

P.192

Nº 4—6 BI

AVRIL—JUIN

1949

BULLETIN INTERNATIONAL
DE L'ACADEMIE POLONAISE
DES SCIENCES ET DES LETTRES
CLASSE DES SCIENCES MATHÉMATIQUES ET NATURELLES
SÉRIE B: SCIENCES NATURELLES (I)

SUBVENTIONNÉ PAR LE CONSEIL DES MINISTRES ET LE MINISTÈRE DE L'INSTR. PUBLIQUE

CRACOVIE
IMPRIMERIE DE L'UNIVERSITÉ
1950



rcin.org.pl

Publié par l'Académie Polonaise des Sciences et des Lettres, sous la direction
de M. Z. Grodziński, Secrétaire de la Classe des Sciences Mathématiques et
Naturelles (Cracovie, Institut d'Anatomie comparée, rue St. Anny 6).

P. A. U. — 800 egz. — B. 5. pap. druk. sat. b/drzewny 70×100 cm. 80 gr.
II. 1950. Zam. 476.

Nakładem Polskiej Akademii Umiejętności.
Drukarnia Uniwersytetu Jagiellońskiego pod zarządem P. Z. W. S.
M-57696

*Przegląd systematyczny i spektra biologiczno-kwiatowe
naskalnych zespołów roślinnych Jury Krakowskiej. — Revue
systématique et spectres de la biologie florale des associa-
tions végétales rocheuses du Jura Cracovien.*

Mémoire

de M. J. KORNAS

présenté de 24 juin 1949, par M. W. Szafer m. t.

(Planches 2—3)

Introduction.

Le mémoire présent résume une partie des résultats obtenus au cours des études phytosociologiques des groupements végétaux rocheux du Jura Cracovien, exécutées durant les années 1944—1946.

L'auteur s'occupe de la classification des associations et de la biologie de la pollinisation. Les autres parties résument les données, qui se rapportent à la biologie de la dissémination (Medwecka-Kornaś) et à la caractérisation du sol (Kłaput).

Les groupements des roches du plateau de Małopolska (»Petite Pologne«) ont été l'object des recherches de Mme Kozłowska (1928). Parmi les associations qu'elle a distinguées, nous avons étudié au point de vue écologique le *Festucetum pallentis* (*Festucetum glaucae* de Kozłowska) et l'association de broussailles à *Corylus avellana* — *Peucedanum cervaria* (décrise par Kozłowska l. c. sous le nom d'association à *Prunus fruticosa* — *Peucedanum cervaria*). Nous avons en outre porté notre attention sur deux autres groupements: l'association de fissures à *Asplenium ruta muraria* — *A. trichomanes* et l'association d'eboulis à *Dryopteris Robertiana* (Tabl. I). Des tableaux floristiques détaillés seront publiés plus tard; pour ce moment je présente les listes floristiques abrégées des groupements avec mention de la présence des espèces.

TABLEAU I.

Revue systématique des associations des roches du Jura Cracovien.

Classe	Ordre	Alliance	Association
<i>Asplenietea rupetria</i> Br.-Bl. 1934	<i>Potentilletalia caulescentis</i> Br.-Bl. 1926	<i>Potentillion caulescentis</i> Br.-Bl. 1926	ass. à <i>Asplenium ruta-muraria</i> — <i>A. trichomanes</i> Tx. 1937
<i>Festuco-Brometea</i> Br.-Bl. et Tx. 1943	<i>Festucetalia vallesiacae</i> Br.-Bl. et Tx. 1943	<i>Festucion vallesiacae</i> Klika (1931) 1939	<i>Festucetum pallentis</i> (Kozłowska 1928) n. nov. a) <i>semperfivetosum</i> b) <i>neckeretosum</i>
<i>Thlaspeetea rotundifolii</i> Br.-Bl. 1926	<i>Thlaspeetalia rotundifolii</i> Br.-Bl. 1926	?	ass. à <i>Dryopteris Robertiana</i> Tx. 1937

1. Association à *Asplenium ruta muraria* — *A. trichomanes* Tüxen 1937.

Cette association, liée aux fissures des rochers et des murailles calcaires, a été décrite par Tüxen comme déjà étant très appauvrie dans le nord-ouest de l'Allemagne. Sur notre territoire, elle est encore plus faiblement développée et constitue à vrai dire le stade initial, de courte durée, du développement du *Festucetum pallentis*.

Ce n'est que dans le cas de conditions gênant ou empêchant complètement la suite de la succession, spécialement sous les surplombs, qu'elle conserve plus longtemps son caractère pur.

La liste floristique de l'association en question est la suivante (5 relevés):

Caractéristiques (locales) de l'association: V *Asplenium ruta muraria* V *A. trichomanes*, IV *Cystopteris fragilis*.

Compagnes: II *Campanula rapunculoides*, II *Sedum maximum*.

2. *Festucetum pallentis* (Kozłowska, 1928) n. nov.

Après un court stade de la végétation de fissures, il se développe sur les rochers du Jura Cracovien une association herbeuse, décrite par Kozłowska sous le nom de *Festucetum glaucae*. La dénomination de la fétuque qui y domine est *Festuca duriuscula* L. var. *pallens* V. Krajina (Krajina, 1930) ou bien *Festuca pallens* Host. (Zapałowicz, 1906), aussi cette association doit s'appeler *Festucetum pallentis*.

Le *Festucetum pallentis* est l'association la plus importante et la plus riche parmi tous les groupements rocheux aux environs de Cracovie. On la trouve sur tous les rochers jurassiques, à l'exception des carrières fraîchement ouvertes et des rochers couverts par la forêt. Elle ne supporte pas d'être broutée ni fouillée et ne se développe jamais dans les endroits à faible pente ni à épaisse couche de sol. C'est une pelouse à peu près dépourvue de broussailles. En principe elle forme une mosaique avec l'association de fissures à *Asplenium ruta muraria* — *A. trichomanes*. Le degré de recouvrement du substrat par la végétation est habituellement faible dans le *Festucetum pallentis*. Un grand rôle y est joué par les mousses, par contre les lichens n'y ont pas une grande importance. C'est une association sans aucun doute primitive, laissée absolument intacte par l'homme, du moins sur les rochers les moins accessibles. Elle devait être cependant beaucoup moins répandue autrefois, et s'est étendue ultérieurement en bien des endroits à la suite du déboisement. On peut distinguer au sein du *Festucetum pallentis* deux sous-associations bien distinctes, conditionnées par l'exposition: le *Festucetum pallentis sempervivetosum* sur les faces sud et le *Festucetum pallentis neckeretosum* sur les faces nord.

a) ***Festucetum pallentis sempervivetosum* n. nov.**
(*Festucetum glaucae* facies sud ou à *Melica transsilvanica* de Kozłowska, 1928).

Cette sous-association se rencontre sur les rochers complètement découverts et exposés au sud, au sud-ouest, au sud-est, plus rarement à l'est ou à l'ouest. Si l'exposition est plus septentrionale, ou bien l'endroit plus ombreux, il se forme des individus à caractère transitoire, tendant vers la sous-association suivante — *Festucetum pallentis neckeretosum*.

Le cortége floristique du *Festucetum pallentis sempervivetosum* se présente ainsi (15 relevés):

Caractéristique de l'association: V²⁻⁴ *Festuca pallens*, V² *Sempervivum soboliferum*, III *Allium montanum*, II *Hieracium bifidum* ssp., I *Libanotis montana*; V² *Ditrichum flexicaule*, V² *Tortella tortuosa*, IV *Encalypta contorta*.

Caractéristiques de l'alliance *Festucion vallesiacae* et de l'ordre *Festucetalia vallesiacae*: IV *Scabiosa ochroleuca*, II *Potentilla arenaria*, I *Achillea collina*, I *Centaurea rhenana*, I *Inula ensifolia*, I *Melica transsilvanica*, I *Thymus glabrescens*, I *Verbascum austriacum*, I *Thesium intermedium*; II *Grimaldia fragrans*.

Caractéristiques de la classe *Festuco-Brometea*: IV *Euphorbia cyparissias*, III *Calamintha acinos*, III *Dianthus carthusianorum*, III *Helianthemum obscurum*, III *Sanguisorba minor*, III *Stachys rectus*, II *Ajuga genevensis*, II *Artemisia campestris*, II *Euphrasia stricta*, II *Poa compressa* var. *polynoda*, II *Salvia pratensis*, II *Saxifraga trydactylites*, I *Arabis hirsuta*, I *Linosyris vulgaris*, I *Phleum Boehmeri*, I *Pimpinella saxifraga*, I *Taraxacum laevigatum*.

Compagnes: V *Asplenium ruta muraria*, V *Sedum acre*, V *Silene nutans*, V *Vincetoxicum officinale*, IV *Arabis arenosa*, IV *Galium erectum*, III *Coronilla varia*, III *Sedum maximum*, III *Thymus ovatus*, II *Asplenium trichomanes*, II *Arenaria serpyllifolia*, II *Campanula rapunculoides*, II *C. rotundifolia*, II *Carex digitata*, II *Hypericum perforatum*, II *Juniperus communis*.

b) *Festucetum pallentis neckeretosum* n. nov. (*Festucetum glaucae* facies à *Saxifraga aizoon* de Kozłowska, 1928).

Ce dernier remplace la sous-association précédente sur les faces exposées au nord, au nord-est, au nord-ouest, et exceptionnellement dans les endroits ombreux, sur les autres faces (mais dans ce cas il s'écarte de la forme typique). Un grand rôle y est joué par d'abondants coussins de mousses.

