zespołu klimaxowego w tatrzańskim piętrze
halmem. — Über die Klimaxassoziation in der alpinen
Stufe der Tatra.*

Mémoire

de M. B. PAWŁOWSKI,

présenté le 1 avril 1935, par M. Wl. Szafer m. t.

(Planche 8).

I. Die bisherige Sachlage.

Die geistreichen Untersuchungen mittel- und westeuropäischer Phytosoziologen (Braun-Blanquet, Lüdi, Tüxen u. a. m.) haben zur Erkenntnis geführt, daß der normale Gang der Vegetationsentwicklung, Hand in Hand mit der fortschreitenden Bodenbildung und sich gegenseitig bedingend, immer einem ganz bestimmten Stadium stabilen Gleichgewichtes zustrebt; den phytosoziologischen Ausdruck desselben bildet in jedem besonderen Gebiete und in jeder besonderen Vegetationsstufe nur eine einzige Pflanzengesellschaft (meist eine Assoziation), die Klimaxgesellschaft. In der alpinen Stufe der Alpen ist es das *Curvuletum* (*Caricetum curvulae*) und seine geographischen Varianten. Sein Boden ist ein gereifter Hochgebirgs-Humusboden von hoher Azidität (vgl. Br.-Bl.¹⁾ und Jenny 1926).

Da die Vegetationsverhältnisse der Tatra eine weitgehende Homologie mit denjenigen der Alpen zeigen, war es von vornherein zu erwarten, daß sich in unserem Gebirge eine der alpigen ähnliche Vegetationsentwicklung feststellen lassen wird. So haben wir denn von Anfang an das *Trifido-Distichetum* (= »Jun-

¹⁾ Br.-Bl. = J. Braun-Blanquet.

cetum trifidi« 1923), eine dem *Curculetum* sehr nahe stehende und zum selben Verband (*Caricion curvulae*) gehörige Assoziation als Vegetationsklimax der alpinen Stufe der tatrischen Urgesteingebiete erklärt. Diese Auffassung fand während der V. Int. Pfl. Exk. im J. 1928 ihre Bestätigung von der kompetentesten Seite her (Br.-Bl. 1930).

Die Klimaxtheorie postuliert aber die gleiche Schlußassoziation für Kalk-, Urgestein- und überhaupt jede Unterlage. Diese Konsequenz zu ziehen haben wir lange nicht gewagt, sondern wir sind auf halbem Wege stehen geblieben. Als wir nämlich im Laufe meiner mit K. Stecki im J. 1924 ausgeführten Untersuchungen an zahlreichen Stellen ein gegenseitiges Durchdringen von Kalk- und Urgesteinpflanzen feststellten, reine Urgesteinvegetation auf Kalkunterlage damals aber nicht fanden, erklärten wir diese Mischstadien, die wir als eine besondere »Mischassoziation«: »*Disticheto-Varietum*« (richtiger: »*Disticheto-Versicoloretum*«) aufgefaßt hatten, für den mutmaßlichen Vegetationsklimax der alpinen Stufe im Kalkgebiet der Tatra. Braun-Blanquet gebührt der Verdienst, als erster auf das *Trifido-Distichetum* als die einzige allgemeine Klimaxassoziation in der alpinen Tatra-Stufe hingewiesen zu haben, nachdem er einen kleinen reinen Bestand davon auf Kalk am Westhang des Bujaczy beobachtet hatte (Br.-Bl. 1930). Somit schien das Problem seine definitive Lösung gefunden zu haben, als es im J. 1931 durch die Arbeit von Włodek, Strzemiński und Ralski über die Böden der »Mischassoziationen« aufs neue in Frage gestellt wurde. Diesen Forschern zufolge verdankt die »Mischvegetation« in der Tatra ihr Zustandekommen nicht einer allmählichen Entwicklung und fortschreitenden Bodenbildung, sondern der Natur der Unterlage selbst: sie haben nämlich unter dem »*Disticheto-Versicoloretum*« nicht Kalk-, sondern Sandsteine, resp. Tonschiefer als Unterlage gefunden. Der Möglichkeit der Entwicklung eines *Trifido-Distichetum* auf Kalk stehen sie mißtrauisch gegenüber.

Ich war von vornherein der Ansicht, daß sich die Beobachtungen von Włodek, Strzemiński und Ralski nur auf einzelne spezielle Fälle beziehen und nicht verallgemeinert werden können. Wird ja doch das Vorkommen kalkfliehender Pflanzen auf Kalk seit altersher von zahlreichen Tatra-Floristen angegeben. B. Kotula hat diese Erscheinung sogar in ganz ähnlicher Weise

erklärt, wie wir es heute tun, nämlich durch Ausbilden einer isolierenden Humusschicht (1890, S. 166). Mischbestände, oder gar kleine Urgesteinpflanzenbestände auf Kalk wurden, außer von mir und Stecki, auch von Domin (1926, 1928) und von Braun-Blanquet (1930) beschrieben. Von allen diesen Fällen haben Włodek, Strzemieński und Ralski nur einen kleinen Teil der von mir und Stecki (1927, Tab. 6) zusammengestellten Bestände des »*Disticheto-Versicoloretum*« bodenkundlich untersucht¹⁾ und darunter eine kalkarme Unterlage festgestellt. Daß sich dies auch auf alle übrigen — d. i. die Mehrzahl — der Fälle beziehe, schien mir kaum möglich; man müßte ja annehmen, daß sich die Botaniker in der Bezeichnung der Unterlage immerfort geirrt hätten. Andererseits ist eine genaue Untersuchung derselben, d. i. vor allem deren CaCO_3 -Gehaltes, in den bisher bekannten Fällen, soweit ich weiß, ausgeblieben. Um also der durchaus berechtigten Mahnung Włodek's: »Bei jeder Beobachtung einer azidiphilen Pflanzengesellschaft auf »Kalksteinunterlage« muß festgestellt werden, ob tatsächlich das Muttergestein ein richtiger Kalkstein ist« (l. c. S. 120) gerecht zu werden, war es angezeigt, das ganze Problem von neuem anzugreifen.

Dies habe ich in den Jahren 1930—34 getan. Die erste Anregung dazu gab mir das Auffinden (im August 1930) eines viel größeren und besser entwickelten *Trifido-Distichetum*-Bestandes auf Kalkunterlage, als der von Br.-Bl. erwähnte. Jedes Jahr habe ich der mir aufgestellten Aufgabe mehr oder weniger Aufmerksamkeit zugewandt, am meisten im Jahre 1932, als ich mit einer Unterstützung seitens des Fonds für Nationale Kultur arbeitete. Auf den Exkursionen haben mir vor allem meine Frau S. Pawłowska und Kollege Dr. J. Walas, ferner Kollegen: Dr. S. Sokołowski jun., Dr. T. Sulma, sowie Frl. A. Kluzekówna und Frl. A. Rumkówna mancherlei Hilfe geleistet. Dr. Walas und meine Frau waren mir auch bei den pH- und Karbonaten-Bestimmungen behilflich. Dr. Sokołowski verdanke ich die geologische Bestimmung der mitgebrachten Gesteinsproben sowie allerlei geologische Auskünfte, Dr. Walas die Photos. Prof. Dr. J. Braun-

¹⁾ Eigentlich nur die Bestände auf dem Szalony Wierch. Die auf den Czerwone Wierchy untersuchten Lokalitäten fallen wohl auf das auf der Karte von mir u. Stecki eingezeichnete Verbreitungsgebiet des »*Disticheto-Varietum*«, jedoch auf Stellen, wo wir keine Aufnahmen gemacht hatten.

Blanquet hat mir mehrere wertvollen Ratschläge erteilt. Allen Genannten danke ich aufs herzlichste.

II. Die zum Klimax führenden Pflanzenassoziationen.

Bei der Betrachtung des Klimaxproblems in der alpinen Stufe der Tatra werden wir sowohl die Felsspalten- und Geröll-Pioniergesellschaften als auch die streng lokalbedingten Assoziationen (*Arabidion coeruleae*, *Festucetum carpaticae*) außer Acht lassen und unsere Aufmerksamkeit nur zwei Rasengesellschaften aus der Ordnung der *Seslerietalia coeruleae* schenken: dem *Firmetum* und *Versicoloretum*.

Von diesen ist das *Firmetum* viel extremer kalkstet und basiphil. Dies zeigt sich schon darin, daß alle seine Charakterarten streng an Kalk gebunden sind¹⁾. Der Boden des optimal entwickelten *Firmetum* ist, gleich wie in den Alpen (Jenny, in Br.-Bl. u. Jenny 1926, S. 325 u. 338), ein nur wenige cm tiefer *Kalkrohboden*, durch seine dunkle Färbung einen hohen Humusgehalt verratend, dabei aber auch an Karbonaten reich und demnach deutlich alkalisch: in 2 danach untersuchten Beständen fand ich pH-Werte von ca. 7·5 und 17 bis 55% Karbonate. *Carex firma* selbst verträgt allerdings auch schwach saure Böden und erhält sich als rasenbildende Pflanze noch dann, wenn infolge fortschreitender Humusansammlung die pH-Werte erheblich unter 7·0 herabfallen. Aus solchen äußerlich noch recht typisch aussehenden Rasen verschwinden aber nach und nach alle Charakterarten²⁾. Am längsten hält sich wohl, neben *Carex firma*, noch *Viola alpina*.

Das *Versicoloretum tatricum* ist in viel geringerem Grade kalzi- und basiphil. Mehr als die Hälfte seiner Charakterarten kommen nicht ausschließlich auf Kalk, sondern auch, wenn auch viel seltener, auf Granit vor. Der Boden ist wohl nur in seinen Anfangsstadien ein Rohboden mit hohen pH-Werten in der Wurzelschicht. Dagegen offenbart sich im Bodenprofil seiner Optimal-

¹⁾ Die wenigen Angaben über das Vorkommen von *Viola alpina* auf anderem Substrat sind nachzuprüfen. Am Liliowe sah ich zwar einige wenige Exemplare auch auf Granitfelsen, jedoch nur an Stellen, über denen unmittelbar Kalkfelsen vortraten.

²⁾ Solche Rasen waren es wohl, die Włodek u. Strzemiński im Chochołowska-Tale untersucht haben — darum haben sie für *Firmetum* so niedrige pH-Werte (6·0—6·8) gefunden.

phase ein deutliches Abnehmen der pH-Werte (d. i. also Zunahme der Azidität) von unten nach oben hin, so daß sie in der Wurzelschicht deutlich unter 7·0 herabgehen, gleich den »Rendzina«-Profilen der Schweizer Alpen (Jenny l. c. S. 338, Fig. 15). Auf die Verhältnisse in den weiteren Entwicklungsstadien des *Versicoloretum* werden wir noch zurückkommen.

Es ist zu bemerken, daß die beiden oben besprochenen Assoziationen in der Tatra ohne jeden Unterschied auf Kalkgestein und auf Dolomit wachsen, wie überhaupt diese beiden Gesteinsarten bei uns durchaus die gleiche höhere Vegetation tragen.

Die Klimaxassoziation der alpinen Stufe, das *Trifido-Distichetum*, ist eine ausgesprochen azidiphile und kalkfliehende Gesellschaft. Für seine Wurzelschicht werden von Włodek, Strzemieński, Ralski, Waśowicz und Wodzicka pH-Werte von 3·7 bis 5·2¹⁾ angegeben, was den alpinen *Curvuletum*-Böden (Jenny l. c. S. 308: pH 4·0 bis 5·5; G. Braun-Blanquet S. 52: pH 3·7 bis 4·3) sehr gut entspricht. Leider ist uns über die Bodenprofile unserer Assoziation so wenig bekannt (vgl. z. B. Br.-Bl. 1930 S. 34; Krajina 1933 II. S. 30), daß wir nicht aussagen können, ob und inwieweit sie denjenigen der alpinen Humusböden des *Curvuletum* gleichen.

III. Untersuchungen in den »Bielskie Tatry« (Bielaer Tatra).

Bielskie Tatry bilden einen von WNW nach ENE verlaufenden Kalkrücken, der auf geraumer Strecke — vom Murań und Nowy bis zum Bujaczy — alpine Höhe erreicht. Fast der ganze Hauptgrat einschließlich aller höheren Gipfel ist aus kalkreichen Gesteinen (Kalkstein, Dolomit oder sehr kalkreiche Mergel) aufgebaut. Kalkarme Unterlage (Sandsteine, Tonschiefer) tritt auf den Südhängen vor; den Haupt Rücken erreicht sie nur an einer Stelle (Szeroka-Bielska-Paß).

Die Waldstufe reicht hier bis 1475—1560 m (Max: 1580 m; cfr. M. Sokołowski 1928, S. 52—55 u. 93), die Legföhrenstufe bis etwa 1750—1800 m (an lokalbevorzugten Stellen, z. B. an steilen, besonders günstig exponierten Hängen manchmal bis

¹⁾ Włodek, Ralski und Wodzicka geben einmal sogar pH 6·3 an, dieser Wert entspricht aber gewiß keinem typisch entwickelten *Trifido-Distichetum*.

1850 m). Höher findet man wohl noch einzelne kleine, dem Boden angedrückte Legföhren, sie sind jedoch nicht mehr imstande, Klimaxbestände zu bilden. Es ist also die Höhe von ± 1800 m als die untere Grenze der alpinen Stufe zu setzen.

Schon von weitem fällt der schroffe landschaftliche Gegensatz der beiden ostwärts und westwärts vom Kopa-Passe gelegenen Teile der Bielskie Tatry auf. Der östliche Teil ist niedriger (Max.: 2024 m) und besteht aus in Frontalansicht breiten, voneinander nur durch seichteingeschnittene Pässe getrennten Gipfeln, die nur südwärts in steilen Felswänden abfallen, während ihre N- und NE-Hänge wenigstens in der Gipfelregion sanft geneigt sind. Demgegenüber sind die Gipfel des westlichen Flügels hoch (max. Höhe: 2154 m) und schlank, voneinander durch tiefe Pässe abgetrennt. Alle ihre Hänge sind recht steil, z. T. sogar fast senkrecht.

Dieser landschaftliche Gegensatz findet seinen Ausdruck auch in der Vegetation. Im ganzen Ostteil, von den Jatki Zadnie bis zum Bujaczy, findet man an sehr zahlreichen Stellen des Hauptrückens Granit- und Kalkpflanzen miteinander gemengt. Die an diesen Stellen ausgeführten phytosoziologischen Aufnahmen entsprechen verschiedenen Stadien, von solchen, die vom typischen *Versicoloretum* nur wenig abweichen, bis zu solchen, in denen schon *Trifido-Distichetum*-Arten dominieren, allerdings noch von Kalkpflanzen durchsetzt (so am Gipfel der Jatki Zadnie).

Den weitaus interessantesten Verhältnissen begegnen wir aber am Osthang des Bujaczy Wierch. Wenn wir diesen Gipfel gegen »Skalne Wrota« hin hart an der Gratlinie herabsteigen, sind wir überrascht, inmitten reiner Kalkvegetation in etwa 1820 m Höhe auf dem hier auf lange Strecke hin recht sanft geneigten Rücken einen ziemlich großen *Trifido-Distichetum*-Bestand vor uns zu sehen, so typisch wie diese Assoziation sonst nur auf Granit vorkommt. Nur äußerst wenige kümmerliche Exemplare einiger Kalkpflanzen (im ganzen 4 Arten) lassen sich darin beim sorgfältigen Nachsuchen bemerken¹⁾. Da man leicht versucht sein könnte, diese Vegetation durch inselartiges Auftreten kalkarmer Unterlage inmitten des Kalkgebietes zu erklären, habe ich während meiner drei Besuche an dieser Stelle (i. d. J. 1930, 32 u. 34)

¹⁾ Alle diese Arten sind übrigens nur kalkhold bis-fest, nicht aber kalkstet.

die Felsenunterlage an mehreren Punkten mit besonderer Sorgfalt nachgeprüft. In Übereinstimmung mit der von Kollege S. Sokolowski im voraus ausgesprochenen Meinung, erwiesen sich die gesamten Gesteinsproben als reine Trias-Dolomite mit nahezu 100% Gehalt an Karbonaten. Etwas weiter unten und weiter oben finden wir auf demselben Gestein reine, typische *Firmeten* (vgl. Phytos. Tab. II. Aufn. Nr. 3 u. 7.). Aber auch mitten im *Trifido-Distichetum*-Bestande sind einige kleine Enklaven von Kalkvegetation (*Versicoloretum*) zu sehen. Ihr Boden ist nur wenige cm tief, seine Humusschicht liegt fast unmittelbar auf der Felsenunterlage. Dagegen ist der Boden des *Trifido-Distichetum* viel tiefer (20 bis 45 cm); seine Humusschicht allein ist 15 bis 30 cm dick. Folgende Zusammenstellung gibt einige Aufklärung über die Bodenprofile:

Bodenprofile im *Trifido-Distichetum* am Bujaczy Wierch, 1820 m.

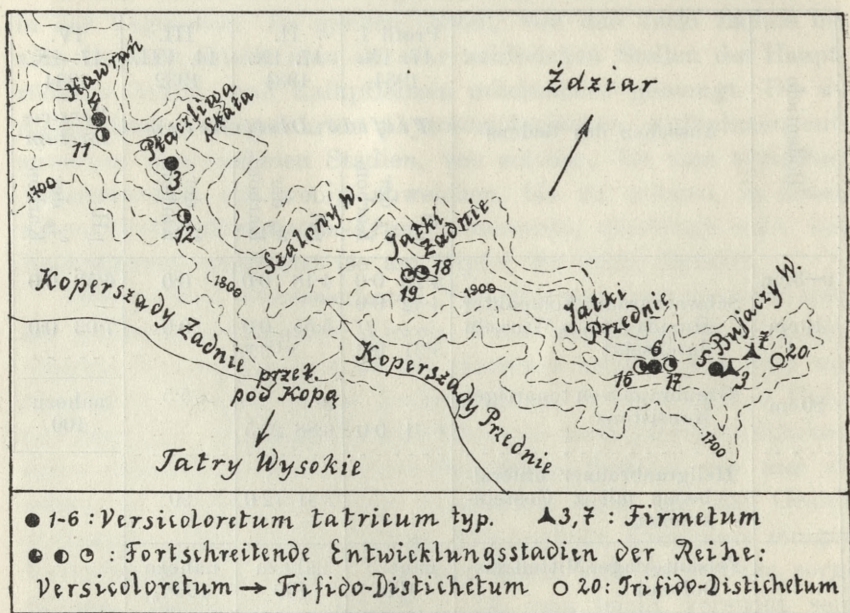
Bodentiefe	Aussehen des Bodens	Profil I. 17. IX. 1934	II. 17. IX. 1934	III. 14. VII. 1932	IV. 17. IX. 1934
		<i>Trifido-Distichetum</i>			<i>Versicoloretum</i>
		pH % der Karbon.	pH % der Karbon.	% der Karbon.	pH % der Karbon.
0-3 cm		4.28 0.0	4.18 0.0	0.0	6.55 0.0
10 cm	Schwarzgrauer, kompakter Humus von ∞ Wurzeln durchsetzt	4.42 0.0	5.55 0.0 od Spur	0.0	7.03 0.0
20 cm	Graubraun von tonartiger Konsistenz	5.31 0.0		5.5	nahezu 100
	Hellgraubrauner Mineralboden mit ∞ Gesteinstücken	6.31 0.0	6.88 29.5		
			7.31 72.0	90	
	Felsenunterlage: Mitteltrias-Dolomit	nahezu 100	nahezu 100	nahezu 100%	

Anm.: Hinsichtlich der Bestimmung der pH-Werte s. phytosoz. Tab. I. unten. Der Gehalt an Karbonaten wurde mit Passon's Kalzimeter bestimmt.

Recht frappant ist die Analogie zwischen den im *Trifido-Distichetum*-Profil am Bujaczy mit zunehmender Bodentiefe eintre-

tenden pH-Änderungen und denjenigen, die sich im Bodenprofil des Engadiner *Curvuletum* auf Dolomitunterlage sehen lassen (vgl. Jenny l. c. S. 309, Tab. 8, Nr. 5, 6 u. 9). Die pH- Abnahme (also Zunahme der Azidität) ist in unserem Tatra-Profil von unten nach oben sogar noch extremer (Differenz: 3.13 pH), als in den genannten alpinen Profilen (Diff.: 2.2 bis 2.8 pH).

Es unterliegt keinem Zweifel, daß der *Trifido-Distichetum*-Boden am Bujaczy an Ort und Stelle entstanden sein muß. Die Terraingestaltung läßt keine andere Erklärung zu. Übrigens sind weit ringsum sowie auch weiter oben bis zum Bujaczy-Gipfel nur die gleichen Dolomite zu finden. Es ist also klar, daß sich dieser Boden auf Dolomitunterlage, die ursprünglich Kalkvegetation trug, entwickelt hatte, u. zw. infolge der Ausbildung einer dicken Humusschicht und der Hand in Hand damit gehenden Versauerung der oberen Schicht und der Basenauslaugung. Die *Versicoloretum*-Enklaven sind wohl Reste der vorgegangenen



Karte I. Bielskie Tatry. Die Zahlen beziehen sich auf die Nummern der Aufnahmen in den phytosoziol. Tabellen I. und II.

Kalkvegetation, die sich an mehr felsigen Stellen, wo die Bodenbildung später als sonst in ihrer Umgebung eingesetzt hatte, bis

heutzutage erhalten haben. Ihr Boden ist offenbar jünger (s. Profil S. 121). Sie scheinen übrigens im Rückgang zu sein: einzelne kalkfliehende Arten sind schon darin zu bemerken (vgl. phytos. Tab. I, Aufn. Nr. 21). — Nach dem Gesagten kann die beschriebene Lokalität als geradezu klassisch für die Feststellung der Vegetationsentwicklung auf Kalk (resp. Dolomit) bis zum End- (= Klimax) -Stadium angesprochen werden.

Im Westflügel der Bielskie Tatry, an den steilen, felsigen Lehnen des Hawrań und der Placziwa Skala, habe ich Mischvegetation auf kalkreicher Unterlage nicht beobachtet. Dafür fand ich dort zwei derartige Bestände (s. phytos. Tab. I. Aufn. Nr. 11 u. 12) auf einer Unterlage, die nur sehr wenig Karbonate enthielt, hierin also den von Włoddek, Strzemiński und Ralski untersuchten Fällen entsprach. Näheres hierüber folgt weiter unten.

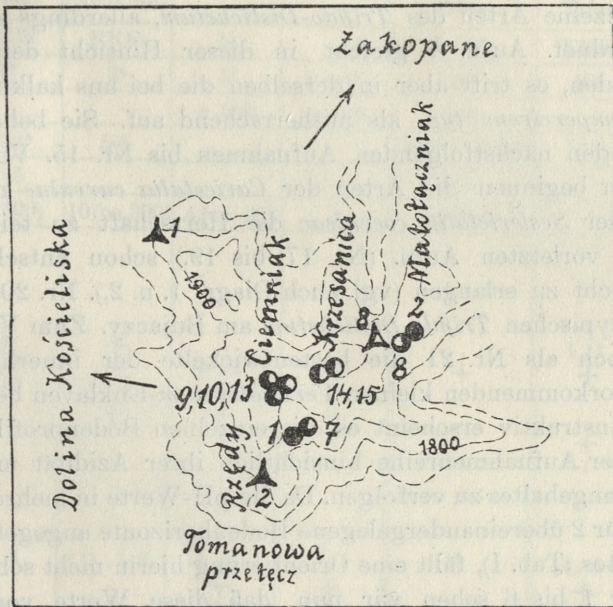
IV. Untersuchungen auf den »Czerwone Wierchy«.

Dieses Gebiet wurde von mir und Stecki schon im J. 1924 untersucht. In den J. 1930—34 beschränkte ich mich hauptsächlich auf die unmittelbare Nähe des Hauptgrates: Małolączniak-Krzesanica (2128 m)-Ciemniak-Rzędy, sowie auf die oberen Teile der Ciemniak- und Krzesanica-Hänge. Die Gebirgsgruppe wird aus mitteltriassischen zur hochtatratischen Serie gehörigen Kalksteinen aufgebaut, die nach oben hin dolomitisch werden. Dazwischen treten hie und da kalkarme Gesteine von meistens sehr beschränkter Ausdehnung zum Vorschein. So zieht sich am Südhang der Krzesanica ein Streifen von Quarzitsandsteinen, dicht unter dem Gipfel beginnend schräg hinab und westwärts. Er wird von reiner Granitvegetation (*Trifido-Distichetum*) bewachen¹. Andere, ganz kleine, inselartige Vorkommnisse dieser Sandsteine werden allermeist von kleinen Schneetälchen eingenommen. Reine Granitvegetation trägt auch der von einer Granitkappe überdeckte Małolączniak-Gipfel. Etwas Quarzit- oder Granitgesplitter findet man übrigens fast überall an den Kalkhängen, meistens wohl als Windgebläse.

¹ Dieser Streifen, welcher wahrscheinlich dem Untertrias angehört, ist in unserer Arbeit von 1927 irrtümlicherweise als »Granit« bezeichnet worden. Er fehlt auf Uhlig's Karte; nur am Gipfel selbst ist ein kleines Inselchen der Grestener Schichten eingezeichnet.

Die in den Jahren 1932 und 34 ausgeführten Untersuchungen zeigten, daß unsere frühere kartographische Darstellung der Pflanzengesellschaften der Czerwone Wierchy nicht ganz richtig war. Während wir nämlich den größten Teil der alpinen Stufe als vom »*Disticheto-Varietum*« eingenommen eingezeichnet hatten, sind die tatsächlichen Verhältnisse viel verwickelter. Sie stehen im engen Zusammenhang mit dem Bodenrelief. Die meistens ganz seichten und breiten Rinnen und Bodeneinsenkungen tragen entweder gar keine typischen Pflanzenassoziationen, oder sie werden vom *Festucetum carpaticae*, *Salicetum reticulatae*, *Saxifragetum perdurantis* sowie deren Fragmenten und Mischungen bewachsen. Demgegenüber tragen die auch nur wenig vorspringenden Rücken und Erhebungen dort, wo sie mehr felsig und treppenartig sind, reines *Versicoloretum* mit *Firmetum*-Fragmenten; sonst findet man an ihnen eine besondere *Carex sempervirens*-Fazies des *Versicoloretum*, in der nun bald ganz sparsam, bald mehr oder weniger reichlich *Trifido-Distichetum*-Arten erscheinen. Wir begegnen hier also der gleichen Erscheinung wie in den Bielskie Tatry: dem Eindringen von Granitpflanzen in eine Kalkpflanzenassoziation und zw. auf einer Unterlage, die sich bei sorgfältigster Untersuchung überall als Kalkstein oder Dolomit mit nahezu 100% Gehalt an Karbonaten erwies. Ich glaube, daß diese Erscheinung in beiden untersuchten Teilgebieten denselben Faktoren zuzuschreiben ist: der Entwicklung größerer zusammenschließender Pflanzenrasen und der Herausbildung einer immer anwachsenden und sehr rasch entkalkten Bodenschicht unter denselben. Dagegen möchte ich dem Vorkommen von Granit- und Quarzsplinter auf den Czerwone Wierchy aus mehreren Gründen keine Bedeutung zumessen. Erstens, findet man denselben, wie dies Włodek, Strzemiński und Ralski treffend bemerkten und was ich nun vollkommen bestätigen kann, ebensowohl im reinen *Versicoloretum* als auch dort, wo »Mischvegetation« auftritt. Zweitens, ist es ja nicht das Vorhandensein von Granit, sondern der Mangel an Kalk, welcher der »Urgesteinvegetation« das Aufkommen möglich macht. Das Granitgesplinter müßte demnach den Boden mit einer \pm kontinuierlichen Schicht überdecken, um die Wirkung des Kalksubstrates zu eliminieren — wogegen es tatsächlich in einer im Verhältnis zum Kalkschutt ganz geringen Menge vorhanden ist. Drittens, dringen Granitpflanzen in

das *Versicoloretum* auch an solchen Stellen ein, wo Granitsplitter überhaupt fehlen. Ich sah sie z. B. am Gładkie Uplaziańskie bei ca. 1780 m am sanft geneigten N-Hange, der gegen die nächstgelegene Granitkappe durch höher vorspringende Kalkfelsen geschützt wird. An einem fast flachen Vorsprung des Rzędy-Grates beobachtete ich bei ca. 1900 m Höhe sowohl Fragmente von *Versicoloretum* mit mehreren *Trifido-Distichetum*-Arten, als auch eine kleine *Vaccinium uliginosum*-*V. myrtillus*-Siedlung. Vom Granit war dort keine Spur zu sehen.



Karte II. Czerwone Wierchy. Zeichenerklärung siehe Karte I.

In den in d. J. 1932 u. 34 untersuchten Teilen der Czerwone Wierchy konnte ich die Endstadien der geschilderten Vegetationsentwicklung, d. i. also \pm reines *Trifido-Distichetum* auf Kalk, nicht auffinden. Dies ist aber wohl der hierfür wenig günstigen Terraingestaltung zuzuschreiben. Es fehlen dort nämlich größere, schwach geneigte Flächen mit tiefgründigem Boden und die felsigen Grate und Gipfel versorgen die darunter gelegenen Lehnen fortwährend mit frischem Block- und Schuttmaterial.

V. Zusammenfassende Betrachtungen über die Entwicklung der Kalkrasenvegetation zum *Trifido-Distichetum*-Klimax.

In der phytosoziol. Tabelle I. habe ich eine Reihe von Aufnahmen des *Versicoloretum tatricum* aus der alpinen Stufe der beiden untersuchten Tatrasteile zusammengestellt. Ihre Reihenfolge entspricht der wachsenden Zahl und Menge der Arten des *Trifido-Distichetum*. — Die Aufn. 1 bis 4 stammen aus reinen *Versicoloreta*; *Trifido-Distichetum*-Arten fehlen gänzlich. Auch die Aufn. Nr. 5. und 6. sind noch fast rein — es erscheinen aber in ihnen schon einzelne Arten des *Trifido-Distichetum*, allerdings nur ganz untergeordnet. Aufn. 7 gleicht in dieser Hinsicht den beiden vorhergehenden, es tritt aber in derselben die bei uns kalkmeidende *Carex sempervirens* typ. als mitherrschend auf. Sie behält diese Rolle in den nächstfolgenden Aufnahmen bis Nr. 15. Von Aufn. Nr. 13 an beginnen die Arten der *Caricetalia curvulae* mit denjenigen der *Seslerietalia coeruleae* die Herrschaft zu teilen, um in den 3 vorletzten Aufn. (Nr. 17 bis 19.) schon entschiedenes Übergewicht zu erlangen (vgl. auch Diagr. 1. u. 2.). Nr. 20 stammt aus dem typischen *Trifido-Distichetum* am Bujaczy. Zum Vergleich wurde noch als Nr. 21 die bestentwickelte der innerhalb von Nr. 20. vorkommenden kleinen *Versicoloretum*-Enklaven beigefügt.

Sehr instruktiv erscheint es, die einzelnen Bodenprofile innerhalb obiger Aufnahmenreihe hinsichtlich ihrer Azidität und ihres Karbonatengehaltes zu verfolgen. Da die pH-Werte in mehreren Beständen für 2 übereinandergelegene Bodenhorizonte angegeben sind (vgl. Phytos. Tab. I), fällt eine Orientierung hierin nicht schwer. In Aufn. Nr. 1 bis 6 sehen wir nun, daß diese Werte von unten nach oben nur wenig — wohl kaum über 0.5 pH — abnehmen. In den folgenden Aufnahmen beträgt diese Differenz in der Regel mehr als 1.0 pH; die oberste Bodenschicht wird demnach entschieden sauer, während die untere nur ganz schwach sauer oder neutral bleibt.

Über den Karbonatengehalt gibt folgende Zusammenstellung Aufschluß (s. S. 127):

Im allgemeinen sinkt der Karbonatengehalt von unten nach oben sehr rasch, so daß sie sich schon in 20—30 cm Tiefe meistens nicht mehr nachweisen lassen. Öfters sind sie überhaupt nur in einer dünnen, dem Untergrund unmittelbar anliegenden Mine-

Prozent der Karbonate in der Entwicklungsreihe: *Versicoloretum* → *Trifido-Distichetum*

Bodentiefe	A u f n a h m e N r. (v g l. T a b. I.)											
	1	2	6	7	10	11	13	14	15	16	17	
5 cm	33.0%	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0%
20 cm			0.3									
40 cm		0.0		88	70			42.0	0.0	0.0	0.0	
Felsunterlage	ca. 100	ca. 100	78	ca. 100	ca. 100	0.1	ca. 100	ca. 100	ca. 100	98	70%	

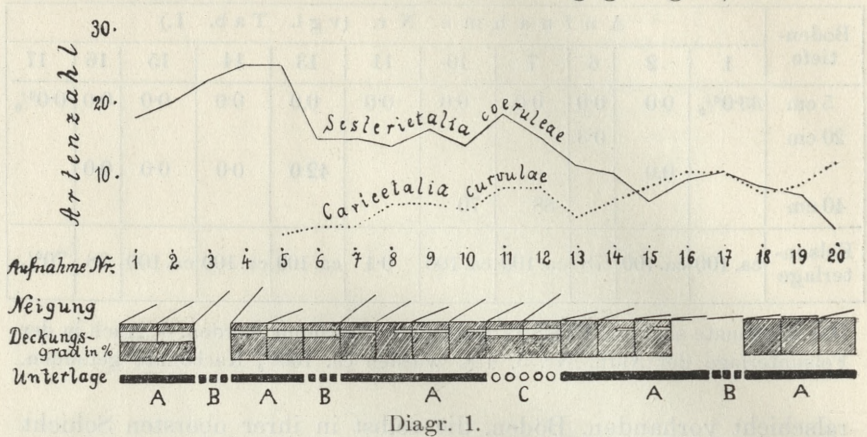
Die Karbonate sind mit Passon's Kalzimeter bestimmt worden. — Auch in der Felsunterlage der Aufn. Nr. 5. u. 8. wurden ca. 100% Karbonate gefunden.

ralschicht vorhanden. Böden, die selbst in ihrer obersten Schicht noch erhebliche Mengen Karbonate enthalten, scheinen im *Versicoloretum* selten u. zw. nur in dessen Anfangsstadien vorzukommen. Dies stimmt mit Lüdi's Resultaten aus dem Berner Oberland (Schweizer Alpen) sehr gut überein: er hatte in den Böden der meisten Rasengesellschaften auf Kalkunterlage gar keine Karbonate gefunden (Lüdi 1928). Desgleichen auch Br.-Bl. in den Böden einiger Rasenassoziationen auf Kalk im Engadin (l. c. S. 248 u. 256).

Da die felsige Unterlage aller untersuchten Bestände (mit Ausnahme von Nr. 11 u. 12) 70 bis nahezu 100% Karbonate enthält, lassen sich die oben besprochenen Verhältnisse einzig und allein durch eine derartige Bodenentwicklung erklären, die nach und nach zur Auslaugung der Karbonate resp. Basen und Versauerung der oberen Bodenschicht führt. Das Eindringen kalkmeidender Pflanzen, von denen die *Versicoloretum*-Arten nach und nach verdrängt werden, bis schließlich ein richtiges *Trifido-Distichetum* entsteht, ist somit durchaus verständlich. Je größer das Übergewicht der kalkmeidenden Arten, je saurer die obere Bodenschicht, desto weiter vorgeschrittenes Stadium der Entwicklung haben wir vor uns.

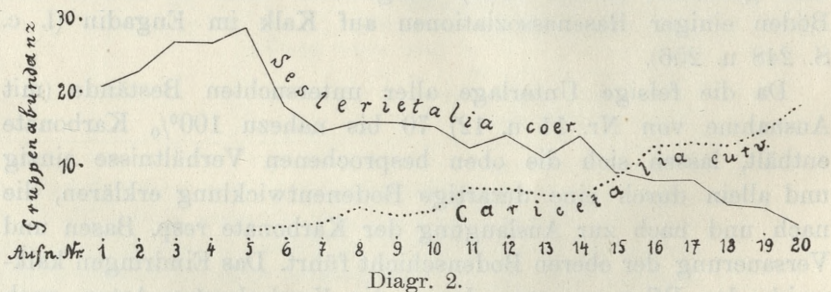
Selbstverständlich geht diese Entwicklung nicht überall und nicht immer gleich schnell vor sich. Sie steht, wie dies Diagr. 1. veranschaulicht, im engen Zusammenhang mit dem Bodenrelief sowie dem Bedeckungsgrad des Bodens durch die Vegetation.