Je présente ci-dessus la liste floristique de cette sous-association (17 relevés):

Caractéristiques de l'association: V²⁻⁴ *Festuca pallens*, V *Hieracium bifidum* ssp., IV *Libanotis montana*, III *Sempervivum soboliferum*, I *Allium montanum*; V *Ditrichum flexicaule*, V *Encalypta contorta*, V *Tortella tortuosa*.

Différentielles de la sous-association: II *Saxifraga aizoon*; V²⁻³ *Necera crispa*, V *N. complanata*, IV *Plagiopus Oederi*, I *Metzgeria pubescens*.

Caractéristiques de l'alliance *Festucion vallesiacae* et de l'ordre *Festucetalia vallesiacae*: II *Scabiosa ochroleuca*, I *Potentilla arenaria*, I *Melica transsilvanica*.

Caractéristiques de la classe *Festuco-Brometea*: V *Dianthus carthusianorum*, III *Euphrasia stricta*, III *Pimpinella saxifraga*, I *Calamintha acinos*, I *Euphorbia cyparissias*, I *Plantago media*, I *Taraxacum laevigatum*.

Compagnes: V *Arabis arenosa*, V *Asplenium ruta muraria*, V *A. trichomanes*, V *Campanula rotundifolia*, V *Galium erectum*, IV *Carex digitata*, IV *Valeriana tripteris*, IV *Vincetoxicum officinale*, III *Asperula tinctoria*, III *Campanula rapunculoides*, III *Geranium Robertianum*, III *Melica nutans*, III *Sedum maximum*, III *Silene nutans*, III *Thymus ovatus*, II *Cystopteris fragilis*, II *Fragaria vesca*, II *Hepatica trifolia*, II *Polygonum vulgare*, II *Rhamnus cathartica*, II *Taraxacum officinale*, II *Viola collina*.

3. Association à *Dryopteris Robertiana*, Tüxen, 1937,

C'est un groupement des éboulis mouvants calcaires sans ombre, développé non typiquement dans les endroits ombragés. Il se présente habituellement sous un caractère tout à fait fragmenté, en individus allant jusqu'à quelques mètres carrés de surface; par exception seulement, il forme de grandes plaques sur les pentes raides fortement pâturées par le bétail. D'habitude il constitue une étroite bande à la bordure d'en bas des éboulis sur lesquels entre la végétation. Il a un caractère nettement pionnier. Au point de vue floristique, il est relativement pauvre, mais sa composition est fixée en général. Il semble qu'il était initialement beaucoup moins répandu que maintenant, mais il s'est étendu sur de grands espaces par suite de la pâture des pentes abruptes.

La liste floristique du *Dryopteridetum Robertianae* est la suivante (11 relevés):

Caractéristique locale de l'association: V³⁻⁵ *Dryopteris Robertiana*.

Compagnes: V *Galium erectum*, V *Geranium Robertianum*, IV *Galium vernum*, IV *Origanum vulgare*, IV *Veronica chamaedrys*, III *Urtica dioica*, III *Vincetoxicum officinale*, II *Allium montanum*, II *Arabis arenosa*, II *Cerastium arvense*, II *Euphorbia cyparissias*, II *Festuca pallens*, II *Fragaria vesca*, II *Pimpinella saxifraga*, II *Poa compressa var. polynoda*, II *Scabiosa ochroleuca*, II *Sedum maximum*, II *Viola silvestris*.

4. Groupement à *Geranium sanguineum*.

Ce groupement a été décrit pour la première fois par Koźłowska en 1925, sous le nom d'association à *Corylus avellana* — *Peucedanum cervaria*. Un peu plus tard (1928), elle a changé cette

dénomination en association à *Prunus fruticosa* — *Peucedanum cervaria*.

En analysant de plus près, on s'aperçoit que l'on a à faire ici à une pénétration réciproque de deux associations: les pelouses appartenant à l'ordre des *Festucetalia vallesiacae* (*Koelerieto-Festucetum sulcatae* ass. nova) et l'association de broussailles proprement dite *Coryleto-Peucedanetum cervariae*, de l'ordre des *Quercetalia pubescentis* (association à *Corylus avellana* — *Peucedanum cervaria* Kozłowska, 1925, emend. Medwecka-Kornaś msc). Nous ne sommes arrivés à cette conclusion qu'après avoir terminé le présent travail. Nos recherches écologiques se rapportent encore à l'association à *Corylus avellana* — *Peucedanum cervaria* de Kozłowska. Pour souligner qu'il ne s'agit pas ici d'une association nettement caractérisée, mais d'un stade transitoire, d'ailleurs proche du *Coryleto* — *Peucedanetum cervariae* pur, nous avons adopté le nom du groupement à *Geranium sanguineum*.

Ce groupement n'apparaît sur les rochers que là où ils sont recouverts d'une fine couche de loess. La physionomie et la composition floristique des individus différents sont assez diverses: on y rencontre toute les nuances, du groupement lâche ou compact d'herbes absolument sans broussailles (stades de dégradation) jusqu'au taillis de petits chênes.

La liste floristique du groupement à *Geranium sanguineum* est la suivante (13 relevés):

Caractéristiques de l'association à *Corylus avellana-Peucedanum cervaria* (d'après Kozłowska): V *Geranium sanguineum*, V *Trifolium alpestre*, IV *Cytisus capitatus*, IV *Inula hirta*, IV *Peucedanum cervaria*. II *Trifolium rubens*.

Compagnes (*transgressives de *Koelerieto-Festucetum*): V **Euphorbia cyparissias*, V **Helianthemum obscurum*, IV **Brachypodium pinnatum*, IV *Briza media*, IV **Carex caryophyllea*, IV *Coronilla varia*, IV *Genista tinctoria*, IV *Hypericum perforatum*, IV *Origanum vulgare*, IV **Phleum Boehmeri*, IV **Scabiosa ochroleuca*, IV *Vincetoxicum officinale*, III **Dianthus barbatus*, III **Festuca sulcata*, III *Galium erectum*, III *G. vernum*, III *G. verum*, III **Plantago media*, III **Poa pratensis* var. *angustifolia*, III *Primula officinalis*, III *Sedum maximum*, III **Thymus glabrescens*, III *Ih. ovatus*, III *Trifolium montanum*, III *Veronica teucrium*, II **Achillea pannonica*, II *Anthericum ramosum*, II *Arenaria serpyllifolia*, II *Betonica officinalis*, II *Campanula persicifolia*, II *Digitalis ambigua*, II *Fragaria vesca*, II *Galium boreale*, II *Linum catharticum*,

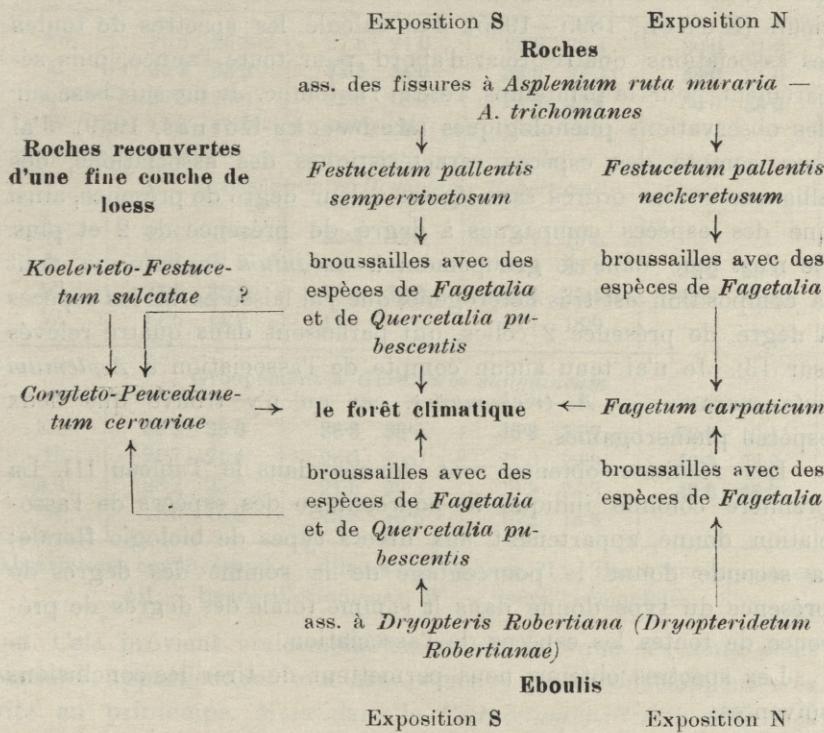
II **Ranunculus bulbosus*, II *Silene nutans*, II **Stachys rectus*, II *Taraxacum officinale*.

Les arbustes: IV *Rhamnus cathartica*, III *Rosa canina*, II *Corylus avellana*, II *Prunus spinosa*, II *Quercus robur*.

Succession des groupements végétaux des rochers

La végétation des rochers calcaires du Jura Cracovien se développe différemment suivant l'exposition et la structure du substratum. On peut représenter ce développement par un schéma, que nous donnons dans le Tableau II.

TABLEAU II.
Succession des groupements végétaux des rochers.



Spectres de la biologie de pollinisation des associations rocheuses

Les recherches sur la biologie florale dans les associations végétales, commencées par M. Szafer en 1927 et continuées seulement en Pologne (Mme Ziembka, 1931), ont apporté plusieurs ré-

sultats intéressants. Le spectre de la biologie de pollinisation apparaît comme un trait caractéristique de l'association végétale, valable non seulement du point de vue phytosociologique, mais encore pour la biocénétique générale, puisqu'il représente jusqu'à un certain point la vie des insectes dans le groupement végétal. On n'a malheureusement jusqu'ici étudié sous ce rapport que quelques associations. La raison en est d'une part le peu de connaissance que nous avons de la biologie de la pollinisation des différentes espèces de plantes, d'autre part le manque actuel d'études phénologiques sur les associations.

Dans mes calculs, j'ai été forcé, faute d'observations propres, de classifier les différentes espèces au point de vue de la biologie des fleurs en me basant exclusivement sur les ouvrages antérieurs (Knuth, 1895—1905). J'ai calculé les spectres de toutes les associations quatre fois: d'abord pour toute l'année, puis séparément pour le printemps, l'été et l'automne. Je me suis basé sur des observations phénologiques (Medwecka-Kornaś, 1949). J'ai tenu compte des espèces caractéristiques des associations, des alliances et des ordres sans égard à leur degré de présence, ainsi que des espèces compagnes à degré de présence de 2 et plus. Ce n'est que dans le groupement à *Geranium sanguineum*, dont la composition est très hétérogène, que j'ai laissé parmi les espèces à degré de présence 2 celles, qui paraissent dans quatre relevés (sur 13). Je n'ai tenu aucun compte de l'association à *Asplenium ruta muraria* — *A. trichomanes*, car on n'y trouve que deux espèces phanerogames.

Les résultats obtenus sont donnés dans le Tableau III. La première colonne indique le pourcentage des espèces de l'association donné, appartenant aux divers types de biologie florale; la seconde donne le pourcentage de la somme des degrés de présence du type donné dans la somme totale des degrés de présence de toutes les espèces de l'association.

Les spectres obtenus nous permettent de tirer les conclusions suivantes:

1. Dans l'association *Festucetum pallentis sempervivetosum* et dans le groupement à *Geranium sanguineum* la quantité des fleurs eutropiques est plus grande au printemps et en été qu'en automne. Par contre leur maximum d'été n'est pas apparent, et à sa place se manifeste un maximum de printemps, faible à vrai dire, mais

TABLEAU III.

Spectres de la biologie de pollinisation des associations rocheuses du Jura Cracovien.

	Année	Printemps	Été	Automne
<i>Festucetum pallentis sempervivetosum</i>				
Eu	26·0 33·6	30·0 41·2	27·8 31·1	18·7 22·1
H	30·4 25·5	20·0 11·7	27·8 25·5	50·0 41·7
All	26·0 26·4	25·0 23·5	30·6 30·0	31·3 36·1
W	17·4 14·5	25·0 23·5	13·9 13·3	— —
<i>Festucetum pallentis neckeretosum</i>				
Eu	26·5 26·8	27·8 24·0	28·6 30·4	30·0 31·0
H	35·3 33·0	33·3 34·0	33·0 27·3	40·0 31·0
All	26·5 26·8	22·2 18·0	28·6 33·4	30·0 38·0
W	11·8 13·4	16·7 24·0	9·5 9·1	— —
Association à <i>Dryopteris Robertiana</i>				
Eu	17·6 27·0	33·3 32·0	7·7 10·8	— —
H	29·4 21·9	22·2 28·0	30·8 35·1	57·2 68·4
All	35·5 36·2	33·3 32·0	38·5 35·1	42·9 31·6
W	17·6 14·9	11·1 8·0	23·1 18·9	— —
Groupement à <i>Geranium sanguineum</i>				
Eu	36·9 38·0	36·8 39·0	36·8 35·7	20·0 16·1
H	21·7 21·4	26·3 25·0	21·0 22·9	40·0 38·8
All	28·2 25·5	21·0 20·3	28·9 26·3	40·0 45·2
W	13·0 15·2	15·8 15·6	13·2 15·3	— —

Abréviations employées: Eu — fleurs eutropiques, H — fleurs hemitropiques, All — fleurs allotropiques, W — fleurs anémophiles.

net. Cela provient vraisemblablement du fait que ces deux associations appartiennent aux groupements qui se développent très vite au printemps. Mais dans le *Festucetum pallentis neckeretosum*, froid et ombragé, le maximum des fleurs eutropiques ne se produit qu'en automne, c'est-à-dire très tard. Il en est tout autrement de l'association à *Dryopteris Robertiana* très pauvre en fleurs eutropiques, dans laquelle un fort maximum se produit au printemps. On ne peut pourtant pas y attribuer trop d'importance,

car c'est une association composée d'un petit nombre d'espèces.

2. Dans toutes les associations, la plupart des plantes anémophiles fleurissent au printemps; en automne par contre, il n'y en a absolument aucune.

3. Les diverses associations présentent entre elles de notables différences. La plus riche en espèces eutropiques est le groupement à *Geranium sanguineum*, qui possède le plus grand degré de recouvrement par la végétation et la vie des insectes la plus intense. Dans le *Festucetum pallentis*, la sous-association chaude *semperfivetosum* a plus de fleurs eutropiques que la sous-association *neckeretosum*. froide et pauvre en insectes. Enfin le groupement pionnier des éboulis mouvants, l'association à *Dryopteris Robertiana* est la plus pauvre en espèces eutropiques. Ce fait ne se laisse expliquer ni par l'exposition de l'association, ni par la rareté des insectes dans le voisinage. Il se peut que le facteur du manque d'insectes eutropiques soit la petite quantité des phanérogames (*Dryopteris Robertiana* et *Homalothecium Philippeanum* y dominent) et la sécheresse extrême de cette association. Au printemps, où les pierailles ne sont pas encore aussi brûlées par le soleil qu'en été, il y fleurit quelques plantes eutropiques.

Si l'on compare les spectres des associations que j'ai étudiées avec les données se rapportant à d'autres groupements, on découvre des analogies et des différences intéressantes. Je présente ici l'*Inuletum ensifoliae*¹⁾, étudié au point de vue de la biologie des fleurs par Szafer en 1927, et le *Fagetum »calcareum«*²⁾ du Jura Cracovien, étudié par Ziembka en 1931. Les spectres de ces associations se présentent comme suit:

<i>Inuletum ensifoliae</i>					<i>Fagetum »calcareum«</i>			
	Année	Prin- tempis	Été	Au- tomne	Année	Début du prin- temps	Fin du prin- temps	Été
Eu	30·9%	9·1%	36·0%	—	29·6%	38·1%	30·0%	27·2%
H.	33·4%	18·2%	36·0%	25·0%	25·1%	19·0%	27·8%	24·2%
All	23·0%	45·4%	16·5%	75·0%	21·8%	18·9%	23·1%	27·2%
W	12·8%	27·3%	15·5%	—	12·1%	19·0%	11·6%	6·1%

¹⁾ Association de pelouse xérothermique décrite pour la première fois par A. Kozłowska en 1925.

²⁾ Le nom correct de l'association du hêtre dans le Jura Cracovien est *Fagetum carpathicum*.

Si nous comparons ces résultats avec les données contenues dans le Tableau III, 1-e colonne, il apparaît que:

1. Les spectres généraux démontrent que la plus grande quantité des espèces eutropiques se trouvent dans les broussailles du groupement à *Geranium sanguineum*, et que par contre, aussi bien dans les associations d'organisation inférieure, herbeuses, que dans la forêt, leur nombre est moindre. Bien que je compare ici des associations n'appartenant pas à la même série de succession, on peut supposer que de semblables changements se produisent aussi au sein d'une même série. Il y a peu d'espèces eutropiques dans les associations pionnières, puis leur nombre croît, arrive à un maximum, pour diminuer ensuite au fur et à mesure qu'on approche du climax. Il est intéressant de constater que le spectre de l'association pionnière à *Dryopteris Robertiana* ressemble d'une manière frappante à celui du *Salicetum herbaceae* des Tatras (Szafér, 1927), avec lequel il n'a pourtant aucune parenté systématique.

2. Les modifications phénologiques des spectres de la pollinisation de fleurs dans les associations nonforestières se produisent d'une manière assez semblable. Aussi bien dans l'*Inuletum ensifoliae* que dans les associations étudiées par moi (à l'exception du *Festucetum pallantis neckeretosum* et du *Dryopteridetum Robertianae*), le maximum des fleurs eutropiques tombe à la fin du printemps et en été. Il en est tout autrement dans la forêt de hêtres, où le plus grand nombre de fleurs eutropiques fleurissent au début du printemps. Entre l'*Inuletum ensifoliae* et les associations des roches, on distingue cependant malgré leur ressemblance, de grandes différences, qui proviennent sans doute, en partie, du fait que les fleurs d'été qui commencent à fleurir dès le mois de mai ont été comptées dans ma statistique aussi parmi les fleurs de printemps. A côté de cela, il y a aussi des causes effectives: le microclimat des associations rocheuses est sans aucun doute très différent de celui de l'association de steppes *Inuletum ensifoliae*, et les saisons phénologiques sont très accélérées dans les rochers, à l'exception du *Festucetum pallantis neckeretosum*.

Je profite de cette occasion pour exprimer mes remerciements à MM. les Prof. W. Szafér et B. Pawłowski sous la direction desquels ce travail a été exécuté.