Beide Faktoren können einander ersetzen. So sehen wir unter den Anfangsgliedern der Reihe neben mäßig geneigten, sehr of-



Entwicklungsreihe: *Versicoloretum* → *Trifido-Distichetum*.

Zahl der Charakterarten der *Seslerietalia coerulae* (die Ch.-Arten des *Versicoloretum* mit eingerechnet) und der *Caricetalia curvulae* im Verhältnis zur Bodenneigung und zum Deckungsgrad des Bodens durch die Vegetation. Unterlage: A: Kalkgestein od. Dolomit, B: Kalkmergel, C: kalkarme Unterlage.



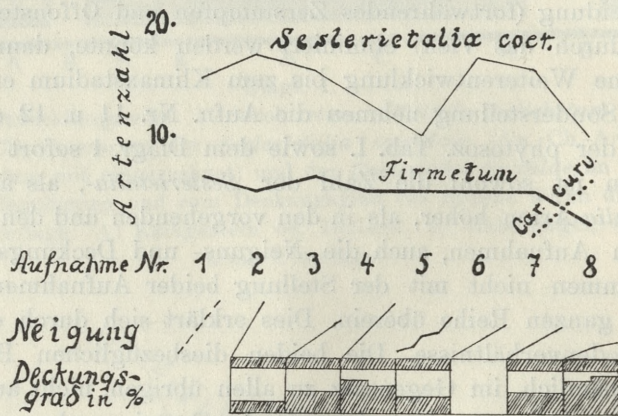
Gruppenabundanzkurven (vgl. Schwickerath 1931) derselben Entwicklungsreihe, wie im Diagr. 1. Die Kurven sind durch Summierung der in einer jeden Aufnahme gefundenen Mengen- (= kombinierten Abundanz- u. Dominanz-) Zahlen der beiden Charakterartengruppen d. i. der *Seslerietalia coerulae* u. der *Caricetalia curvulae* zustande gekommen. Das Zeichen: + ist hierbei gleich 0·5 gesetzt worden (bei Schwickerath: + = 0·25).

fenen Beständen (Aufn. Nr. 1 u. 2) auch stark geschlossene Rasen an sehr steilen Hängen (Nr. 4). Natürlich ist der Parallelismus kein absoluter, da ja neben beiden genannten Faktoren noch zahlreiche andere mit ins Spiel kommen.

Man könnte vielleicht, an der Hand meines Diagrammes, den Einwand machen, daß sich die weiter vorgerückten Entwicklungsstadien der Kalkvegetation nur bei sehr schwacher Bodenneigung einstellen können, daß also das Klimaxstadium selbst nur ganz lokal erlangt werden kann. Ich glaube, daß ein derartiger Einwand unsere Auffassung nicht zu beeinträchtigen vermag. Es ist ja eine allgemeine Tendenz der alpinen Kalkvegetation, geschlossene Rasen zu bilden. Ist dies aber erfolgt, dann setzt sofort die oben geschilderte Boden- und Vegetationsentwicklung auch an mittelmäßig steilen Hängen ein (vgl. Aufn. Nr. 7, 8 u. 10). Wenn nur später die ständige Zufuhr frischen Kalksteinmaterials von höher gelegenen Felspartien abgeschnitten würde und wenn der Einfluß der Beweidung (fortwährendes Zerstampfen und Offenstellen des Rasens durch das Vieh) eliminiert werden könnte, dann würde sicher eine Weiterentwicklung bis zum Klimaxstadium eintreten.

Eine Sonderstellung nehmen die Aufn. Nr. 11 u. 12 ein, wie dies auf der phytosoz. Tab. I. sowie dem Diagr. 1 sofort auffällt. In beiden ist sowohl die Zahl der *Seslerietalia*-, als auch der *Curvuletalia*-Arten höher, als in den vorgehenden und den nächstfolgenden Aufnahmen, auch die Neigungs- und Deckungsverhältnisse stimmen nicht mit der Stellung beider Aufnahmen innerhalb der ganzen Reihe überein. Dies erklärt sich durch eigenartige Bodenverhältnisse. Die beiden diesbezüglichen Bestände wachsen nämlich, im Gegensatz zu allen übrigen, nicht auf Kalk, sondern auf kalkarmer Unterlage: in der Gesteinsprobe von Nr 11 fand ich nur eine Spur (etwa 0·1%) von Karbonaten. Hierin stimmen sie mit den von Włodek, Strzemiński u. Ralski untersuchten »*Disticheto-Versicoloreta*« überein, ja die Felsunterlage der letzteren am Szalony Wierch scheint ganz gleich zu sein, wie diejenige von Nr. 12 (Lias-Schiefer). Was die erhebliche Anzahl kalkliebender Arten anbelangt, so ist diese im Fall der Aufn. Nr. 11 wahrscheinlich durch die eigenartige Natur der Unterlage zu erklären. Letztere besteht, wie mir Koll. Sokołowski gefälligst erläuterte, z. T. aus Kalk, zum Teil aus Hornsteinen (Radiolariten). Erstere verwittern viel schneller, so daß der herabgefallene Schutt hauptsächlich Radiolarite enthält, also eine kalkarme Unterlage darstellt. Die oben anstehenden Felsen enthalten aber noch kalkreiche Partien, die den dicht darunter wachsenden Kalkpflanzen zum Vorteil werden können, zumal die Ve-

getation eine offene ist. Die Bodenverhältnisse von Nr. 12 konnte ich leider nicht näher untersuchen, ich vermute aber, daß sich dort ebenfalls der Einfluß der kalkarmen Unterlage mit demjenigen der anstehenden Kalkfelsen kombiniert. Auf jeden Fall gehören die beiden letztbetrachteten Aufnahmen nicht in jene Entwicklungsreihe, die vom reinen *Vesicoloretum* ausgeht und zum *Trifido-Distichetum* führt. Sie bilden wohl Anfangsglieder einer ganz anderen Reihe, welche dank einer eigenartigen Unterlage schon von Anfang an eine »Mischvegetation« darstellt, dann allerdings ebenfalls dem *Trifido-Distichetum* zustrebend. Włodek, Strzemiński und Ralski haben nur solche Anfangsglieder dieser zweiten Reihe bodenkundlich untersucht.



Diagr. 3.

Firmetum.

Zahl der Charakterarten der Assoziation, der Ordnung *Seslerietalia coerulesae* (die Ch.-Arten des *Firmetum* mit eingerechnet) und derjenigen der *Caricetalia curvulae* im Verhältnis zur Bodenneigung und Deckungsgrad der Vegetation. Deckungsgr. in Nr. 6: nicht notiert.

Die bisherigen Erörterungen beziehen sich auf das *Vesicoloretum*, welchem in der Entwicklung der Kalkvegetation zum Klimaxstadium die bei weitem wichtigste Rolle zukommt. Aber auch in den weiter vorgerückten Stadien des völlig kalksteten *Firmetum* lassen sich, allerdings nur selten und ganz vereinzelt, kalkmeidende Pflanzen beobachten. Umso merkwürdiger scheint ein *Firmetum*-Bestand oberhalb des Passes zwischen Małolączniak und Krzesanica, in dem mehrere *Trifido-Distichetum*-Arten z. T. in ziemlich großer Menge vorkommen. Die lokalen Verhältnisse scheinen hierfür be-

Nr. der Aufnahme	1	2	3	4	5	6	7	8
Lokalität	Gładkie Uplazian-skie	Rzędy	Bujaczy Wierch	Siwy Wierch	Chocz	Siwy Wierch	Bujaczy	Krzsanica-Małokacz.
Seehöhe in Metern	1800	1870	1900	1795	1600	1800	1850	2070
Geologische Unterlage	Trias-Kalkstein	Trias-Kalkstein	Trias-Dolomit	Trias-Dolomit	Trias-Dolomit	Trias-Dolomit	Trias-Dolomit	Trias-Kalkstein
Exposition	ESE	W	SE	ENE	WSW	N	NNE	NW
Neigung		60°	35°	40—50°	10—50°	30°	30°	5—15°
Deckungsgrad der Vegetation in %		40	60	75	50		60	80—90
pH der obersten Bodenschicht (1—5 cm)	7.33—7.53						7.58	5.42*—6.35
pH der unteren Bodenschicht								6.6
Größe der Aufnahme in m ²		16 (300)	4 (50)	16 (100)	15	16 (200)	10 (300)	10 (100)
Charakterarten	4-5	3-3	4-3	4-4	3-3	3-2	4-3	4-4
Carex firma	+	+ 1-2	+	+	+	+	+	+
Saxifraga caesia	+	(+)	+	(+)	+	(+)	(+)	+
Crepis Jacquinii	+	+	+	(+)	+	(+)	(+)	+
Gentiana Clusii	+	+	+	(+)	+	(+)	(+)	+
Viola alpina	+	2.1	+	+	2.1	+	+	2.1
Chamaecochis alpinus	+	+	+	+	+	+	+	+
Helianthemum alpestre	+	+	+	+	+	+	+	+
Cetraria juniperina f. terrestris (loc.)	+	2.2	+	+	+	+	+	+
Verbands- u. Ordnungscharakterarten der Seslerietalia coeruleae	2	1-1-2	+ 1-1-2	2.2	1.2	2.1-2	r	3.2
Festuca ovicularis	+	(+)	+	+	1.1	1.1-2	(+)	(+)
Sesleria Bielzii	+	+	+	+	+	+	(+)	(+)
Pedicularis Oederi	+	(+)	+	(+)	+	+	(+)	(+)
Bellidistram Micheli	+	+	+	+	+	+	(+)	(+)
Silene acaulis var. pannonica	+	+	+	+	+	+	(+)	+
Dryas octopetala	3	2.2	2.3	3-2-3	3-4	4.4	3-2-3	+
Bartschia alpina	+	(+)	(+)	(+)	+	+	(+)	+
Biscutella levigata	+	(+)	(+)	+	+	+	(+)	+
Minuartia verna ssp. Gerardi	+	+	+	+	+	+	+	+
Salix Jacquinii	+	+	+	+	+	+	+	+
Arenaria ciliata ssp. tenella	+	(+)	+	+	+	+	(+)	+
Leontopodium alpinum	+	(+)	+	+	+	+	(+)	+
Euphrasia salisburgensis	+	(+)	+	+	+	+	(+)	+
Pedicularis verticillata	+	(+)	+	+	+	+	(+)	+
Phyteuma orbiculare	+	(+)	+	+	+	+	(+)	+
Übergreifende Charakterarten	+	+	+	+	+	+	(r)	1.1
Androsace chamaejasme	+	+	+	+	+	+	(r)	(+)
Hedysarum hedysaroides	+	+	+	+	+	+	+	+
Anthyllis vulneraria var. alpestris	+	+	+	+	+	+	+	+
Dianthus nitidus	+	+	+	(+)	+	+	+	+
Differentialarten des Firmetum carpat.	+	1.1	+	2.1	2.1	2.1	+	+
Ranunculus alpestris	+	+	+	+	+	+	+	+
Campanula cochlearifolia	+	+	+	+	+	+	+	+
Pinguicula alpina	+	+	+	+	+	+	+	+
Begleiter	+	+	+	+	+	+	+	+
a) kalzikol bzw. basiphil	+	+	+	+	+	+	+	+
Galium anisophyllum	+	(+)	+	(+)	+	(+)	+	+
Salix reticulata	+	+	+	+	+	+	+	+
Saxifraga aizoides	+	+	+	+	+	+	+	+
Selaginella selaginoides	+	(+)	+	(+)	+	(+)	(+)	(+)
Trisetum alpestre	+	+	+	+	+	+	(+)	(+)
Gentiana praecox	+	+	+	+	+	+	(+)	(+)
Primula auricula	+	+	+	+	+	+	(+)	(+)
Saxifraga aizoon	+	(+)	+	+	+	+	(+)	(+)
— perdurans	+	(r)	+	+	+	+	(+)	(+)
Draba aizoides	+	+	+	+	+	+	(+)	(+)
b) ± indifferent	+	+	+	+	+	+	+	+
Polygonum viviparum	+	+	+	+	+	+	+	+
Minuartia sedoides	+	+	+	+	+	+	+	+
Soldanella carpatica	+	(+)	+	(+)	+	+	+	+
Myosotis alpestris	+	+	+	+	+	+	+	+
Sweetertia alpestris	+	+	+	+	+	+	+	+
c) kalkmeidend	+	+	+	+	+	+	+	+
Vaccinium vitis idaea	+	+	+	+	+	+	+	+
Flechten u. Moose	+	1.2	1.1-2	2.2	2.2	2.3	1.2	+
Tortella tortuosa	+	(+)	+	(+)	+	(+)	+	+
Hylocomium splendens	+	(+)	+	(+)	+	(+)	+	+
Racomitrium sp.	+	(+)	+	(+)	+	(+)	+	+
Rhytidiadelphus triquetrus	+	(+)	+	(+)	+	(+)	+	+
Cetraria islandica	+	1.1	+	3-3-4	2.2	3-3	1.1	2-2-3
Alectoria ochroleuca	+	+	+	(+)	+	(+)	+	2.1-2
Thamnolia vermicularis	+	+	+	(+)	+	(+)	+	+
Cladonia pyxidata	+	(+)	+	(+)	+	(+)	+	+
Solorina saccata	+	(+)	+	(+)	+	(+)	+	+
Charakterarten der Caricetalia curvulae	+	+	+	+	+	+	+	+
Juncus trifidus	+	+	+	+	+	+	+	+
Sesleria disticha	+	+	+	+	+	+	+	+
Festuca supina	+	+	+	+	+	+	+	+
Campanula alpina	+	+	+	+	+	+	+	+
Lycopodium selago f. adpressum	+	+	+	+	+	+	+	+
Primula minima	+	+	+	+	+	+	+	+

Außerdem wurden gefunden: kalzikole Arten: Androsace lactea 5, Arabis arenosa ssp. dependens 2, Asplenium viride 2, Cerastium latifolium 8, C. Raciborskii 8, Hutchinsia alpina 2, 8, Salix retusa 8 (Menge u. Soz.: 1.1), Tofieldia calyculata 6, Veronica aphylla (2); — ± indifferent: Carex atrata 8, C. fuliginosa 8, Dianthus glacialis 8, Gymnadenia albida 6, Leontodon pseudotaxaci 8, Ligusticum simplex 8, Lloydia serotina 8, Parnassia palustris 6, Pinus mont. ssp. mughus 6, Poa alpina (7), 8 (M. u. S.: 1.1), Rhodiola rosea 3, Saxifraga hieracifolia 8; — kalkmeidend: Empetrum nigrum 6; — Flechten u. Moose: Cetraria cucullata 7, 8, C. nivalis 2, 7, Cladonia furcata 6, Cl. elongata 7, 8, Cl. silvatica (2), 4, Diploschistium ocellatum 2, D. scrupaceum 3, Diceranum scoparium 5, Hypnum Schreberi 6, Polytrichum juniperinum 8, Rhytidium rugosum 5 (M. u. S.: 1-2). — Die Ziffern beziehen sich auf die Nummern der Aufnahmen.

Lokalitäten: 5—Chocz, 3. u. 7. — Bielskie Tatry, sonst — West-Tatra.

In der Felsunterlage von Aufn. Nr. 3, 7 u. 8 wurden beinahe 100% Karbonate gefunden.

Datum der Aufn.: Nr. 1: 24. VIII. 1923; Nr. 4 u. 6: 17. VIII. 1929; Nr. 5: 1. IX. 1930; Nr. 2: 1. VII. 1932; Nr. 3: 13. VII. 1932; Nr. 7: 17. IX. 1934; Nr. 8: 20. IX. 1934. Weitere Erläuterungen s. Tab. I.

sonders günstig: eine weite, schwach geneigte Lehne, an der die Zufuhr vom Verwitterungsmaterial von oben her kaum möglich ist. Ein Vergleich mit typisch entwickelten *Firmeten* (s. phytos. Tab. II. sowie Diagr. 3) belehrt, daß der hier behandelte Bestand kein typischer ist, wenn auch *Carex firma* entschieden vorherrscht. Es findet sich aber neben ihr nur noch eine Charakterart des *Firmetum*; das Vorkommen zweier *Versicoloretum*-Charakterarten sowie die beträchtliche Menge von *Festuca versicolor* selbst zeugen andererseits, daß wir ein Übergangsstadium zwischen beiden erwähnten Assoziationen vor uns haben. Interessant bleibt immerhin, daß schon in diesem Stadium die Entwicklung gegen das *Trifido-Distichetum* hin ziemlich weit vorgeschritten ist. Auch dieser Fall hat sein Analogon in den Alpen: Braun-Blanquet erwähnt (1926, S. 230) ein *Firmetum*, welches geradezu ein Initialstadium des *Curvuletum* darstellt.

Auf Grund der bisherigen Erörterungen gelangen wir zu folgenden Schlußfolgerungen:

1. Es läßt sich in den Kalkgebieten der Tatra, ebenso wie in den Alpen, ganz allgemein eine Entwicklungstendenz feststellen, die zur Verdrängung der Kalkvegetation von kalkmeidenden Pflanzenassoziationen führt.

2. Das Endstadium dieser Entwicklung ist in der alpinen Stufe der Tatra das *Trifido-Distichetum* als Klimaxassoziation dieser Stufe.

3. Diese Entwicklung ist gewöhnlich umso weiter vorgeschritten, je weniger steil die Hänge und je geschlossener der Rasen ist. An sehr steilen, gipfelwärts felsigen Hängen oder bei sehr lockerem Schluß der Vegetation können sich Kalkassoziationen sehr lange in reinem Zustand erhalten.

4. Die von Włodek, Strzemieński und Ralski untersuchten »*Disticheto-Versicoloreta*« gehören nicht zu der Hauptentwicklungsreihe: *Versicoloretum typicum* → *Trifido-Distichetum*, sondern stellen wahrscheinlich Anfangsglieder einer besonderen Reihe dar, die von Mischvegetation auf eigenartiger Unterlage ausgeht und gleichfalls dem *Trifido-Distichetum* zustrebt. Die Glieder dieser Reihe gleichen allerdings in floristischer Hinsicht derartig den mittleren Gliedern der Hauptreihe, daß sie von denselben in systematisch-phytosoziologischer Hinsicht nicht abgesondert werden können.

VI. Phytosoziologisch-systematische Bemerkungen über die behandelten Pflanzenassoziationen.

A. Ordnung: Seslerietalia coeruleae Br.-Bl.

Hierher gehören folgende westkarpatische Assoziationen:

1. *Firmetum* (= *Caricetum firmae*) *carpaticum*.

Vgl. hiezu: phytosoz. Tab. II.

Von den Charakterarten dieser Assoziation betrachte ich *Chamaeorchis alpinus*, wie früher, als bestandestreu, *Carex firma*, *Saxifraga caesia* und *Viola alpina* als fest. Dazu kommen noch als bestandeshold: *Crepis Jacquini*, *Helianthemum alpestre* und *Gentiana Clusii*; für die beiden ersteren geht dies sowohl aus meinen eigenen Beobachtungen, als auch aus den Tabellen Klika's (1932) und Sillinger's (1933) sehr schön hervor. *Gentiana Clusii* ist wohl auch in der *Carduus glaucus*-Ass. häufig zu sehen, ich glaube aber, daß dies z. T. auf Einbeziehen kleiner *Firmetum*-Fragmente beruhen kann, die bei den Aufnahmen schwerlich auszuscheiden sind und daß die Art doch im *Firmetum* ihr Hauptvorkommenszentrum besitzt. Da sie zudem in den Zentral- und Ostalpen allgemein zu den *Firmetum*-Charakterarten gerechnet wird, zog ich es vor, sie auch bei uns als solche zu betrachten. *Cetraria juniperina* ist wohl nur lokal hold. *Campanula cochlearifolia* habe ich in die Gruppe der Differenzialarten übertragen, da sie eher eine Felsspaltenpflanze ist.

In ihrer jetzigen Form entspricht die Charakterartenliste sehr gut derjenigen aus den Alpen (cfr. Br.-Bl. 1926; Aichinger 1933). Da sich aber in der Tatra einige dem alpinen *Firmetum* oder den Alpen überhaupt fremde Arten vorfinden, ist das hiesige *Firmetum* als eine geographische Rasse des alpigenen aufzufassen. Dieselbe kommt außer in der Tatra noch am Chocz (s. Tab. II. Aufn. Nr. 5), in der Fatra (Klika 1932) und der Niederen Tatra (Sillinger 1933 als »*Dryadeto-Firmetum*«) vor. In beiden letztgenannten Gebirgen ist es im Vergleiche mit der Tatra recht verarmt; es fehlen u. a. 2 ausgezeichnete Charakterarten: *Chamaeorchis* und *Viola alpina*.

2. *Versicoloretum tatricum* (= *Festuca versicolor*-*Sesleria Bielzii*-Assoziation; = »*Varietum tatricum*« 1923 u. 1927).

Hiezu: phytosoz. Tab. I.

Die floristische Ausprägung dieser Assoziation ist viel schärfer, als sie uns früher vorkam. Zu den 3 von Anfang an aner-

kannten Charakterarten: *Androsace chamaejasme*, *Cerastium lanatum* u. *Potentilla Crantzii*, die alle als bestandeshold beizubehalten sind, kommen 4 weitere, u. zw.: *Erigeron hungaricus* u. *Astragalus frigidus* als bestandesfest, *Hedysarum hedysaroides* und *Senecio capitatus* als hold. Möglicherweise werden sich noch andere Arten daran gesellen, u. a. vielleicht *Oxytropis sericea*. Es ist beachtenswert, daß obwohl das *Versicoloretum tatricum* eine ausgesprochen karpatische Assoziation ist, fast alle seine Charakterarten eine weite Verbreitung aufweisen. Mehrere gehen in den Alpen in andere verwandte Assoziationen als Ordnungscharakterarten über.

Das *Versicoloretum tatricum* ist, soviel wir wissen, eine endemische Assoziation der Tatra von subalpin-alpiner Höhenverbreitung. Die Kalkgebiete der benachbarten Gebirgszüge sind wahrscheinlich für seine Entwicklung zu niedrig¹⁾. Es ist nun interessant, daß in Sillinger's Zusammenstellung von 591 Arten aus der Niederen Tatra (1933, S. 301—324) von den Charakterarten unserer Assoziation nur 2 angeführt werden, davon 1 (*Androsace chamaejasme*) nur aus einer einzigen *Firmetum*-Aufnahme, während die andere (*Hedysarum*) zwar verbreiteter erscheint, nirgends aber eine so wichtige Rolle spielt, wie im *Versicoloretum* der Tatra.

Meine *Versicoloretum*-Aufnahmen stammen durchweg aus der alpinen Stufe. Leider sind die in den J. 1922—24 ausgeführten Aufnahmen aus der Legföhrenstufe nur mit Vorbehalt zu gebrauchen: sie sind methodisch nicht ganz einwandfrei und beziehen sich außerdem zum guten Teil auf sekundär an Stelle des vernichteten Knieholzes entwickelte und nicht ganz typisch ausgebildete Bestände.

Tabelle I. gibt wohl ein Bild der Zusammensetzung unserer Assoziation, sie ist aber zur Bestimmung der Stetigkeitsverhältnisse insoferne nicht gut geeignet, als mehrere Aufnahmeflächen zu klein sind. Übrigens stellen nur die 6 ersten Aufnahmen typisches *Versicoloretum* dar. Die weiterfolgenden entsprechen den schon früher ausführlich behandelten Stadien der fortschreitenden Entwicklung zum *Trifido-Distichetum*. Hiebei wiedergeben die

¹⁾ Das von Sillinger aus der Niederen Tatra beschriebene »*Saxifrageto-Versicoloretum*« ist vielleicht als sein stark verarmtes, fast aller seiner Charakterarten entbehrendes und floristisch wenig selbständiges Äquivalent anzusprechen.

Aufn. Nr. 7 bis 15 eine besondere *Carex sempervirens*-Fazies (oder gar Subassoziation), während die 3 letzten Aufn. (Nr. 17 bis 19) zwischen *Versicoloretum* und *Trifido-Distichetum* derart die Mitte halten, daß sie jedem von beiden fast gleich gut untergeordnet werden könnten. *Versicoloretum typicum* nimmt in der Tatra eine ähnliche Stellung ein, wie das *Seslerieto-Semperviretum* in den Alpen; seine weiteren Entwicklungsstadien entsprechen dagegen mehr dem alpinen *Elynetum*.

Die Ausscheidung einer »*Disticheto-Versicoloretum*-Mischassoziation« als besonderer, dem *Versicoloretum* gleichwertigen phytosoziologischen Einheit halte ich heute nicht für angezeigt. Ebenso wenig werden ja diejenigen Stadien des alpinen *Elynetum*, in denen sich nach und nach *Curvuletum*-Arten einstellen, als besondere Einheit abgegliedert.

3. *Carex Tatrorum-Carduus glaucus*-Assoziation.

Auf Grund von 12 meinen eigenen, nicht publiz. Aufnahmen aus d. J. 1929—33 sowie von 16 Aufn. Klika's (1933), ferner auch die phytosoziol. Tabellen Sillingers (1933) und unsere alten Aufn. (1922—24) zu Rate ziehend, bezeichne ich folgende Arten als charakteristisch für diese Assoziation:

Festuca Tatrae, *Carduus glaucus*, *Anthyllis vulneraria* v. *alpestris*, *Hieracium villosum*, *H. bupleuroides*, *H. bifidum* ssp., *Knautia Kitaibelii*, *Allium montanum*, *Gymnadenia odoratissima*, *Dianthus nitidus*, *Coronilla vaginalis*. Dazu kommen in der Tatra noch folgende lokale Charakterarten hinzu, die allerdings in den benachbarten Gebirgen ihr Vorkommenszentrum in anderen Gesellschaften haben: *Sempervivum* cfr. *soboliferum*, *Dianthus praecox*, *Leontodon incanus*, *Pulsatilla slavica*.

Als Differenzialarten kommen mehrere Hochstauden in Betracht (*Pimpinella major*, *Laserpitium latifolium*, *Heracleum sphondylium*, *Digitalis ambigua*, *Aconitum gracile* u. a. m.; auch *Calamagrostis varia*). Hierin knüpft unsere Gesellschaft an das *Festucetum carpaticae* und dadurch an die Ordnung der *Adenostyletalia* an.

Die *Carex-Carduus glaucus*-Assoziation ist in den westlichen Zentralkarpaten endemisch. Außer in der Tatra ist sie in mehreren geographischen Varianten auf dem Chocz(!), der Fatra (Klika)

sowie in der Niederen Tatra verbreitet. Sillinger's »*Seslerieto-Festucetum Tatrae*« sowie »*Seslerieto-Semperviretum fatrense*« gehören sicher hieher und auch das »*Calamagrostidetum variae carpaticum*« möchte ich hieher als Subassoziation ziehen.

Unsere Assoziation ist nicht nur montan, wie wir früher meinten, sondern sie steigt öfters hoch in die Legföhrenstufe. In den Bielskie Tatry habe ich sie einmal sogar bei 1900 m angetroffen. In solcher Höhe ist sie aber nicht mehr typisch ausgebildet und geht ins *Versicoloretum* über.

4. *Versicolori-Agrostidetum* (= *Agrostis alpina-Festuca versicolor*-Assoziation).

Charakterarten: *Agrostis alpina*, *Alchemilla flabellata*, *Callianthemum rutifolium*, ? *Ligusticum simplex*, *Pulsatilla vernalis*, ? *Antennaria carpatica*, *Hieracium alpicola* ssp. *Ullepitschii*, *H. valdepilosum* ssp. *Grabowskianum*, *H. scorzonerifolium* ssp. *pseudoflexile*, ? *H. trichadenocaesium*, *H. Rostani* ssp. *wolowiecense*, ? *H. pietroszuanum* ssp. *jarzqbczynum*. — Übergreifende Charakterarten des *Versicoloretum tatricum*: *Potentilla Crantzii*, *Hedysarum hedysaroides*, *Erigeron hungaricus*, *Cerastium lanatum*.

Ich habe diese Gesellschaft früher (1928) dem *Caricion curvulae* eingeordnet, durch das Vorkommen zahlreicher Arten des letzteren irreführt. Ich zweifle aber nicht im geringsten, daß die jetzige Auffassung die richtigere ist. In den bestentwickelten Beständen des *Versicolori-Agrostidetum* sind die *Curvuletalia*-Arten nicht stärker vertreten, als in den mittleren Gliedern der Entwicklungsreihe: *Versicoloretum* → *Trifido-Distichetum*, die aus diesem Grunde dem *Caricion curvulae* einzuverleiben ja niemanden einfällt. Es liegt übrigens in der Natur der Standorte (steile, feuchte Urgesteinfelsen), daß eine scharfe Umgrenzung absolut reiner Bestände unter Ausscheidung der azidiphilen Arten kaum durchführbar ist. Letztere dringen auf jede weniger feuchte oder humusreichere Stelle ein.

Es ist verständlich, daß dieser Assoziation mehrere im *Versicoloretum tatricum* vorkommende kalkstete Arten fehlen. Ihre Charakterarten sind meistens wohl neutro- bis schwach azidiphil; nur 3 von ihnen (*Pulsatilla vernalis*, *Hieracium Ullepitschii*, *Antennaria carpatica*) sind ausgesprochen kalkmeidend.

Krajina (1933) teilt unsere Gesellschaft in 2 besondere Assoziationen ein: *Agrostidetum alpinae* und *Festucetum versicoloris graniticum*. Er schreibt: „Das Versicoloreto-Agrostidetum alpinae der polnischen Forscher entstand wahrscheinlich durch Synthese der Analysen der Aufnahmen, die in sich die Individuen...“ seiner beiden Assoz. „...einbeziehen“ (l. c. II. S. 58). Diese Vermutung ist nicht richtig. Ich habe unsere Gesellschaft in verschiedenen Teilen der Tatra beobachtet; außer der im J. 1928 in Tab. V. aufgezählten Lokalitäten kenne ich sie auch aus dem Gebiete der Hala Gąsienicowa und der West-Tatra. Reine Bestände von *Agrostis alpina* habe ich aber nirgends angetroffen; wenn solche im Młynica-Tale vorkommen, so ist dies im Gesamtvegetationsbild der Tatra wohl eine Ausnahme. Ich könnte sie übrigens nur als Fazies bewerten.

5. *Versicoloretum babiogorense* = (*Festuca versicolor-Saxifraga aizoon*-Assoziation).

Diese von J. Walas (1933) vortrefflich charakterisierte Assoziation zeichnet sich trotz ihrer Verarmung gegenüber den tatri-schen *Seslerietalia*-Gesellschaften durch ein floristisch selbständiges Gepräge aus. Von den von Walas angeführten Charakterarten möchte ich folgenden mehr als eine lokale Bedeutung zumessen: *Saxifraga aizoon*, *Leucanthemum vulgare* var. *alpicolum*, *Dianthus speciosus*, *Alchemilla flabellata*, *Hieracium Grabowskianum*. Die 3 erstgenannten spielen in der Tatra in keiner Assoziation eine derartige Rolle, wie im *Versicoloretum babiogorense*; die 2 übrigen sind Charakterarten des *Versicolori-Agrostidetum*, also einer nahe verwandten Gesellschaft. Von Verbands- und Ordnungscharakterarten der *Seslerietalia* sind 5 vertreten (*Festuca versicolor*, *Phyteuma orbiculare*, *Ranunculus Hornschuchii*, *Bartschia alpina*, *Hieracium* cfr. *bifidum*), wogegen in den meisten Aufnahmen nur 2 *Curvuletalia*-Arten vorkommen.

Den beiden letztgenannten Assoz. scheint das nur sehr ungenügend bekannte „*Versicoloreto-Agrostidetum rupestris*“ Sillinger's (1933; der Name ist keineswegs gut gewählt) aus der Niederen Tatra nahe zu stehen. Es ist, wie *Versicoloretum babiogorense*, im Vergleiche mit *Versicoloretum taticum* stark verarmt und enthält gleichfalls einige *Curvuletalia*-Arten. Seine floristische Selbständigkeit scheint wenig ausgeprägt zu sein; immerhin ist es möglich, daß sich einige lokale Charakterarten herausfinden lassen (schon an der Hand der Verzeichnisse Sillinger's könnte man an *Linum extraaxillare*, *Alchemilla flabellata* u. *A. acutidens* denken).

Braun-Blanquet (1930) möchte den *Seslerietalia coeruleae* noch *Festucetum carpaticae* anschließen. Die bisher publizierten Aufnahmen (Domin 1925, Pawłowski u. Stecki 1927) geben gewiß Anlaß dazu, m. E. ist

dies aber darum der Fall, daß sie nicht ganz rein waren, sondern viele aus den umgebenden *Seslerietalia*-Gesellschaften eingedrungene Arten enthielten. Meine in den J. 1929—33 ausgeführten Aufnahmen sind in dieser Hinsicht bedeutend besser. Sie enthalten zwar einige *Seslerietalia*-Arten, diesen kommt aber eine bei weitem geringere Rolle zu, als den *Adenostyletalia*-Arten. Meine ursprüngliche Standpunktnahme, als ich (1927 u. 28) *Festucetum carpaticae* zum *Calamagrostidion*-Verbande einbezog, findet hierin ihre Bestätigung.

Die westkarpatischen Assoziationen der Ordnung *Seslerietalia coeruleae* besitzen mehrere gemeinsame Charakterarten, die nur zum Teil mit denjenigen der alpigenen *Seslerietalia*-Assoziationen zusammenfallen. Über ihre Vorkommensverhältnisse und phytosoziologische Bewertung in einzelnen Gebieten gibt die beiliegende Zusammenstellung (s. S. 138) einigen Aufschluß.

Die in unserer Tabelle zusammengestellten Arten lassen sich folgendermaßen einteilen:

a) In anderen Gebieten als Ordnungscharakterarten betrachtet: 5 Arten.

b) Als Charakterarten des alpigenen Verbandes *Seslerion coeruleae* aufgefaßt: 10 bis 11 (wenn man *Silene acaulis* mitzählt) Arten. 4 Arten davon werden übrigens von Horvat zu den Charakterarten des illyrischen *Seslerion tenuifoliae* resp. *Festucion pungentis* gerechnet, sind also besser als Ordnungscharakterarten zu betrachten, so daß nur 6 bis 7 Arten bleiben.

c) 1 Art (*Dryas*), die in den Alpen nicht als charakteristisch gilt, dafür aber von Horvat als Charakterart des *Seslerion tenuifoliae* bezeichnet wird. Sie ist wohl Ordnungscharakterart.

d) 10 oder (mit *Silene acaulis* var. *pannonica*) 11 Arten, die nur von uns in unserem Gebiet als *Seslerietalia*-Charakterarten aufgefaßt werden. 6 von ihnen fehlen überhaupt in den Alpen und in den illyrischen Gebirgen, wo sie z. T. durch verwandte, sie auch in phytosoziologischer Hinsicht ersetzende Formen vertreten werden.

Die letztgenannte Gruppe erscheint besonders beachtenswert: ihren Arten kommt ja in den westkarpatischen *Seslerietalia*-Assoziationen die bei weitem wichtigste Rolle zu. Dies fällt noch mehr auf im Vergleich mit der ganz untergeordneten Stellung, die in unseren Assoziationen von den eigentlichen Charakterarten des alpigenen *Seslerion coeruleae*-Verbandes eingenommen wird.

Charakterarten der *Seslerietalia coeruleae* in der Tatra.

	Vorkommen in den <i>Seslerietalia coeruleae</i> -Assoziationen i. d. Tatra				Phytosoziologische Bewertung in den:	
	<i>Firmetum</i>	<i>Carex Tatr.-Car- dus Blau- cus-As.</i>	<i>Versicol- retum</i>	<i>Versico- fort- Agrostid.</i>	Alpen (A = Aichinger Br = Braun- Blanquet)	Illyrischen Gebirgen (Horvat)
a) <i>Phyteuma orbiculare</i>	—	—	—	—	Ord. (A)	Ord.
<i>Bartschia alpina</i>	—	—	—	—	Ord. (A)	S. t.
<i>Salix Jacquini</i>	—	—	—	—	Ord. (A)	
<i>Biscutella levigata</i>	—	—	—	—		Ord.
<i>Oxytropis campestris</i>	—	—	—	—	Ord. (Br)	S. t.
b) <i>Scabiosa lucida</i>	—	—	—	—	S. c. (A, Br)	F. p.
<i>Pedicularis verticillata</i>	—	—	—	—	S. c. (A, Br)	S. t.
<i>Helianthemum grandiflorum</i>	—	—	—	—	S. c. (A)	F. p.
<i>Sedum atratum</i>	—	—	—	—	S. c. (A, Br)	S. t.
<i>Bupleurum ranunculoides</i>	—	—	—	—	S. c. od. Ord. (Br. brieft.)	
<i>Oxytropis sericea</i>	—	—	—	—	S. c. od. Ord. (Br. brieft.)	0
<i>Arenaria ciliata</i>	—	—	—	—	S. c. (A, Br)	
<i>Euphrasia salisburgensis</i>	—	—	—	—	S. c. (A, Br)	Firm. croat.: var.
<i>Gentiana verna</i>	—	—	—	—	S. c. (Br: var.)	
<i>Leontopodium alpinum</i>	—	—	—	—	S. c. (A, Br)	S. t.: var.
<i>Minuartia verna</i>	—	—	—	—	S. c. (A, Br)	
<i>Ranunculus thora</i>	—	—	—	—	S. c. (Br)	
c) <i>Dryas octopetala</i>	—	—	—	—	vrk.	S. t.
d) <i>Silene acaulis</i>	—	—	—	—	S. c. (A)	
— — var. <i>pannonica</i>	—	—	—	—		* v. balcan.: S. t.
<i>Festuca versicolor</i>	—	—	—	—	* <i>F. pumila</i>	* <i>F. pungens</i>
<i>Sesleria Bielzii</i>	—	—	—	—	* <i>S. coerulea</i>	* <i>S. tenuifolia</i>
<i>Carex Tatorum</i>	—	—	—	—	0	0
<i>Ranunculus Hornschuchii</i>	—	—	—	—	()	()
<i>Thymus sudeticus</i>	—	—	—	—	0	(* <i>T. balcanus?</i>)
<i>Bellidiastrum Michellii</i>	—	—	—	—	vrk.	vrk.
<i>Pedicularis Oederi</i>	—	—	—	—	vrk. (selten)	0
<i>Saussurea alpina</i> v. <i>Borbasi</i>	—	—	—	—	* andere Rassen?	0
<i>Oxytropis carpatica</i>	—	—	—	—	* <i>O. montana</i>	* <i>O. prenja</i>
<i>Polygala brachyptera</i>	—	—	—	—	()	0

Erläuterung: Ord. = Ordnungscharakterart; S. c. = Charakterart des *Seslerion coeruleae*; S. t. = Charakterart des *Seslerion tenuifoliae*; F. p. = Charakterart des *Festucion pungentis*; 0 = fehlt im Gebiete; * = im Gebiete durch eine naheverwandte Art oder Rasse vertreten, die als Charakterart der *Seslerietalia coeruleae* auftritt; () = nur auf wenige Gebietsteile beschränkt; vrk. = im Gebiete vorkommend, ohne aber als Charakterart der *Seslerietalia* zu gelten. Bedeutung der Zeichen: fetter Streifen = dominierend, dicke Linie = stets bis meist vorkommend, dünne Linie = öfters, unterbrochene Linie: nicht oft, punktiere Linie: selten vorkommend. Anm.: *Pedicularis verticillata* zeigt

bei uns eine viel breitere Vorkommensamplitude und kommt auch außerhalb der *Seslerietalia* nicht selten vor. Da er aber doch eine gewisse Vorliebe für dieselben zeigt und in anderen Gebieten ganz bestimmt als deren Charakterart gilt, habe ich mich entschlossen, ihn beizubehalten. Dies hat mich aber veranlaßt, auch *P. Oederi* aufzunehmen, da dieser bei uns eine viel mehr bestimmte Vorliebe für die *Seslerietalia* zeigt, als *P. verticillata*. Beide kommen anderseits u. a. im *Trifido-Distichetum* vor.

In der Tabelle fehlt *Leucanthemum vulgare* v. *alpicolum*, dessen phytosoz. Bewertung außerhalb der Tatra mit unbekannt ist.

Es erscheint also angezeigt, die westkarpatischen Assoziationen, anstatt wie bisher üblich dem letztgenannten Verbands einzuordnen, besser zu eigenem Verband: »*Seslerion Bielzii*« zusammenzufassen. Zu seinen Charakterarten sind die Arten der Gruppe d) zu zählen. Seine Sonderstellung wird außerdem durch eine Reihe von Assoziationscharakterarten noch schärfer ausgeprägt, die in anderen Gebieten fehlen (mit * bezeichnet), oder dort nur beschränkte Verbreitung haben. Hieher gehören: * *Erigeron hungaricus* (*Versicoloretum*); * *Festuca Tatrae*, *Carduus glaucus*, * *Knautia Kitaibelii*, * *Dianthus nitidus*, * *D. praecox*, * *Pulsatilla slavica* (*Carex Tatrorum-Carduus glaucus* Ass.); zahlreiche *Hieracium*-Sippen (*Versicolori-Agrostidetum*). — Durch die Aufstellung des *Seslerion Bielzii* findet die von Horvat schon im J. 1930 (S. 82 d. kroat. u. S. 80 d. deutsch. Textes) ausgesprochene Vermutung, daß die *Seslerietalia* der Alpen, Karpaten und kroatischen Alpen 3 verschiedene Vegetationseinheiten darstellen, ihre Bestätigung.

Einige Schwierigkeit bietet die Stellung des *Firmetum carpaticum*. Es steht dem alpinen *Firmetum* so nahe, daß es am besten als dessen geographische Rasse und nicht als besondere Assoziation aufzufassen ist. Alle seine Charakterarten sind ja auch dem alpinen *Firmetum* als solche eigen. Andererseits treten aber in unserer *Firmetum*-Rasse alle jene Arten auf, die als mutmaßliche Charakterarten des *Seslerion Bielzii* bezeichnet wurden; ihre Bedeutung ist hier allerdings bedeutend kleiner, als in der übrigen Assoziationen dieses Verbandes. Es liegt demnach nahe, das *Firmetum carpaticum* im Rahmen des *Seslerion coeruleae* zu belassen, in dem es dann eine ähnliche Übergangstellung zum *Seslerion Bielzii* einnehmen würde, wie *Caricetum firmiae croaticum* im *Seslerion tenuifoliae* (zum *Seslerion coeruleae* hinüberleitend)

oder *Caricetum ferrugineae croaticum* im *Festucion pungentis* (zum *Caricion ferrugineae* hinüberleitend, vgl. Horvat 1934).

Die Ordnung *Seslerietalia coeruleae* umfaßt demgemäß folgende Verbände:

- 1) *Seslerion coeruleae* Br.-Bl. 1926: Alpen, in die Westkarpaten reichend (Firmetum).
- 2) *Seslerion Bielzii*: West- (und Ost-?) Karpaten.
- 3) *Seslerion tenuifoliae* Horv. 1930: illyrische Gebirge.
- 4) *Festucion pungentis* Horv. 1930: illyr. Geb., in die Südostalpen reichend (*Festuca pungens-Avenastrum* Parlatoarei-Ass.).
- 5) *Caricion ferruginae* Br.-Bl. 1926: Alpen.

B. Ordnung: *Caricetalia curvulae* Br.-Bl. 1926.

Verband: *Caricion curvulae*.

Umfaßt in den Westkarpaten in meiner Auffassung folgende Assoziationen:

1. *Trifido-Distichetum tatricum* (= *Juncus trifidus-Sesleria disticha*-Assoziation; = »*Juncetum trifidi*« 1923).

Charakterarten: s. phytos. Tab. I. Ich zähle dazu noch *Lycopodium selago f. adpressum* (in den Alpen, nach briefl. Mitteilung Braun-Blanquet's, eine Rhodoretalia-Pflanze).

Diese Assoziation findet sich in der Tatra, sowie auch, in sehr ähnlicher Ausbildung, in der Niederen Tatra (Sillinger 1933).

Nach allen meinen bisherigen Beobachtungen glaube ich annehmen zu dürfen, daß das *Trifido-Distichetum typicum*, in welchem *Juncus trifidus*, *Sesleria disticha* und *Festuca supina* in von Ort zu Ort wechselndem gegenseitigem Mengenverhältnis vorherrschen, nicht nur die typischste und verbreitetste Ausbildungsform der Assoziation, sondern auch den tatsächlichen Vegetationsklimax in der alpinen Tatra-Stufe darstellt. Diese Auffassung findet eine wichtige Stütze darin, daß es eben diese Gesellschaft ist, die sich als Schlußstadium der Vegetationsentwicklung auf Kalk einstellt. Auf Urgesteinfelsen und Blockhalden kann dagegen das *Trifido-Distichetum*, ebenso wie das alpine *Curvuletum*, auch als erste Pioniergesellschaft erscheinen. Nicht jeder Bestand und nicht jeder Boden von *Trifido-Distichetum* ist demnach als Klimax anzusprechen.

2. *Distichetum subnivale tatricum* (= *Sesleria disticha-Gentiana frigida*-Assoziation).

Charakterarten: *Senecio carniolicus* (Stet. = 5), *Gentiana frigida* (5), *Luzula spicata* (5), *Minuartia sedoides* (5), *Silene acaulis* var. *norica* (4); beide letzteren besonders in stark windexponierten, felsigen Varianten. Übergreifende Charakterarten des Trifido-Distichetum: *Juncus trifidus* (Stet. = 2, Menge = +), *Pulsatilla alba*, *Senecio carpaticus*, *Lycopodium selago* f. *adpressum* (alle drei sehr selten und vereinzelt).

Verbands- und Ordnungscharakterarten: *Sesleria disticha*, *Festuca supina*, *Campanula alpina*, *Primula minima* (alle: Stet. = 5), *Agrostis rupestris* (Stet. = 2) *Cladonia uncialis* (Stet. = 4-5). Alle Angaben auf Grund von 39 nicht publ. Aufn.

Nur in der Tatra, typisch erst in der subnivalen Stufe (vgl. Pawłowski 1926) und dort das *Trifido-Distichetum* gänzlich ersetzend.

3. *Trifido-Supinetum babiogoreense* (= *Juncus trifidus-Festuca supina*-Assoziation — Walas 1933).

Eine lokale Assoziation des Babia Góra-Gipfels, sehr nahe verwandt mit *Trifido-Distichetum*, doch stark verarmt. Als lokale Charakterarten tritt die Mehrzahl der Charakterarten des *Trifido-Distichetum* auf. Als eigene Charakterart kommt noch *Cerastium alpinum* hinzu.

Bei den eben behandelten Assoziationen taucht die gleiche Frage auf, wie bei den *Seslerietalia*: sind sie dem alpigenen Verband *Caricion curvulae* einzuverleiben, oder etwa in einen eigenen Verband (*»Juncion trifidi«* — Pawłowski 1928; Krajina 1933) zusammenzufassen. Die von Braun-Blanquet im J. 1926 für die Engadiner Alpen zusammengestellte Liste der Verbandscharakterarten weicht von der unserigen nicht unerheblich ab. Von unseren Arten findet sich nur *Agrostis rupestris* darin (neben *Luzula spicata* und *Minuartia sedoides*, die bei uns *Distichetum subnivale* speziell bevorzugen); dazu kommt *Sesleria disticha*, Charakterart des *Curvuletum* (ebenso wie *Senecio carniolicus*); schließlich *Juncus trifidus* als Ordnungscharakterart¹⁾. Die Übereinstim-

¹⁾ Dagegen läßt sich *Potentilla aurea* in den gesamten Karpaten nicht als charakteristisch für *Curvuletalia* ansprechen.

mung wird aber viel größer, wenn das *Curvuletum* der Hohen Tauern in Betracht genommen wird: es findet sich dort nämlich noch *Primula minima* als Assoziations- und *Pulsatilla alba* als Ordnungscharakterart (G. Braun-Blanquet 1931); weiter ostwärts gesellt sich auch *Campanula alpina* dazu (Vierhapper 1930). Wenn man ferner berücksichtigt, daß in den Ostkarpaten *Carex curvula* wiederum erscheint und dominierend werden kann, wodurch die dortigen Bestände dem alpidischen *Curvuletum* noch ähnlicher werden, so gelangt man zur Überzeugung, daß es zur Ausscheidung eines besonderen karpatischen Verbandes keine hinreichende Grundlage gibt. Von hiesigen Charakterarten der *Curvuletalia* ist ja nur *Senecio carpaticus* den Alpen fremd, wozu noch die in den Alpen sehr wenig verbreitete *Gentiana frigida*, sowie auch *Festuca supina* kommt.

V. Krajina hat neuerdings (1933) im Mlynica-Tale — einem kleinen Tale der Hohen Tatra, etwa um die Hälfte kleiner als das Morskie Oko-Tal — nicht weniger als 7 Assoziationen unterschieden, die zu seinem „*Juncion trifidi*“ gehören. Er hat nämlich unseres *Trifido-Distichetum* in 4, unseres *Distichetum subnivale* in 3 besondere Assoziationen aufgeteilt. Diese Zahlen müssen von vornherein befremdend wirken, wenn man berücksichtigt, daß in den gesamten Ostalpen, im Vergleich zu denen die ganze Tatra ja geradezu ein Zwerggebirge ist, mit vielfach ärmerer Flora und weniger mannigfaltigen Klima- und Standortsbedingungen, bisjetzt im ganzen nur drei zum *Caricion curvulae* gehörige Assoziationen bekannt geworden sind. Man muß demnach vermuten, daß die von Krajina angewandten Arbeitsmethoden und Prinzipien der Assoziationsumgrenzung von denjenigen der Alpenforscher verschieden sind. Dem ist nun wirklich so. Unwesentliche floristische Abweichungen, vor allem hinsichtlich der Stetigkeits- und Mengenverhältnisse, wie sie für alle die Braun-Blanquet'schen Methoden gebrauchenden Forscher höchstens zur Unterscheidung von Fazies und Subassoziationen ausreichen, bilden für Krajina genügende Grundlage zur Ausscheidung selbständiger Assoziationen. Für diese lassen sich natürlich gute Charakterarten im Sinne Braun-Blanquet's kaum herausfinden — dazu ist die Tatraflora viel zu arm. Statt ihrer gebraucht Krajina sog. „bezeichnende Arten“, einen Begriff, der sich vom Braun-Blanquet'schen Treuebegriff hauptsächlich durch Mangel an Klarheit und tiefgreifender Bedeutung unterscheidet. Krajina hat versucht, diese Methode durch Auffinden ökologischer Unterschiede zwischen einzelnen floristisch nahen Assoziationen zu bekräftigen. Ich glaube aber, daß wir ökologische Faktoren, die in der floristischen Zusammensetzung der Pflanzenbestände nur ± geringe Veränderungen in Bezug auf die weniger wichtigen Begleitarten hervorrufen, nicht alzu hoch einschätzen können, zumal es sich zum guten Teil um nur ein einziges Mal ausgeführte mikroklimatische Beobachtungen

handelt. Andererseits genügen schon fazielle Unterschiede zur Herausarbeitung deutlicher ökologischer Abweichungen.

Obige methodische Differenzen führen zur Unterscheidung einer Überzahl von Assoziationen (46 Assoz. einzig im kleinen Mlynica-Tale, wo Kalkgebiete überhaupt fehlen!). In der Tat entsprechen die „Assoziationen“ Krajina's gar nicht den Assoziationen den Braun-Blanquet'schen Richtung. Dies muß besonders stark hervorgehoben werden, da man aus Krajina's Darstellungs- und Benennungsweise der phytosoziologischen Einheiten leicht den Eindruck bekommen kann, er befolge durchaus die Prinzipien der Braun-Blanquet'schen Phytosoziologie. Er vermeidet ja jede prinzipielle Auseinandersetzung mit den Anschauungen dieses Forschers, wogegen er den polnischen Phytosoziologen an zahlreichen Stellen seiner Arbeit vorwirft, sie hätten ihre Aufnahmen wenig sorgfältig durchgeführt und die Assoziationen unrichtig begrenzt. Demgegenüber sei betont, daß es unsere Assoziationsauffassung ist, die mit der Braun-Blanquet'schen im vollen Einklang steht, wie dies von Braun-Blanquet ausdrücklich an zahlreichen Stellen bestätigt worden ist, während Krajina anscheinend andere Wege geht.

Was das *Trifido-Distichetum* anbelangt, so waren wir uns schon von Anfang an bewußt, daß es in unserer Begrenzung mehrere Varianten umfaßt, die z. T. schon physiognomisch voneinander stark abweichen. Es ist wahrscheinlich, daß die Zahl der von uns bisher unterschiedenen Fazien und Subsoziationen erhöht werden kann. Daß aber dieselben als besondere Assoziationen zu bewerten wären, davon bin ich jetzt ebensowenig überzeugt wie zuvor. Selbst die m. E. am stärksten abweichende *Carex sempervirens-Agrostis rupestris*-Subassoziation (1928; von Sillinger 1933 als besondere Assoziations abgetrennt) besitzt doch keine einzige Charakterart und die floristischen Unterschiede zwischen derselben und dem *Trifido-Distichetum typicum* sind nicht größer als diejenigen zwischen der Subassoziation *Curvuletum elynetosum* und dem *Curvuletum typicum* (Br.-Bl. 1926, Tab. XIV). Wenn Krajina *Senecio carpaticus* als „bezeichnende Art“ seines „*Caricetum sempervirentis tatricum*“ auffaßt, so muß ich bemerken, daß diese Pflanze sowohl nach meinen eigenen Beobachtungen, als auch nach den Angaben Sillinger's aus der Niederen Tatra im *Trifido-Distichetum typicum* entschieden verbreiteter ist. Ebensowenig können die von Krajina als „bezeichnende Arten“ einzelner seiner Assoziationen angeführten: *Carex atrata*, *Lycopodium selago*, *Chrysanthemum alpinum*, *Carex fuliginosa*, *Primula minima*, als Charakterarten derselben gelten, da sie nach meiner Erfahrung gar kein Vorkommenszentrum in denselben finden. Dies zeigt nur, wie unbestimmt der Begriff der „bezeichnenden Arten“ ist. Ich hoffe, auf die hier nur kurz berührten Fragen bald ausführlicher zurückzukommen.

Aus dem Botanischen Institut der Jagellonischen Universität.

Literaturverzeichnis.

1. Aichinger E. Vegetationskunde der Karawanken. Pflanzensoziologie. Bd. 2. Jena 1933. — 2. Braun-Blanquet J. Pflanzensoziologie. Berlin 1928. — 3. (Derselbe). Zentralalpen und Tatra, eine pflanzengeographische Parallele. In: Rübel, *Ergebn. d. Int. Pflanzengeogr. Exk. d. d. Tschechoslov. u. Polen 1928*. Bern 1930. (Veröff. d. Geobot. Inst. Rübel in Zürich. 6. Heft). — 4. Braun-Blanquet J. u. H. Jenny. Vegetationsentwicklung und Bodenbildung in der alpinen Stufe der Zentralalpen. *Denkschr. d. Schweiz. Nat. Ges.* LXIII, Abh. 2. Zürich 1926. — 5. Braun-Blanquet G. avec la collab. de J. Braun-Blanquet. *Recherches phytogéographiques sur le Massif du Groß Glockner (Hohe Tauern)*. *Rev. de Géogr. alpine* XIX, fasc. III. 1931. — 6. Domin K. *Festucetum carpaticeae* in the Tatras of Biela. *Bull. Int. Ac. Sc. de Bohême*. 1925. — 7. (Derselbe). The Relations of the Tatra Mountain Vegetation to the Edaphic Factors of the Habitat. *Acta Bot. Bohem.* VI—VII. 1928. Dasselbe tschechisch in: *Věda Přírodní*, VII, 1926. — 8. Horvat I. Vegetationsstudien in den kroatischen Alpen I. Die alpinen Rasengesellschaften. *Bull. Int. Ac. Yougosl. Sc. ar., Cl. Sc. math. nat.*, vol. 24, Zagreb 1930. — 9. (Derselbe). Das *Festucion pungentis* — eine südostalpin-illyrische Vegetationseinheit. *Acta Bot. Inst. Bot. Univ. Zagrebensis*. Vol. IX. 1934. — 10. Klika J. Der *Seslerion coeruleae*-Verband in den Westkarpathen. *Beih. z. Bot. Centralbl.* Bd. XLIX (1932) Abt. II. — 11. Kotula B. *Rozmieszczenie roślin naczyniowych w Tatrach*. Kraków 1889—1890. — 12. Krajina V. Die Pflanzengesellschaften des Mlynica-Tales in den Vysoké Tatry (Hohe Tatra) *Beih. z. Bot. Centralbl.* I. Teil: Bd. L., Abt. II., Heft 3, 1933; II Teil: Bd. LI, Abt. II, Heft 1, 1933. — 13. Lüdi W. Die Pflanzengesellschaften des Lauterbrunnentales und ihre Sukzession. *Pflanzengeogr. Komm. d. Schweiz. Nat. Ges. Beitr. z. geobot. Landesaufnahme 9*. Zürich 1921. — 14. (Derselbe): Beitrag zu den Beziehungen zwischen Vegetation und Zustand des Bodens im westlichen Berner Oberland. *Ber. d. Schweiz. Bot. Ges.* Heft XXXVII. 1928. — 15. Pawłowski B. Über die subnivale Vegetationsstufe im Tatra-Gebirge. *Bull. Int. de l'Ac. Polon. d. Sc. et d. Lett. Cl. math.-nat. Sér. B.* (1925) 1926. — 16. (Derselbe): *Guide de l'excursion botanique dans des monts Tatras*. V. I. P. E. *Guide des excursions en Pologne*. I. Partie. Kraków 1928. — 17. Pawłowski B. u. K. Stecki. Die Pflanzenassoziationen des Tatra-Gebirges. IV. Teil: Die Pflanzenassoziationen des Miętusia-Tales und des Hauptmassivs der Czerwone Wierchy. *Bull. Int. de l'Ac. Pol. d. Sc. et d. Lett. Sér. B.* 1926, Nr. Suppl., Cracovie 1927. — 18. Pawłowski B., M. Sokołowski u. K. Wallisch: wie 15, VII. Teil: Die Pflanzenassoziationen und die Flora des Morskie Oko-Tales. *Ibid.*, (1927) 1928. — 19. Schwickerath M. Die Gruppenabundanz, ein Beitrag zur Begriffsbildung der Pflanzensoziologie. *Bot. Jahrb. f. Syst., Pflanzengesch. etc.* 64 Bd. 1931. — 20. Sillinger P. *Monografická Studie o vegetaci Nízkých Tater*. *Knih. Sboru pro Výzkum Slovenska a Podkarp. Rusi*. Č. 6. V Praze 1933. — 21. Sokołowski M. O górnej granicy lasu w Tatrach. Kraków 1928. — 22. Szafer W., B. Pawłowski u. S. Kulczyński. Die Pflan-

zenassoz. d. Tatra-Gebirges. I. Teil.: Die Pflanzenassoziationen des Chochołowska-Tales. Bull. Int. de l'Ac. Pol. d. Sc. et d. Lett. Sér. B. 1923. Nr. Supl. — 23. (Dieselben); wie 20, III. Teil: Die Pflanzenassoziationen des Kościeliska-Tales. Ibid., 1926, Nr. Supl. Cracovie 1927. — 24. Vierhapper F. Vergleichende Studien über Pflanzenassoziationen der Nordkarpathen und Ostalpen. In: Rübel, *Ergebn. d. Int. Pfl. Exk.* (wie 3.) Zürich 1930. — 25. Walas J. Die Pflanzenassoziationen der Babia Góra. Bull. Int. de l'Ac. Polon. d. Sc. et d. Lett. Sér. B: Sc. Natur. (1932) Cracovie 1933. — 26. (Derselbe): *Roślinność Babiej Góry*. Państw. Rada Ochr. Przyr. Monogr. Nauk. Nr. 2. Warszawa 1933. — 27. Wąsowicz F. Badania nad glebami górskimi. *Pols. Ak. Um. Prace Roln.-Leśne* Nr. 7. Kraków 1933. — 28. Włoddek J. Bericht über chemische Untersuchungen der Tatra-Böden bezüglich ihrer Beziehungen zu den Pflanzengesellschaften. Kraków 1928. — 29. Włoddek J. u. K. Strzemiński. Untersuchungen über die Beziehungen zwischen den Pflanzenassoziationen und der Wasserstoff-Ionen-Konzentration in den Böden des Chochołowska Tales (Tatra, Polen). Bull. de l'Ac. Polon. d. Sc. et d. Lett. Sér. B: Sc. Natur. (1924) Cracovie 1925. — 30. Włoddek J. i E. Ralski. Dalsze badania nad kwasotą gleb tatrzańskich. *Spraw. Kom. Fizj. Pols. Ak. Um.* LXIII. 1928. — 31. Włoddek J., K. Strzemiński u. E. Ralski. Untersuchungen über die Böden der Mischassoziationen im Gebiete der Czerwone Wierchy und Bielskie Tatry (Tatra-Gebirge). *Wie* 29., 1931. — 32. Włoddek J., E. Ralski und M. Wodzicka. Untersuchungen an Böden unter Kalkpflanzen in einem Granitgebiet (Morskie Oko-Tatra, Polen). *Wie* 29, (1933) Cracovie 1934. — 33. Uhlig W. *Tatry*. Atlas Geol. Galic., pas 7 i 8, sł. II. i III. — 34. Rabowski F. *Budowa Tatr. Pasma wierchowe*. *Spr. Pols. Inst. Geol.* III, 1—2. Warszawa 1925.

Erklärung der Photographien auf der Tafel 8.

1. Westteil der Bielskie Tatry: Placziwa Skała (2148 m), dahinter Hawrań (2154 m). Die steilen Hänge großenteils vom reinen *Versicoloretum tatricum* bewachsen.
2. Landschaftscharakter des Ostteiles der Bielskie Tatry: Jatki Przednie (2011 m) vom Koperszady-Tale aus.
3. Gipfel der Jatki Przednie von Osten her. Die sanften Lehnen z. T. von »Mischvegetation« eingenommen.
4. Osthang des Bujaczy bei 1820 m, mit *Trifido-Distichetum* - Bestand auf Dolomitunterlage (vgl. phytos. Tab. I. Aufn. Nr. 20).
5. *Trifido-Distichetum*-Klimax am Osthang des Bujaczy Wierch, 1820 m ü. S., von oben gesehen. (Tab. I. Aufn. Nr. 20).
6. Offenes Firmetum am Nordhang des Bujaczy, 1850 m, auf Mitteltrias-Dolomit (vgl. Tab. II. Aufn. Nr. 7).
7. Typisches *Firmetum* mit *Viola alpina*, *Ranunculus alpestris*, *Dryas octopetala*, *Salix reticulata*. Westhang der Rzędy, 1870 m (vgl. Tab. II., Aufn. Nr. 2).

8. »Mischvegetation« auf Mitteltrias-Kalkstein am Grat der Rzędę bei ca. 1960 m; links *Carex firma*, rechts *Sesleria disticha* sowie einige Blätter von *Sesleria Bielzii*.

9. Hang der Krzesanica oberhalb des Passes zwischen diesem Gipfel und Malolączniak. Bei A: *Firmetum* mit mehreren *Trifido-Distichetum*-Arten auf Mitteltrias-Kalkstein (Tab. II, Aufn. Nr. 8); bei B: *Versicoloretum tatricum* (Tab. I, Aufn. Nr. 2 u. Nr. 8).

Alle Photographien von Dr. J. Walas.



Hydrilla verticillata Casp. na pojezierzu Suwalskiem. —
Hydrilla verticillata Casp. dans le pays lacustre de
Suwałki (Pologne septentrionale) et son écologie.

Mémoire

de M. **TAD. WIŚNIEWSKI**,

présenté le 1 avril 1935, par M. B. Hryniewiecki m. t.

» Une des plus grandes particularités du pays lacustre baltique consiste en la présence d'*Hydrilla verticillata* Casp. plante aquatique à disjonction géographique très originale. Elle a été trouvée pour la première fois, il y a plus d'un siècle, dans les lacs des environs de Wilno par Gorski et Besser et a été décrite par Andrzejowski sous le nom d'*Hydora lithuanica*. Elle a été citée ensuite comme *Udora lithuanica* Bess. jusqu'à 1858, c'est-à-dire jusqu'au moment où parut la monographie de Caspary, qui a définitivement fixé son nom. » (Hryniewiecki (1) p. 283).

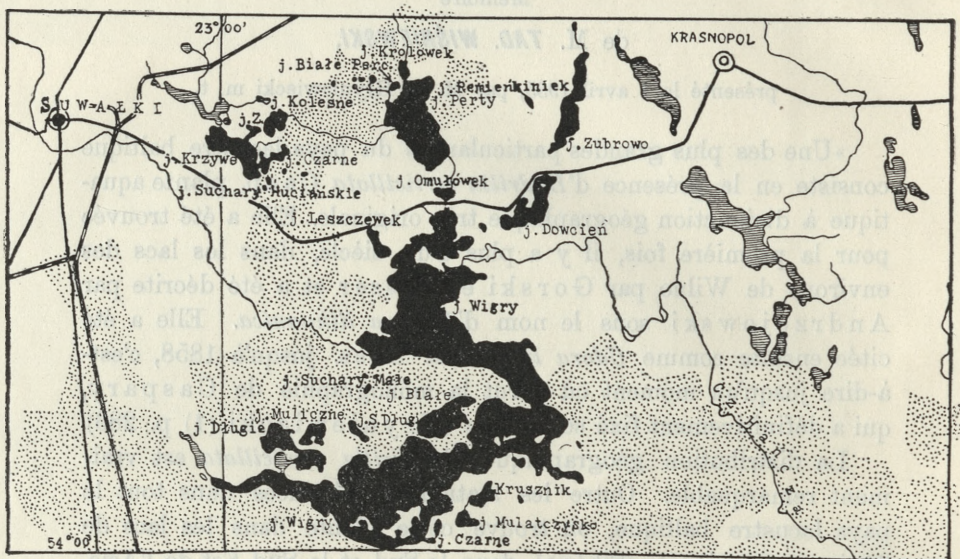
La distribution géographique d'*Hydrilla verticillata* est vraiment remarquable. Outre les stations disséminées dans tout le pays lacustre baltique, on trouve cette plante dans les lacs de l'Asie septentrionale (Sibérie), dans le Sud et le Sud-Est de l'Asie, en Australie et dans la partie sud-ouest de l'Afrique. Une aire géographique aussi disjointe est fort caractéristique pour les plantes reliquales.

On ne connaissait jusqu'à présent en Pologne que deux stations de cette espèce, situées les deux près de Wilno, notamment, l'une dans le lac Antowil, l'autre dans le lac Landwarowski, où *Hydrilla* fut trouvée par J. Kołodziejczyk (2). J'ai trouvée cette plante intéressante dans les lacs: Białe Perciańskie et Remieńkiniek (groupe de lacs de Wigry), durant les recherches sur la végétation aquatique des lacs du pays lacustre de Suwałki,

exécutées par une expédition de l'Institut de Systématique et de Géographie des plantes de l'Université de Varsovie, ayant pour base dans le terrain la Station Hydrobiologique du lac de Wigry. Je dois remarquer que pendant nos recherches en 1934 nous avons étudié 58 lacs de cette région et nous n'avons trouvé *Hydrilla* que dans les deux lacs mentionnés.

Analyse de la distribution géographique d'*Hydrilla verticillata*.

L'aire disjointe de cette espèce se compose de plusieurs parties éloignées les unes des autres et réparties, comme nous l'avons déjà dit, en Eurasie, en Afrique et en Australie.



1. La carte de groupe des lacs Wigry (1:200.000). (Les lacs étudiés par expédition de l'Institut de Systématique et de Géographie des Plantes de l'Université de Varsovie sont tenus en noir. Les forêts sont pointillées).

La partie européenne. Nous trouvons dans l'ouvrage fondamental de Hryniewiecki »Tentamen Florae Lithuaniae« (1933) une carte indiquant la distribution géographique d'*Hydrilla verticillata* en Europe, aussi puis-je reproduire la carte en question et donner une liste détaillée des stations européennes. Les deux stations nouvelles, dans le pays lacustre de Suwałki, y sont marquées par les croix.

On trouve sur cette carte les stations suivantes: le lac Müggel près de Berlin (T w a c h t m a n n, K o l k w i t z); le lac Dammscher See, les ramifications de l'Oder et le Papenwasser près de Gr. Stepenitz dans les environs de Stettin (Ascherson u. Graebner, Seehaus). En Prusse orientale *Hydrilla* vit dans les lacs de Masurie. On y connaît deux centres de distribution de cette espèce: un certain nombre de stations se trouve dans les environs d'Allenstein (Olsztyn), spécialement entre Osterode, Ortelsburg (Szczytno) et Neidenburg (Nibork), tandis qu'un autre groupe de stations est situé dans les environs de Lyck (Elk). Entre ces deux groupes il existe une station intermédiaire isolée dans le lac voisin de Mikołajki.

Dans les environs d'Allenstein (Olsztyn) nous constatons la présence des stations suivantes: à l'Est d'Osterode: à Hellguthsee et à Balding; près d'Allenstein (Olsztyn): dans le lac Lykusen, à Segeneck, dans le lac Orczoleck près de Bergfriede, dans le lac Lańskie, le lac Czerwonka près de Neu-Bartelsdorf, ensuite dans les lacs: Gross-Bartelsdorfer See, Dluczek, Ordnung (Artung), Kro-sno, Purden, Jedwabno, Plociczno, Jasno, Srednie, Narthen, War-challener-See, Ittowken, Krzywek, Zimnawoda, Omulew, Duszy Schefz (Duży Szewc), Orlau, dans le petit et le grand lacs Orlau et dans le lac Sawitz.

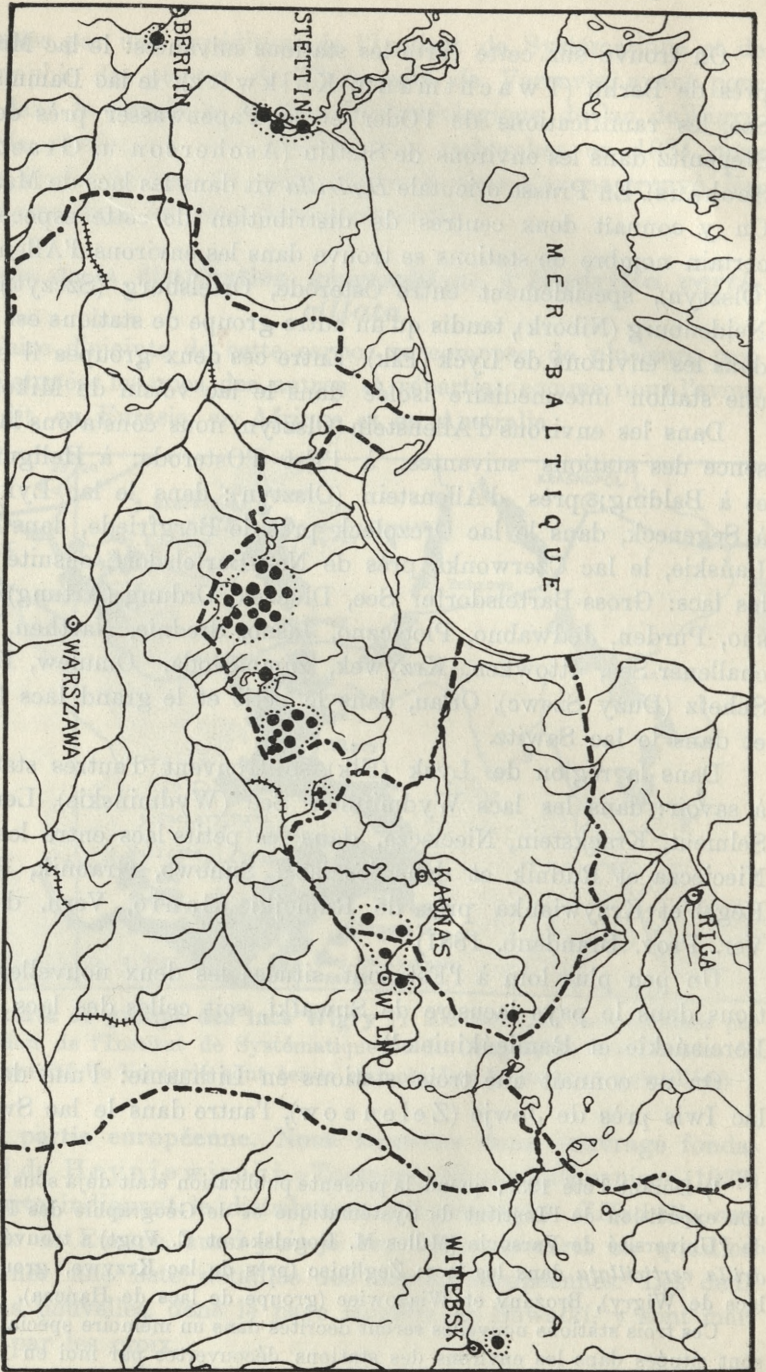
Dans la région de Lyck (Elk) se trouvent d'autres stations, à savoir: dans les lacs Wydminnen See (Wydmińskie), Lenkuk, Selment, Krackstein, Nieciecza, dans les petits lacs entre les lacs Nieciecza et Rudnik et dans les lacs: Sunowo, Grabnik, Sylba, Regel et Krzywianka près de Rumejki (Sanio, Verh. d. Bot. Ver. Prov. Brandenb. 1881).