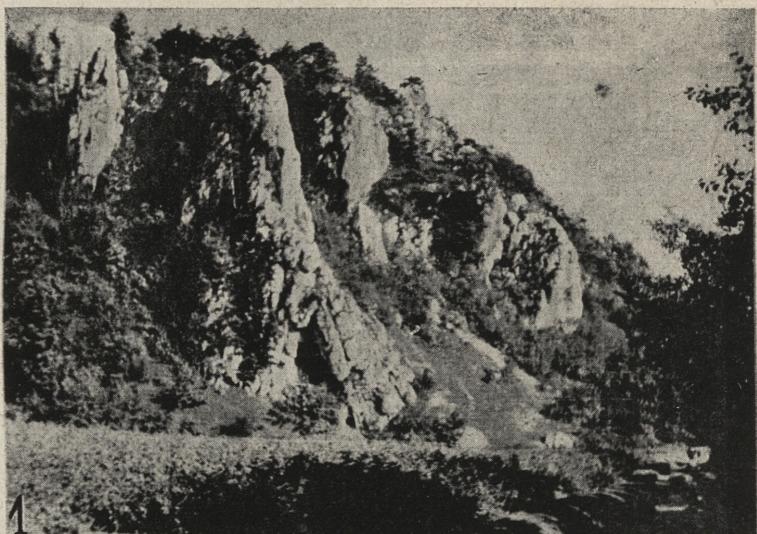
Institut Botanique de l'Université Jagiellonne. Kraków.

Bibliographie.

- 1) Braun-Blanquet J.: Études phytosociologiques en Auvergne. Clermont-Ferrand. 1926. — 2) Braun-Blanquet J.: Pflanzensoziologie. Berlin. 1928. — 3) Braun-Blanquet J.: Aperçu des groupements végétaux du Bas Languedoc. Comm. S. I. G. M. A. № 9. 1931. — 4) Braun-Blanquet J. voir Meier H.: 1934. — 5) Braun-Blanquet J. & Tüxen R.: Übersicht der höheren Vegetationseinheiten Mitteleuropas. Comm. S. I. G. M. A. № 84. 1943. — 6) Cammerloher H.: Blütenbiologie I. Berlin. 1931. — 7) Klíka J.: Studien über die xerotherme Vegetation Mitteleuropas. I: Die Pollauer Berge im südlichen Mähren. Beih. z. Bot. Centralbl. 47. 1931. — 8) Klíka J.: Die Gesellschaften des *Festucion vallesiacae* Verbandes in Mitteleuropa. Studia Botanica Čechica II, 3. 1939. — 9) Klaput A.: Caractéristique du sol dans les associations végétales rocheuses du Jura de Cracovie. (manuscrit) — 10) Knuth P.: Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig. 1895—1905. — 11) Kozłowska A.: La variabilité de *Festuca ovina* L. en rapport avec la succession des associations steppiques du Plateau de Petite-Pologne. Bull. Acad. Polon. Cl. Math. Nat., B I. 1925. — 12) Kozłowska A.: Études phyto-sociologiques sur la végétation des roches du plateau de la Petite-Pologne. Ibid. 1927. — 13) Rajina V.: Schaedae ad Floram Čechoslovenicam exsiccatam. Acta Botanica Bohemica 9. 1930. — 14) Medwecka-Kornas A.: Biologie de la dissémination des associations végétales rocheuses du Jura de Cracovie. Bull. Acad. Polon. Cl. Math. Nat. B I. 1949. — 15) Meier H. & Braun-Blanquet J.: Prodrome de groupements végétaux. Fasc. 2: Classe des *Asplenietales rupestres*. Montpellier. 1934. — 16) Müller H.: Alpenblumen. Ihre Befruchtung durch Insekten und ihre Anpassungen an dieselben. Leipzig. 1881. — 17) Porsch O.: Methodik der Blütenbiologie. Handb. d. biolog. Arbeitsmethoden. Abt. 9. 1922. — 18) Szafer W.: On the statistics of flowers in plant associations. Bull. Acad. Polon., Cl. Math. Nat., Sér. B I. 1927. — 19) Tüxen R.: Die Pflanzengesellschaften Nordwestdeutschlands. Mitt. d. Florist-Soziol. Arbeitsgemeinschaft in Niedersachsen 3. 1937. — 21) Zapalowicz H.: Conspectus Flora Galiciae criticus. I. Kraków. 1906. — 22) Ziembka M.: Blütenbiologische Beobachtungen aus den polnischen Ostkarpathen mit Berücksichtigung einiger Pflanzenassoziationen. Bull. Acad. Polon., Cl. Math. Nat., Sér. B I. 1931.

Explication des plateaux

1. Paysage typique du Jura Cracovien: une vallée d'érosion (Kluczwoda). Sur les roches abruptes l'association *Festucetum pallentis*, au leurs pieds, sur les éboulis mouvants je *Dryopteridetum Robertianae*.



1



2

J. Kornas



3



4

J. Kornas

2. *Festucetum pallentis neckeretosum* sur les rochers dans la vallée Będkowska.

3. *Dryopteriletum Robertianae* sur les éboulis mouvants dans la vallée Będkowska.

4. Broussailles (l'association à *Corylus avellana* — *Peucedanum cervaria*) sur la colline calcaire »Bielany« aux environs de Cracovie. Au premier plan la pelouse — *Koelerieto-Festucetum sulcatae*.

Problem Heterozji. I. Heterozja w międzyodmianowych krzyżówkach Phaseolus vulgaris. — The problem of Heterosis. I. Heterosis in intervarietal crosses of Phaseolus vulgaris.

Mémoire

de M. E. MALINOWSKI m. t.

présenté le 24 Juin 1949

(Plate 4)

This paper is the first preliminary report on the author's researches on heterosis in *Phaseolus* and *Petunia*. In these preliminary reports, attention will be called mainly to the shape of the F_2 frequency distributions. The whole of the problem of heterosis and the whole of the experimental data will shortly be presented in a separate publication in Polish with an English summary.

In many intervarietal crosses of *Phaseolus vulgaris* a more or less pronounced hybrid vigour occurs. I have observed heterosis phenomena several times in my kidney-bean investigations. Wingard (1927) also quotes some such examples. We know of analogous cases in other self-fertilizing plants. Müntzing (1945) reports that in crosses between pure lines of the self-fertilizing species *Galeopsis Tetrahit* it was often observed that the F_1 hybrids had quite a good vigour, and sometimes they seemed to surpass both parent lines in this respect.

I have always observed in my experiments more pronounced heterosis in plants grown in the field as compared with those grown in pots. The differences between F_1 and the parental forms were also much greater in the field. In 1935 I described some instances of hybrid vigour in *Phaseolus vulgaris* grown in the field, and I presented in this paper some drawings showing diagrammatically all internodes of the parental types as well as

of their hybrids. In Figs. 1, 2 and 3 of the present paper some examples are shown of vigorous plants grown in pots. In these

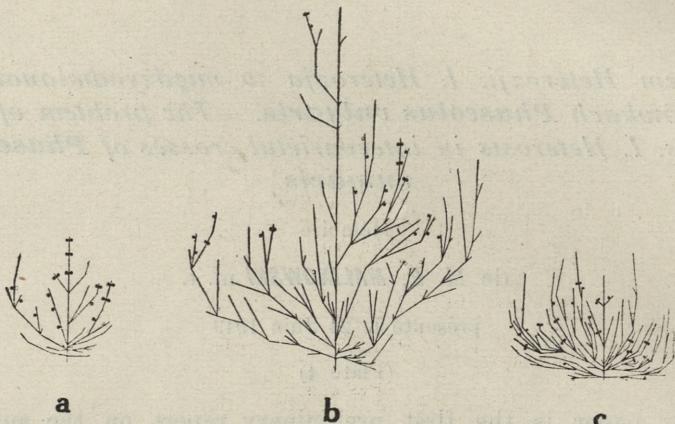


Fig. 1. Diagrams showing all internodes drawn to the same scale: *a* — of *Phaseolus vulg. melleus*, *b* — of F_1 , *c* — of the strain *X*. All plants were grown in zinc pots.

three figures all internodes of the parental forms and of F_1 are represented diagrammatically, in each figure to the same scale.

Four varieties of *Phaseolus vulgaris* are involved in this case, namely: 1) Haricot Reine de France, a pole bean. 2) *Phaseolus*

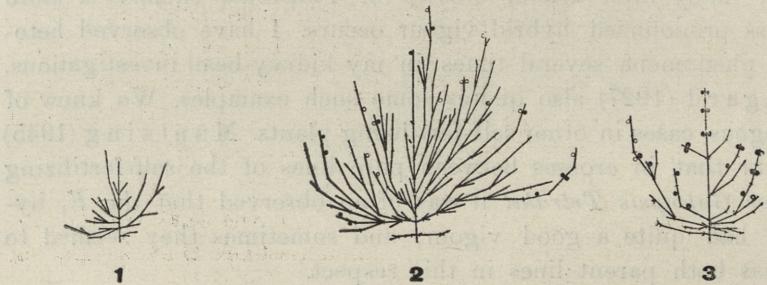


Fig. 2. Diagram showing all internodes drawn to the same scale: 1 — of the strain *Y*, 2 — of F_1 , 3 — of *Phaseolus vulg. melleus*. All plants were grown in pots.

vulgaris melleus, a bush variety, which I obtained from the Cracow Botanical Garden under the name of *Phaseolus ricciardianus*. The name of *Phaseolus vulgaris melleus* has been given to this variety in my paper of 1935. 3) *Phaseolus vulgaris*, a bush bean,

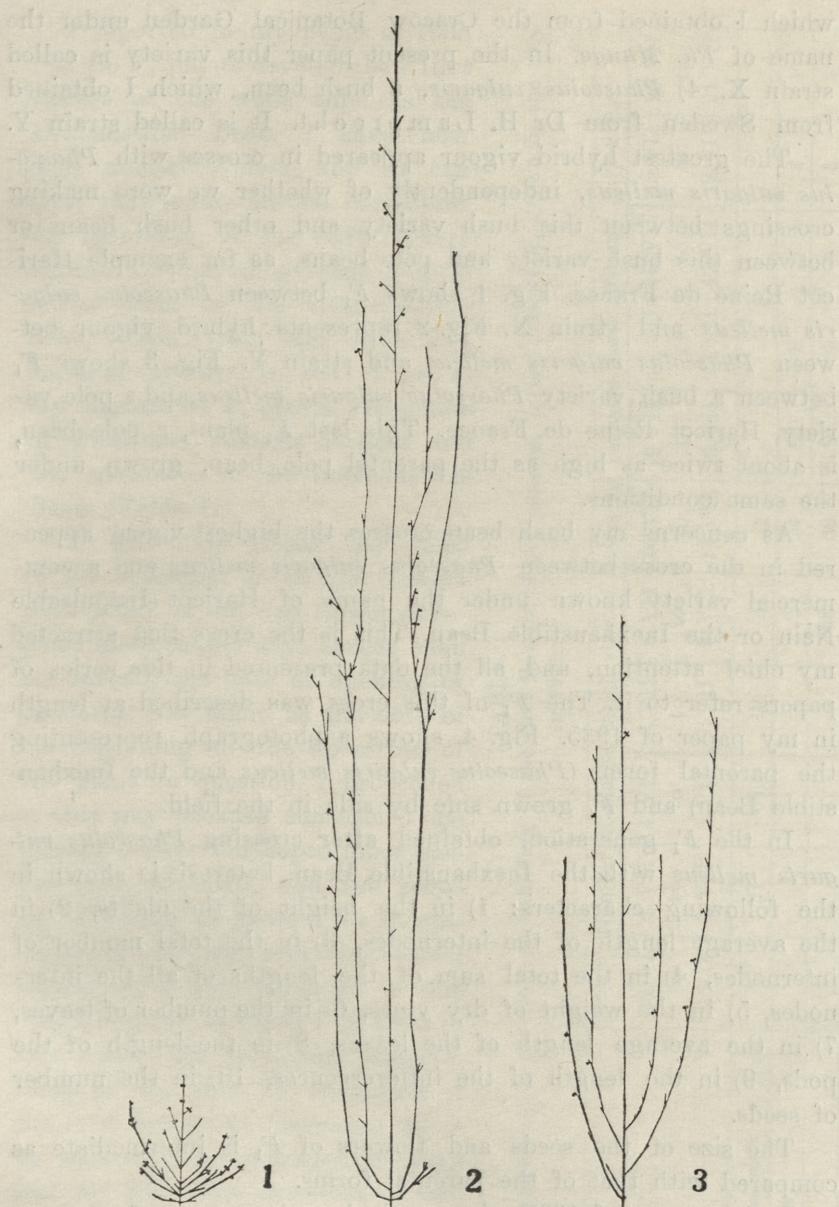


Fig. 3. Diagrams drawn to the same scale and representing all internodes. 1 — of *Phaseolus vulg. melleus*, 2 — of F_1 , 3 — of Haricot Reine de France (a pole bean). Both last individuals had a twining habit. All plants were grown in zinc pots.

which I obtained from the Cracow Botanical Garden under the name of *Ph. Mungo*. In the present paper this variety is called strain X. 4) *Phaseolus vulgaris*, a bush bean, which I obtained from Sweden from Dr H. Lamprecht. It is called strain Y.

The greatest hybrid vigour appeared in crosses with *Phaseolus vulgaris melleus*, independently of whether we were making crossings between this bush variety and other bush beans or between this bush variety and pole beans, as for example Haricot Reine de France. Fig. 1 shows F_1 between *Phaseolus vulgaris melleus* and strain X. Fig. 2 represents hybrid vigour between *Phaseolus vulgaris melleus* and strain Y. Fig. 3 shows F_1 between a bush variety *Phaseolus vulgaris melleus* and a pole variety, Haricot Reine de France. This last F_1 plant, a pole bean, is about twice as high as the parental pole bean, grown under the same conditions.

As concerns my bush bean crosses the highest vigour appeared in the cross between *Phaseolus vulgaris melleus* and a commercial variety known under the name of Haricot Inépuisable Nain or the Inexhaustible Bean. This is the cross that attracted my chief attention, and all the data presented in this series of papers refer to it. The F_1 of this cross was described at length in my paper of 1935. Fig. 4 shows a photograph representing the parental forms (*Phaseolus vulgaris melleus* and the Inexhaustible Bean) and F_1 grown side by side in the field.

In the F_1 generation, obtained after crossing *Phaseolus vulgaris melleus* with the Inexhaustible Bean, heterosis is shown in the following characters: 1) in the height of the plants, 2) in the average length of the internodes, 3) in the total number of internodes, 4) in the total sum of the lengths of all the internodes, 5) in the weight of dry vines, 6) in the number of leaves, 7) in the average length of the leaves, 8) in the length of the pods, 9) in the length of the inflorescences, 10) in the number of seeds.

The size of the seeds and flowers of F_1 is intermediate as compared with that of the parental forms.

In my paper of 1935, the particular characters of F_1 were treated at some length, and I am therefore giving here only a few data bearing upon the matter. I must however enter a little more into detail as to the time of flowering of F_1 .

I reported in my paper of 1935 that the F_1 plants develop their first flowers at the same time as the Inexhaustible Bean. I have now more numerous data, and so can state that under normal conditions the unfolding of the first flowers begins in F_1 on an average a little earlier than in the Inexhaustible Bean, which is the later of the two parental varieties. In 1941 I had at my disposal 94 F_1 plants, 116 plants of *Phaseolus vulgaris melleus* and 103 specimens of the Inexhaustible Bean. (Table I).

In all these plants the dates of the unfolding of the first flowers were noted. If the first flower developed more than 3 days earlier than the second, the date of opening of the latter was taken as the date of the beginning of the flowering of the plant in question. I proceeded in this way because sometimes one solitary flower developed much earlier than the rest, and the regular unfolding of flowers in succession started only with the second flower. The data collected in this way are given in Table I. We see in this Table the frequency distributions of the time of unfolding of the first flowers in *Phaseolus vulgaris melleus*, the Inexhaustible Bean and F_1 . The class intervals of two days were adopted in this Table. On July 8th and 9th we found the first unfolded flowers in 2 individuals of the Inexhaustible Bean,

TABLE I
Frequency distributions of the time of unfolding of the first flowers of the parental forms and of F_1 grown in the field in 1941.

	Number of plants which started flowering between June 30 th and July 21 st .										
	30. VI	2. VII	4. VII	6. VII	8. VII	10. VII	12. VII	14. VII	16. VII	18. VII	to 20. VII
	to 1. VII	to 3. VII	to 5. VII	to 7. VII	9. VII	11. VII	13. VII	15. VII	17. VII	19. VII	21. VII
<i>Phaseolus vulgaris melleus</i>	2	27	64		19	3		1			
Inexhaustible					2		54	32	9	3	2
F_1					4	38	30	12	4	2	1
											3

8*

while among the F_1 plants there were already at this time 42 such individuals.

Though on an average the F_1 plants start flowering a little earlier than the Inexhaustible Bean, their flowering period lasts much longer and they mature much later. They produce more flowers and more seeds.

But the time of flowering is largely dependent upon the length of day. When kept in daylight for eight hours, F_1 a little more vigorous than the parents, starts flowering earlier, almost as early as *Phaseolus vulgaris melleus* (Table II). The parental varieties in the above-mentioned experiments were also grown in similar conditions, having a day of 8 hours instead of the normal length. All the plants investigated were given shortened daylight as soon as their first leaves unfolded.

The data shown in the subsequent Tables from III to VII concern individuals which were given shortened daylength as soon as the cotyledons appeared above the ground.

Tables II, III and IV show the time of flowering of the parental varieties and of F_1 grown in normal and in shortened daylight. In Table II data are given of 3 individuals of each of the parental forms and 3 individuals of F_1 . For each individual plant the unfolding of successive flowers was noted every day, the flowers were counted and such data were recorded at 3-day intervals. In Table III the same is shown for 4 plants of each of the parental forms and of F_1 but the data are recorded for each day separately. From Table II it is seen that in normal daylength F_1 started flowering about 9 days after the Inexhaustible Bean and about 20 days after *Phaseolus vulgaris melleus*. In 8 hours' daylight F_1 started flowering about 3 days after *Phaseolus vulgaris melleus* and less than 3 days before the Inexhaustible Bean (Table II). In 1942 in 3 and 4 hours daylength the F_1 plants started flowering much earlier than either of the parents (Table IV).

The photoperiodic response of the F_1 plants is greater than that of the parental forms, and therefore in 3 or 4 hours' daylight our F_1 plants started flowering earlier than either of the parental forms. In 1943 I repeated the experiments in $4\frac{1}{2}$ hours daylength and obtained similar results. Table V shows that in 1943 one of the treated F_1 plants started flowering on July 15th,

TABLE II
Course of flowering of treated and untreated parental forms and F_1 plants from June 29th to September 27th 1936.