Un peu plus loin à l'Est sont situées les deux nouvelles stations dans le pays lacustre de Suwałki, soit celles des lacs Białe Perciańskie et Remieńkiniek¹).

On ne connaît que trois stations en Lithuanie: l'une dans le lac Iwis près de Jewje (Zelencow), l'autre dans le lac Święcus

¹) Durant l'été 1935, quand la présente publication était déjà sous presse, une expédition de l'Institut de Systématique et de Géographie des Plantes de l'Université de Varsovie (M-lles M. Rogalska et E. Vogt) a trouvé l'*Hydrilla verticillata* dans les lacs: Żegliniec (près du lac Krzywe, groupe de lacs de Wigry), Brożany et Wiązowiec (groupe de lacs de Hańcza).

Ces trois stations nouvelles seront décrites dans un mémoire spécial. Elles sont situées dans les environs des stations découvertes par moi en 1934.



2. La carte de distribution d'*Hydrilla verticillata* Casp. en Europe (d'après Hryniewiecki, l. c.). Les stations nouvelles sont marquées par croix.

(Szwinta) près de Taucianai (Towiany), la troisième dans le lac Owsło (Birula, Zelencow) près de Bliniszki.

Les deux stations lithuaniennes forment ensemble un îlot avec les stations situées de l'autre côté de la frontière polonaise, dans les environs de Wilno. Ce sont les lacs Landwarowskie (K o ł o d z i e j c z y k) et le lac Antowil (G o r s k i).

La station la plus à l'Est de toutes celles qu'on trouve dans cette partie de l'aire disjointe d'*Hydrilla verticillata*, est située aux environs de Witebsk en Russie-Blanche (U. R. S. S.), notamment dans le lac Sosna (Birula).

Asie du Nord. En Sibérie on rencontre *Hydrilla* dans l'ancien gouvernement de Tomsk, à savoir aux environs de Tomsk dans le fleuve Kislovka et dans ses bras morts; entre le pont et le lac Nestoïannoe (très fréquemment des individus ♂), près du village Petrovaïa dans de petits lacs peu profonde (♂) et dans les lacs Sviatiye dans les forêts de Kaltaïsk. Dans l'ancien gouv. d'Altaïsk *Hydrilla* fut signalée près de Barnaul, dans un ruisseau (♂). On la connaît en outre de l'ancien gouv. de Semipalatinsk (près d'Ust'Kamenogorsk, dans les ramifications de l'Irtych, de l'Ulba et dans l'estuaire du fleuve Bukon').

Asie du Sud et du Sud-Est. *Hydrilla* a été signalée dans la région de l'Amour, en Mandschourie, au Japon, en Chine, au Béloutchistan, dans toutes les Indes, à Ceylon et dans les Iles de la Sonde (p. ex. à Java et à Sumatra).

Australie. Nouvelle Hollande.

Afrique Sud-Est. On trouve *Hydrilla* dans la partie supérieure du bassin de Nil, dans les territoires situés à l'est du lac Victoria Nyanza, dans les régions s'étendant sur les bords du Zambèze et dans le Natal, comme on la connaît dans l'île Maurice et à Madagascar.

Description de quelques lacs à *Hydrilla*.

J'ai rapporté les données dont je pouvais disposer, concernant la morphométrie et l'optique (voir tabl. I), la physique et la chimie (voir tabl. II et III), comme j'ai réuni les descriptions de la végétation de 8 lacs à *Hydrilla*. Deux de ces lacs sont ceux de Białe Perciańskie et de Remieńkiniek, dans le pays lacustre de Suwałki, les autres, ce sont les lacs de Java et de Sumatra, décrits par Ruttner (3).

La végétation du lac Białe Perciańskie (profondeur maxim. 24 m.). Le rivage de ce lac est occupé par une tourbière à *Hypnaceés*, dont la largeur varie sensiblement dans les différentes parties du lac. Dans quelques endroits nous voyons ici *Magnocarpicetum*. Plus loin, nous sommes en présence d'une ceinture d'herbes aquatiques à base inondée. Cette ceinture, pas fortement développée d'ailleurs, est composée surtout des espèces suivantes: *Phragmites communis*, *Scirpus lacustris*, *Typha latifolia*, *Heleocharis palustris*, *Juncus spec.*, *Menyanthes trifoliata* et de différentes espèces de *Carex*. Sa largeur ne dépasse jamais 10 m.

La ceinture de plantes flottantes et submergées est composée des espèces suivantes: *Nymphaea alba*, *Nuphar luteum*, *Hydrocharis morsus ranae*, *Potamogeton natans* et *P. compressus*, *Stratiotes aloides*, *Najas marina*, *Ceratophyllum demersum*, *Hottonia palustris* et *Hydrilla*. Plus loin nous ne trouvons que des agglomérations de *Characées*, c'est-à-dire différentes espèces de *Chara* et de *Nitella*.

La ceinture de la végétation flottante et submergée recouvre le fond entre les bords du lac et l'isobathe de 4 m., éloignée du bord de 40 m. au maximum.

Quant à *Hydrilla*, nous la voyons à une profondeur de 0·5 à 2 m. environ et à une distance maximale de 23 m. du bord. Elle forme d'assez grandes agglomérations qui font l'impression spécifique et se distinguent bien de celles d'*Elodea*.

L'absence d'*Elodea* est caractéristique dans le lac Białe Perciańskie.

La végétation du lac Remieńkiniek (profondeur max. 4 m.). Rivage plat et marécageux. La ceinture d'herbes aquatiques à base inondée se compose principalement des espèces suivantes: *Scirpus lacustris*, *Typha latifolia* et *Sagittaria sagittifolia*. Voici le cortège floristique de la ceinture de la végétation flottante et submergée: *Hydrocharis morsus ranae*, *Nuphar luteum*, *Nymphaea alba*, *Potamogeton natans* et *P. compressus*, *Stratiotes aloides*, *Ceratophyllum demersum*, *Utricularia vulgaris*, *Calliergon giganteum*, *Hydrilla verticillata* et *Elodea canadensis* (on trouve cette espèce dans le lac en question, contrairement à ce qu'on voit dans le lac précédemment décrit).

Tout le fond du lac est couvert de végétation.

On observe *Hydrilla* à une profondeur de 1·5—3 m., voire même au centre du lac.

La végétation du lac Ranu Lamongan (Java), profondeur maxim. 28.5 m.

»Die urwaldartige Vegetation bedeckt die Steilhänge des Kraterandes ringsum bis auf ein kurzes Stück im SW (in der Nähe des Abflusses), wo die von Klakah entlang der Strasse und des Baches heraufziehenden Siedlungen den See erreichen. Im NO ist durch zwei hier einmündende, tiefeingeschnittene Trockentäler, die nach Regengüssen grosse Mengen von Schlick und Sand führen, eine 150—200 m. breite Anlandungszone entstanden. Diese ist von einer schwer passierbaren Strauch- und Rotangwildnis bedeckt und geht allmählich in das sumpfige Ufer über. Mit kleinen Beständen von *Barringtonia* und *Sphaerocarpus* dringt hier der Baumwuchs, gewissermassen eine Süsswassermangrove bildend, bis in den Seespiegel vor. Hier ist auch die einzige Möglichkeit zur Entwicklung ausgedehnterer Sumpfpflanzenbestände gegeben. Sonst ist das Ufer überall steil und, besonders im N, auch steinig und sein Abfall setzt sich ohne nennenswerte Bankbildung direkt in die Tiefe fort. Sehr auffallend auch für den nur flüchtigen Besucher ist ein stellenweise ziemlich breiter Gürtel von Schwimmpflanzen, der nur wenige Lücken freilassend, den Ufersaum umzieht. Dichte Bestände von *Eichhornia crassipes*. Die submerse Vegetation — *Hydrilla* und *Ceratophyllum* — ist in einen schmalen Saum, innerhalb dessen das steil abfallende Ufer ihre Entwicklung zulässt, sehr üppig. Besonders *Hydrilla* bildet an vielen Stellen dicht verflochtene, bis ganz an die Oberfläche heranreichende Bestände« (Ruttner, l. c., p. 218—219).

La végétation du lac Ranu Pakis (Java), profondeur maximale 156 m.

»Es fehlen... die beim R. Lamongan in das Kraterbecken einmündenden Trockentäler. Der See wird — auch bei Hochwasser — lediglich durch Quellen gespeist, die in geringer Höhe über dem Seespiegel aus den Tuffen des Ost- und Nordufers austreten. Deshalb gibt es auch nirgends ein Anschwemmungsgebiet und da auch sonst keine Flachufer ausgebildet sind, besteht keine Möglichkeit zur Entwicklung einer reicheren Sumpfvegetation. Nur stellenweise finden sich kleine, ins Wasser vordringende Grasbestände und Trupps von *Colocasien* (*C. antiquorum*), die den Ufersaum begleiten. Auch die *Eichhornia*, die mit ihren ausge-

dehnten schwimmenden Wiesen das Landschaftsbild des R. Lamongan belebt, fehlt in R. Pakis. Dagegen sind submerse *Hydrilla*-Bestände reichlich entwickelt, soweit die Uferbeschaffenheit dies zulässt, d. h. insbesondere im OS und W. Das Nordufer ist in der Hauptsache vegetationsloser Blockstrand« (Ruttner, l. c., p. 244).

La végétation du lac Ranu Klindungan (Java), profondeur maximum (temporaire) 125 m.

»Die auf weite Strecken sehr steile Uferböschung lässt zur Entwicklung einer Sumpfflora wenig Raum. Im NO befindet sich eine grössere flache Bucht, die mit einem schönen Bestand von *Nelumbium* bewachsen ist. *Eichhornia crassipes* bildet stellenweise ihre charakteristischen, schwimmenden Formationen. Von submersen Phanerogamen sind vor allem üppige Bestände von *Najas falciculata* zu nennen; die ebenfalls vorhandene *Hydrilla* tritt dagegen an Massenfaltung zurück. Vom steilen Ufer her geht stellenweise *Pandanus* ganz ans Wasser heran. Sonst sind die niedrigen Böschungen mit Strauchwerk und vereinzelt grösseren Bäumen (*Eugenia*, *Sarcocephalus* etc.) bewachsen« (Ruttner, l. c., p. 263).

La végétation du lac Tjigombong (Java occidentale), profondeur maxim. 17 m.

»Die Ufer sind überall sehr steil und mit Gesträuch und Farne bedeckt. Sie werden stellenweise von einem schmalen Schwimmpflanzengürtel (*Eichhornia crassipes*, dazwischen *Salvinia* und *Azolla*) umsäumt. Die submerse Flora ist reich entwickelt und besteht aus der sonst seltener vorkommenden *Limnophila* (*Ambulia sessiliflora* und aus *Hydrilla*« (Ruttner, l. c., p. 310—311).

La végétation du lac Singkarak (Sumatra), profondeur maxim. 259 m.

»Vielfach, besonders im W, begleitet ein schmaler Sumpfpflanzengürtel, aus Cyperaceen und Gräsern bestehend, die Ufer. In ruhigen Buchten gedeiht *Limnanthemum indicum* mit seinen grossen, seerosenähnlichen Blättern und zart gewimperten weissen Blüten. Von submersen Gewächsen sind grosse Bestände von *Potamogeton*, *Hydrilla* und *Chara* vorhanden« (Ruttner, l. c., p. 345).

La végétation du lac Toba (Sumatra du Nord), profondeur maxim. env. 450 m.

»Die Steilhänge um den See sind durchwegs kahl und werden, wo die Neigung es zulässt, als Viehweiden benutzt. Die vielfach fast senkrechten Abstürze setzen sich unvermittelt in die See fort. Wir loteten am Südufer (Bucht von Meat) in einer Horizontalentfernung von nur 25 m. schon Tiefen von 28 m. So bietet die Ufergestaltung der Ansiedlung von Sumpfpflanzen wenig Raum. Grössere Bestände sahen wir nur bei Pangururan und vor allem am Südufer des Porsea-Beckens. Hier sind — z. B. auf der kleinen Insel Haranganleok — auch ausgedehnte Schwingrasen entwickelt. Ein schmaler und schütteter Streifen von Sumpflora (vorwiegend *Heleocharis*) begleitet auch die ganze Westküste von Samosir.

Sehr reich ist an den flächeren Stellen die submerse Vegetation vertreten. Besonders schöne Bestände von *Najas*, *Myriophyllum*, mehreren *Potamogeton*-Arten, *Hydrilla*, *Utricularia*, *Chara* und *Nitella* bekleiden in ausserordentlicher Ueppigkeit den sanften Abfall des Südufers im Porsea-Becken (Ruttner, l. c. p. 368—369).

Considerations générales sur l'écologie d'*Hydrilla verticillata*.

Après avoir trouvé *Hydrilla* dans les lacs Białe Perciańskie et Remieńkiniek, je réunis les données que j'ai pu me procurer sur la morphométrie, les conditions physiques et chimiques dominant dans ces lacs. En comparant ces données, je n'ai pu trouver un seul caractère commun à ces deux lacs de sorte qu'à tous les points de vue ils étaient absolument différents.

Cela m'a beaucoup étonné. Nous admettons toujours en géographie des plantes, que les plantes d'un âge avancé, les plantes reliquales au point de vue systématique, se distinguent régulièrement par une amplitude très étroite de leurs exigences vitales. Dans la partie sud-est de la Pologne, en Podolie ou bien encore dans la péninsule balkanique, on connaît un certain nombre de plantes (terrestres) pareilles, qui ne sont liées qu'à des stations spéciales, dans lesquelles dominent des conditions écologiques strictement définies.

Parmi les plantes aquatiques du pays lacustre baltique il existe de même un groupe de plantes reliquales aquatiques qu'on

ne trouve que très rarement et exclusivement dans des lacs très peu minéralisés. Ce sont *Isoëtes lacustris* et *Is. echinospora*, *Lobellia Dortmianniana* etc.

Hydrilla verticillata représente elle aussi une espèce d'origine très ancienne. Aussi bien sa position systématique plutôt isolée (elle appartient à un genre monotypique), que son aire géographique très disjointe, confirment cette opinion. On pourrait s'attendre par analogie avec les exemples mentionnés, que sa distribution serait liée à des stations spéciales, dont les conditions sont strictement définies, et cela d'autant plus, que dans le pays lacustre de Suwałki *Hydrilla* n'a été trouvée que dans 2 lacs sur les 58 lacs étudiés. Or ces deux lacs sont précisément très différents et sont eutrophisés à des degrés très divers.

L'amplitude écologique d'*Hydrilla* est cependant encore plus étendue. Mon ami, M. J. Wiśniewski m'avait indiqué le travail déjà cité de Ruttner, publié dans les résultats d'une expédition limnologique aux Iles de la Sonde. Parmi les lacs étudiés par Ruttner, il y en avait six, dans lesquels *Hydrilla* jouait un certain rôle dans la composition de la végétation submergée. On comprend aisément qu'entre les lacs du pays lacustre de Suwałki et ceux de la région équatoriale de Java et de Sumatra, il doit y avoir des différences encore plus grandes que celles entre les lacs Białe Perciańskie et Remieńkiniek. Grâce aux données de la publication de Ruttner, il était possible de préciser ces différences et de les rendre plus évidentes.

Il ne faut pas perdre de vue non plus les différences extrêmes entre les conditions climatiques dans les régions du pays lacustre de Suwałki par rapport à celles qui règnent à Java et à Sumatra, comme il importe d'insister sur le fait que les lacs de la région de Suwałki sont couverts de glace pendant 3—5 mois par an.

De même, les conditions physiques et chimiques varient nettement dans les différents lacs.

Dans les tableaux ci-joints j'ai mis en regard les principaux résultats des recherches sur la morphométrie, la chimie et la physique de tous les lacs à *Hydrilla* précédemment nommés. Les données concernant les lacs de Java et de Sumatra ont été empruntées à la publication de Ruttner, mentionnée ci-dessus; quant aux données se rapportant aux lacs du pays lacustre de

TABEAU I.
Caractères morphométriques et optiques des lacs à *Hydrilla verticillata*.

Nom du lac	Altitude	Profondeur maximale	Longueur max.	Largeur max.	Surface	Transparence	Couleur
Białe Perczańskie (Pays lacustre de Suwalki)	± 134 m.	24.0 m.	360 m.	229 m.	0.6 km. ²	4.10 m.	—
Remieńkinek (Pays lacustre de Suwalki)	± 132 m.	3.4 m.	—	—	—	au fond	—
Ranu Lamongan (Java)	240 m.	28.5 m.	750 m.	—	0.3396 km. ²	1.5 m.	XVI—XVII 28 m.
Ranu Pakis (Java)	205 m.	156 m.	790 m.	—	0.4472 km. ²	2.5 m.	XI—XII 156
Ranu Klindungan (Java)	10 m.	130 m.	1800 m.	env. 1800 m.	1.93 km. ²	2.6 m.	XI—XII
Tjigombong (Java)	500 m.	17 m.	1180 m.	150 m.	0.30 km. ²	1.5 m.	brun-jaunâtre
Singkarak (Sumatra)	362 m.	269 m.	20800 m.	7200 m.	107.8 km. ²	5.5 m.	VIII
Toba-Porsea (Sumatra)	905 m.	± 450 m.	87000 m.	31000 m.	1129.7 km. ² (1776.5 km. ²)	8 m.	—

TABELAU II.
Caractères physiques et chimiques des lacs à *Hydrilla verticillata* (surface).

Nom du lac	t_0	O ₂	CO ₂	Alcalinité	Dureté du carbone	P _h	Cl	P	Fe	Oxydabilité
Biate Percianskie (Pays lacustre de Suwalki) Remienikinek (Pays lacustre de Suwalki)	23·5	11·4	0	—	9·31	7·4	—	1	0	19·0
	25·8	9·8	0	—	7·53	7·4	—	1	0·1	29·4
Ranu Lamongan (Java)	28·4	7·55	4·5	3·8	10·6	8·24	7	0·02	0	5·5
Ranu Pakis (Java)	28·8	7·60	—0·1	3·08	8·6	8·4	4 (5 m.)	0·02	0	8 (5 m.)
Ranu Klindungan (Java)	31·4	5·32	—0·6	3·14	9·0	8·1	5 (5 m.)	0 (1 m.)	± 0·03	—
Tigombong (Java)	27·9	8·54	8 (3 m.)	1·40	3·9	7·91	1	0·003	0·18	—
Singkarak (Sumatra)	27·1	7·08	0·4	1·54	4·3	8·65	0	0·01 (10 m.)	0 (10 m.)	—
Toba-Porsea (Sumatra)	26·1	7·3	2·1	1·42	4·0	8·33	—	0·005	0	—

NB. Les chiffres entre parenthèses indiquent la profondeur des mesurages, exécutés au-dessous du niveau de la surface.

TABLEAU III.
Caractères physiques et chimiques des lacs à *Hydrilla verticillata* (fond).

Nom du lac	Profondeur des mesurages	t_0	O_2	CO_2	Alcalinité	Dureté du carbone	P_h	Cl	P	Fe	Oxydabilité	Observations particulières
Białe Perczańskie (Pays lacustre de Suwalki)	17 m.	5·3	3·5	17	—	11·78	7·2	—	22	2·6	—	dès 8 m. H_2S
Remienkiniek (Pays lacustre de Suwalki)	2 m.	23·8	8·4	0	—	7·53	7·4	—	1	0·1	—	—
Ranu Lamongen (Java)	27 m.	25·9	0	39	4·72	13·2	7·35	11	0·44	0·54	—	—
Ranu Pakis (Jawa)	154 m.	26·3	0	25	4·08	11·4	7·23	10 (150 m.)	0·47	0·09 (50 m.)	—	$H_2S = 1·1$
Ranu Klindungan (Java)	125 m.	25·9	0·44	23 (50 m.)	3·68	10·5	7·43 (50 m.)	5	0·08	1·8	—	$SiO_2 = 97$ (à 50 m.)
Tjigombong (Java)	15 m.	24·5	0·14	44	1·14	3·2	6·35	0	0·003	2·3	—	$SiO_2 = 27$
Singkarak (Sumatra)	192 m.	26·1 (220 m.)	0 (200 m.)	16	1·72	4·8	7·29	5	0·09	0·48	—	de 75 à 200 m. H_2S
Toba-Porsea (Sumatra)	85 m.	24·1	1·85	16	1·54	4·3	7·10	—	0·012	0	—	—

NB. Les chiffres entre parenthèses indiquent la profondeur des mesurages, lorsqu'elle diffère de la profondeur indiquée généralement.

Suwałki je les dois à l'amabilité de M. l'Ingenieur M. Stangerberg. Je regrette bien de ne pouvoir citer des données concernant les lacs à *Hydrilla* de la Prusse orientale, mais je ne les connais pas.

Ces tableaux confirment notre opinion sur l'amplitude très large des conditions dans lesquelles peut vivre *Hydrilla*. Nous voyons qu'elle prospère dans les lacs d'une profondeur maximale de 4 mètres (Remieńkiniek) et dans les lacs profonds de 450 m., p. ex. dans de lac Toba à Sumatra; qu'elle vit aussi bien dans des lacs situés à 10 mètres au-dessus du niveau de la mer que dans ceux dont l'altitude correspond à 905 m. au-dessus de ce niveau.

Quant aux relations entre *Hydrilla* et d'autres plantes aquatiques, les rapports entre *Hydrilla* et *Elodea canadensis* m'intéressent particulièrement. J'ai supposé auparavant, que la présence d'*Elodea* entraîne la disparition d'*Hydrilla*, cependant au cours de mes recherches dans les lacs du pays lacustre de Suwałki, j'ai trouvé parmi les 58 lacs étudiés aussi bien des lacs avec *Hydrilla* et *Elodea* (Remieńkiniek) que des lacs sans l'une et l'autre espèce. Toutes les combinaisons possibles étaient représentées.

A mon avis, *Elodea*, élément nouveau dans la flore de l'ancien monde, peut malgré tout faire disparaître en général *Hydrilla* et cela certainement grâce à la vigueur de sa reproduction végétative et aux taillis compacts qu'elle forme sur le fond du lac, taillis qui peuvent entraîner la disparition de n'importe quelle plante. Pour éclaircir cette question il serait très important de se rendre compte, quelles sont les relations entre ces deux plantes dans les lacs de la Prusse orientale. Des stations d'*Hydrilla* ont été signalées depuis longtemps dans ce pays. Il serait très intéressant de savoir, si *Hydrilla* existe encore dans ces stations et quelles sont les relations entre *Hydrilla* et *Elodea* dans les lacs de la Prusse orientale. Peut-être y a-t-elle déjà disparu sous la pression d'*Elodea*. Je me permets de poser cette question aux botanistes allemands, mes collègues.

Parmi les plantes reliquales lacustres, j'ai cité un groupe de plantes liées aux lacs très peu minéralisés (p. ex. *Isoëtes lacustris* etc.). Ces plantes, comme le remarque déjà Kołodziejczyk (2) représentent un autre type géographique et écologique. Elles appartiennent à l'élément occidental, tandis qu'*Hydrilla* est une

espèce orientale, son centre de distribution se trouvant vraisemblablement dans le Sud-Est de Asie. Malgré cela, Paczoski suppose, que toutes ces plantes doivent se trouver ensemble dans un lac. Tenant compte des possibilités écologiques d'*Hydrilla* (voir la faible minéralisation de l'eau de quelques lacs des Iles de la Sonde, p. ex. du lac Toba) la supposition de Paczoski paraît être tout à fait plausible.

Quelles sont donc les résultats des recherches sur les conditions dominantes dans les lacs à *Hydrilla* nommés précédemment et quelles sont nos conclusions? Elles peuvent être résumées ainsi:

L'amplitude des conditions écologiques dans lesquelles peut vivre *Hydrilla verticillata* est extrêmement large. Cette espèce vit dans les lacs les plus différents, aussi bien en ce qui concerne la morphométrie que la physique et la chimie de l'eau.

L'exemple d'*Hydrilla verticillata* apprend qu'on doit être particulièrement prudent en caractérisant le climat et les conditions écologiques de certains lacs d'après les plantes constituant leur végétation.

Les précautions seront spécialement grandes, si l'on caractérise les climats d'après les plantes aquatiques vivantes ou fossiles.

Bibliographie.

1. Hryniewiecki Bol., Tentamen Florae Lithuaniae. Archives de Biologie de la Société des Sciences et des Lettres de Varsovie. Vol. IV. 1933. — 2. Kołodziejczyk January. *Hydrilla verticillata* Casp. dans le lac de Landwarowo près de Wilno. Kosmos XLVII, 1922. — 3. Ruttner F., Hydrographische und hydrochemische Beobachtungen auf Java, Sumatra und Bali — in — Tropische Binnengewässer: Ergebnisse einer im Jahre 1928 und 1929 nach Java, Sumatra und Bali unternommenen limnologischen Forschungsreise. Band I. (Arch. f. Hydrobiologie, Supplement-Band VIII. 1931).

*Budowa lamelli na liściach europejskich gatunków rodzaju
Polytrichum Dill. — La structure des lamelles des feuil-
les chez les espèces européennes du genre Polytrichum Dill.*

Mémoire

de M. **TAD. WIŚNIEWSKI** et M-lle **L. GOETZEN**,

présenté le 1 avril 1935, par M. B. Hryniewiecki m. t.

Comme celle de la plupart des genres de mousses, la classification du genre *Polytrichum* (Brotherus 2), s'appuie avant tout sur les caractères du sporophyte. Un tel exclusivisme dans la classification rend la détermination très difficile, d'autant plus que très souvent nous n'avons à notre disposition que des échantillons tout à fait stériles. Nous sommes donc forcés d'avoir recours aux traits caractéristiques du gamétophyte.

Il existe plusieurs caractères distinctifs du système végétatif dont nous pouvons nous servir pour déterminer les *Polytrichum*. Ce sont: la forme des feuilles et la structure de leur marge, la forme et les dimensions des cellules de la feuille et des cellules de la nervure, et enfin la structure des lamelles des feuilles. Tant la section transversale que la vue de côté (side view) de ces lamelles présentent des caractères spécifiques très importants et essentiels, permettant de distinguer les espèces particulières.

L'importance de la vue de côté des lamelles pour la détermination des espèces du genre *Polytrichum* a été étudiée dans les détails par J. H. Albrecht (1). En ce qui concerne l'aspect caractéristique des coupes transversales des lamelles et surtout l'aspect de leurs cellules supérieures, nous trouvons quelques renseignements dans plusieurs ouvrages bryologiques. Dans les clefs et les tableaux synoptiques certains auteurs se servaient de caractères présentés par la section transversale des lamelles lorsque tous

les autres caractères se montraient insuffisants et lorsque les échantillons étudiés étaient complètement stériles. Par exemple, pour distinguer les touffes stériles de *Polytrichum commune* et *Pol. juniperinum*, on s'appuyait souvent sur la différence très nette de la forme des cellules supérieures de la section transversale des lamelles chez ces deux espèces.

Nous trouvons même chez Warnstorf (5) une clef pour la détermination des espèces européennes de ce genre, appuyée partiellement sur les caractères de la coupe transversale des lamelles.

En préparant une étude sur le genre *Polytrichum* pour la «Flore des Mousses de la Pologne», nous avons spécialement fixé l'attention sur l'ensemble des caractères que présente la section des lamelles. Nous avons tâché de tenir compte non seulement de espèces vivant en Pologne, mais aussi de toutes les espèces européennes de ce genre. Le présent travail est le résultat des études conséquentes sur structure des lamelles chez toutes les espèces européennes du genre *Polytrichum*.

Nos recherches furent effectuées sur trois séries d'échantillons, assez abondants d'ailleurs, à savoir: sur les échantillons provenant des collections classiques «Bryotheca europaea» de Rabenhorst et de «Musci europaei» de Bauer. Une autre série se composait d'échantillons provenant de différents endroits de la Pologne, enfin une troisième comprenait le matériel recueilli dans différentes parties de l'Eurasie.

Comme résultat de ces études nous avons acquis la conviction que, sans aucun doute, la section transversale des lamelles de chaque espèce de *Polytrichum* présente un ensemble de quelques caractères stables qui peuvent bien servir de caractères spécifiques et qui facilitent remarquablement la détermination des touffes appartenant à ce genre. Les caractères dont il s'agit sont surtout: la forme et les dimensions des cellules de la partie inférieure (de la base) de la section transversale des lamelles, et la hauteur de celles-ci.

Nous donnons ci-dessous les descriptions détaillées des sections transversales des lamelles chez toutes les espèces européennes de *Polytrichum*, les dessins des coupes et la clef pour la détermination des espèces d'après les caractères observés sur les coupes transversales des lamelles. Tous les dessins sont faits au même agrandissement pour faciliter la comparaison. La clef est basée

exclusivement sur les traits de la coupe transversale des lamelles; elle est destinée à faciliter la prompte détermination des touffes stériles de ce genre. Il suffit d'une bonne coupe de feuille pour classer la plante étudiée. On peut confirmer ainsi l'importance systématique de cet ensemble de caractères distinctifs que présente la section transversale des lamelles des feuilles chez les espèces européennes du genre *Polytrichum*.

Description des lamelles.

Chez toutes les espèces européennes du genre *Polytrichum* nous voyons de nombreuses lamelles situées sur la face dorsale des feuilles. Ce sont de petites lames composées d'une seule couche de cellules, parcourant la feuille sur sa longueur, de la base en haut, mais jamais décourrantes à la gaine.

Leur nombre n'est pas constant, vu qu'il varie de 20 à 60 sur une feuille. Elles couvrent toujours la feuille sur toute sa largeur, en laissant libres seulement les marges de la lamina. Chez *Psilophilum* et *Oligotrichum*, au contraire, les lamelles se confinent sur la nervure.

Les lamelles qui se trouvent sur une feuille ne sont pas toutes de la même hauteur. Les plus hautes sont celles situées dans la partie centrale. La hauteur des lamelles diminue distinctement, vers les bords.

Chez quelques espèces nous n'observons pas de grandes différences entre le nombre de cellules des lamelles centrales et celui des lamelles marginales. Ainsi chez *Polytrichum commune* les lamelles ont 5 à 6 cellules, tandis que chez *Pol. fragillifolium* elles en ont 4 à 5. Chez la plupart des espèces les différences sont cependant plus considérables et l'amplitude de la variation est plus importante. *Pol. sexangulare* a p. ex. des lamelles marginales à 3 cellules et des lamelles centrales à 8; chez *Pol. juniperinum* les lamelles marginales ont deux cellules et les centrales en ont 7. Chez *Pol. piliferum* et *Pol. hyperboreum* les lamelles marginales sont à 3 cellules et les centrales en ont 6 à 7.

Dans les différentes parties de la même lamelle, nous observons également un changement marqué de la hauteur. Le contour de la marge libre des lamelles rappelle une ligne arquée. Les coupes provenant des parties rapprochées de la base, puis les

coupes tirées des parties proches du sommet de la feuille, ont des lamelles toutes petites, constituées parfois d'une seule ou de deux cellules, tandis que dans les coupes de la même feuille, provenant de la partie centrale, nous voyons les lamelles les plus typiques dont la hauteur dépasse souvent l'épaisseur de la nervure.

C'est pour cette raison qu'en déterminant les *Polytrichum* uniquement d'après la section transversale des feuilles, il faut fixer l'attention sur la localisation des coupes et ne considérer que les coupes provenant du centre de la feuille, comme on ne doit tenir compte que des lamelles centrales sur les coupes. C'est là une mesure d'une grande importance; en effet les résultats obtenus en nous appuyant sur des coupes provenant des parties de la feuille rapprochées de la base ou proches du sommet, peuvent être tout à fait faux.

On trouve chez *Pol. sexangulare* et *Pol. hyperboreum* les lamelles les plus hautes, par rapport à l'épaisseur de la nervure. Ces deux espèces ainsi que *Pol. alpinum* ont en général les plus grandes lamelles, atteignant une hauteur de 0.2 mm., tandis que les plus petites (chez *Pol. piliferum*) ne dépassent pas 90 μ .

Sur la coupe transversale des lamelles nous distinguons les cellules marginales (supérieures) et les cellules de la base. Les cellules de la base ne diffèrent entre elles ni par les dimensions, ni par la forme. Nous rencontrons le plus souvent des cellules basales un peu oblongues ou arrondies (chez *Pol. formosum* et chez *Pol. commune*). Les dimensions de ces cellules varient beaucoup chez différentes espèces et oscillent entre 13 et 23 μ . On trouve les cellules basales les plus petites chez *Pol. piliferum*, tandis qu'on observe les plus grandes chez *Pol. sexangulare* et *Pol. hyperboreum*.

La membrane des cellules des lamelles est lisse. En particulier je n'ai jamais observé de papilles sur les cellules marginales. La seule exception est constituée par *Pol. alpinum*, qui a des papilles sur la cellule marginale de la lamelle. Cette espèce est d'ailleurs très proche du genre *Pogonatum*.

La forme et les dimensions des cellules marginales de la section transversale des lamelles sont les caractères qui permettent de distinguer le plus facilement les différentes espèces du genre *Polytrichum*. Chez deux espèces seulement, soit chez *Pol. formo-*

sum et *Pol. Swartzii* les cellules marginales sont pareilles à celles de la base. Chez toutes les autres, elles diffèrent nettement tantôt par leur grandeur tantôt par leur forme, tantôt par ces deux caractères réunis.

Sur les coupes transversales on peut observer des formes très distinctes et très caractéristiques dont il est facile de se souvenir.

Chez deux espèces surtout les cellules supérieures des lamelles sont très remarquables sur les coupes transversales. Ce sont *Pol. commune* et *Pol. fragillifolium*, dont les cellules marginales sont bifurquées. Particulièrement caractéristiques sont les cellules marginales de cette dernière espèce; elles rappellent un croissant et sont au moins une fois et demie plus grandes que les cellules de la base.

Nous rencontrons le plus souvent un type de cellule marginale rétrécie au sommet, qui prend une forme distinctement piriforme chez *Pol. juniperinum* et affecte la même forme, quoique moins prononcée, chez *Pol. hyperboreum*. Chez *Pol. piliferum* et *Pol. saxangulare* les cellules marginales n'ont souvent pas la courbure de la membrane tellement caractéristique pour les espèces précédentes et prennent une forme conique.

Chez les trois dernières espèces les cellules marginales sont plus au moins égales aux cellules basales.

Chez quelques auteurs (p. ex. chez Warnstorff (4), Dixon (3) etc. nous trouvons des dessins dont il résulte, que la membrane de la cellule marginale est fortement grossie et forme une grande papille à son sommet. On trouve également chez ces auteurs des indications analogues dans la description des lamelles de *Pol. juniperinum*. Il ne s'agit peut-être que d'une illusion optique, qui se produit lorsque la coupe n'est pas localisée dans le centre de la cellule et ne passe pas par son sommet.

Les cellules supérieures de la coupe des lamelles chez *Pol. alpinum* présentent le même type de cellules rétrécies au sommet, mais elles diffèrent considérablement de cellules piriformes, parce qu'elles sont très élargies à la base.

Outre les formes mentionnées ci-dessus, on peut encore observer des cellules marginales ovales (chez *Pol. gracile*) et d'autres, d'une forme arrondie, presque régulièrement sphériques (p. ex. chez *Pol. strictum*).

Les cellules supérieures de la coupe transversale des lamelles sont ordinairement plus grandes que les cellules de la base ou tout au moins égales à celles-ci. Des cellules supérieures plus petites que celles de la base ne se voyant que sporadiquement, on peut les considérer comme des formes atypiques, respectivement comme des formes tératologiques.

On peut observer chez chaque espèce une certaine variabilité des caractères. Nous appuyant sur l'examen d'un matériel très abondant nous avons pu établir, que les traits suivants, à savoir: la hauteur des lamelles, le nombre et les dimensions des cellules des lamelles sur la section transversale, enfin le nombre des lamelles sur une feuille sont sujets à de fortes variations. Les valeurs extrêmes diffèrent considérablement; d'autre part, les écarts de la moyenne sont, en même temps, peu fréquents. Par exemple sur 112 exemplaires étudiés de *Polytrichum commune* il y en avait 2, qui avaient des lamelles de 5 cellules en hauteur, et un exemplaire, dont les lamelles étaient à 12 cellules.

Les cellules supérieures des lamelles de *Pol. juniperinum* mesurent le plus souvent 27μ de longueur, mais parmi 92 exemplaires on en a trouvé plusieurs, dont les dimensions étaient moindres ou plus grandes. La plus grande instabilité de ce trait s'observe chez *Pol. juniperinum* et chez *Pol. alpinum*.

Le nombre des lamelles sur une feuille est très variable. C'est surtout le cas chez *Pol. juniperinum* où l'on peut trouver des feuilles à 30 lamelles comme d'autres en ayant 50, puis chez *Pol. commune* où l'on voit d'habitude 40 lamelles, quoiqu'il puisse y en avoir 30 ou 70 sur une feuille.

Ce caractère est le plus constant chez les espèces *Pol. formosum* et *Pol. strictum*. Les dimensions des cellules basales sont le trait relativement le plus constant de tous.

Clef pour la détermination des espèces européennes de *Polytrichum* d'après les caractères observés sur la section transversale des lamelles.

1. Cellules marginales des lamelles bifurquées sur la section transversale 2

1. Cellules marginales des lamelles non bifurquées sur la section transversale 3
2. Cellules marginales des lamelles égales ou un peu plus grandes que celles de la base *Pol. commune*
2. Cellules marginales des lamelles deux fois plus grandes, que celles de la base *Pol. fragillifolium*
3. Cellules marginales des lamelles une fois et demie plus grandes, que celles de la base 4
3. Cellules marginales des lamelles égales ou un peu plus grandes, que celles de la base 7
4. Cellules marginales des lamelles rétrécies au sommet . . . 5
4. Cellules marginales des lamelles non rétrécies au sommet, ovales ou arrondies 6
5. Cellules marginales des lamelles piriformes avec de nombreuses papilles sur la membrane *Pol. alpinum*
5. Cellules marginales des lamelles piriformes, mais membrane lisse *Pol. juniperinum*
6. Cellules marginales des lamelles ovales *Pol. gracile*
6. Cellules marginales des lamelles arrondies *Pol. strictum*
7. Cellules marginales des lamelles ayant une autre forme, que celles de la base 8
7. Cellules marginales des lamelles ayant la même forme, que celles de la base 10
8. Cellules marginales des lamelles piriformes; nervure excurren-
te, formant un long poil hyalin 9
8. Cellules marginales des lamelles coniques, feuilles sans un poil
hyalin *Pol. sexangulare*
9. Cellules marginales des lamelles mesurant jusqu'à 25 μ de lon-
gueur *Pol. piliferum*
9. Cellules marginales des lamelles mesurant jusqu'à 39 μ de lon-
gueur *Pol. hyperboreum*
10. Lamelles ayant 3—5 cellules en hauteur 11
10. Lamelles sur la section transversale ayant 5—8 cellules en
hauteur *Pol. Swartzii*
11. 60 lamelles sur une feuille *Pol. formosum*
11. 40 lamelles sur une feuille *Pol. ohioense*

Tableau synoptique des espèces européennes du genre
Polytrichum Dill.

Sect. I. *Polytricha alpina* Hag.

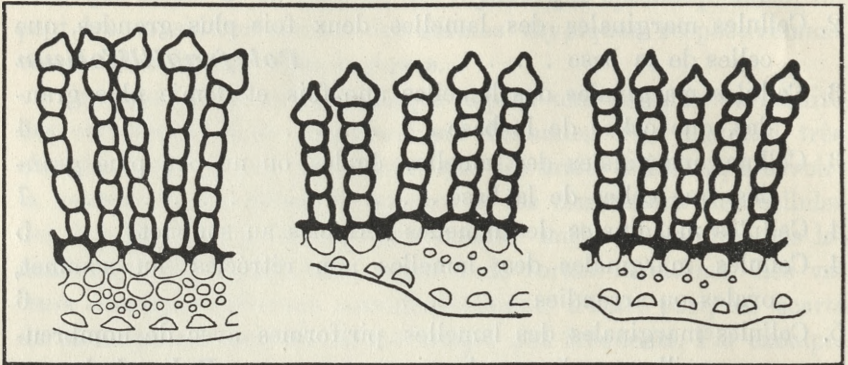


Fig. 1. *Polytrichum alpinum* L. Sections transversales des lamelles d'exemplaires provenant de la collection »Musci europaei exsiccati« de Bauer, no. 478, Silesie, Riesengebirge (à gauche), de la Pologne (Tatry, Bryoth. Polonica, no 128) au milieu et de l'Allemagne, Westphalie (à droite).

Polytrichum alpinum L.

30—40 lamelles sur une feuille. Hauteur des lamelles env. 138 μ . Lamelles centrales à 7 (8) cellules, cellules marginales à 4 cellules. Les cellules marginales sont plus grandes que les basales. Elles sont piriformes et papilleuses.

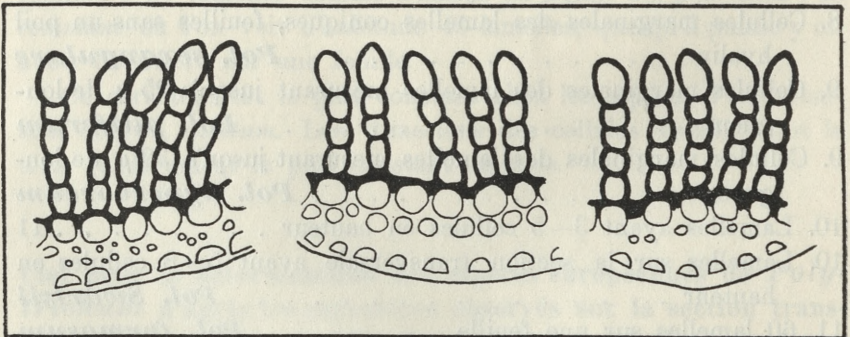


Fig. 2. *Polytrichum gracile* Menz. Sections transversales des lamelles d'exemplaires provenant de la collection »Musci europaei exsiccati« de Bauer, no. 482, France, Vosges (à gauche), de la Pologne (près de Cracovie) au milieu et de Tchécoslovaquie, Český las (Bryotheca Bohemica, no. 41) (à droite).

***Polytrichum gracile* Menz.**

40—50 lamelles sur une feuille. Hauteur de lamelles env. 99 μ . Lamelles centrales à 5 (7) cellules, lamelles marginales à 3 cellules. Cellules marginales ovales, presque deux fois plus grandes que les cellules basales.

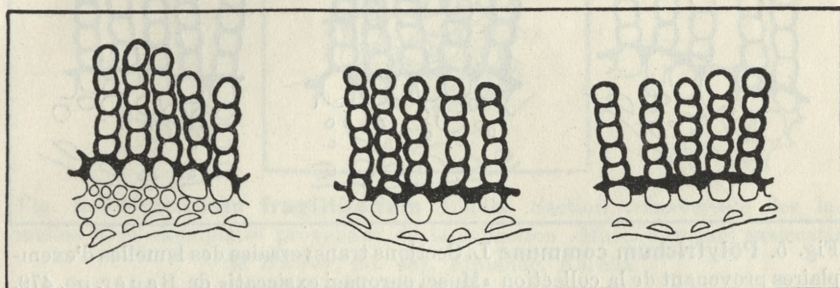


Fig. 3. ***Polytrichum formosum* Hedw.** Sections transversales des lamelles d'exemplaires provenant de la collection »Musci europaei exsiccati« de Bauer, no. 480, Finlande, prov. Nyland (à gauche), de la Pologne (près de Sianki, Beskides centr.) au milieu et de l'Allemagne, Westphalie (à droite).

***Polytrichum formosum* Hedw.**

60 lamelles sur une feuille. Hauteur des lamelles env. 82 μ . Lamelles centrales à 5 cellules, lamelles marginales à 3 cellules. Cellules marginales non distinctes des basales.

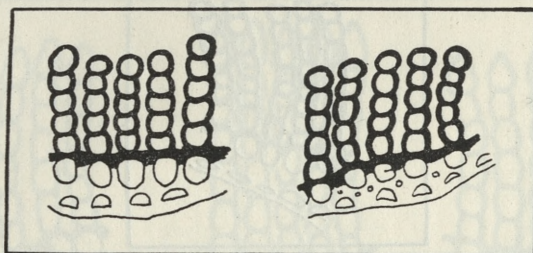


Fig. 4. ***Polytrichum ohioense* Ren. et Card.** Sections transversales des lamelles d'exemplaires provenant de la Tchécoslovaquie (Bryotheca Bohemica n. 42 (à gauche) et de l'Amérique du Nord, Missouri, USA (à droite).

***Polytrichum ohioense* Ren. et Card.**

40 lamelles sur une feuille. Hauteur des lamelles env. 80 μ . Lamelles centrales à 5 (6) cellules, lamelles marginales à 3 cellules. Cellules marginales non distinctes des basales.

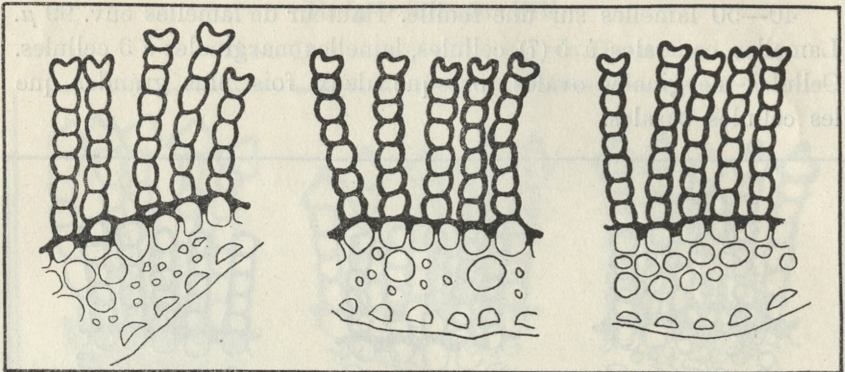
Sect. II. *Polytricha communia* Hag.

Fig. 5. ***Polytrichum commune*** L. Sections transversales des lamelles d'exemplaires provenant de la collection »Musci europaei exsiccati« de Bauer, no. 479, Finlande, prov. de Nyland (à gauche), de la Pologne (Okuniew près de Varsovie) au milieu et de Sibérie près de Irkoutsk (à droite).

Polytrichum commune L.

50—70 lamelles. Hauteur des lamelles env. 138 μ . Lamelles centrales à 7 cellules, lamelles marginales à 5—6 cellules. Cellules supérieures bifurquées, un peu plus grandes que les cellules de la base.

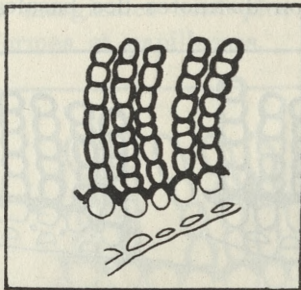


Fig. 6. ***Polytrichum Swartzii*** Hartm. Section transversale des lamelles d'un exemplaire provenant de la collection »Musci europaei exsiccati« de Bauer, no. 488, Finlande, Savonie.

Polytrichum Swartzii Hartm.

40 lamelles sur une feuille. Hauteur des lamelles env. 100 μ . Lamelles centrales à 6 (7) cellules, lamelles marginales à 5 cellules. Cellules marginales des lamelles non différentes des autres.

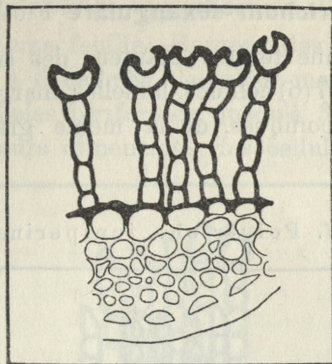


Fig. 7. *Polytrichum fragillifolium* Lindb. Section transversale des lamelles d'un exemplaire provenant de la collection »Musci europaei exsiccati« de Bauer, no. 481. Finlande, Karelia.

Polytrichum fragillifolium Lindb.

40 lamelles sur une feuille. Hauteur des lamelles env. 125 μ . Lamelles centrales à 6 (7—10) cellules, lamelles marginales à 3 cellules. Les cellules marginales des lamelles sur la section transversale bifurquées, en forme d'un croissant, jusqu'à deux fois plus grandes que les cellules de la base.

Sect. III. *Polytricha sexangularia* Hag.

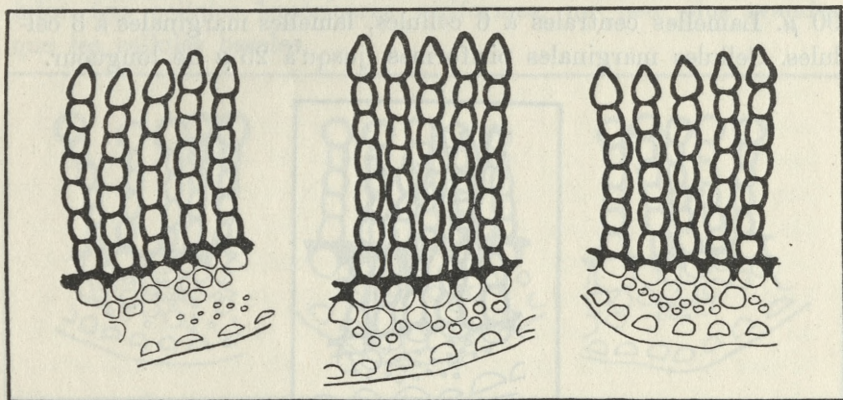


Fig. 8. *Polytrichum sexangulare* Floerke. Sections transversales des lamelles d'exemplaires provenant de la collection »Bryotheca europaea« de Rabenhorst, no. 439, Allemagne (à gauche), de la Pologne (Tatry, vallée pod Polskim Grzebieniem) au milieu et de Sibérie, gouv. de Tobolsk (à droite).

Polytrichum sexangulare Floerke.

35 lamelles sur une feuille. Hauteur des lamelles env. 162 μ . Lamelles centrales à 7 (6) cellules, lamelles marginales à 4 cellules. Cellules marginales coniques, de la même grandeur que les cellules de la base.

Sect. IV. *Polytricha juniperina* Hag.

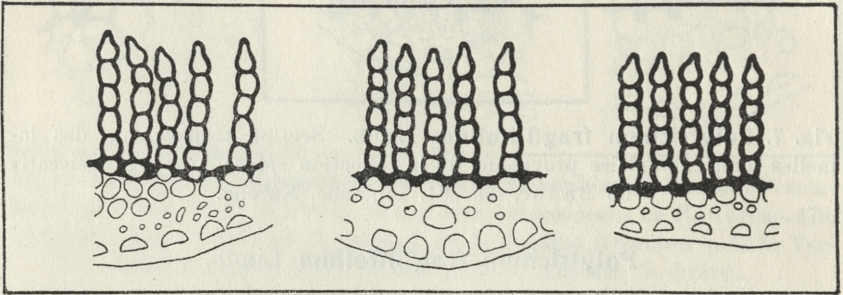


Fig. 9. **Polytrichum piliferum** Schreb. Sections transversales des lamelles d'exemplaires provenant de la collection »Musci europaei exsiccati« de Bauer, no. 484, Danemark, Hvalsø (à gauche), de la Pologne (Podlasie) au milieu et de l'Allemagne, Brandenburg (à droite).

Polytrichum piliferum Schreb.

30—35 lamelles sur une feuille. Hauteur des lamelles env. 90 μ . Lamelles centrales à 6 cellules, lamelles marginales à 3 cellules. Cellules marginales piriformes, jusqu'à 25 μ de longueur.

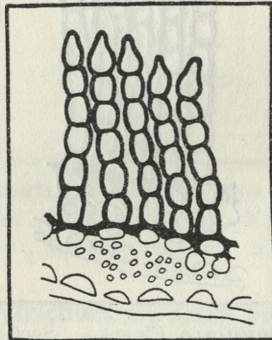


Fig. 10. **Polytrichum hyperboreum** R. Br. Section transversale des lamelles d'un exemplaire provenant de la collection »Musci europaei exsiccati« de Bauer, no. 483. Norvège, Dovrefjeld.

***Polytrichum hyperboreum* R. Br.**

30 lamelles sur une feuille. Hauteur des lamelles env. 165 μ . Lamelles centrales à 6 cellules, lamelles marginales à 3 cellules. Les cellules marginales piriformes, jusqu'à 33 μ de longueur, ne diffèrent pas par leurs dimensions des cellules basales.

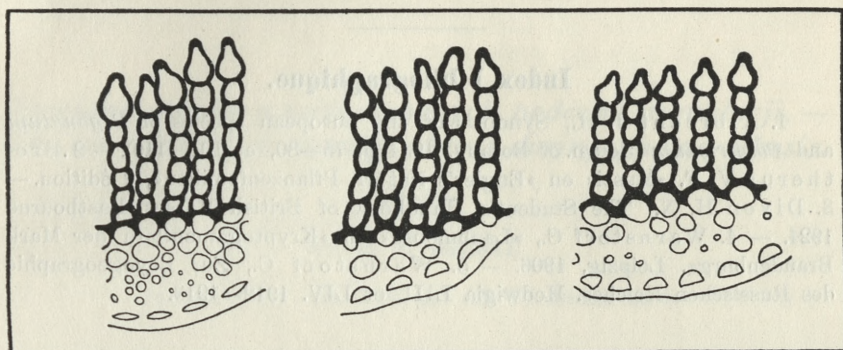


Fig. 11. *Polytrichum juniperinum* Willd. Sections transversales des lamelles d'exemplaires provenant de la collection »Bryotheca europaea« de Rabenhorst, no. 438, de l'Allemagne (à gauche), de la Pologne (Krynica dans les Beskides centr.) au milieu et de Sibérie occidentale à droite.

***Polytrichum juniperinum* Willd.**

30—50 lamelles sur une feuille. Hauteur des lamelles env. 115 μ . Lamelles centrales à 7 cellules, lamelles marginales à 4 cellules. Les cellules supérieures piriformes, un peu plus grandes que les cellules basales.

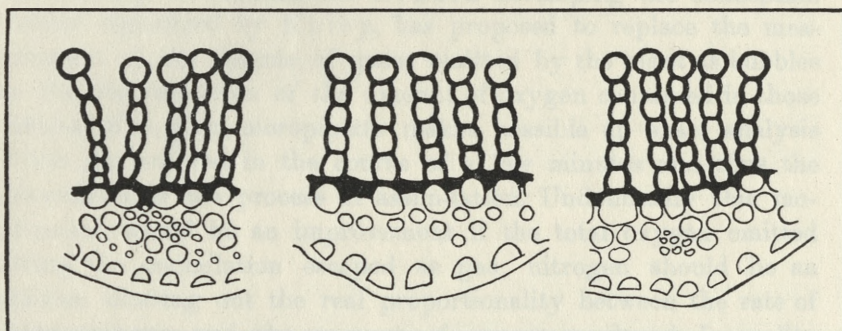


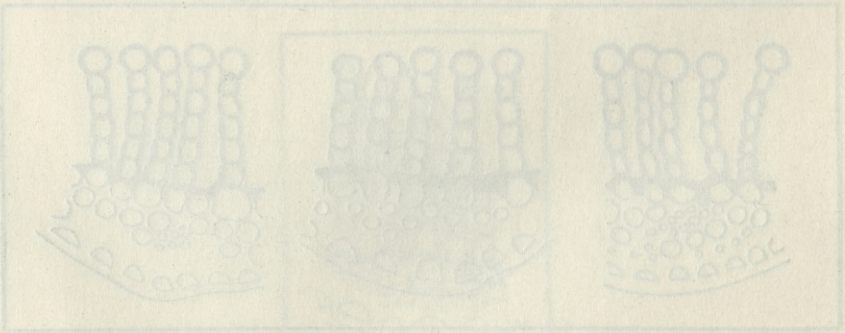
Fig. 12. *Polytrichum strictum* Banks. Sections transversales des lamelles d'exemplaires provenant de la collection »Musci europaei exsiccati« de Bauer, no. 485, Russie, près de Moscou (à gauche), de la Pologne (Podlasie) au milieu et de Sibérie, Jakoutie (à droite).

Polytrichum strictum Banks.

25—30 lamelles sur une feuille. Hauteur des lamelles env. 99 μ . Lamelles centrales à 6 cellules, lamelles marginales à 3 cellules. Les cellules supérieures sphériques, plus grandes que celles de la base.

Index bibliographique.

1. Albrecht J. H., Synopsis of the european species of *Pogonatum* and *Polytrichum* (Journ. of Botany, 1934 p. 75—80, et 104—110). — 2. Brotherrus V. F. »Musci« en »Engler's Natürl. Pflanzenfamilien«, 2 édition. — 3. Dixon H. N., The Student's Handbook of British Mosses, Eastbourne 1924. — 4. Warnstorf C., »Laubmoose« en »Kryptogamenflora der Mark Brandenburg«, Leipzig, 1906. — 5. Warnstorf C., Zur Bryogeographie des Russischen Reiches. Hedwigia LIII. et LIV. 1912—1913.



*Wymiana gazów u roślin wodnych podczas asymilacji. —
Gas interchange in aquatic plants during photosynthesis.*

Mémoire

de M. F. GÓRSKI,

présenté le 6 mai 1935, par M. Wl. Szafer m. t.

I

§ 1. The modern very strict methods of photosynthesis measurements have not completely banished the older ones, in particular the so called bubble counting method of Sachs (Arnold, Bose, Górski, Harder, Marx, Tsi-Tung-Li, Wilmott). The exactness of this method has even lately been a subject of special interest (Kniep 1915, Górski 1929, 1930, Arnold 1931). The principal result of those researches was the discovery of great amounts of nitrogen 40 to 80% in bubbles, dependent on the intensity of assimilation. Arnold developing the conception already signalized by Kniep, has proposed to replace the measurement of the volume of gases emitted by the plant as bubbles by the determination of the amount of oxygen contained in those bubbles. Krogh's micropipette makes possible an exact analysis of the gas emitted in the course of a few minutes and thus the observation of the process of assimilation. Undoubtedly this modification would be an improvement if the total oxygen emitted during the assimilation escaped as gas; nitrogen should be an addition blotting out the real proportionality between the rate of photosynthesis and the amount of oxygen produced. In reality we know that great amounts of oxygen are absorbed by the water directly from the plant, while nitrogen diffused in water penetrates into intercellular spaces and escapes in bubbles. Nitrogen

contained in those bubbles compensates as it were the oxygen diffused directly in the water. This theory of compensation was developed years ago by Godlewski (1874). Let us determine says he successively by way of O , V , n , w the volumes of the total oxygen formed in assimilation, of the gas emitted as bubbles, of the nitrogen contained in bubbles, and finally of the oxygen diffused in water (all this per unit of time). Between the volumes cited there exist the following relation:

$$V = O + n - w.$$

The volume of the bubbles is, indeed, equal to the volume of the total oxygen increased by nitrogen and diminished by the amount of oxygen absorbed directly from the plant by the water.

The volume of $n - w$ (the difference between the amount of nitrogen contained in bubbles and of oxygen diffused directly in water) determines the exactness of the method of bubbles. Because for measurements it is indifferent whether we measure the oxygen or an equal volume of nitrogen. For absolute measurements the condition for complete exactness is that $n - w = 0$. If $n - w$ be different from zero the estimate of the error is the ratio $(n - w)/O$. For relative measurements the condition of exactness of the method is $O_1/O_2 = V_1/V_2$, while the suffixes 1 and 2 refer to two measurements. If we denote by t the oxygen contained only in bubbles ($t = V - n = O - w$) then the modification proposed by Arnold is reduced to the statement that for absolute measurements $t = O$ and for relative measurements:

$$\frac{t_1}{t_2} = \frac{V_1 - n_1}{V_2 - n_2} = \frac{O_1}{O_2}$$

or finally that the errors committed are smaller in comparison with the older method in which we take V_1 and V_2 as relative measures of the intensity of assimilation:

$$\frac{V_1}{V_2} = \frac{O_1}{O_2}.$$

In our previous work (1930) the ratio O/V has been studied at large. The results of our experiments permit us to control the exactness of the modification proposed by Arnold and to examine

more thoroughly the mechanism of gaseous exchange in aquatic plant during assimilation.

§ 2. Experimental¹⁾. The plants (*Elodea canadensis*) were put in flasks (their capacity ca. 220 ccm) filled with distilled water containing 80 mg of carbon dioxide per litre. The flask was stopped with an india-rubber stopper provided with two apertures; one of them, narrow, was left open, the second served to fasten a small glass tube sealed at the top and filled with water into which the extremity of the cut stem was slipped before the flask was shut. The gas emitted as bubbles by the plant accumulated in this tube. After a certain lapse of time the experiment was interrupted, the plant was placed into a new flask and the gas and the water from the old flask were analysed. Water was analysed for oxygen by way of Winkler's method, while the volumes of oxygen and carbon dioxide in the gas were determined in a special pipette. The data obtained expressed in cmm per hour give V, t, w from which we may still calculate $O = w + t$ and $n = V - t$. As the carbon dioxide is only 1.5% of the total volume of bubbles it was counted together with nitrogen and in many cases was not experimentally determined but simply calculated. Water for the experiments was taken from a reservoir constantly kept at a temperature of 20° C. Thus the water was always in equilibrium with the atmosphere as concerns its saturation with oxygen and nitrogen. With regard to the great influence on the emission of bubbles of the saturation of water with atmospheric gases it is absolutely necessary to employ water with a constant concentration of oxygen and nitrogen. One liter water (20° C) contains 6.36 ccm of oxygen and 12.19 ccm of nitrogen.

The experiments were performed with a strong (*A*), a moderate (*B*), and a feeble light (*C*). The ratios of their intensities are given by the following relation:

$$A : B : C = 4 : 2 : 1.$$

The temperature was kept constant at 20° C. For a given intensity of light the experimental conditions were constant. Therefore the experiments, numbering 260, are divided into three groups *A, B, C* which we shall examine separately.

¹⁾ For more details see Górski 1930.

II

§ 3. To the four volumes of gases introduced by Godlewski we add a fifth one, namely t the amount of oxygen in bubbles. Therefore we have:

- O — total amount of oxygen emitted during the assimilation,
 V — volume of gas emitted as bubbles,
 t — oxygen contained in bubbles,
 n — nitrogen contained in bubbles,
 w — oxygen emitted by the plant and absorbed by the water.

The units of measure of all these volumes are cmm (N. T. P.) per hour. Between them there exist the following equations:

$$V = O + n - w, \quad O = w + t, \quad V = n + t.$$

The principal results of the experiments are presented in table I. The differences between the means are all statistically significant.

TABLE I. — Principal results. — Means for O, V, t, n, w .

group	N	I	O	V	t cmm per hour	n	w
A	86	4	345.2 ± 8.9	216.3 ± 6.0	111.3 ± 3.4	105.0 ± 3.0	233.9 ± 6.3
B	88	2	259.7 ± 7.3	151.1 ± 4.2	70.9 ± 2.1	80.2 ± 2.2	188.8 ± 5.4
C	86	1	182.4 ± 4.0	100.7 ± 2.4	41.4 ± 1.1	59.3 ± 1.4	141.0 ± 3.8

N — number of analyses, I — intensity of light.

§ 4. We shall begin the discussion of the results by examining the distribution of the total oxygen emitted in photosynthesis between the water and the bubbles (Table II).

TABLE II. — O, w, t .

group:	A	B	C
w/t	2.10	2.66	3.41
$t/O \cdot 100$	32.2	27.3	22.7
$w/O \cdot 100$	67.8	72.7	77.3

The table shows that remarkable amounts of oxygen are diffused in water directly, the amount of oxygen escaping in bubbles constitutes on the average, dependent on the intensity of assimilation, scarcely 23% to 32% of the total amount. This result, although at first sight improbable, will no longer seem strange when we have examined the section of the leaf of *Elodea* (fig. 1)¹. The cells are in contact with intercellular spaces only along

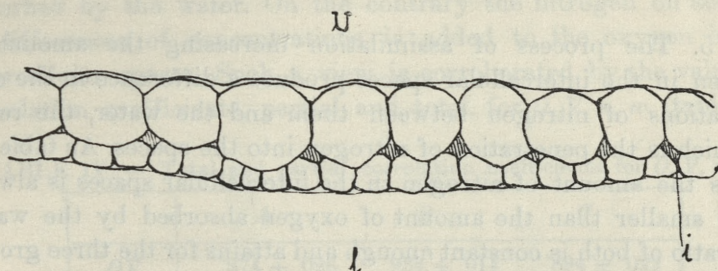


Fig. 1. *Elodea canadensis* transversal section of the leaf. *u* — upper, *l* — lower side, *i* — intercellular spaces.

a narrow band of the surface. On the contrary the cells are in contact with water over a remarkably larger surface; no wonder therefore that the oxygen produced in chloroplasts escapes in great amounts directly in water. This process of diffusion of oxygen must be explained, in concordance with Godlewski and Kniep, as determined by concentration gradients²). The value of the ratio w/t will depend on the resistances met by the gas on its way during the diffusion. On one side the oxygen penetrates into the intercellulars causing there an increase of pressure necessary to overcome the resistance of friction in the stem and the pressure of the column of water above the section of the stem. On the other side oxygen escapes into water forming around the plant a kind of water envelope oversaturated with this gas; the formation of which is greatly facilitated by the slow diffusion of oxygen in water. When the assimilation is feeble, the oxygen has time to diffuse from the envelope to deeper layers of water. The result is that comparatively much more oxygen is diffused in water by a feeble than by an intense assimilation.

¹) Comp. also (Bose 1924) the section of the leaf of *Hydrilla verticillata* fig. 1.

²) See also Stiles (1925) and Spoehr (1926).

TABLE III. — w, n .

group:	A	B	C
w/n	2.23	2.35	2.38
$w-n(\text{cmm})$	128.9	108.6	81.7

§ 5. The process of assimilation increasing the amount of oxygen in the intercellular spaces produce a difference in the concentrations of nitrogen between them and the water, the result of which is the penetration of nitrogen into the spaces. As table III shows the amount of nitrogen in the intercellular spaces is always much smaller than the amount of oxygen absorbed by the water. The ratio of both is constant enough and attains for the three groups approx. 2.3. Nitrogen does not compensate even to the extent of 50% the oxygen diffused into water. The penetration of nitrogen into intercellulars is not in the least an interchange with oxygen. This process should take place even if oxygen were not diffused in water at all. Should we immerse in water a narrow-necked vessel filled with oxygen (1 atm.) and having walls impermeable for oxygen and permeable for nitrogen, then we should obtain a stream of bubbles escaping from the neck and caused by the diffusion of nitrogen in the inside. Were the aperture in the neck stopped then the penetration of nitrogen will last until the equilibrium determined by the equation $c_1/c_2 = \alpha$ succeeds. c_1 and c_2 are the concentrations of nitrogen in the vessel and in the water, while α is a certain constant characteristic for a given gas and fluid (Henry's law). It is not difficult to perceive that equilibrium will be attained when the gaseous composition inside the vessel is equal to the composition of the atmosphere, evidently so far as the surface of water is free and the water itself remains in gaseous equilibrium with the atmosphere. The pressure inside the vessel will be increased and in case of opening the neck will lead to a constant emission of gas as bubbles. In the plant the rôle of a semipermeable wall is played by the water envelope oversaturated with oxygen. Nitrogen penetrating easily into intercellular spaces produces a rise of pressure which leads to the appearance of a stream of bubbles escaping from the section of

the stem. A slight oversaturation of water with the atmospheric gases diminishing the absorption of the oxygen emitted in photosynthesis and increasing the diffusion of nitrogen into the intercellulars, is known to lead to an intense emission of bubbles.

We attribute to nitrogen a very active part in the appearance of bubbles. The nitrogen contained in them was not introduced by way of exchange with oxygen and does not replace the oxygen absorbed by the water. On the contrary the nitrogen on account of differences of concentrations is added to the oxygen in the intercellular spaces. Such a view is corroborated by the values of correlation coefficients, partial and total, for O, V, n, w . (table IV).

TABLE IV. — Total and partial correlation coefficients for O, V, n, w .

	A	B	C
OV	$\cdot874 \pm \cdot026$	$\cdot934 \pm \cdot014$	$\cdot894 \pm \cdot022$
On	$\cdot841 \pm \cdot032$	$\cdot920 \pm \cdot016$	$\cdot871 \pm \cdot026$
Ow	$\cdot952 \pm \cdot010$	$\cdot975 \pm \cdot005$	$\cdot977 \pm \cdot005$
Vn	$\cdot943 \pm \cdot012$	$\cdot977 \pm \cdot005$	$\cdot957 \pm \cdot009$
nw	$\cdot752 \pm \cdot047$	$\cdot884 \pm \cdot023$	$\cdot856 \pm \cdot029$
$OV.n$	$\cdot447 \pm \cdot087$	$\cdot420 \pm \cdot089$	$\cdot423 \pm \cdot089$
$On.V$	$\cdot108 \pm \cdot108$	$\cdot099 \pm \cdot107$	$\cdot122 \pm \cdot107$
$Vn.O$	$\cdot790 \pm \cdot041$	$\cdot841 \pm \cdot032$	$\cdot809 \pm \cdot038$
$On.w$	$\cdot620 \pm \cdot067$	$\cdot558 \pm \cdot074$	$\cdot318 \pm \cdot098$
$Ow.n$	$\cdot896 \pm \cdot022$	$\cdot881 \pm \cdot024$	$\cdot912 \pm \cdot018$
$nw.O$	$-\cdot294 \pm \cdot10$	$-\cdot146 \pm \cdot106$	$-\cdot044 \pm \cdot109$

The total coefficients show strong and positive correlation between O, V, n, w , (which is quite comprehensive) in contradiction to the partial coefficients which have very different values. According to us their interpretation seems simple. The value of $On.V$ is near zero, this means that if bubbles be not emitted at all, then there cannot be any question of the diffusion of nitrogen into intercellular spaces on a larger scale. Very characteristic is the remarkable diminution of the coefficient $OV.n$ in comparison with OV : the elimination of nitrogen diminishes the correlation between the rate of assimilation and the rate of bubbling from $\cdot90$ to $\cdot42$. The values of the coefficients $Vn.O$ and $Ow.n$ are only slightly lower than the values for Vn and Ow : this is the statistical expression of the independence of both processes of

penetration of oxygen into the water and of nitrogen into the plant. The diminution itself although very small indicates however that in a slight degree there exist an interchange between oxygen and nitrogen. On the ground of table IV one might almost risk the statement that without the diffusion of nitrogen into intercellular spaces the emission of bubbles would be either very feeble or irregular.

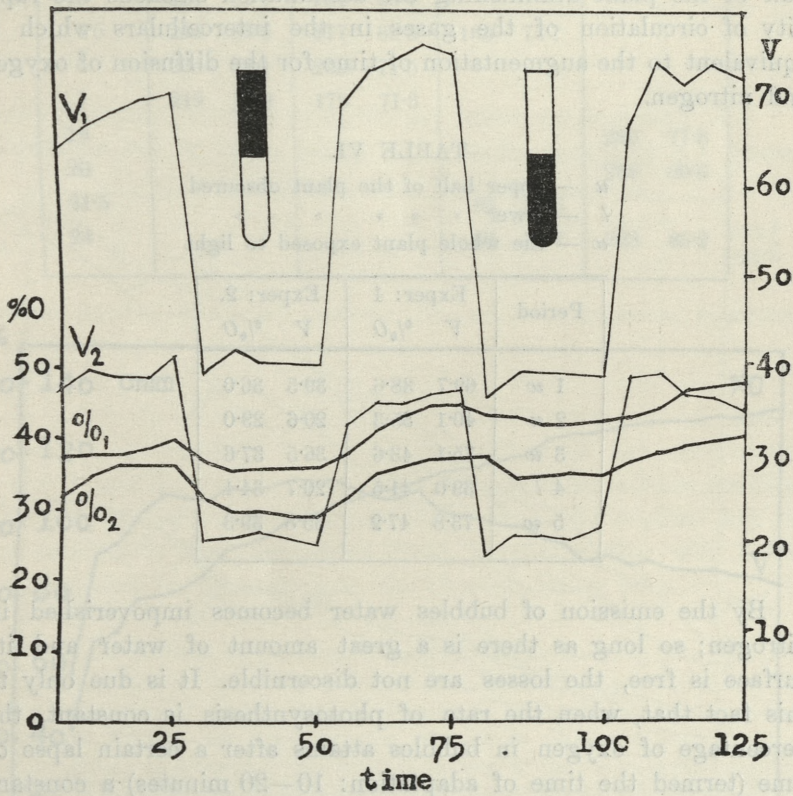
TABLE V. — V, n, t .