Course of flowering of F_1 and of the parental forms in 8 hours' daylight from June 21^t to July 18th 1937

TABLE III

		21/VI	22/VI	23/VI	24/VI	25/VI	26/VI	27/VI	28/VI	29/VI	30/VI	1/VII	2/VII	3/VII	4/VII	5/VII	6/VII	7/VII	8/VII	9/VII	10/VII	11/VII	12/VII	13/VII	14/VII	15/VII	16/VII	17/VII	18/VII
	F_1 plants																												
	plant N° 1																												
	" 2																												
	" 3																												
	" 4																												
Inex-	mell.	plant N° 1																											
haustible		" 2																											
		" 3																											
		" 4																											
<i>Phas. v. mell.</i>		plant N° 1																											
		" 2																											
		" 3																											
		" 4																											
		plant N° 1																											
		" 2																											
		" 3																											
		" 4																											

TABLE IV
Course of flowering of parental forms and of F_1 grown in 1942 in pots in 3 hours' daylight till August 8th and in 4 hours' daylight after this date.

	Days of August												Days of September																				
	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	
Phas. mell. e. plant N° 1													1	1	1	1	1	1	1	1	1												
" " 2													2																				
" " 3													1																				
Phas. mell. e. Inex-haupe																						1	1	1	1	1	1	1	1	1	1		
plant N° 1 " " 2																																	
" " 3													1																				
plant N° 1 " " 2																																	
" " 3													2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			
F_1																																	

i. e. 7 days before the earlier of the treated *Phaseolus vulgaris melleus* individuals and 11 days before the earlier of the two specimens of the Inexhaustible Bean. The flowering is very poor in such a short daylight.

In the majority of cases of heterosis a hastening of the time of flowering has been observed as compared with either parental form. Some authors come to the conclusion that heterosis tends to hasten the time of flowering (Jones 1918, Łysienko 1948). In our case concerning *Phaseolus vulgaris* such a tendency exists only under the conditions of a very short daylight (Tab. IV, V).

As I have pointed out, F_1 was more vigorous than the parental forms in both normal and shortened daylight. The difference in vigour in favour of F_1 , as compared with the parents, was observed also in 4 and 6 hours' daylight when all plants were very small because of insufficient assimilation (Tables VI and VII). Such a considerable shortening of the length of day does not make up for the difference in size between F_1 and its parental forms. The F_1 generation is always more vigorous than the parents, grown under the same conditions.

We may conclude that the differences in photoperiodic reaction are not responsible for the differences in vigour between F_1 and the parental forms. I called attention in 1935 to the resemblance in external characters between the vigorous growth due to hybridization and the vigorous size as the result of photoperiodic response. But the data given in Tables VI and VII seem to show that the genetic factors responsible for these two phenomena are rather different as to their nature.

Much importance is attached in my researches to the analysis of the shape of the F_2 frequency distribution, and one of the papers of this series will deal exclusively with this question. It is essential, therefore, for our later considerations to know what is the fertility of F_1 . My observations have shown that the pollen grains are normal in the F_1 plants. There is a very small percentage of abortive pollen grains. As I have already reported (1935), among 2486 pollen grains of the F_1 plants examined I found only 36 abortive ones (which constitutes 1·44%). In the parental forms the percentage of abortive pollen grains is as follows: 0·26% for *Phaseolus vulgaris melleus* and 0·73% for the Inexhaustible Bean.

TABLE V.
Course of flowering of the parental varieties and of F_1 in $4\frac{1}{2}$ hours' daylight in the field in 1943.

	Days of July												Days of September														
	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
plant N° 1 Inexh. Bean.																											
" " 2																		2	1								
F_1 plant N° 1	1	1	2	2	2	2													1								
" " 2			1	1	1	1																				1	
<i>Phas. v. melleus</i>																		1									
" " 2																		1								1	

TABLE VI.
Frequency distributions of the height of parental forms and of F_1 grown in 1940 in 6 hours' daylight.

	Height of plants in cms																													
	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	n
<i>Phas. v. melleus</i>																													2	25.5
Inexhaustible																													3	29.0
F_1																													4	37.0
^s <i>Phas. v. melleus</i>																													4	25.75
Inexhaustible	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	24.67	
F_1																													4	29.25

TABLE VII

Frequency distributions of the height of parental forms and of F_1 grown in pots in 6 and 4 hours' daylight.

The haploid number of chromosomes in the parental varieties is 11. I found the same number in the F_1 plants and in all the examined vigorous specimens of the subsequent generations. The chromosomes in the F_1 plants as well as in vigorous plants of the subsequent generations behave quite normally. We have looked attentively for any abnormalities in both somatic and meiotic mitoses but we have not discovered any.

As in other typical cases of heterosis the cell size of our F_1 plants is the same as in the parental forms. From this point of view we examined the pollen mother cells and the cells of the leaves of the parental forms and of F_1 .

The F_1 plants remain bush beans, like the parental varieties. Not one case of twining round the supports has been observed in this generation. In spite of careful examination of all F_1 plants I did not find even one twining internode. The stakes seen in the photograph (Fig. 4.) were put to prevent the bush beans from being knocked down by the wind and not for climbing.

The phenomenon of heterosis occurs in all crosses between *Phaseolus vulgaris melleus* and the Inexhaustible Bean regardless of whether the former or the latter variety is used as the mother plant.

Inexhaustible Bean has white, slightly flattened and reniform seeds. The colour of the seeds of *Phaseolus vulgaris melleus* is yellow or perhaps it approaches more closely chamois. The seeds are ovate-oblong, with rounded ends. The seeds of F_1 as far as their colour is concerned show a range of variation from a dark brown to a black one and they are spotted and splashed with yellowish brown. They distinctly differ from both parental forms and owing to this fact we may be certain of the success or failure of our crossings.

Detailed descriptions of the parental varieties and of F_1 are given in my paper of 1935.

Summary

The author describes the vigorous F_1 generation obtained after crossing different varieties of *Phaseolus vulgaris*. Heterosis appeared in all vegetative characters and in addition the size

of the pods was larger than in the parental form. The size of the flowers and seeds was intermediate.

The F_1 plants start flowering a little earlier than the later of the parents. The photoperiodic response of the F_1 plants however is greater than that of the parental forms and in 3 or 4 hours' daylight our F_1 plants started flowering earlier than either parental variety. The F_1 generation is always more vigorous than the parental forms in both normal and shortened daylight.

There exists a resemblance in external characters between the vigorous growth due to hybridization and the vigorous size being the result of photoperiodic response. But the data presented in this paper seem to show that we have to deal here with distinct phenomena and that the genetic factors responsible for these two phenomena are different as to their nature.

I am indebted to Dr Helena Banikowska for her valuable assistance during many years of my work. I wish also to acknowledge my indebtedness to Professor Dr S Barbacki of the University of Poznań for his kind advice concerning the computations of the necessary statistics.

Institute of Genetics. Skieriewice, Poland.

Bibliography

- 1) Jones D. F.: The effect of inbreeding and crossbreeding upon development. Conn. Agr. Exp. Sta. 1918. — 2) Lysienko T. D.: Agrobiologia. 1948. — 3) Malinowski E.: Studies on hybrid vigour in *Phaseolus vulgaris*. Part I. Vigorous sizes and photoperiodic response of the F_1 plants. Zeitsch. f. ind. Abstam. u. Vererb.-lehre. 70. 1935. — 4) Müntzing A.: Hybrid vigour in Crosses between pure lines of *Galeopsis Tetrahit*. Hereditas. 31. 1945. — 5) Wingard S. A.: The immediate effect of Cross-pollination on the size and shape of bean seed. Genetics. 1927.

Explanation of Plate

Fig. 4. The parental forms: *Phaseolus vulgaris melleus* (left) and the Inexhaustible Bean (right). The F_1 plant is in the centre.



Fig. 4.

E. Malinowski

111

Problem heterozji. II. Heterozja w międzygatunkowych i międzyodmianowych krzyżówkach Petunia.—The problem of Heterosis. II. Heterosis in interspecific and intervarietal crosses of Petunia.

Mémoire

de M. E. MALINOWSKI m. t.

présenté le 14 Juin 1949.

(Plate 5)

I have observed hybrid vigour in *Petunia* after crossing inbred strains belonging to different species or varieties. This paper deals with the following strains: 1) a white-flowering garden variety of *Petunia axillaris*, Lam. (known in Horticulture under the name of *Petunia nyctagineiflora*). 2) a variety of *Petunia violacea*, Lindl, with large striped flowers (known in Horticulture under the name of *Admiration*). 3) a variety of *Petunia violacea*, Lindl. with small flowers, obtained from the firm Vilmorin-Andrieux in Paris under the name of *Petunia phoenicea* and referred to in this paper as Vilmorin's *Petunia*.

Different strains of the just-mentioned varieties were selfed for several years (from 5 to 8) and afterwards they were crossed among themselves. Such crosses always gave a vigorous F_1 generation. Selfing has been carried out in buds, the varieties of *Petunia* being self-incompatible at the time of flower maturity. Particular attention has been paid to the reciprocal crosses between the varieties *Admiration* and Vilmorin's *Petunia*.

Let us examine the characters of the F_1 plants.

All F_1 plants were of a much larger size than the larger of the parental forms. They were higher, more branched, their shoots and internodes were longer and their leaves were larger than those of the parental types.

The weight of F_1 plants is also greater than that of the parental forms. But the size of the fruits and flowers remains more

or less intermediate in F_1 . The most characteristic feature of heterosis is the total length of all internodes, which is much larger in F_1 than in the parents; Fig. 2 shows a photograph representing the parental forms (Vilmorin's *Petunia* and *Admiration*) and their F_1 grown side by side.

In the crosses between the varieties *Admiration* and Vilmorin's *Petunia* heterosis is shown in the following characters: 1) in the height of the plants, 2) in the average length of the internodes, 3) in the total number of all internodes, 4) in the total sum of lengths of all internodes, 5) in the weight of the plants, 6) in the average length of the leaves.