	A	B	C
$t/V \cdot 100$	51.4	46.9	40.8
$n/V \cdot 100$	48.6	53.1	59.2
n/t	0.94	1.13	1.43

§ 6. The penetration of nitrogen into intercellular spaces is, like all diffusion processes, a slow process. Its course may be so much the more complete, that is to say the nearer to the status of equilibrium (79% N, 21% O) the more time there is for it. For a very slight intensity of assimilation the composition of bubbles does not much differ from the atmosphere. An intense photosynthesis increasing the percentage of oxygen creates conditions favourable for a stronger diffusion of nitrogen. The absolute amount of nitrogen penetrating into the plant is increased, but due to a faint rapidity of diffusion this amount is lower than the amount of oxygen produced in situ. Oxygen is emitted in bubbles in greater amounts both absolutely and relatively, as is testified by the analysis of bubbles. We have studied this phenomenon in detail in a previous paper (1929). The values of the correlation coefficients $On.w$ and $nw.O$ confirm this statement. The value of the first is increased when we pass from the group C to the group A; this is the result of the increased diffusion of nitrogen into the plant caused by a more intense assimilation. The second coefficient ($nw.O$) has negative values. According to us this indicates that the stronger the rate of assimilation (measured by w) the feebler is the *relative* diffusion of nitrogen, because the more rapid the emission of bubbles the less time there is for nitrogen to diffuse into the plant. This effect must of course

occur more strongly in group A and most feebly in group C in concordance with the data in table IV.

The influence of time on the composition of bubbles is shown by the following experiment partially described elsewhere (1930). It consists in a successive obscuring either of the upper or of the lower half of a stem of *Elodea* placed in a large test tube. When the upper part is obscured the determination of the percentage of oxygen shows that it is lower than in the inverse combination when the lower part is obscured (graph 1, table VI,



Graph 1. *Elodea canadensis*. Diminution of the percentage of oxygen in bubbles by the obscuring of one half of the plant. Gas analysis every five minutes. Test tubes show which half is obscured.

For in the first case the gas circulates a longer time in the intercellular spaces and the differences in the concentrations of

oxygen and nitrogen between the plant and the water may be more completely equalised.

Let us remark that in both cases the percentages of oxygen in the bubbles are lower than during the assimilation of the whole plant, although we must surmise that the obscuring of one half of the plant has no influence on the rate of photosynthesis of the other half. Thence we deduce that this diminution of the oxygen percentage occurs during the migration of this gas in the intercellular spaces of the stem. The obscuring of one half of the plant diminishing the assimilation slackens the rapidity of circulation of the gases in the intercellulars which is equivalent to the augmentation of time for the diffusion of oxygen and nitrogen.

TABLE VI.

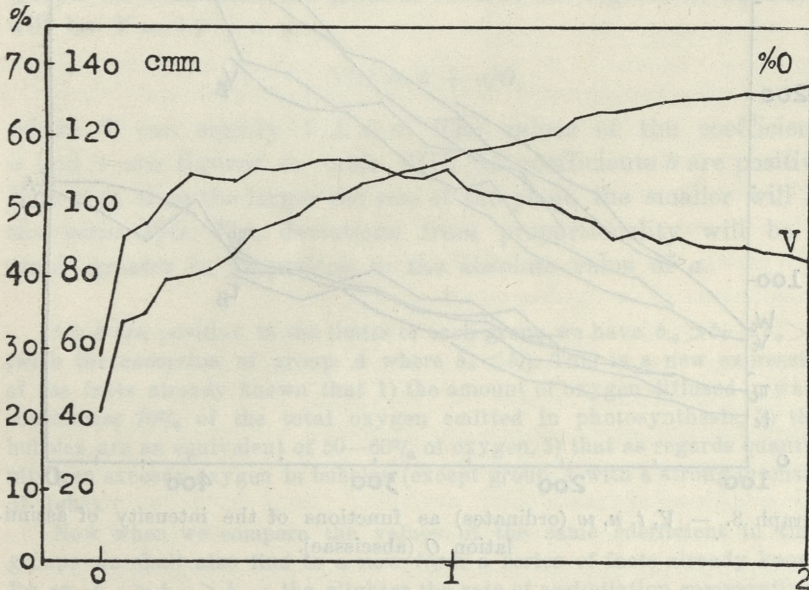
u — upper half of the plant obscured
l — lower » » » » »
w — the whole plant exposed to light

Period	Exper: 1		Exper: 2.	
	V	%O	V	%O
1 <i>w</i>	69.7	38.6	39.5	36.0
2 <i>u</i>	40.1	35.3	20.6	29.0
3 <i>w</i>	75.1	43.6	36.5	37.6
4 <i>l</i>	39.0	41.5	20.7	34.4
5 <i>w</i>	73.8	47.2	35.8	39.3

By the emission of bubbles water becomes impoverished in nitrogen; so long as there is a great amount of water and its surface is free, the losses are not discernible. It is due only to this fact that, when the rate of photosynthesis is constant, the percentage of oxygen in bubbles attains after a certain lapse of time (termed the time of adaptation: 10—20 minutes) a constant value. But if the plant be placed in a small quantity of water and on its surface mineral oil be spilled, then one may note the gradual increase of the percentage of oxygen which can exceed 80% (table VII). In the experiment figured on graph 2 a stem of *Elodea densa* was placed in a small test tube; the percentage of the oxygen becomes higher in spite of a diminution of the

TABLE VII. — *V* volumes of bubbles (cmm per hour), %O percentage of oxygen

time hours	1		2		3		4	
	<i>V</i>	%O	<i>V</i>	%O	<i>V</i>	%O	<i>V</i>	%O
0	198	38.1	95	50.6	146	58.0	520	43.4
0.75	224	55.8	179	62.9			451	80.0
1					194	69.5		
2.5	214	64.1					337	81.5
3	227	67.7	194	66.7				
4.5	244	69.8	217	69.5	163	75.7		
6	235	71.1	202	71.5				
7	219	72.2	179	71.3				
19							280	77.8
20							282	80.6
21.5					83	77.6		
24					62	80.7	223	83.2

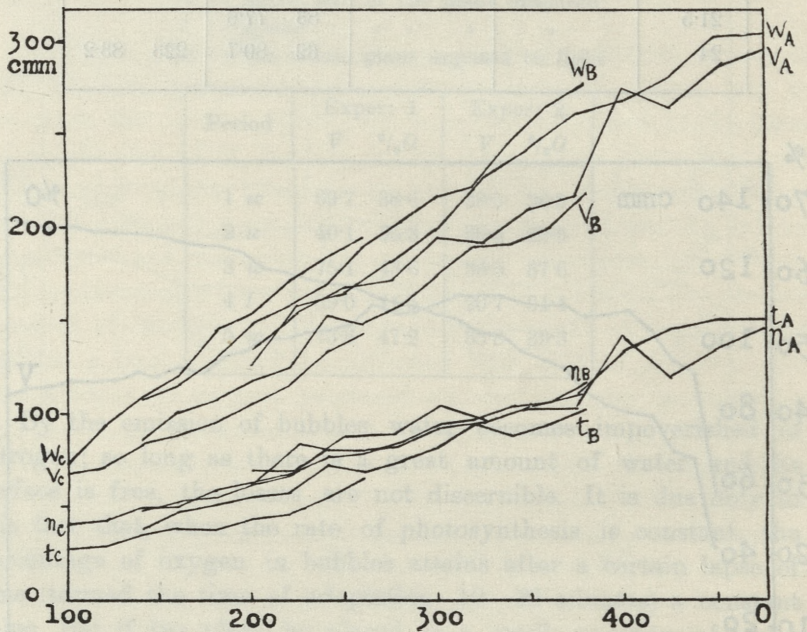


Graph 2. *Elodea densa* placed in a small test tube. Percentage of oxygen in bubbles increasing in spite of the diminution of the rate of bubbling *V* (cmm per hour). Analyses every 3—4 minutes.

rate of bubbling. In general the percentages of oxygen do not exceed 50%. The presence of such great amounts of nitrogen in bubbles is explained by the fact that there is twice as much of this gas as of oxygen in water (6.35 and 12.19 ccm per liter, 20° C). However it is curious that the carbon dioxide, although in a remarkably higher amount (80 mg per litre = 40.7 ccm) does not exceed on the average 1.5% of the volume of the bubbles (Górski 1929). The explanation is that it is assimilated by the plant before it reaches the intercellulars and that its great solubility in water is the principal cause of its remaining in the fluid phase.

III

§ 7. The data we possess permit us to examine, although imperfectly the influence of the size of the plant on the distribution



Graph 3. — V, t, n, w (ordinates) as functions of the intensity of assimilation O (abscissae).

of oxygen between the water and the bubbles. It is regrettable that the size of the plants used in the experiments was not determined. As a measure of the size one should have taken the

length of the stem or still better the number of the whorls of the leaves. However in the limits of each group *A, B, C* with regard to the stability of experimental conditions, the intensity of assimilation may be taken as an approximative measure of the size of the plant. The correlation coefficients in the table IV permit to calculate the regression equations of *V, t, n, w* on *O* considered as a measure of the size of the plant. The regressions are linear

TABLE VIII. — Coefficients of regression equations of *V, t, n, w*, on *O* for the groups *A, B, C*.

coeff.:	<i>b</i>			<i>a</i>		
	<i>A</i>	<i>B</i>	<i>C</i>	<i>A</i>	<i>B</i>	<i>C</i>
<i>V</i>	·595	·542	·440	10·92	10·67	19·56
<i>t</i>	·32	·264	·194	0·59	2·60	6·02
<i>n</i>	·282	·278	·26	7·53	7·89	12·01
<i>w</i>	·674	·723	·767	1·94	—0·67	0·67

(graph 3). Therefore the general form of the regression equations will be $Y = bO + a$ or

$$Y/O = b + a/O,$$

where *Y* can signify *V, t, n, w*. The values of the coefficients *a* and *b* are figured on table VIII. All coefficients *b* are positive. If $a > 0$, then the larger the size of the plant, the smaller will be the ratio *Y/O*. The deviations from proportionality will be so much greater in proportion to the absolute value of *a*.

All *b* are positive, in the limits of each group we have $b_{\omega} > b_V > b_n > b_t$ (with the exception of group *A* where $b_n < b_t$). This is a new expression of the facts already known that 1) the amount of oxygen diffused in water constitutes 70% of the total oxygen emitted in photosynthesis, 2) that bubbles are an equivalent of 50–60% of oxygen, 3) that as regards quantity nitrogen exceeds oxygen in bubbles (except group *A* with a strong intensity of light).

Now when we compare the values of the same coefficient in three groups we shall also find in a new form a series of facts already known, for ex. $b_{\omega C} > b_{\omega B} > b_{\omega A}$: the slighter the rate of assimilation comparatively the more oxygen escapes into water.

$b_{VC} < b_{VB} < b_{VA}$: the stronger the intensity of assimilation, comparatively the more bubbles are emitted by the plant. The differences in the

values of the coefficients are not great, which indicates that the errors also are not significant.

$b_{tC} < b_{tB} < b_{tA}$: while the differences in values are great enough, this proves nothing else that the percentage of oxygen in bubbles increases remarkably together with the intensity of assimilation. With regard to $V = t + n$ it is evidently $b_{nC} > b_{nB} > b_{nA}$.

The answer to the inquiry what is the influence of the size of the plant on the gaseous exchange is given by the values of the coefficients a . They are positive and numerically the greatest for V : the greater the plant comparatively the less bubbles it emits *ceteris paribus*. The following table gives an idea of the greatness of the deviations (table IX). The numbers correspond

TABLE IX.

group	smaller plant O_2 cmm	greater plant O_1 cmm	deviation of V in %
A	200	400	--4.2
B	150	300	--5.6
C	100	200	--15.1

to 2 plants, the second being twice the size of the first. The deviations are slight with the exception of group C. The explanation is that in order to increase in this group (with a feeble light) the intensity of assimilation by 100 cmm, one must employ a far larger plant than in both the other groups. Therefore in this group the influence of the size of the plant is more strongly conspicuous than in the others.

The deviations from proportionality may be explained in supposing that the longer the plant the stronger the resistance in the intercellular spaces of the stem, and due to this fact comparatively more oxygen is diffused in water. In this case the coefficients a should be negative for w and positive for t . However the numbers of table VIII are near zero. It is the inevitable consequence of our hypothesis which takes O as an approximative measure of the size of the plant. As $O = w + t$ it is necessary that for a linear regression the lines of best fit should pass through the point 0, 0. In these conditions the deviations of V from proportionality are transferred almost completely to n : the larger

the plant comparatively the smaller is the diffusion of nitrogen into the intercellular spaces. This result, although rather paradoxical is explainable. The longer the plant the more rapid is the circulation of gas in the stem, as each whorl of leaves introducing a new portion of oxygen, increases the rapidity of circulation. The diffusion of nitrogen being as we know dependent on time (§ 6), therefore by a more rapid circulation it must submit to diminution, according to the results presented in table VIII. The fact that in larger plants the percentage of oxygen in bubbles *ceteris paribus* is higher than in the smaller ones is also in accordance with this (comp. table VI). But independently of these remarks it is probable, though not sufficiently established by the present experiments, that a larger plant emits comparatively a little more oxygen in water than a smaller one.

IV

§ 8. The results of the preceding chapters demonstrate the inefficiency of both modifications of the bubble method for absolute measurements: the volume of bubbles equals nearly 60% of the volume of the assimilation oxygen, while the oxygen in bubbles represents scarcely 30% (table X). The statement expressed here and there in literature that the oxygen contained in bubbles is the total assimilation oxygen is completely erroneous.

TABLE X. — *O, V, t.*

	A	B	C
$t/O \cdot 100$	32.2	27.3	22.7
$V/O \cdot 100$	62.7	58.2	55.2

We shall compare in detail the reliability of both modifications of the bubble method so far as it refers to relative measurements and we shall return to the formulae introduced by Godlewski (1874). The conditions for the exactness of the older method and for the modified method are expressed by the following proportions:

$$\frac{V_1}{V_2} = \frac{O_1}{O_2} \quad (1)$$

$$\frac{t_1}{t_2} = \frac{O_1}{O_2} \quad (2)$$

while evidently the suffixes 1 and 2 are relative to measurements under different conditions. The above formulae suggest the examination of the variability of the ratios V_1/V_2 and t_1/t_2 in relation to the variable O_1/O_2 . The experimental data, presented in table XI and on graph 4, were completed with the ratios for n_1/n_2 and w_1/w_2 which we shall examine later. The values in the table are means calculated on the basis of the sums of pairs of values V_1 and V_2 , t_1 and t_2 , etc. referring to the same plant.

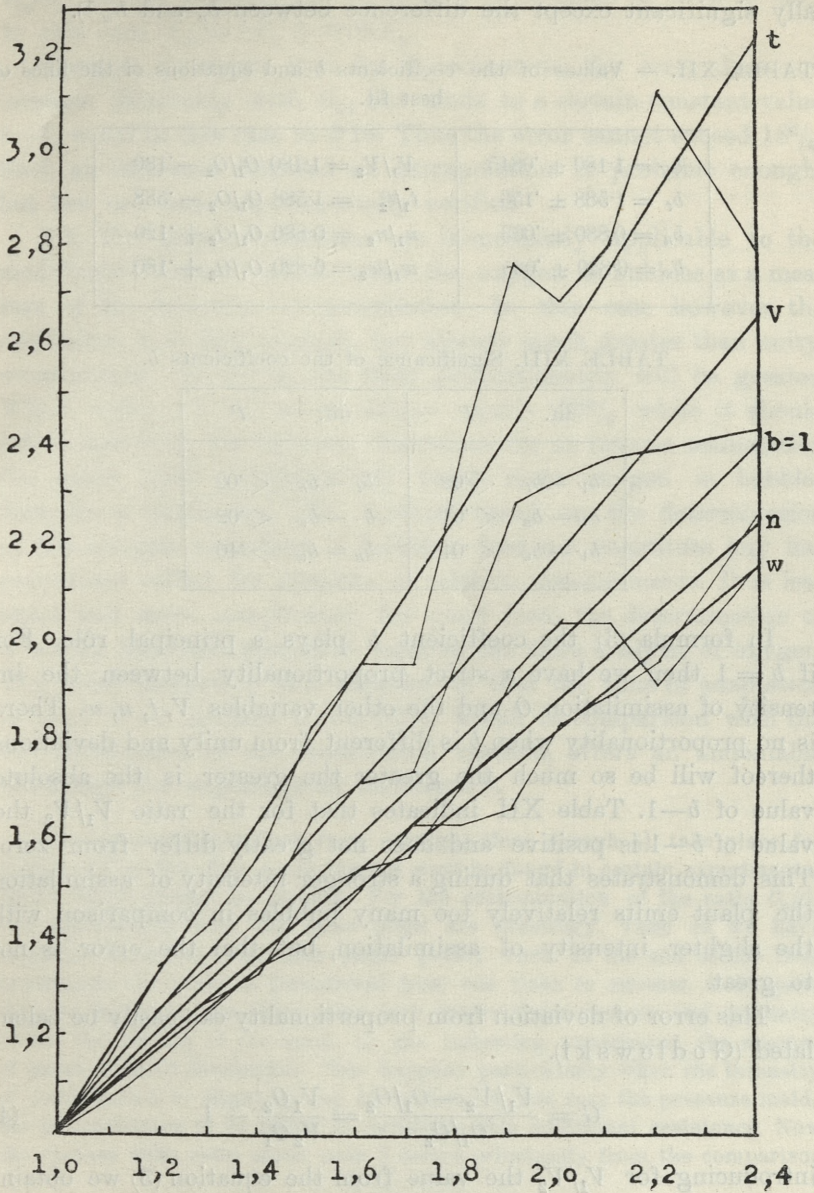
TABLE XI. — Values of the ratios V_1/V_2 , t_1/t_2 , n_1/n_2 , w_1/w_2 , for the given ratio O_1/O_2 .

O_1/O_2	V_1/V_2	t_1/t_2	n_1/n_2	w_1/w_2
1.1	1.12	1.14	1.10	1.07
1.2	1.25	1.33	1.17	1.14
1.3	1.33	1.42	1.26	1.25
1.4	1.43	1.57	1.32	1.33
1.5	1.63	1.81	1.48	1.38
1.6	1.71	1.94	1.53	1.49
1.7	1.73	1.95	1.56	1.62
1.8	1.98	2.40	1.69	1.62
1.9	2.27	2.76	1.93	1.65
2.0	2.32	2.68	2.03	1.82
2.1	2.37	2.80	2.03	1.88
2.2	2.38	3.10	1.90	1.95
2.3	—	—	—	—
2.4	2.42	2.77	2.15	2.26

On the graph the experimental data in spite of considerable deviations here and there with a close enough approximation lie along straight lines which (as it results from our presumption) must converge on the point $O_1/O_2 = V_1/V_2 = 1$. Consequently their form of equation will be

$$b = \frac{Y-1}{O_1/O_2-1} \text{ or } Y = b O_1/O_2 - (b-1) \quad (3)$$

where Y may signify V_1/V_2 , t_1/t_2 , n_1/n_2 , w_1/w_2 . The equations of the lines of best fit are figured in the table XII. The table XIII



Graph 4. Values of the ratios from table XI (ordinates) for the given ratio O_1/O_2 and the lines of best fit.

shows that all differences between the coefficients b are statistically significant except the difference between b_n and b_w ¹⁾.

TABLE XII. — Values of the coefficients b and equations of the lines of best fit.

$b_V = 1.180 \pm .0845$	$V_1/V_2 = 1.180 O_1/O_2 - .180$
$b_t = 1.588 \pm .156$	$t_1/t_2 = 1.588 O_1/O_2 - .588$
$b_n = 0.880 \pm .063$	$n_1/n_2 = 0.880 O_1/O_2 + .120$
$b_w = 0.820 \pm .035$	$w_1/w_2 = 0.820 O_1/O_2 + .180$

TABLE XIII. Significance of the coefficients b .

dif.	P	dif.	P
$b_V - b_t$	$< .02$	$b_t - b_n$	$< .02$
$b_V - b_n$	$< .01$	$b - b_w$	$< .02$
$b_V - b_w$	$< .01$	$b_n - b_w$	$> .40$

In formula (3) the coefficient b plays a principal rôle. For if $b = 1$ then we have a strict proportionality between the intensity of assimilation O and the other variables V, t, n, w . There is no proportionality when b is different from unity and deviations thereof will be so much the greater the greater is the absolute value of $b - 1$. Table XII indicates that for the ratio V_1/V_2 the value of $b - 1$ is positive and does not greatly differ from zero: This demonstrates that during a stronger intensity of assimilation the plant emits relatively too many bubbles in comparison with the slighter intensity of assimilation, but that the error is not too great.

This error of deviation from proportionality can easily be calculated (G o d l e w s k i).

$$G = \frac{V_1/V_2 - O_1/O_2}{O_1/O_2} = \frac{V_1 O_2}{V_2 O_1} - 1 \quad (4)$$

introducing for V_1/V_2 the value from the equation (3) we obtain:

$$G = (O_2/O_1 - 1)(1 - b). \quad (5)$$

¹⁾ For the calculations see R. A. Fisher. (P = probability).

When b is known we can calculate the error for the given ratio O_2/O_1 . So for instance for $O_2/O_1=2$ it is equal to 0.09 or 9%, In this case $V_2=2V_1+0.09V_1$.

Formula (5) shows that for $O_2=\text{constans}$, the error does not increase illimitably with O_1 , but tends to a certain constant value $b-1$, equal in this case to 0.18. Thus the error cannot exceed 18%. Such an inference founded on extrapolation is probable enough, but has not been experimentally verified.

§ 9. The above deductions are immediately applicable to the modified method which takes the oxygen in bubbles as a measure of the intensity of assimilation. In this case however the coefficient b is also positive but already much greater than unity, consequently the deviations from proportionality will be greater. When $O_1/O_2=2$ the error attains nearly 26% while it should not exceed 53% for $O_1=\infty$. Therefore for an intense assimilation the plant emits comparatively much more oxygen in bubbles than for a feeble one. The method based on the determination of the oxygen contained in bubbles does not constitute any improvement either for absolute or relative measurements. It is less exact and more complicated, for apart from the determination of V as by the older method it requires one more analysis of oxygen. The older method is also superior in that the time of adaptation is brief (3—5 minutes Bose 1924) which in comparison with the 10—20 minutes of the modified method, offers an undeniable advantage for experimental technique ¹).

The greatest deviations from straight lines (graph 4) take place for $O_1/O_2=1.9$ or 2.0. The cause thereof must be found in certain experimental errors which cannot be avoided. For the determination of the ratio O_1/O_2 two experiments with the same plant are necessary. Then as we have explained in detail in another paper (1930) when at the end of the first experiment the plant is transferred from one flask to another, it happens that the water or the slime gets into intercellular spaces and partially blocks the section of the stem. In the following experiment the amount of gases emitted diminishes. This happens particularly when the intensity of assimilation is slight (group C) because in this case the pressure inside the intercellulars is too feeble to overcome this additional resistance. Now the classes with ratio equal near 2 derive principally from the comparison

¹) In previous papers (1929, 1931) we have described automatic micro-odimeters for the exact determination of the volume V of gases emitted as bubbles.

of groups *A* and *C* and that is why the plants, whose sections were partially blocked, were grouped principally to these classes. To the decrease of *V* in consequence of the more feeble intensity of light is added the complementary decrease produced by the blocking of the section; the result is the excessive rising of the ratio V_1/V_2 and t_1/t_2 . These experimental errors affect in the same manner both values *V* and *t* which is advantageous for the comparison of the coefficients b_V and b_t . Furthermore it results from the above remarks that the values of both these coefficients are somewhat too high.

For the same reasons the values of the coefficients b_n and b_w are somewhat too high. An idea of the magnitude of the errors is given by calculating the coefficients *b* on the basis of the first 8 data of table XII. The following values are obtained for b_V , b_t , b_n , b_w : 1.161, 1.563, 0.859, 0.812, they only are insignificantly lower than the values in the table XII.

§ 10. We wish to add a few remarks concerning coefficients *b* for *n* and *w*. With regard to the equations $V = n + t$ and $O = t + w$ they must be smaller than unity. Therefore the plant emits comparatively less nitrogen in bubbles when the rate of assimilation increases. The deviations from proportionality are much slighter than for *t* and even a little smaller than for *V*. Thereby results a paradoxical inference that the determination of nitrogen in bubbles is a remarkably more exact measure of photosynthesis than the determination of oxygen in bubbles. In comparison with *V* this inference is baseless, because the difference between $1 - b$ and $b - 1 = 0.18 - 0.12 = 0.06$ is not statistically significant.

The negative value of $b_w - 1$ shows that the stronger the intensity of assimilation comparatively the less oxygen is diffused in water and the more escapes in bubbles. We have indicated above the production of a layer of water oversaturated with oxygen around the plant as the cause of this phenomenon. Deviations from proportionality are still smaller than for *V* and *n* and a first look at graph 4 permit us to state that the deviations from linearity also are insignificant. Evidently this regularity is the result of the fact that the amount of oxygen diffused in water constitutes about 70% of the total oxygen emitted in photosynthesis.

Summary

1. The subject of the present paper was the investigation of gaseous interchange in *Elodea canadensis* during the photosynthesis

and the emission of bubbles. 260 analyses were carried out in order to determine the total oxygen produced during the assimilation, the oxygen which diffuses in water, the oxygen which escapes in bubbles and finally the nitrogen in bubbles.

2. The greater part of oxygen (70%) diffuses in water, the rest escapes in bubbles. The greater the intensity of assimilation, comparatively the less oxygen escapes into water and the more into bubbles.

3. The slowness of the diffusion process is the cause why comparatively less nitrogen penetrates from water into the intercellular spaces when the rate of assimilation is more intense. Bubbles contain 50 – 60 percent nitrogen.

4. Nitrogen does not penetrate into intercellular spaces in the place of oxygen, but is introduced there on account of the differences in the concentrations independently of the diffusion of oxygen from the plant in water.

The size of the plant has but little influence on the relative amount of gases emitted. The greater the plant comparatively the less bubbles it emits in constant conditions.

6. The old method based on the volume of gases emitted as bubbles has been compared with the new modification consisting of analyses of bubbles for oxygen and employing the amount of oxygen in the bubbles as a measure of the intensity of assimilation. As the oxygen in bubbles forms scarcely 30% of the total oxygen evolved in photosynthesis and as bubbles are an equivalent of 70% of the total oxygen, none of the methods is suitable for absolute measurements. For relative measurements the older method gives remarkably more exact results than the new modification.

I take this opportunity for expressing my thanks to Prof. Dr. K. Rouppert for his kindness and valuable suggestions.

Laboratorium Botanicum Janczewskianum U. J. Cracow.

Literature cited

1. Arnold A. 1931. *Planta*, 13, 531–74. — 2. Bose J. C. 1924. The physiology of photosynthesis. — 3. Fisher R. A. 1932. *Statistical Methods for research workers*. — 4. Godlewski E. 1874. *Oevres* (vol. I) publiées

par l'Acad. Polonaise des Sc. et des Lettres Cracovie 1930. p. 172—201.
 5. Górski F. 1929. Acta Soc. Botanic. Poloniae, vol. 6. 1—29. — 6. Górski F.
 1930. Bull. Acad. Polon. d. Sc. et Lettr., série B. Sc. nat. I. — 7. Górski F.
 1931. Ibidem. — 8. Harder R. 1924. Jahrb. wiss. Botanik. 64. — 9. Kniep H.
 1915. Ibidem. 56. — 10. Marx D. 1929. Ann. of Bot. 53. — 11. Spoehr H. A.
 1926. Photosynthesis. — 12. Stiles W. 1925. Photosynthesis. — 13. Tsi-
 Tung-Li. 1929. Ann. of Bot. 53. — 14. Willmott A. J. 1921. Proc. Roy.
 Soc. B. 92.

O dziedziczeniu niektórych cech kłosa pszenicy. — On the inheritance of some characters of the ear of wheat.

Mémoire

de M. **ST. JASNOWSKI**,

présenté le 6 mai 1935, par E. Malinowski m. c.

1. Introduction

In this paper the results of investigations are given concerning the following characters: weight of grain, number of grains per spikelet and number of spikelets per ear.

The following three varieties of spring wheat (*Triticum vulgare* L.) were used for crossing experiments: Hildebrandt's bearded, Suska wheat and Chinese beardless.

For the determination of the number of grains and the number of spikelets the best ear of a given plant was chosen and the weight of grain was estimated by dividing the weight of all grains of a given plant by the total number of grains.

The individuals severely damaged by rust or gout fly were not taken into consideration.

The border plants on the plots were discarded save in 1929 and 1931.

2. The weight of grain

In the crosses described below I did not observe xenia. Some authors have seen this phenomenon in both interspecific and intervarietal crosses (Sax 1921, Griffée 1921), some others believe that it does not occur in wheat (Biffen 1905, Engledow 1920, Mall 1912, Boshnakian 1922, Blaringhem 1925, Sapehin 1916).

TABLE I.
The weight of grain of the parental forms, F_1 and F_2 .

Weight of grain in mgr.		9	13.5	18	22.5	27	31.5	36	40.5	45	49.5	54	<i>n</i>	\bar{x}	\pm	σ
1929	Suska wheat				1	14	35	11	2				63	31.41	0.44	3.47
	Chinese wheat				2	15	32	13	1				63	31.23	0.44	3.56
	F_1				1	14	33	15	1				64	31.59	0.43	3.42
1931	Suska wheat			6	31	104	34	5					180	27.04	0.26	3.51
	Chinese wheat			2	15	51	14	3					85	27.05	0.37	3.42
	F_2	1	6	26	75	108	76	20	7	1			320	27.05	0.31	5.49
1931	Chinese wheat			2	15	51	14	3					85	27.05	0.37	3.42
	Hildebr. beardet							1	18	48	16	2	85	45.00	0.36	3.33
	F_1					2	11	37	10	1			61	35.77	0.43	3.33
	F_2			2	8	23	78	124	81	27	8	1	352	36.09	0.30	5.62

The weight of grain depends upon the affluence of nutritious substances. We may assume that this affluence is conditioned by separate mendelian factors. From such a point of view the weight of grain would depend upon the factors determining the quantity of available nutrients and not upon the factors of the length, width and thickness of the grain. These last mentioned factors only mould the grain, giving its characteristic shape.

The weight of grain of F_1 of the cross Chinese wheat \times Hildebrandt's bearded was intermediate as compared to that of the parental varieties (Table I).

In F_2 of the cross Chinese \times Suska a transgressive segregation was observed while in the cross Chinese \times Hildebrandt's bearded an intermediate segregation occurred. Such segregations show that in this case the cumulative factors come into play and are responsible for the weight of grains.

If we assume that in the crosses in question two pairs of cumulative factors come into play and if on the basis of this assumption we draw theoretical polygones concerning the variability of F_2 we see that such polygones are very like the empirical ones (Fig. 1 and 2).

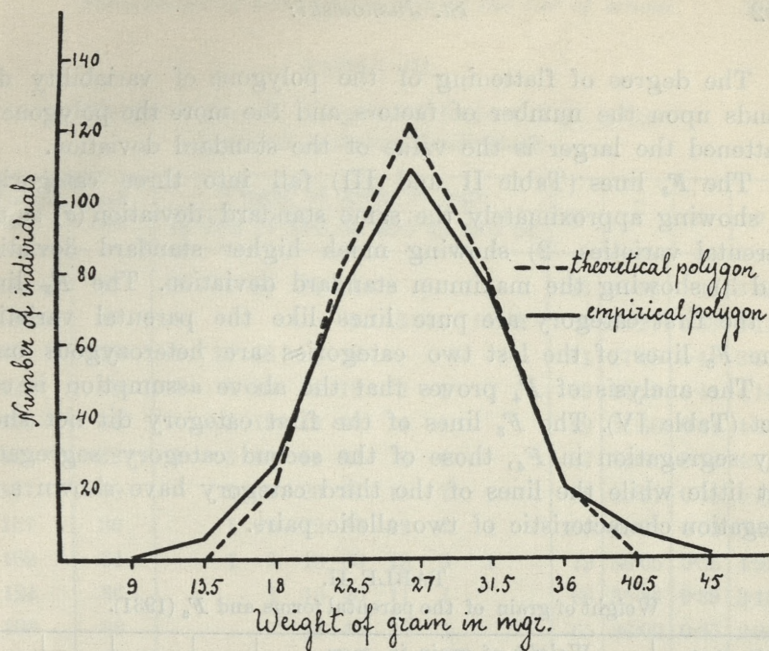


Fig. 1. The frequency polygon concerning the weight of grain of F_2 of the cross Chinese \times Suska.

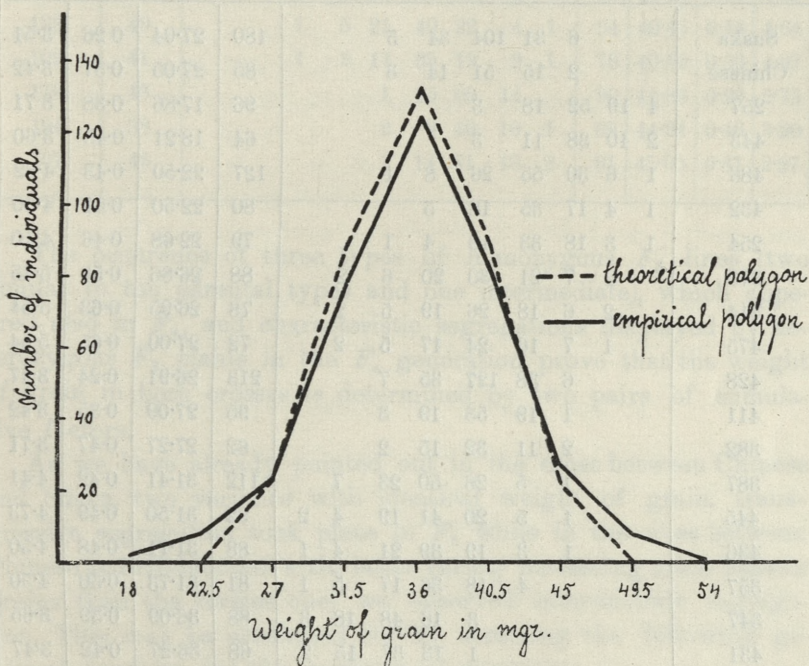


Fig. 2. The frequency polygon concerning the weight of grain of F_2 of the cross Chinese \times Hildebrandt's.

The degree of flattening of the polygone of variability depends upon the number of factors and the more the polygone is flattened the larger is the value of the standard deviation.

The F_3 lines (Table II and III) fall into three categories: 1) showing approximately the same standard deviation (σ) as the parental varieties, 2) showing much higher standard deviation and 3) showing the maximum standard deviation. The F_3 lines of the first category are pure lines like the parental varieties. The F_3 lines of the last two categories are heterozygous ones.

The analysis of F_4 proves that the above assumption is correct (Table IV). The F_3 lines of the first category do not show any segregation in F_4 , those of the second category segregated but little while the lines of the third category have shown a segregation characteristic of two allelic pairs.

TABLE II.
Weight of grain of the parental forms and F_3 (1931).

N° of the line	Weight of grain in mgr.								n	\bar{x}	\pm	σ	
	9	13.5	18	22.5	27	31.5	36	40.5					45
Suska			6	31	104	34	5			180	27.04	0.26	3.51
Chinese			2	15	51	14	3			85	27.05	0.37	3.42
257	4	19	52	18	3					96	17.86	0.38	3.71
443	2	10	38	11	3					64	18.21	0.45	3.60
486	1	6	30	55	26	8	1			127	22.50	0.43	4.82
432	1	4	17	35	18	5				80	22.50	0.51	4.50
254	1	3	18	33	19	4	1			79	22.68	0.46	4.10
370		2	7	21	30	20	6	2		88	26.86	0.58	5.45
414		2	6	18	26	19	5	2		78	26.95	0.63	5.54
475		1	7	16	24	17	5	2		72	27.00	0.65	5.54
428			6	38	127	35	7			213	26.91	0.24	3.47
411			1	19	53	19	3			95	27.09	0.35	3.42
382			2	11	32	15	2			62	27.27	0.47	3.71
387			1	5	26	50	23	7		112	31.41	0.42	4.41
445			1	5	20	41	19	4	2	92	31.50	0.49	4.73
436			1	3	19	39	21	4	1	88	31.71	0.48	4.50
357					4	18	36	17	5	81	31.73	0.50	4.50
347						3	16	48	18	88	36.09	0.39	3.65
431						1	13	37	15	68	36.27	0.42	3.47

TABLE III.

Weight of grain of the parental forms and F_3 (1932)
(mat. ind. = maternal individual)

N° of the line	mat. ind.	Weight of grain in mgr.								n	\bar{x}	\pm	σ	
		18	22.5	27	31.5	36	40.5	45	49.5					54
Chinese	25	2	13	56	14	1					86	26.95	0.32	3.02
Hildebr.	47					1	13	54	16	2	86	45.27	0.33	3.11
199	28	1	15	38	15	2					71	27.05	0.41	3.47
129	30	1	3	20	44	18	2	1			89	31.29	0.44	4.14
158	34		5	19	43	18	4	1			92	31.50	0.44	4.23
121	32	1	3	18	41	21	3	1			87	31.65	0.46	4.32
187	35		2	5	20	34	19	7	1		88	35.91	0.55	5.13
157	36		1	8	22	37	23	7	2		100	35.91	0.52	5.18
162	34		1	5	18	30	19	5	1		79	36.05	0.56	4.95
124	36			1	13	40	11	1			66	35.86	0.39	3.15
108	38				12	42	10	1			65	36.00	0.35	2.84
104	37			1	12	41	12	1			67	36.00	0.38	3.11
183	42			1	3	19	38	18	4		83	40.41	0.47	4.23
133	40			1	5	21	40	22	4	1	94	40.45	0.48	4.64
109	41			1	3	17	35	19	2	1	78	40.50	0.50	4.37
176	43					1	15	60	14		90	44.86	0.29	2.75
194	53					2	9	40	10	1	62	44.91	0.40	3.20
107	46					1	14	61	13	2	91	45.05	0.31	2.97

The occurrence of three types of homozygous F_3 lines (two similar to the parental types and one intermediate), which appeared also in F_4 , and characteristic segregations displayed by heterozygous F_3 plants in the F_4 generation prove that the weight of grain in both crosses is determined by two pairs of cumulative factors.

As we have already pointed out in the cross between Chinese and Suska, two varieties with identical weight of grain, transgressive segregation took place in F_2 while in the cross between Chinese and Hildebrandt's (the latter variety possessing much heavier grains than the former one) we observed intermediate segregation. This may be accounted for by assuming the following genetical formulae for the varieties in question:

Suska aa BB cc
 Chinese AA bb cc
 Hildebrandt's AA BB CC

Thus according to our data three pairs of cumulative factors responsible for the weight of grains are present in Hildebrandt's beardet wheat.

TABLE IV.

Weight of grain of the parental forms, F_3 and F_4 (Chinese \times Suska).
 (mat. ind. = maternal individual)

$F_3/1931$			$F_4/1932$													
N° of the line	Weight of grain		N° of the line	Weight of grain in mgr								n	\bar{x}	\pm	σ	
	\bar{x}	mat. ind.		9	13.5	18	22.5	27	31.5	36	40.5					45
Chinese	27.05	25	Chinese			3	20	36	9	1			69	26.01	0.42	3.47
Suska	27.04	28	Suska			2	19	32	7	1			61	25.96	0.43	3.38
		20	276	4	24	48	10						86	16.83	0.34	3.20
414	26.95	23	277	2	7	20	40	15	4				88	21.64	0.49	4.64
		35	275					4	23	44	11	1	83	35.02	0.38	3.47
370	26.86	32	318		1	6	21	27	13	3			73	30.46	0.54	4.55
428	26.91	26	355			3	29	50	12	2			96	26.10	0.35	3.47
475	27.00	36	376					4	24	43	13		84	34.98	0.37	3.42
387	31.41	26	261			4	25	42	11	1			83	25.92	0.39	3.51
445	31.50	32	360			2	7	21	36	14	3	1	84	30.54	0.53	4.86
436	31.71	30	278			1	8	20	33	14	3		79	30.42	0.52	4.59
357	31.73	31	312			1	7	22	31	13	2	1	77	30.37	0.53	4.68
431	36.00	35	271					3	25	44	10	1	83	34.96	0.37	3.38

3. The number of grains per spikelet

The Chinese wheat is characterized by a large number of grains per spikelet (Table V). In 1931 for example the average number of grains of this variety was 3.95 grains per spikelet whereas Suska had 2.61 grains and Hildebrandt's bearded 2.59.

In the F_1 generation of both crosses Suska \times Chinese and Hildebrandt's \times Chinese the number of grains per spikelet was intermediate between the parental forms (Table V).

TABLE V.

Number of grains per spikelet in the parental forms, F_1 and F_2 .

Number of grains per spikelet		2	3	4	5	n	\bar{x}	\pm	σ
1929	Suska		18	12		30	3.40	0.09	0.49
	Chinese			9	21	30	4.70	0.08	0.46
	F_1		4	31	6	41	4.05	0.08	0.49
1931	Suska	40	58	1		99	2.61	0.05	0.51
	Chinese		12	65	8	85	3.95	0.05	0.49
	F_2	23	199	92	6	320	3.25	0.03	0.61
1931	Hildebrandt's	36	52			88	2.59	0.05	0.49
	Chinese		12	65	8	85	3.95	0.05	0.49
	F_1		46	15		61	3.25	0.06	0.44
	F_2	26	220	100	6	352	3.24	0.03	0.61

In F_2 an intermediate type of segregation occurs and the respective polygons of variation are asymmetrical (Fig. 3 and 4).

If we assume that two pairs of cumulative factors are involved we get the following values for the number of grains per spikelet.

Suska or Hildebrandt's bearded	aa bb	— 2.59	grains per spikelet
Intermediate forms	{ Aa bb AA bb or Aa Bb AA Bb AA BB	— 2.93	« « «
		— 3.27	« « «
		— 3.61	« « «
		— 3.95	« « «
		Chinese	AA BB

Let us mark on the axis of abscissas five points corresponding to the above values namely: 2.59—2.93—3.27—3.61—3.95 and let us draw subsequently the corresponding F_2 frequency polygons. This is done in fig. 3 and 4. Vertical dotted lines divide each of the two frequency distributions into four classes differing in the number of grains per spikelet, the first class embracing individuals with 2, the second with 3, the third with

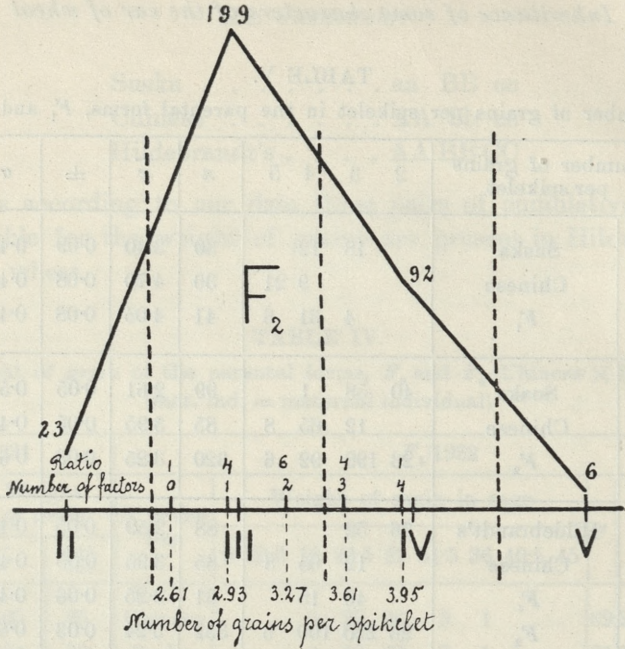


Fig. 3. The frequency polygon concerning the number of grains per spikelet in F_2 of the cross Suska \times Chinese.

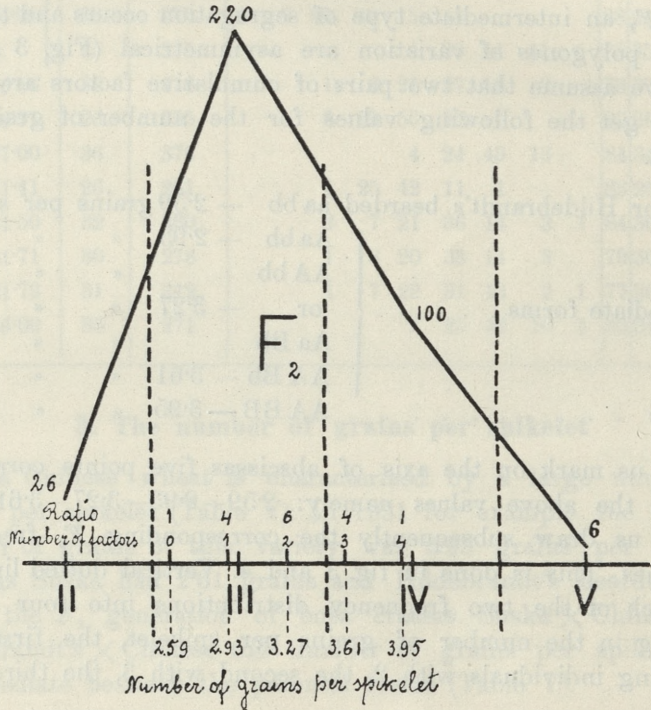


Fig. 4. The frequency polygon concerning the number of grains per spikelet in F_2 of Hildebrandt's \times Chinese cross.

4 and the fourth with 5 grains. Three grains per spikelet occur when one or two cumulative factors come into play or when none of them is present. Four grains appear when three or four factors are involved. As concerns the number of grains smaller than three and larger than four we may consider that these numbers are deviations determined by external conditions.

If we take into consideration that the ratio between the F_2 individuals possessing 0, 1, 2, 3 and 4 factors respectively is

TABLE VI.
Number of grains per spikelet in the parental forms and F_3 .
(mat. ind. = maternal individual)

N ^o of the line	1931					N ^o of the line	1932										
	Number of grains per spikelet				n		\bar{x}	\pm	σ	Number of grains per spikelet							
	mat. ind.	2	3	4						5	mat. ind.	2	3	4	5		
Susk.	3	40	58	1	99	2.61	0.05	0.51	Hild.	3	64	22	86	2.26	0.05	0.44	
Chin.	4	12	65	8	85	3.95	0.05	0.49	Chin.	4	34	48	82	3.59	0.05	0.49	
443	2	26	37		63	2.59	0.06	0.49	111	3	58	20	78	2.26	0.05	0.44	
341	3	35	52		87	2.60	0.05	0.49	97	2	70	26	96	2.27	0.05	0.45	
343	2	18	54	13	85	2.94	0.07	0.60	192	3	36	48	84	2.57	0.05	0.50	
257	3	20	61	15	96	2.95	0.06	0.60	165	3	39	51	91	2.58	0.05	0.52	
351	3	17	53	14	84	2.96	0.07	0.61	153	3	43	55	100	2.59	0.05	0.53	
302	3	10	82	38	2	132	3.24	0.05	0.60	121	3	16	63	87	2.91	0.06	0.52
362	3	8	68	31	2	109	3.25	0.06	0.61	185	3	19	69	98	2.91	0.05	0.54
486	3	9	81	37	2	129	3.25	0.05	0.60	122	4	14	56	78	2.92	0.06	0.52
445	3	2	68	23		92	3.23	0.05	0.47	176	3	16	65	90	2.92	0.05	0.52
431	3	53	17		70	3.24	0.05	0.42	104	3	10	52	67	2.92	0.06	0.47	
475	3	53	19		72	3.26	0.05	0.44	180	3	14	72	93	2.92	0.05	0.47	
397	3	1	78	31		110	3.27	0.04	0.47	106	3	11	59	76	2.93	0.05	0.47
370	3	2	37	45	4	88	3.58	0.07	0.62	137	4	3	60	86	3.23	0.05	0.50
414	4	1	29	38	4	72	3.60	0.07	0.59	116	4	5	65	96	3.22	0.05	0.52
436	4	1	35	47	5	88	3.61	0.06	0.59	157	4	3	70	100	3.24	0.05	0.49
357	4	1	33	42	5	81	3.63	0.07	0.62	103	4	4	67	101	3.26	0.05	0.52
387	4	2	45	59	7	113	3.65	0.06	0.64	174	5	36	49	85	3.58	0.05	0.52
287	4	13	69	8		90	3.94	0.05	0.48	202	4	35	52	87	3.60	0.05	0.49
369	4	10	58	7		75	3.96	0.05	0.48	199	4	28	43	71	3.61	0.06	0.49
483	5	14	76	10		100	3.96	0.05	0.49	112	5	36	55	92	3.62	0.05	0.51

1:4:6:4:1 our class III (possessing 3 grains per spikelet) ought to be 2.2 times larger than our class IV (with 4 grains per spikelet). This follows from the equation:

$$(1+4+6):(4+1) = 11:5 = 2.2:1$$

The experimental ratio between the number of F_2 plants with three grains per spikelet and those with four grains is as follows:

for the cross Suska \times Chinese . . . 199:92 = 2.16:1
 « « « Hildebrandt's \times Chinese 220:100 = 2.2:1

There is a complete agreement between the expected and the theoretical data.

In F_3 of the cross Suska \times Chinese (Table VI), grown contemporaneously with F_2 , we may distinguish 5 categories of lines:

- 1) F_3 lines possessing the average number of grains characteristic of Suska wheat.
- 2) F_3 lines with the average number of grains approaching 2.93.
- 3) F_3 lines with the average number of grains being about 3.27.
- 4) F_3 lines with the average number of grains nearing 3.61.
- 5) F_3 lines with the average number of grains characteristic of Chinese wheat.

The first three categories derive mostly from F_2 individuals with 3 grains per spikelet while the last two descended in the great majority of cases from individuals with 4 grains per spikelet.

Analogous results were obtained in F_3 of the cross Hildebrandt's \times Chinese in 1932 (Table VI). In this year however the average number of grains per spikelet in the parental varieties as well as in all other lines proved by 0.35 less than in 1931.

The F_4 data given in Table VII show that non-segregating F_3 lines belonged to one of the following three types, namely:

- 1) showing the average number of grains characteristic of Suska wheat,
- 2) showing the average number of grains characteristic of Chinese wheat,
- 3) showing an intermediate number of grains.

There were of course in F_3 and in F_4 also such lines which showed segregation analogous to that of F_2 .

TABLE VII.

Number of grains per spikelet in the parental forms, F_3 and F_4 (Suska \times Chinese).

$F_3/1931$			$F_4/1932$								
N° of the line	Number of grains per spikelet		N° of the line	Number of grains per spikelet				n	\bar{x}	\pm	σ
	\bar{x}	F_3 plant		2	3	4	5				
Suska	2.61	2	Suska	23	38			61	2.62	0.06	0.49
Chinese	3.95	4	Chinese		9	53	7	69	3.97	0.06	0.48
343	2.94	2	245	36	53			89	2.60	0.05	0.49
445	3.23	4	360		62	22		84	3.26	0.05	0.44
431	3.24	4	271	1	62	20		83	3.23	0.05	0.45
475	3.26	4	376	1	59	24		84	3.27	0.05	0.48
397	3.27	4	404		54	19		73	3.26	0.05	0.45
302	3.24	3	303	36	56			92	2.61	0.05	0.49
362	3.25	3	257		61	24		85	3.28	0.05	0.45
486	3.25	4	350		11	66	8	85	3.96	0.05	0.47
370	3.58	4	318		9	57	7	73	3.97	0.06	0.47
414	3.60	3	275	1	61	21		83	3.24	0.05	0.46
436	3.61	4	278	1	32	42	5	80	3.64	0.07	0.62
357	3.63	4	312	1	31	41	4	77	3.62	0.07	0.61
387	3.65	4	261		11	65	7	83	3.95	0.05	0.47
369	3.96	5	396		13	75	9	97	3.96	0.05	0.48
483	3.96	5	291		12	64	8	84	3.95	0.05	0.49

TABLE VIII.

The number of spikelets of the parental forms, F_1 and F_2 .

Number of spikelets		14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	n	\bar{x}	\pm	σ
1929	Suska			7	22	9	1						39	17.10	0.11	0.71
	Chinese							1	8	20	11	2	42	22.12	0.13	0.85
	F_1					4	17	22	1				44	19.45	0.10	0.69
1931	Suska	4	38	94	33	3							172	15.96	0.06	0.76
	Chinese						2	17	48	16	2		84	20.99	0.09	0.76
	F_2	1	7	18	50	84	82	53	16	8	1		320	18.51	0.08	1.49
1931	Hildebrandt's	2	16	48	18	1							85	16.00	0.08	0.74
	Chinese						2	17	48	16	2		84	20.99	0.09	0.76
	F_1					4	15	13	3				35	18.43	0.14	0.80
	F_2	1	9	15	58	97	90	57	17	6	2		352	18.48	0.08	1.46

4. The number of spikelets

The F_1 plants proved intermediate as to the number of spikelets per ear (Table VIII).

In F_2 of both crosses we observe an intermediate type of segregation and the average number of spikelets per ear is the same as in F_1 (cross Hildebrandt's \times Chinese).

The theoretical frequency polygons concerning F_2 and drawn for two pairs of cumulative factors are nearing the empirical ones (Fig. 5 and 6). The differences between the theoretical and empirical frequency polygons which proved a little larger than in the case of the weight of grain may be possibly explained by the fact that class intervals on our graphs (Fig. 5 and 6) equal 1 spikelet while the difference in the average number of spikelets between two types differing in 1 mendelian factor is equal to 1.25 spikelets.

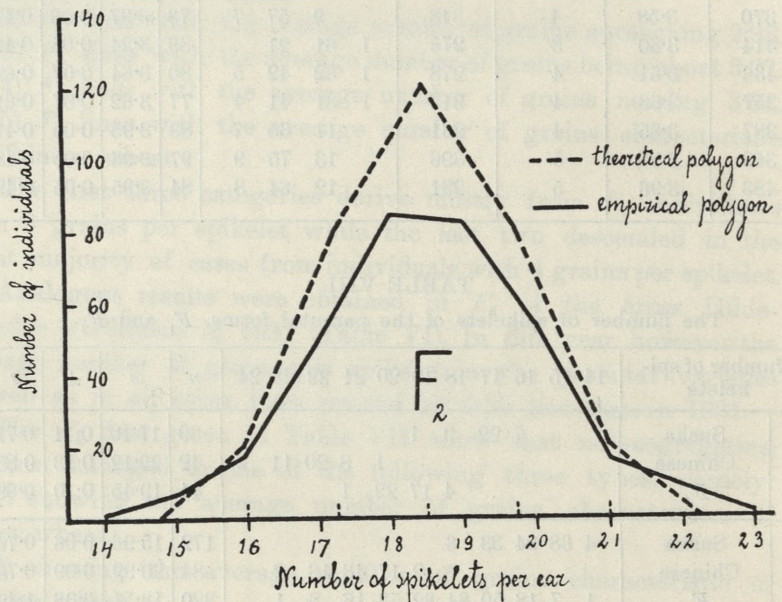


Fig. 5. The frequency polygon concerning the number of spikelets per ear in F_2 of the cross Suska \times Chinese.

In F_3 of both crosses (Tables IX and X) we may distinguish the following lines:

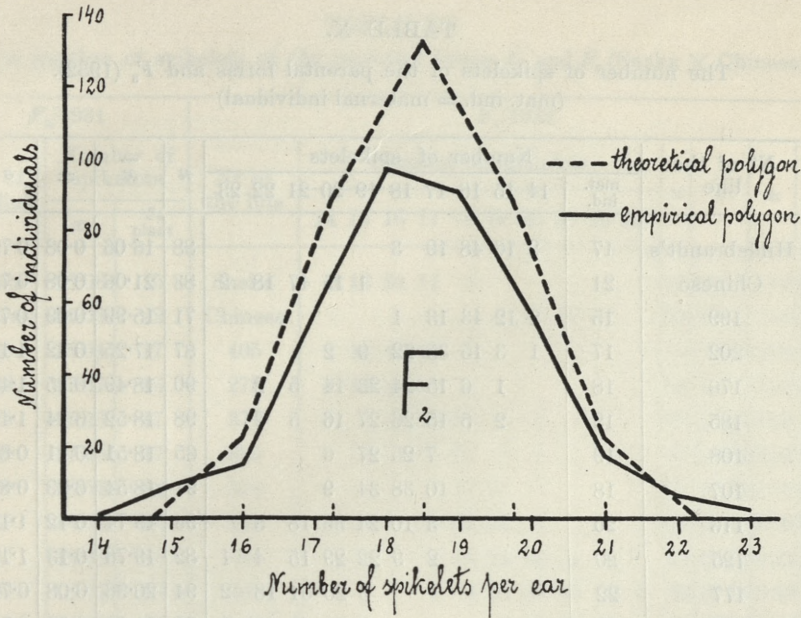


Fig. 6. The frequency polygon concerning the number of spikelets per ear in F_2 of the cross Hildebrandt's \times Chinese.

TABLE IX.
The number of spikelets of the parental forms and F_3 (1931).

N ^o of the line	Number of spikelets										n	\bar{x}	\pm	σ
	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23				
Suska	4	38	94	33	3						172	15.96	0.06	0.76
Chinese						2	17	48	16	2	84	20.99	0.09	0.76
420	2	18	48	17							82	15.94	0.08	0.72
286	1	14	42	15	1						73	16.01	0.08	0.72
445	1	4	17	34	24	9	3				92	17.25	0.12	1.16
475	1	2	14	27	18	8	2				72	17.26	0.13	1.14
436	1	3	16	34	22	10	2				88	17.27	0.12	1.12
433		2	4	12	18	18	11	3	2		70	18.44	0.18	1.48
362		2	7	17	29	27	18	6	3		109	18.51	0.14	1.47
370				10	30	34	8	1			83	18.52	0.09	0.87
431				7	26	29	8				70	18.54	0.10	0.82
357				2	10	21	29	15	3	1	81	19.72	0.13	1.16
387				2	13	29	42	21	4	2	113	19.77	0.11	1.14
448					2	19	55	18	1		95	20.97	0.08	0.73
341					1	16	50	19	1		87	21.03	0.08	0.70

TABLE X.

The number of spikelets of the parental forms and F_3 (1932).
(mat. ind. = maternal individual)

N° of the line	Number of spikelets										n	\bar{x}	\pm	σ	
	mat. ind.	14	15	16	17	18	19	20	21	22					23
Hildebrandt's	17	2	16	48	19	3						88	16.06	0.08	0.79
Chinese	21						1	15	47	18	2	83	21.06	0.08	0.73
199	15	2	12	43	13	1						71	15.99	0.09	0.72
202	17	1	3	15	35	22	9	2				87	17.25	0.12	1.11
176	18		1	6	15	24	23	14	5	2		90	18.49	0.15	1.42
185	19		2	5	15	26	27	16	5	2		98	18.52	0.14	1.41
108	19				7	25	27	6				65	18.51	0.11	0.81
107	18				10	38	34	9				91	18.54	0.09	0.82
116	20				3	10	24	36	18	5		96	19.74	0.12	1.13
125	20				2	9	22	29	15	4	1	82	19.76	0.13	1.17
177	22						3	20	51	18	2	94	20.96	0.08	0.79
157	21							1	15	43	15	76	21.03	0.09	0.74

1) homozygous F_3 lines reproducing the parental types both with regard to the number of spikelets and with reference to the range of variation,

2) homozygous F_3 lines intermediate between the parental forms as to the number of spikelets,

3) heterozygous F_3 lines with the average number of spikelets intermediate between the above enumerated three categories of lines,

4) heterozygous F_3 lines showing segregation analogous to that of F_2 .

The lines of the first and second category give in F_4 (Table XI) homozygous lines with the same number of spikelets and the same range of variation as in F_3 . The lines of the third and fourth category segregate.

The occurrence in F_3 of the above enumerated lines favours the view that two pairs of cumulative factors are involved as far as the number of spikelets in our varieties is concerned.

TABLE XI.

The number of spikelets of the parental forms, F_3 and F_4 (Suska \times Chinese).

$F_3/1931$			$F_4/1932$																
N ^o of the line	Number of spikelets		N ^o of the line	Number of spikelets										n	\bar{x}	\pm	σ		
	\bar{x}	F_3 plant		14	15	16	17	18	19	20	21	22	23						
Suska	16.06	15	Suska	2	13	34	11	1								61	15.93	0.10	0.76
Chinese	21.06	22	Chinese						1	15	39	14				69	20.96	0.08	0.69
420	15.94	17	405	1	15	43	13	1								73	15.97	0.08	0.70
436	17.27	16	278	1	15	40	14	2								72	16.01	0.09	0.76
475	17.26	17	376	1	3	16	28	20	10	2						80	17.26	0.13	1.17
445	17.25	17	360		4	13	31	20	9	2						79	17.29	0.12	1.10
370	18.52	19	318					7	30	27	7					71	18.48	0.10	0.80
362	18.44	18	257					9	32	32	8					81	18.48	0.09	0.82
357	19.72	20	312					1	10	19	29	14	3	1		77	19.75	0.13	1.13
387	19.77	20	261					2	9	21	30	16	4	1		83	19.78	0.13	1.16
448	20.97	22	406							2	17	50	18	1		88	20.99	0.08	0.73

TABLE XII.

Correlation table concerning the number of grains per spikelets and the weight of grain of F_2 .

Weight of grains in mgr	Number of grains per spikelet			
	2	3	4	5
51.76—56.25		1		
47.26—51.75		7	1	
42.76—47.25	3	14	10	
38.26—42.75	6	56	17	2
33.76—38.25	6	71	44	3
29.26—33.75	7	50	20	1
24.76—29.25	3	12	8	
20.26—24.75	1	7		
15.76—20.25		2		

TABLE XIII.

Correlation table concerning the number of spikelets and the weight of grain in F_2 .

Weight of grains in mgr	Number of spikelets									
	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
51.76—56.25					1					
47.26—51.75			1	1	2	2	1			
42.76—47.25			1	4	8	5	3	1		
38.26—42.75		2	3	15	24	22	12	2	1	
33.76—38.25	1	4	4	24	32	28	19	5	3	1
29.26—33.75		2	4	8	19	21	17	4	2	1
24.76—29.25			1	3	6	7	4	2	1	
20.26—24.75			1	2		3		1		
15.76—20.25					1			1		

TABLE XIV.

Correlation between the weight of ear and the weight of grain in F_2 .

$$r = +0.35 \pm 0.05$$

Weigh of grains	Weight of ear in gr													
	0.51—0.70	0.71—0.90	0.91—1.10	1.11—1.30	1.31—1.50	1.51—1.70	1.71—1.90	1.91—2.10	2.11—2.30	2.31—2.50	2.51—2.70	2.71—2.90	2.91—3.10	3.11—3.30
51.76—56.25										1				
47.26—51.75				1	1			1	2	1				1
42.76—47.25					4	1	5	2	4	4	3	2	1	2
38.26—42.75			1	2	3	10	16	19	6	11	5	6	1	1
33.76—38.25		3	2	5	18	12	17	16	24	14	6	4	2	1
29.26—33.75	1	2	3	7	10	7	17	12	10	3	4	1		
24.76—29.25		1	2	3	3	2	5	1	2	2	2			
20.26—24.75		2	1	2	2	1								
15.76—20.25		1	1											

TABLE XV.

Correlation between the number of spikelets and the number of grains per spikelet in F_2 .

Number of grains per spikelets	Number of spikelets										
	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	
5					1	1	2	2			
4			3	4	19	23	26	17	5	2	1
3	1	6	10	34	66	52	35	11	4	1	
2			1	4	7	10	3	1			

TABLE XVI.

Correlation between the number of fertile spikelets and the number of grains per spikelet in F_2 .

Number of grains per spikelet	Number of fertile spikelets													
	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
5										1	2	2	1	
4					2	2	4	10	20	26	24	9	3	
3				2	7	14	37	59	40	33	20	5	2	1
2	1	1	2	2	3	6	4	3	2	1	1			

TABLE XVII.

Correlation between the weight of ear and the number of grains per spikelet in F_2 .

Number of grains per spikelet	Weight of ear in gr.													
	0.51- -0.70	0.71- -0.90	0.91- -1.10	1.11- -1.30	1.31- -1.50	1.51- -1.70	1.71- -1.90	1.91- -2.10	2.11- -2.30	2.31- -2.50	2.51- -2.70	2.71- -2.90	2.91- -3.10	3.11- -3.30
5									1	3			1	1
4						2	12	13	21	19	15	9	3	4
3		3	5	17	37	28	45	33	24	12	6	3		
2	1	8	6	6	4	1	1							

TABLE XVIII.

Correlation between the weight of ear and the number of spikelets per ear in F_2 .

Number of spikelets per ear	Weight of ear in gr.													
	0.51- -0.70	0.71- -0.90	0.91- -1.10	1.11- -1.30	1.31- -1.50	1.51- -1.70	1.71- -1.90	1.91- -2.10	2.11- -2.30	2.31- -2.50	2.51- -2.70	2.71- -2.90	2.91- -3.10	3.11- -3.30
23									1	1				
22						1	1	2	1	1				
21		1		1	3	1	3	2	2	1	1	1		1
20			1	3	6	5	9	11	8	6	4	3	1	
19		2	2	4	10	8	12	12	15	11	6	4	2	2
18	1	3	3	5	7	9	19	13	13	10	7	4	1	2
17		2	2	4	9	6	12	9	7	4	2	1		
16		1	1	2	3	2	3	1	1	1				
15			1	1	2	2	1	1		1				
14					1									

5. Correlation phenomena

The Tables XII—XIX concern only the F_2 generation of the cross Chinese \times Hildebrandt's bearded. We confined our investigations on correlation to this cross because of a large number of individuals which we obtained in F_2 of the cross in question and because in this cross only we omitted in our calculations sterile spikelets at the base or at the tip of ears. The sterility of spikelets proved hereditary as follows from my preceding paper published in this Bulletin (Jasnowski (6)).

There is no dependency between the weight of grain and the number of grains per spikelet (Table XII), the coefficient of correlation being $r = +0.000028 \pm 0.05$. There is neither any dependency between the weight of grain and the number of spikelets per ear (Table XIII). In this last case the coefficient of correlation $r = -0.105 \pm 0.05$.

The weight of grain influences to a small extent the weight of ear which follows from the correlation Table XIV.

From Table XV is seen that the number of grains per spikelet is independent of the number of spikelets per ear, the coefficient of correlation being $r = +0.024 \pm 0.05$. In Table XV however sterile spikelets were also taken into account. If we disregard those spikelets as is done in Table XVI the coefficient of correlation increases ($r = +0.47 \pm 0.04$).

The number of grains per spikelet is positively correlated with the weight of ear (Table XVII) and the coefficient of correlation is $r = +0.65 \pm 0.03$.

The coefficient of correlation concerning the dependency between the weight of ear and number of spikelets is $r = +0.192 \pm 0.05$ from which it follows that this dependency is rather small (Table XVIII). Such a small dependency however is observed only in the F_2 population in which the sterile spikelets were taken into consideration. In case we discard such spikelets the coefficient of correlation increases markedly ($r = +0.64 \pm 0.03$, Table XIX).

TABLE XIX.

Correlation between the weight of ears and the number of fertile spikelets per ear in F_2 .

Number of fertile spikelets per ear	Weight of ear in gr.													
	0.51— —0.70	0.71— —0.90	0.91— —1.10	1.11— —1.30	1.31— —1.50	1.51— —1.70	1.71— —1.90	1.91— —2.10	2.11— —2.30	2.31— —2.50	2.51— —2.70	2.71— —2.90	2.91— —3.10	3.11— —3.30
22										1				
21								2		1	1			1
20							2	2	2	5	2	2		
19					1	1	5	7	9	10	6	3	3	2
18				1	3	3	10	12	15	8	6	2		2
17			1	1	6	5	13	13	11	6	3	3	1	
16		1	1	3	10	14	21	10	6	4	1	1		
15		1	1	6	13	8	7	4	2	1	1	1		
14		2	3	6	5	2	1	2	1					
13		2	2	2	2	1	1	1		1				
12		1	1	1	1									
11		1	1											
10	1													
9		1												

Summary

1. Each of three characters investigated, namely the weight of grain, number of grains per spikelet and number of spikelets per ear are determined by cumulative factors.

2. As far as the weight of grain is concerned three pairs of factors are involved. These factors are independent of those responsible for the number of grains and number of spikelets.

3. As to the number of grains per spikelet two pairs of factors come into play in our crosses.

4. Two pairs of factors are also involved as far as the number of spikelets per ear are concerned.

The writer is very gratefully indebted to Professor Dr E. Malinowski, under whose direction this work was done.

From the Institute of Genetics, Skierniewice, Poland.

References

1. Biffen R. H. (1905). Mendel's laws of inheritance and wheat breeding. Journ. Agric. Sc., I. — 2. Boshnakian S. (1922). The genetics of squareheadness and of density in wheat, and the relation of these to other characters. Cornell Univ. Agric. Exp. Stat., Mem. 53. — 3. Blaringhem L. (1925). Production de nouveaux hybrides entre les espèces sauvages de *Triticum* (*monococcum* L., *dicoccoides* Körn.) et les principaux Blés cultivés. Analyse de leurs affinités. — 4. Engledow F. L. (1920, 1922). The inheritance of glume-length and grain-length in wheat cross. Journ. Gen. 10, 13. — 5. Griffée F. (1921). Comparative vigor of F_1 wheat crosses and their parents. Journ. Agric. Res. 22. — 6. Jasnowski St. (1934). On the inheritance of sterility of spikelets in the ears of wheat. Bull. Acad. Pol. Scien. Série B. Cracovie. — 7. Mall W. (1912). Die Ergebnisse verschiedener Getreidebastardierungen. Deutsche Land. Pr. 39. — 8. Sapëhin A., Sékačow G., Wukolow P., Alexandrow L. et Axentjew B. (1916) Analyse hybridologique des caractères corrélatifs chez le froment. I. Ber. Südruss. Landw. Ges. 86. — 9. Sax K. (1921). Sterility in wheat hybrids. I. Sterility relationships and endosperm development. Genetics 6.

Edited by the assistance of the Wl. Federowicz's Foundation.

Studja cytologiczne nad rasą niestabilną Petunia violacea, Lindl. o kwiatach mozaikowych. — Cytological studies on the unstable race of Petunia violacea, Lindl. with mosaic flower patterns.

Mémoire

de M. H. TELEŻYŃSKI,

présenté le 1 juillet 1935, par M. E. Malinowski m. c.

Introduction

Genetical researches on the unstable race of *Petunia* with mosaic anthocyanin distribution have been carried out in this Institute by Professor E. Malinowski for several years. The experiments on the selection of the extreme flower types and the researches on the inheritance of the unstable distribution of pigment in both intervarietal and interspecific crosses have elucidated the essential features of this race.

Looking for the explanation of the facts examined Professor Malinowski entrusted me in 1933 with the task of investigating this race from the cytological point of view.

I. Characteristic of the unstable race

This race was obtained by Professor Malinowski in 1914 from seeds sent by the firm Vilmorin-Andrieux under the name of *Petunia violacea*. This was a uniform variety with self-purple flowers but one plant on the plot had a little smaller mosaic flowers and from this plant the unstable race descended.

A. Variability of flowers

1) Between the extreme flower types shown in fig. 1 there are many intermediate forms. In the intermediate flowers we ob-

serve all gradations from very small purple spots on a white area, characteristic of the petal margins, to a self-purple area surrounding the throat (fig. 1 a). In the extreme flower types the continuous phases are: purple on the one hand and white on the other. In the intermediate flowers the continuous phase is represented by purple colour in the lower part of petals and by a white one in the upper part of petals.

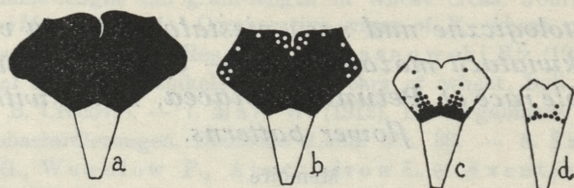


Fig. 1. Petals of the unstable race represented diagrammatically: a, d — the extreme flower types.

The mode of distribution of the purple pigment in different flowers is dependent on the structure and development of the corolla. Owing to this fact we may distinguish certain definite pattern types.

The variability of the corolla shapes and sizes accompanying the changes observed in the colour patterns depends upon the distribution of the epidermal cells deprived of the anthocyanin pigmentation.

2) The variability of the unstable race reveals itself in the occurrence of different flower types not only in different plants but also in one individual (sectorial flowers and sectorial plants, frequently occurring bud mutations). The variability of particular shoots may also be a continuous one when the flowers of related types succeed one another, forming a continuous series.