Table I shows the differences in height between the parental

TABLE I

Frequency distributions of the height of plants of Vilmorin's *Petunia*, of *Admiration* and of F_1 grown in the field in 1943.

	Height of plants in cms											n	\bar{x}	
	1·5—4·5	4·5—7·5	7·5—10·5	10·5—13·5	13·5—16·5	16·5—19·5	19·5—22·5	22·5—25·5	25·5—28·5	28·5—31·5	31·5—34·5	34·5—37·5		
<i>Admiration</i>	1	5	30	18	6	1							61	10·198
Vilm. <i>Petunia</i>			3	4	8	6	6	2					29	16·448
F_1					4	14	36	36	29	8	2	2	131	23·610

forms and F_1 . These differences are not so strongly marked. The differences in weight (Table II) and in the total length

TABLE II

Frequency distributions of the weight of plants of Vilmorin's *Petunia* of *Admiration* and of F_1 grown in the field in 1937

	Weight of plants in gr														n	\bar{x}						
	100	300	500	700	900	1100	1300	1500	1700	1900	2100	2300	2500	2700	2900	3100	3300	3500	3700			
Vilm. <i>Petunia</i>	39	55	18	6	1																119	289·91
<i>Admiration</i>	79	31	5																		115	171·30
F_1			2	—	3	5	6	16	12	14	22	8	15	17	8	8	1	4	6	147	2166·66	

of all internodes (Table III) are much larger. Parallel with the increase in the height and weight of the plants and in the total length of all internodes, we see in F_1 an enlargement of the size of the leaves as compared to the parental forms (Table IV). The length of the leaves was estimated by measuring three leaves of each plant and calculating the average length. The three leaves for measuring were taken at random. The frequency distributions shown in Table IV refer to these averages.

The time of flowering of F_1 corresponds more or less with that of the earlier parent, viz., Vilmorin's *Petunia*. This is seen from the Table V, in which the number of flowers unfolded during a certain number of 3-day intervals is shown in 2 specimens of each of the parental varieties and of F_1 . Both parental varieties of *Petunia* as well as the F_1 plants were flowering till the first frost, but in our experiment we counted the unfolding flowers only till September 1^t (Table V).

As compared with the phenomena observed in *Phaseolus*, the F_1 plants in *Petunia* have a larger percentage of bad pollen grains. But in general the cultivated varieties of *Petunia* have a large percentage of bad pollen. In 1943 the variety Vilmorin's *Petunia* had on a average 25% of good pollen and the variety Admiration only 15%. The plants of two F_1 generations examined in 1943 and obtained after crossing the varieties Admiration and Vilmorin's *Petunia*, had 42% and 60% of good pollen grains respectively. The F_1 plants are more fertile than their parents. But in the F_2 generation I did not observe any correlation between the percentage of good pollen grains and the degree of plant vigour.

The reciprocal crosses between the varieties Admiration and Vilmorin's *Petunia* show a different vigour, in each case higher than that of either parental strain. The F_1 is always larger when Admiration is used as a mother plant. This is seen in Table III and IV with respect to the following characters: 1) the total sum of the lengths of all internodes and 2) the average length of the leaves (See Tab. IX in the paper III of this series).

These differences in vigour between reciprocal crosses indicate that in the case of heterosis in *Petunia* cytoplasmic action may be involved. Analogous differences in the growth rates of hybrids of two strains of mice have been observed by Marshak (1934,²

TABLE
Frequency distributions of the total sum of lengths of all internodes of
varieties grown in the field in 1943.

	Total sum of lengths											
	0·6	10·6	20·6	30·6	40·6	50·6	60·6	70·6	80·6	90·6	100·6	110·6
	10·5	20·5	30·5	40·5	50·5	60·5	70·5	80·5	90·5	100·5	110·5	120·5
Admiration	36	22	3									
Vilmorin's <i>Petunia</i>	2	11	5	4	1	3	1	1	1			
F_1 (Vilm. \times Adm.)			1	2	5	4	7	14	14	15	7	2
F_2 (Adm. \times Vilm.)		1	—	1	1	5	8	12	5	6	5	2

1936). Borissenko (1941) reports that in reciprocal crosses in *Drosophila* differences occur in fertility and viability, as judged by the number of individuals from a couple of parents.

Such differences in the degree of vigour between hybrids from reciprocal crosses in *Petunia* are not correlated with the size of the seeds from which these hybrids arise.

In our crosses between the varieties Vilmorin's *Petunia* and Admiration the hybrid seeds are always larger when individuals of the former variety are used as mother plants. This is shown in Table VI. We measured the length of the seeds with a Zeiss's monocular dissecting microscope (objective 2 \times and eyepiece 12·5 \times) and the size of the seeds is given in the

TABLE IV
Frequency distributions of the average length of leaves of Vilmorin's *Petunia*, of Admiration and of their reciprocal F_1 generations grown in the field in 1943

	Length of leaves in cms												n	\bar{x}
	1—2	2—3	3—4	4—5	5—6	6—7	7—8	8—9	9—10	10—11	11—12			
Vilm. <i>Petunia</i>		2	5	5	4	3							19	4·5526
Admiration					3	6	9	5					23	7·1956
F_1 Vilm. \times Adm.				1	1	7	25	21	7	—	1	63	7·9285	
F_2 Adm. \times Vilm.					1	10	11	25	13	5		65	8·3307	

divisions of the scale of the eyepiece. Each scale division in this case equals 0·075 mm. The length of the seeds fluctuates in our Tables from 9 to 16 divisions, i. e., from 0·675 mm to 1·200 mm.

III

Vilmorin's *Petunia*, of Admiration and of their reciprocal F_1 generations. Measurements made on July 3^d and 4th

of all internodes in cms												n	\bar{x}	s	$s\%$
120·6	130·6	140·6	150·6	160·6	170·6	180·6	190·6	200·6	210·6	220·6					
130·5	140·5	150·5	160·5	170·5	180·5	190·5	200·5	210·5	220·5	230·5					
3	-	-		1							61	10·09	5·19	51·44	
3	4	6	-	1	1	1	1	1	1	1	29	30·67	20·78	67·75	
											75	82·70	23·39	28·28	
											66	101·86	44·37	43·56	

The seedlings from larger seeds, i. e., from the seeds of Vilmorin's *Petunia* obtained after pollination of this variety with the pollen grains of Admiration, grow faster and are larger than those from smaller seeds, i. e., from the seeds of the reciprocal combination. The differences in seedling size make themselves manifest from the earliest growth stages, and in 7 days after sowing they are already quite easily seen, as is shown in Fig. 1. Our Fig. 1 represents two stages in the development of the seedlings of the parental forms and of F_1 from reciprocal crosses: one on the 7th day and the second on the 12th day after sowing.

It might be expected that larger plants could grow from larger seedlings. But quite the reverse phenomenon takes place in our case. The cross Admiration \times Vilmorin's *Petunia* gives rise to a more vigorous F_1 generation than the cross Vilmorin's *Petunia* \times Admiration (Tables III and IV).

Ashby (1930) has shown that in maize the weight of the embryo of the crossed seed is greater than that obtained after self-pollination. Some other authors have found hybrid seeds to be larger than inbred seeds on the same ear of maize. Despite seed-size differences, the reciprocal hybrids showed uniformity of size at maturity. W. G. Whaley in his review paper on Heterosis (1944) writes as follows: »Despite Ashby's contentions, there appears to be little evidence that an initial seed or embryo size advantage gives any lasting superiority. The initial advantage is usually lost before maturity is reached, not uncommonly in the first few days.«.

TABLE V
The course of flowering of Vilmorin's *Petunia*, of Admiration and of their hybrids grown in 1937

		Number of flowers unfolded at 3-day intervals										Sep.																	
		days of June					days of July					Sep.																	
		15	18	21	24	27	30	3	6	9	12	15	18	21	24	27	30	2	5	8	11	14	17	20	23	26	29		
Vilm.	<i>Pet.</i>	Plant N° 1	2	2	—	3	7	7	13	15	22	21	39	57	60	50	54	42	60	60	90	186	9	58	77	54	42	30	28
"	"	" 2	3	4	3	5	11	17	17	25	27	40	40	52	66	59	60	49	61	51	76	70	98	68	70	52	57	58	38
Admir.	"	" 1					1	2	2	3	4	3	6	8	16	12	10	9	17	16	17	17	21	8	10	13	14	7	3
"	"	" 2						1	1	1	6	7	11	17	27	16	15	10	18	18	15	24	20	6	10	8	6	12	4
<i>F</i> ₁	plant N° 1		1	2	1	1	3	6	6	12	26	19	27	57	74	78	71	67	90	145	128	265	290	211	259	213	207	251	141
<i>F</i> ₁	" 2		2	4	3	2	4	11	13	32	36	41	41	83	92	122	130	110	136	203	180	345	386	285	409	385	363	453	281

TABLE VI

Frequency distributions of seed-lengths in scale divisions of the eyepiece of a monocular dissecting microscope

		9	10	11	12	13	14	15	16	n	\bar{x}
1941	Vilmor. <i>Petunia</i>	—	12	55	193	266	121	12	2	661	12.71
	Admiration	—	6	57	226	294	150	40	—	773	12.83
	Vilm. <i>Pet.</i> × Adm.	1	2	15	72	358	416	100	6	970	13.53
	Adm. × Vilm. <i>Pet.</i>	1	19	111	347	319	93	3	—	893	12.40
1942	Vilmorin's <i>Pet.</i>	—	9	43	152	129	34	3	—	370	12.39
	Admiration	1	8	94	204	186	90	26	3	612	12.56
	Vilm. <i>Pet.</i> × Adm.	—	3	44	227	360	128	23	1	786	12.81
	Adm. × Vilm. <i>Pet.</i>	2	42	217	385	146	45	6	—	843	11.93

We may infer from what has been said that hybrid vigour in *Petunia* is not dependent upon the size of the seeds from which the hybrids develop.