B. Selection experiments

The results of selection of the extreme flower types carried out by Professor Malinowski (1932, 1934) were as follows:

1) Each flower type may reproduce the whole range of variation characteristic of the unstable race but it gives a majority of plants like itself, or in neighbouring classes of mosaic, with relatively fewer in classes remote from parental type.

2) The selection of plants with large self-purple flowers gives positive results; the % of self-purple types increases from year to year and the range of variation decreases.

3) The experiments on crossing of the unstable race with either the variety *Admiration* (belonging also to *P. violacea*) or with the species *Pet. nyctaginiflora* show that the mosaic distribution of pigment is a recessive character, the uniform distribution of pigment being a dominant one. These characters are transmitted independently of those responsible for the colour (both purple and violet), the sizes of flowers and the distribution of pigment in the form of stripes characteristic of the variety *Admiration*.

II. Cytological researches

A. Material and methods

For fixation of the material the following reagents were used:

- 1) Bouin-Allen,
- 2) 2 BD of La Cour,
- 3) Strong Flemming's solution,
- 4) Nawashin's fluid,
- 5) The mixture of 1% chromic acid, 1% bichrom. of potassium and formalin (5:5:1) according to Nemeč.

For staining I used the methods of Feulgen and Newton.

For the researches the following glasses were used: Zeiss obj. apochr. 1.5 mm. N. A. 1.30 and Leitz 2 mm. N. A. 1.40, cond. apl. N. A. 1.40.

The somatic as well as the meiotic chromosomes were examined in one plant belonging to the normal variety of *P. violacea* (Nr. 3313 p. 9) and in 8 individuals of different lines of the unstable race. Among those individuals there were three sister plants with self-purple flowers, 3 plants from different lines with intermediate type of flowers (plants Nr. 3319 p. 6, 3361 p. 2. R. and 33105 p. 2) and 2 sister plants with the smallest amount of purple pigment representing the small extreme flower type (plants Nr. 3324 p. 1 and 3325 p. 1).

B. Somatic chromosomes

The diploid number of chromosomes in all plants examined has been 14. The chromosomes of *Petunia* are small; their length

fluctuates about 2–3 μ . The differences between particular chromosomes are small. The smallest pair is about $2/3$ of the largest one.

The chromosomes of *Petunia* may be distinguished owing to the attachment constrictions which have different position in the majority of chromosome pairs. The unequal condensation of different chromosome parts helps also to identify particular pairs. The differences in the degree of condensation are especially distinct in early and mid-prophase. Differential condensation may also be seen at the telophase and at the resting stage.

The analysis of chromosomes at prophase is facilitated thanks to the connection of satellites with the nucleolus (Heitz, 1931). The position of attachment constriction may be more easily recognized thanks to a stronger condensation of chromosome parts nearest to the attachment constrictions and thanks to the fact that at this stage the attachment constrictions are situated on the surface of the nucleus.

Fig. 2 represents the metaphase plate from an ovary of the plant N. 3319 p. 6 showing intermediate type of flowers.

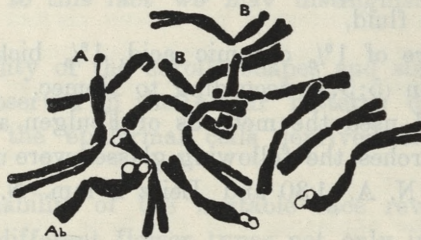


Fig. 2. Mitotic metaphase in the plant N. 3319 p. 6 (Nawashin 1, Feulgen) 5200 \times . The chromosomes which may be identified in mitosis and meiosis are denoted by the letters *A* and *B*. Chromosome *Ab* is without satellite.

The most conspicuous in this fig. is the chromosome pair *A*. One of the chromosomes of this pair, marked by the letter *A*, possesses a strongly condensed satellite separated from the rest of the chromosome by a long constriction. In the second, marked *Ab*, the satellite is missing. The fact that the second satellite has not been observed cannot be attributed to the influence of fixation or staining, which was demonstrated by previous researches and which primarily follows from the analysis of the chromosomes at prophase.

In all the eight individuals of the unstable race which have been examined one of the chromosomes of the pair *A* was always deprived of the satellite, while in the normal garden variety of *Petunia violacea* as well as in the variety *Admiration* with giant flowers I always saw two satellites (compare fig. 3 *a* and fig. 3 *b*).

The chromosomes denoted by *B* in figs. 2 and 3 have secondary constrictions in their shorter arms. These constrictions are short and usually imperceptible at metaphase.

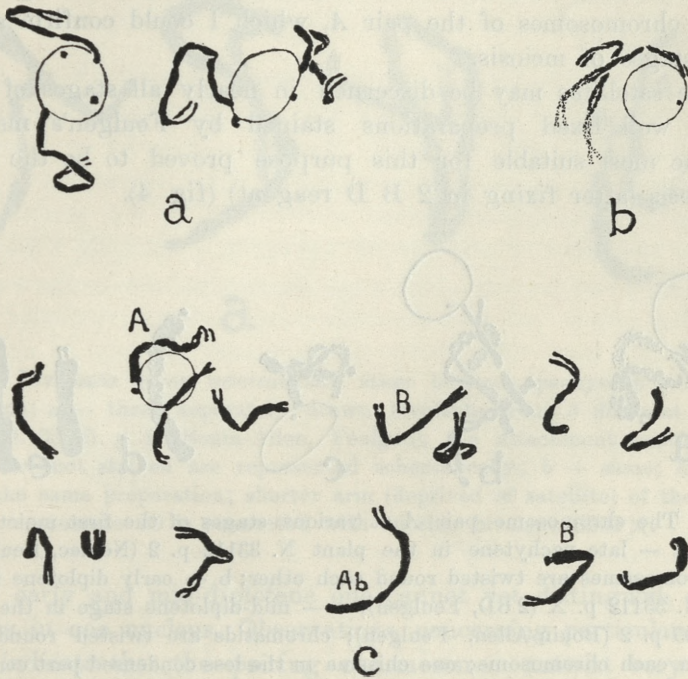


Fig. 3. a — chromosome *A* in the normal variety of *Petunia violacea* from 2 nuclei in mitotic prophase (plant N. 3313 p. 9, Nawashin 1, Feulgen); b — the same in the unstable race; chromosome *Ab* is without satellite (plant N. 33112 p. 3, 2 BD, Feulgen); c — chromosomes of the unstable race from one nucleus in mitotic prophase (plant N. 3324 p. 1, 2 BD, crystalviolet); chromosome *Ab* is without satellite; chromosomes *B* have secondary constrictions on their shorter arms. 4500 \times .

Other chromosome pairs are more difficult to distinguish.

Summing up the results of researches on the somatic chromosomes I may state that the peculiar property of all the plants

examined of the unstable race is the lack of satellite on one of the chromosomes of the pair A.

C. Meiosis

In general the course of meiosis in P. M. C. in all individuals examined is normal and the succession of events is typical for plants showing complete terminalization of chiasmata. There are no differences in the process of meiosis between particular plants of the unstable race. In all individuals a satellite is lacking in one of the chromosomes of the pair A, which I could confirm at various stages of meiosis.

The satellites may be discerned in nearly all stages of meiosis in well fixed preparations stained by Feulgen's method. But the most suitable for this purpose proved to be the early diakinesis (after fixing in 2 B D reagent) (fig. 4).

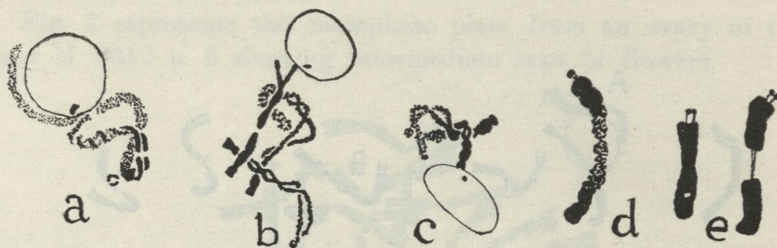


Fig. 4. The chromosome pair A at various stages of the first meiotic division; a — late pachytene in the plant N. 33112 p. 2 (Nemec, Feulgen); the chromosomes are twisted round each other; b — early diplotene in the plant N. 33112 p. X (2BD, Feulgen); c — mid-diplotene stage in the plant N. 33105 p. 2 (Bouin-Allen, Feulgen); chromatids are twisted round each other in each chromosome; one chiasma in the less condensed part connects two chromosomes; d — diakinesis in the plant N. 33112 p. X (2BD, Feulgen); e — metaphase I; two bivalents (plant N. 33112 p. 3, 2BD, Feulgen).

In all above drawings the less condensed parts are stippled. 4500 X.

In pachytene the chromosomes are intertwined and their more condensed parts adjacent to the constriction attachments are twisted more densely. The pairing of chromosomes at pachytene is in general normal. Sometimes one can see however chromosome segments not associated with one another and there are some data which indicate that in such cases the chromosome pair A is involved.

In fig. 5b the end of a chromosome arm (*Ab*) without setelite is associated with another pair of chromosomes. From these observations it appears that the short arm of the chromosome *Ab* possesses a common homologous part with another pair of chromosomes. The behaviour of the chromosome pair *A* in later stages confirms the above assumption and indicates that we have to deal here with a small portion of the chromosome *B*.

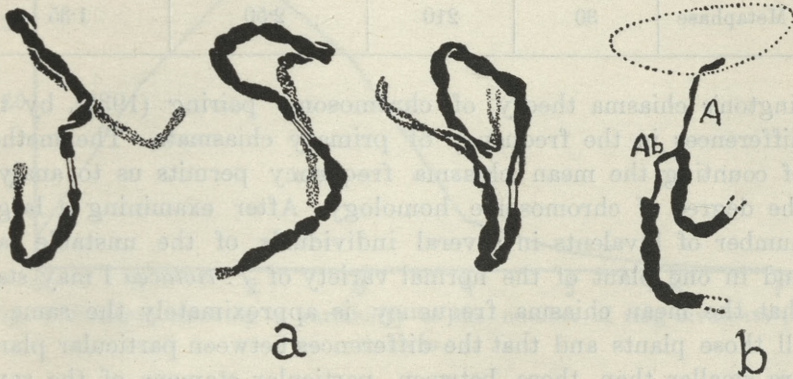


Fig. 5. Bivalents in an intermediate stage between pachytene and early diplotene; a — three separately drawn bivalents from 3 different nuclei (plant N. 33105 p. 2, Bouin-Allen, Feulgen); the attachment constrictions which are not stained are represented schematically; b — same; bivalent from the same preparation; shorter arm (deprived of satellite) of the chromosome *Ab* is connected with another bivalent. 5200 X.

In early and mid-diplotene one cannot yet distinguish all bivalents in one nucleus. Observations concerning particular bivalents indicate that the pairing chromosomes untwist very soon. After this untwisting one sees in each bivalent few chiasmata in which an exchange of chromatids takes place.

I did not count the number of chiasmata in diplotene because it is often difficult to distinguish them from crossings between the twisted chromosomes.

It appears from Table I that after a complete terminalization at diakinesis the mean frequency of chiasmata per bivalent does not decrease.

The differences in the frequency of chiasmata observed in terminalized bivalents may be accounted for, according to the Dar-

TABLE I.

Mean chiasma frequencies at diakinesis and at metaphase in the plant N. 33112 p. 4. with self purple flowers

	Number of cells	Number of bivalents	Mean frequency of ring-bivalents per cell	Mean frequency of chiasmata per bivalent
Diakinesis	50	350	2.22	1.31
Metaphase	30	210	2.50	1.35

lington's chiasma theory of chromosome pairing (1932), by the differences in the frequency of primary chiasmata. The method of counting the mean chiasma frequency permits us to analyze the degree of chromosome homology. After examining a larger number of bivalents in several individuals of the unstable race and in one plant of the normal variety of *P. violacea* I may state that the mean chiasma frequency is approximately the same in all those plants and that the differences between particular plants are smaller than those between particular stamens of the same plant (Table II).

The mean chiasma frequency per bivalent calculated for 1890 bivalents in 5 plants of the unstable race has been 1.30.

TABLE II.

Mean chiasma frequency at diakinesis in various plants and in various stamens of the same plant

	Normal variety	Unstable race					Unstable race plant N. 33105		
	plant N. 3313	plant N. 3324	plant N. 3325	plant N. 33112	plant N. 3361	plant N. 33105	stamen a	stamen b	stamen c
Number of cells examined	20	60	50	80	20	60	20	20	20
Mean chiasma-frequency per bivalent	1.30	1.24	1.32	1.33	1.24	1.34	1.46	1.31	1.25

The mean number of ring-bivalents per nucleus for 270 nuclei examined is 2.15, the modal value being 2.

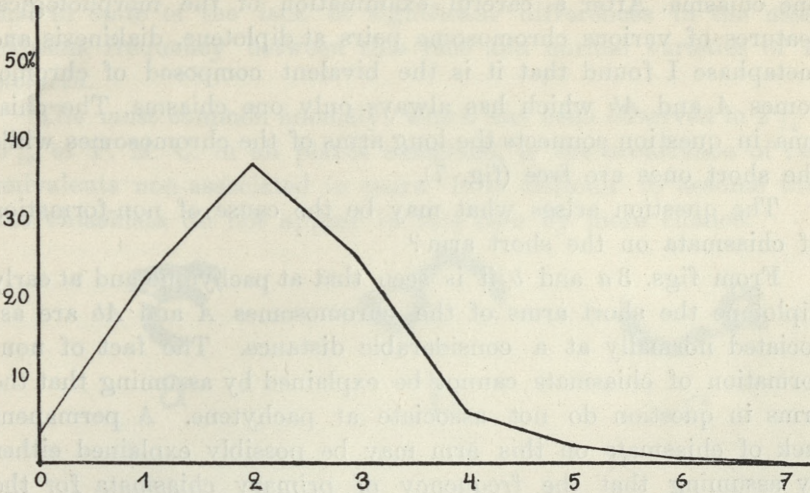


Fig. 6. Polygon showing a variability of the number of ring-bivalents per nucleus.

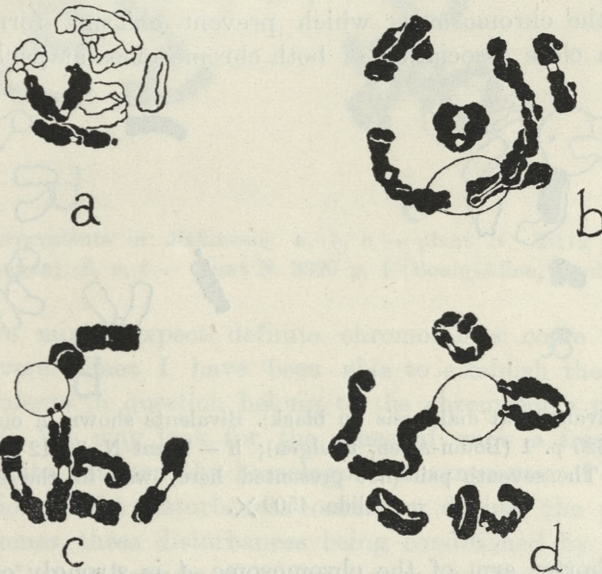


Fig. 7. Diakinesis. 4500 X; a — normal variety of *P. violacea* (Nawashin 1, Feulgen); bivalents A and B shown black; b — plant N. 33105 p. 2 (Bouin-Allen, Feulgen); c — plant N. 3325 p. 1 (2BD, crystalviolet); d — plant N. 3325 p. 1 (Bouin-Allen, Feulgen).

The number of ring-bivalents changes from cell to cell (see fig. 6) but always at least one bivalent per nucleus shows only one chiasma. After a careful examination of the morphological features of various chromosome pairs at diplotene, diakinesis and metaphase I found that it is the bivalent composed of chromosomes *A* and *Ab* which has always only one chiasma. The chiasma in question connects the long arms of the chromosomes while the short ones are free (fig. 7).

The question arises what may be the cause of non-formation of chiasmata on the short arm?

From figs. 3*a* and *b* it is seen that at pachytene and at early diplotene the short arms of the chromosomes *A* and *Ab* are associated normally at a considerable distance. The fact of non-formation of chiasmata cannot be explained by assuming that the arms in question do not associate at pachytene. A permanent lack of chiasmata on this arm may be possibly explained either by assuming that the frequency of primary chiasmata for the unity of chromosome length is very small or by accepting that there are some morphological properties characteristic of those parts of the chromosomes which prevent chiasma formation in spite of a close association of both chromosomes at pachytene.

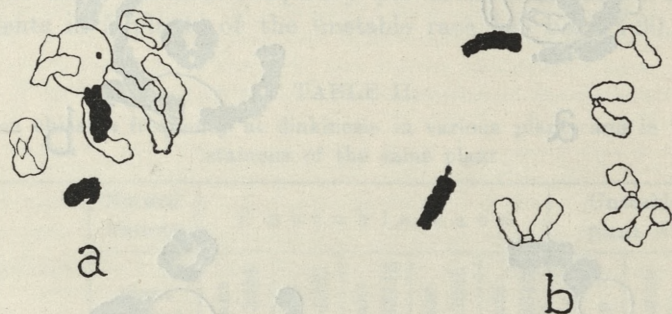


Fig. 8. Univalents at diakinesis (in black). Bivalents shown in outline: a — plant N. 3325 p. 1 (Bouin-Allen, Feulgen); b — plant N. 33112 p. X (2BD, Feulgen). The seventh pair (not presented here) was in the subsequent slide. 4500 \times .

The shorter arm of the chromosome *A* is strongly condensed throughout its length while the ends of other chromosomes have normal structure. Possibly the strong condensation of these parts of the chromosome prevents chiasma formation.

Some observations of the diakinesis nuclei indicate that the behaviour of chromosomes of the unstable race is not quite normal in spite of the lack of significant differences in the mean chiasma frequency between this race and normal varieties of *P. violacea*.

The most common anomaly, which has been observed in 2%—5% of P. M. C. in all plants examined, is the occurrence of two univalents non-associated in pairs. It is difficult to assume that the chiasmata do not appear in this case by mere chance.

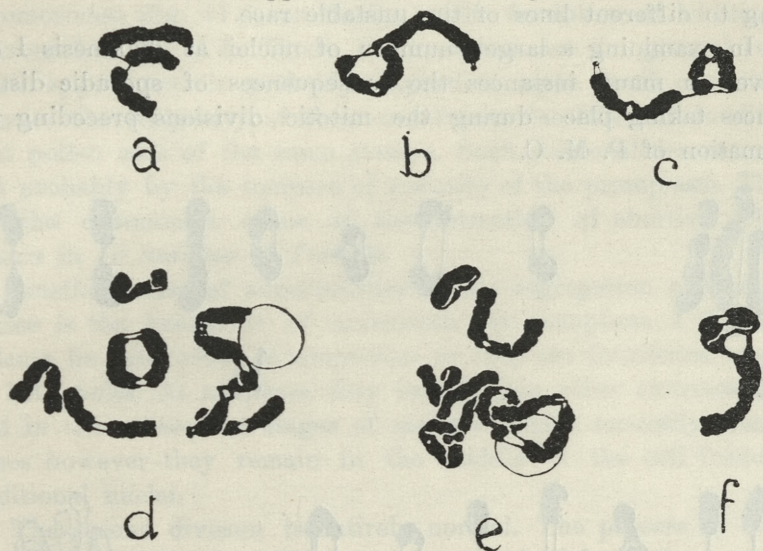


Fig. 9. Tetraivalents in diakinesis; a, b, c — plant N. 33112 p. X (2BD, Feulgen); d, e, f — plant N. 3325 p. 1 (Bouin-Allen, Feulgen).

As we might expect definite chromosomes come into play here. Several times I have been able to establish the fact that the univalents in question belong to the chromosome pairs *A* or *B* (fig. 8). We may look for the cause of such a frequent lack of chiasmata between the homologous chromosomes of both pairs in question in the disturbances occurring during the pairing of chromosomes, these disturbances being conditioned by the interchange of parts between non-homologous chromosomes *A* and *B*. Such an interpretation is supported by the fact of an association of the chromosome *Ab* with one or two chromosomes *B*. This association has been observed several times at diakinesis (fig. 9).

The occurrence of triple terminal chiasmata indicates that the three connected chromosomes possess common segments. A permanent association of the chromosome *A* with a part of the chromosome *B* might take place as a result of translocation or rather as a result of reciprocal interchange of terminal parts of the chromosomes *A* and *B*.

The chromosome segments involved must however be small because between the chromosomes *Ab* and *B* the chiasmata occur very rarely. I observed such an association in two plants belonging to different lines of the unstable race.

In examining a larger number of nuclei at diakinesis I observed in many instances the consequences of sporadic disturbances taking place during the mitotic divisions preceding the formation of P. M. C.

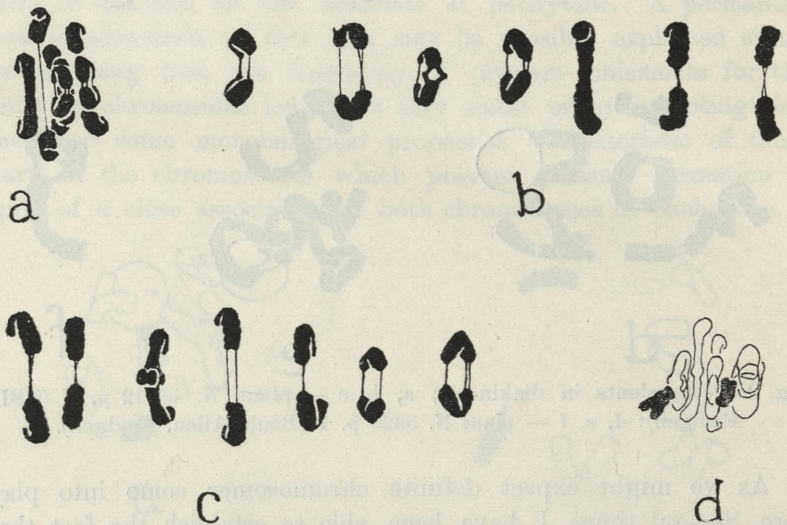


Fig. 10. Metaphase of the first meiotic division in the plant N. 33112 p. X (2BD, Feulgen); a — side view; b, c — separate bivalents from 2 cells. d — univalents at metaphase I.

In two plants I have seen some isolated tetraploid pollen mother cells. In two other instances I have seen isolated groups of several cells at diakinesis with chromosome fragments associated in pairs. I never observed however such images which could indicate that the process of fragmentation takes place during meiosis.

The chromosomes at metaphase are shown in fig. 10. As we can see from this fig. the bivalents may be associated in a different way. This is probably the cause why the chromosomes separate at anaphase non simultaneously. The falling apart of the chromosomes with non-terminalized chiasmata is notably retarded and in extreme cases may lead, thanks to non-disjunction, to the formation of one nucleus including both anaphase groups of chromosomes connected with one another by means of lagging bivalent (as is seen in fig. 11 *e*) or to an unequal distribution of chromosomes (fig. 11 *f*), or finally to the formation of additional micronuclei (fig. 11 *l*). Those abnormalities are in general rare. Their appearance is probably dependent upon local conditions because the frequency of their occurrence is different in different pollen sacs of the same stamen. Such abnormalities are caused probably by the increase of viscosity of the protoplasm. They are the commonest cause of the formation of abortive pollen grains in all varieties of *Petunia*.

Another cause of abnormalities in the segregation of chromosomes is the behaviour of univalents. At metaphase I the univalents lie near other chromosomes or they are distributed at one or both poles. At anaphase they usually join other chromosomes and in the subsequent stages of meiosis behave normally. Sometimes however they remain in the middle of the cell forming additional nuclei.

The second division is entirely normal. The process of division of the additional nuclei, which have derived from the lagging chromosomes, is usually independent of the division of the two main nuclei and it results either in the formation of additional nuclei in the pollen tetrads or in the formation of additional microspores (fig. 11, *l*, *m*). Such abnormal tetrads are however rather rare.

After examining the process of meiosis in different plants of the unstable race I can state that there are no significant differences between these plants as far as the behaviour of their chromosomes is concerned.

The unstable race differs from the normal variety of *P. violacea* in the following features:

- 1) the satellite of one of the chromosomes *A* is always missing,
- 2) the chiasmata between the homologous chromosome pairs *A* or *B* are often lacking,

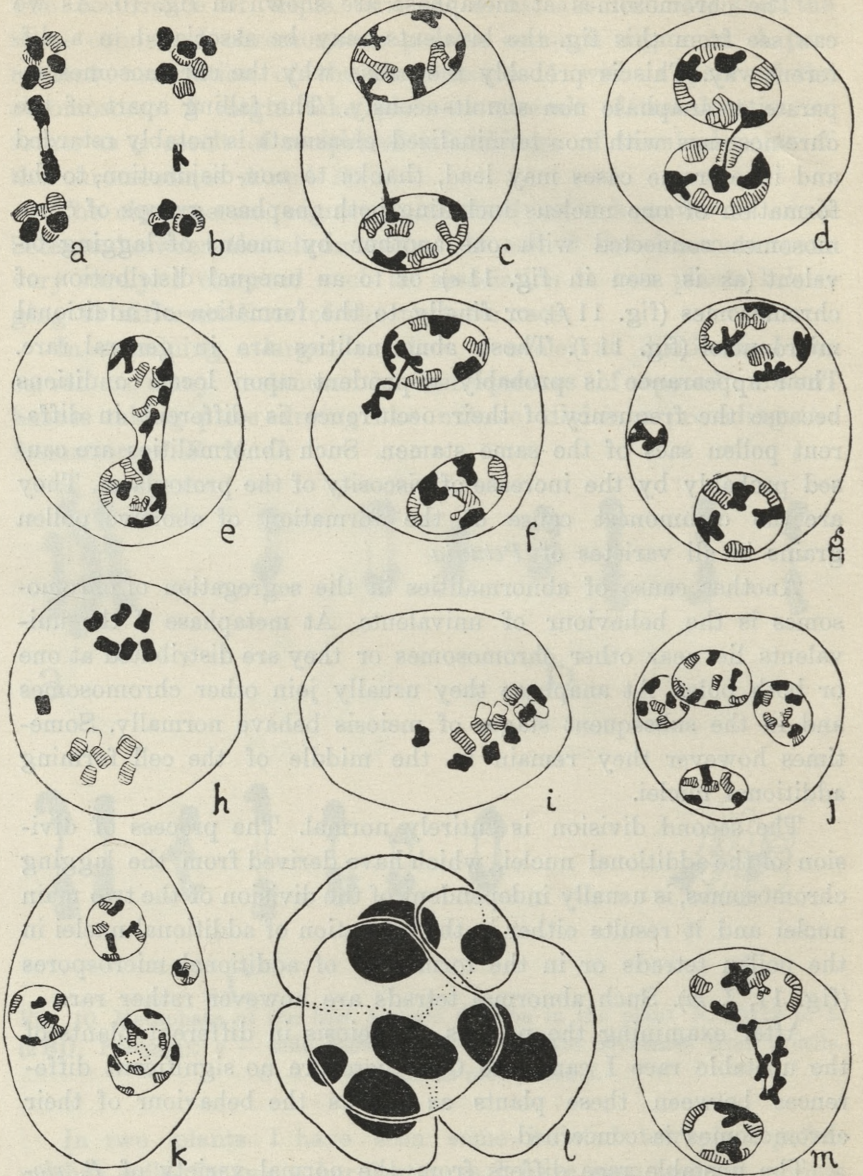


Fig. 11. Abnormalities of the meiotic divisions; a, b — anaphase I (N. 33112 p. X); c, d, e, f, g — interkinesis (19/6, 25/1, 112/X); h, i — metaphase II (25/1); j, k — telophase II (29/2); l — abnormal tetrad (25/1); m — lagging tetraivalent in telophase I (25/1).

3) occasionally tetravalents are formed as a consequence of chiasma formation between the chromosome *Ab* (without satellite) and one or two chromosomes of the pair *B*.

The above described properties of the unstable race may be explained by assuming that during the evolution of this race of *Petunia* structural changes in the chromosomes have occurred consisting in the reciprocal interchange of terminal parts of the short arms of the chromosomes *A* and *B*.

The chromosome behaviour in the plants examined shows that these plants possess:

- 1) two chromosomes *B* which are identical,
- 2) one chromosome *A* with satellite and one chromosome *Ab* with an exchanged part of the chromosome *B*.

Thus all plants examined of the unstable race are structural heterozygotes, trisomic on account of the interchanged part of the chromosome *B* and monosomic in consequence of the deficiency of both the satellite and the terminal part of the chromosome *A*.

Since the structural heterozygosity occurs in all plants of the unstable race we may draw the conclusion that this heterozygosity is conditioned in this case by a balanced mechanism of lethal factors.

I did not find any plant which were either deprived of both satellites or endowed with both satellites. We may assume therefore that the plants homozygous for the deficiency of two satellites are not capable of living because of the deficiency of homologous parts in both chromosomes. The lack of plants with two satellites may be accounted for by the assumption that a lethal gene (in homozygous condition) is located either in the satellite or in the terminal part of the chromosome *A* connected with this satellite.

III. Conclusions

The analysis of the behaviour of the meiotic chromosomes in 8 individuals of the unstable race of *P. violacea* warrants the conclusion that all plants of this race are structural heterozygotes. This fact however has nothing to do with the large range of variation of the race in question. The behaviour of the unstable race may be explained on the hypothesis of unstable gene responsible for the unstable flower patterns. This gene would possess the properties of all unstable genes forming the series of

unstable allelomorphs (*Antirrhinum majus albostriatum* and *rubrostriatum* — Baur 1924, *Capsella Bursa pastoris albovariabilis* — Correns 1919, *Oenothera cruciata* — Oehlkers 1930). These properties would be as follows:

1) the gene in question is recessive to the normal allelomorph responsible for the self-purple colouration,

2) it is unstable and in the development of the individual undergoes mutations, which form a series of multiple and unstable allelomorphs determining different pattern types,

3) the range of variability of this gene is larger than the one of the phenotypic effect,

4) the frequency of mutation is the same in both directions and the most frequent are the smallest deviations.

The pleiotropic effect of the unstable gene resulting in a puzzling phenomenon of correlation between the pattern type of the flowers and the flower sizes may be explained in connection with the development of the petals. In a chimera with tetraploid dermatogen found in *Petunia violacea* the marginal parts of the petals derive exclusively from the dermatogen. The variability in sizes and shapes of the petals of the unstable race depends on the degree of development of these marginal parts. Since the distribution of pigment, which is located in the epidermis, depends also upon the genetical constitution of the dermatogen layer, we see that always changes in the colour patterns are accompanied by changes in the corolla shapes.

From the Institute of Genetics, Skierniewice, Poland.

References

1. Baur E., Untersuchungen über das Wesen, die Entstehung und die Vererbung von Rassenunterschieden bei *Antirrhinum majus*. Bibliotheca Genetica. 1924. — 2. Correns C.: Vererbungsversuche mit buntblättrigen Sippen. Preuss. Akad. d. Wiss. 1919. — 3. Darlington C. D., Recent advances in Cytology, 1932. — 4. Heitz E., Die Ursache d. gesetzmässigen Zahl, Lage, Form u. Grössen pflanzlicher Nukleolen. Planta. 12. 1931. — 5. Malinowski E., Mutable genes in *Petunia*. Ann. Sc. Hort. Varsovie. 934. — 6. Malinowski E. and Smólska A., Studies on a mosaic strain of *Petunia violacea*. Bull. Ac. Sc. Cracovie. 1932. — 7. Oehlker's F., Studien zum Problem der Polymerie. Zeitschr. f. Botanik. 1930. — 8. Teleżyński H., Cytology of the unstable race of *Petunia* (a preliminary note). Ann. Sc. Hort. Varsovie. 1934.

BULLETIN INTERNATIONAL
DE L'ACADÉMIE POLONAISE DES SCIENCES
ET DES LETTRES
CLASSE DES SCIENCES MATHÉMATIQUES ET NATURELLES
SÉRIE B: SCIENCES NATURELLES

DERNIERS MÉMOIRES PARUS.

N° 1—3 B I, 1935.

- Bursa A.** Liste des algues recueillies dans les eaux de la Baltique Polonaise.
- Skalińska M.** Cytogenetic Investigations of an Allotetraploid *Aquilegia* (Planches 2—5).
- Sulma T.** Beiträge zur Ökologie und Verbreitung der Flechten auf dem Lubliner Hügelland.
- Wiśniewski Tad. und Rejment Ir.** Das montane Element in der Lebermoosflora des Seengebietes von Suwałki.
- Woloszyńska J.** Die Algen der Tatrseen und Tümpel. II. Über zwei Gymnodinien aus den Seen »Morskie Oko« und »Czarny Staw pod Rysami«. (Planche 1).
- Woloszyńska J.** Bemerkungen über eine seltene Planktondiatomee des Brackwassers *Attheya decora* West.
- Woloszyńska J.** Über eine Wasserblüte von Cyanophyceen in der Danziger Bucht und eine Wucherung der Diatomee *Chaetoceros Eibenii* Grun. (Planches 6—7)

N° 3—5 B II, 1935.

- Friedberg W.** *Turritella scalaria* de Buch und einige Bemerkungen über evolute Gastropodenschalen (Planche 4).
- Konopacka B.** Recherches histochimiques sur le développement des Poissons. I. La vitellogénèse chez le Goujon (*Gobio fluviatilis*) et la Carpe (*Cyprinus carpio*) (Planche 6).
- Markowski St.** Einfluß der Milieuveränderungen auf die Entwicklung der Eier von *Bothriocephalus scorpii* (Müller 1776).
- Passowicz K.** Studien über das Verhalten des Wasserflohes *Daphnia pulex* de Geer in Zuchtlösungen von verschiedenen Wasserstoffionenkonzentrationen.
- Ramult M.** Observations on the Embryonic and Larval Development in *Sacculina* (Rhizocephala) in Changed Osmotic Conditions of Medium.
- Rogoziński F. et Głowczyński Zb.** Sur la valeur nutritive de la graine d'Alpiste (*Phalaris canariensis*).
- Rogoziński F. et Głowczyński Zb.** L'irradiation et la croissance (Planche 3).
- Zacwilichowski J.** Über die Innervation der Haftapparate der Karpfenlaus *Argulus foliaceus* L. (Brianchura) (Planche 5).

TABLE DES MATIÈRES.

Avril—Juillet 1935.

	Page
B. PAWŁOWSKI. Über die Klimaxassoziation in der alpinen Stufe der Tatra (Planche 8)	115
TAD. WIŚNIEWSKI. <i>Hydrilla verticillata</i> Casp. dans le pays lacustre de Suwałki (Pologne septentrionale) et son écologie	147
TAD. WIŚNIEWSKI et L. GOETZEN. La structure des lamelles des feuilles chez les espèces européennes du genre <i>Polytrichum</i> Dill.	163
F. GÓRSKI. Gas interchange in aquatic plants during photosynthesis	177
S. JASNOWSKI. On the inheritance of some characters of the ear of wheat	199
H. TELEŻYŃSKI. Cytological studies on the unstable race of <i>Petunia violacea</i> Lindl. with mosaic flower patterns .	219

Le »*Bulletin International*« de l'Académie Polonaise des Sciences et des Lettres (Classe des Sciences Mathématiques et Naturelles) paraît en deux séries. La première (A) est consacrée aux travaux sur les Mathématiques, l'Astronomie, la Physique, la Chimie, la Minéralogie, la Géologie etc. La seconde série (B) se divise en deux sous-séries; l'une d'elles »I« contient les mémoires qui se rapportent aux diverses branches de la Botanique (la Systématique, l'Anatomie et la Physiologie des Plantes), l'autre »II« est réservée aux publications qui concernent le vaste domaine des recherches morphologiques et physiologiques sur l'homme et les animaux (Anatomie, Biologie générale, Embryologie, Histologie, Physiologie, Psychologie, Zoologie systématique et expérimentale).

Depuis 1928, le »*Bulletin International*« ne contient que les communications dont l'étendue ne dépasse pas une limite strictement définie; les mémoires de plus vaste envergure sont réunis en un Recueil différent, les »*Mémoires*« de l'Académie Polonaise des Sciences et des Lettres (Classe des Sciences Mathématiques et Naturelles). Les *Mémoires* sont également publiés en deux séries: A et B. Chaque mémoire publié dans les *Mémoires* se vend séparément.

Les abonnements relatifs au »*Bulletin International*« sont annuels et partent de Janvier. Les livraisons de ce Recueil se vendent aussi séparément.

Adresser les demandes à l'Académie ou à la Librairie »Gebethner et Wolff« Rynek Gł., Cracovie (Pologne).