In this connection I should like to mention the paper by F. Kotowski (1929) dealing with the problem of the influence of seed-size on plant production. Kotowski maintained that the differences due to seed-size may be distinguished during the early growth of the plant but are no longer evident when blossoming begins. According to Kotowski the productiveness of peas and broad beans does not diminish when using light seed material. In cabbage the size of seeds influences the size of seedlings during 60 days.

As I have pointed out, hybrid vigour appears in *Petunia* in both reciprocal crosses, though it is always larger in the cross Admiration × Vilmorin's *Petunia*. But the seeds obtained from Admiration pollinated with the pollen grains of Vilmorin's *Petunia* are always smaller than those of the self-fertilized Admiration. This is seen from our Table VI. In spite of this fact, the F_1 plants obtained from these seeds are bigger than the F_1 specimens obtained from the cross Vilmorin's *Petunia* × Admiration. Sometime these last F_1 individuals develop from seeds of about the same size as those of the parents (see Table VI, data of the year 1941).

The cell-size in the varieties Vilmorin's *Petunia* and Admiration is not equal. It is a little larger in Admiration.

In F_1 the cells are of the same size as in Vilmorin's *Petunia*. This indicates that a greater cell number makes the hybrid *Petunias* larger than their parents.

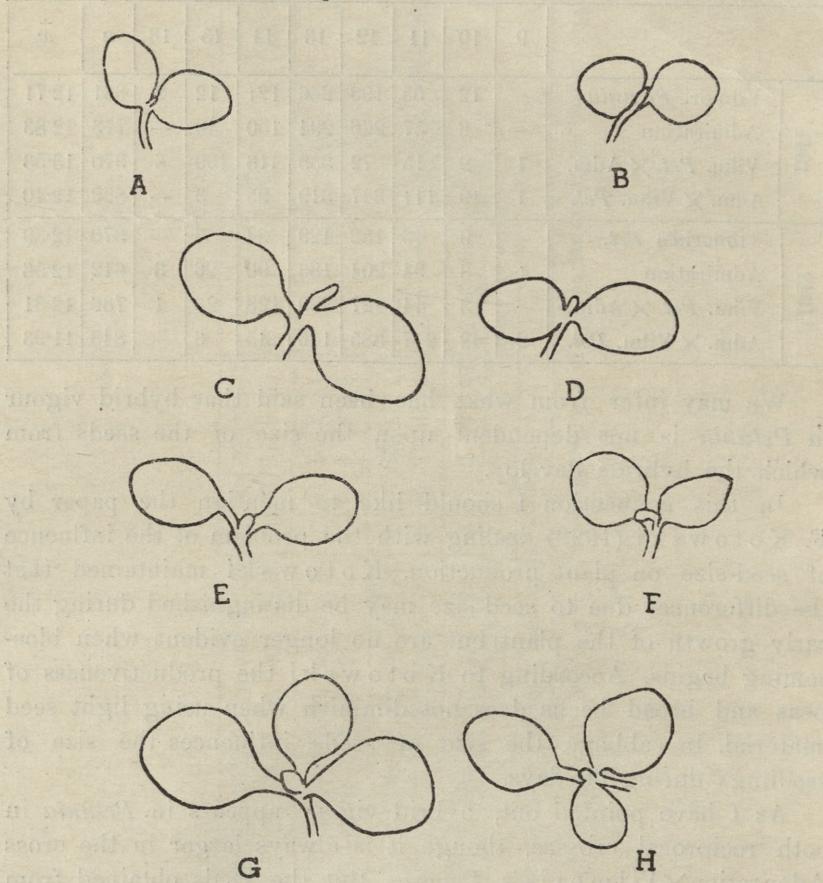


Fig. 1. Seedlings of the parental varieties Vilmorin's *Petunia* and *Admiration* and of their reciprocal crosses. A—D, seedlings on the 7th day after sowing: A—variety *Admiration*, B—Vilmorin's *Petunia*, C— F_1 of the cross Vilm. *Pet.* × *Admiration*, D— F_1 of the cross *Admiration* × Vilmorin's *Petunia*. E—H, seedlings on the 12th day after sowing: E—variety *Admiration*, F—Vilmorin's *Petunia*, G— F_1 of the cross Vilmorin's *Petunia* × *Admiration*, H— F_1 of the cross *Admiration* × Vilmorin's *Petunia*.

The diploid number of chromosomes is 14 both in F_1 and in the parental varieties.



Fig. 2.

Summary

The author describes the phenomena of heterosis in F_1 obtained after crossing different varieties and different species of *Petunia*. Hybrid vigour appeared in all vegetative characters. The size of the flowers was intermediate. The reciprocal crosses between two selfed varieties of *Petunia violacea* showed different vigour, in each case exceeding that of either parental strain. Hybrid vigour in *Petunia* is not dependent upon the size of the seeds from which the hybrids develop.

Institute of Genetics. Skieriewice, Poland.

Bibliography

- 1) Ashby E.: Studies in the inheritance of physiological characters Ann. Bot. 1. 44. 1930. 2. 96. 1932. — 2) Borissenko E. Y.: Geneticzeskij analiz geterozisa (Genetical analysis of Heterosis. Russian with English summary). Gen. Biology. Moscow. 1941. — 3) Kotowski F.: Effect of size of seed on plant production. Proc. Int. Congr. of Plant Sc. 2. 1929. — 4) Marshak A.: Growth differences in reciprocal hybrids and cytoplasmic influence on growth in mice. J. Exp. Zool. 72. 1936. — 5) Whaley W. G.: Heterosis. Bot. Review, 10, Nr 8, 1944.

Explanation of Plate

Fig. 2. The parental varieties: Vilmorin's *Petunia* (left), Admiration (right) and the F_1 plant (center).

Problem heterozji. III. Skośność szeregow rozdzielczych drugiego pokolenia. — The problem of Heterosis. III. Positive skewness of the F_2 frequency distributions.

Mémoire
de M. E. MALINOWSKI m. t.

présenté le 24 Juin 1949.

Plates 6—8)

If we want to explain the phenomena of heterosis in terms of genetical changes, we must start our investigations with an analysis of the F_2 frequency distributions.

Jones (1917), summarizing the observations of his predecessors in the study of heterosis, writes as follows: »In Emerson and East's paper, dealing with quantitative characters in maize (Nebr. Agr. Exp. St. 1913), and in Hayes's publication (Connect. Agr. Exp. St. 1912), dealing with the same type of characters in tobacco, the distributions in F_2 , where heterosis is shown in F_1 , are all considered to be of the type of normal frequency distributions.«.

Under normal frequency distribution a symmetrical distribution is understood. Such a symmetrical frequency distribution is the basis for Jones's considerations on the nature of heterosis. Jones, as well as some other authors working on heterosis, assumes as a basis of departure for his views that the mode of the F_2 frequency distribution lies between the mean values of the parental types and the mean value of F_1 . The mean value of F_2 is always below that of F_1 .

During their work on heterosis the authors limited their observations almost exclusively to the height of plants. Collins (1921) writes: «Height is probably the most satisfactory character to use as a measure of heterosis». Other characters reported, for

which the F_1 was measurably larger than the midparental value, are (in maize) diameter of ear and length of internode.

Bruce (1910) suggested that heterosis might be explained on the basis of complementary action of dominant favourable growth factors. This idea was not generally accepted for the reason, among others, that the F_2 frequency distributions were apparently symmetrical. If dominance were concerned, the F_2 population would show an asymmetrical distribution in respect to characters in which hybrid vigour was shown in F_1 . The F_2 frequency distribution should be skew with its modal value shifted to the right hand, e. g. in the direction of mean value of the F_1 generation.

With reference to the above-mentioned objection to Bruce's hypothesis Jones (1917) worked out his theory of the dominance of linked factors as a means of accounting for heterosis. In assuming that the dominant favourable growth factors are linked, Jones could explain the occurrence of symmetrical F_2 frequency distributions.

The question arises whether a symmetrical F_2 frequency distribution is a general phenomenon in the case of heterosis.

I called attention (1932) to the fact of the occurrence of a skew frequency distribution in *Phaseolus vulgaris* with respect to all characters showing hybrid vigour. This skewness, however, was always positive, its modal value corresponding more or less with the modal values of the parental forms. I later observed analogous positive skewness in my experiments on hybrid vigour in *Petunia*.

A. The F_2 generation in *Phaseolus vulgaris*.

A skew frequency distribution is of general occurrence in *Phaseolus vulgaris*. I obtained significantly skew frequency distributions for the following characters: 1) height of plants, 2) weight of plants, 3) number of internodes, 4) average length of internodes, 5) total sum of lengths of all internodes, 6) average length of terminal leaflets, 7) total number of leaves per plant, 8) total sum of the lengths of all terminal leaflets in each plant.

Let us examine each of these characters separately.

a) The height of the plants

With respect to this character the range of variability of F_2 exceeded the largest values of F_1 , but smaller plants than the parental forms did not appear. The respective data are recorded in Table I. The average height of F_2 proved to be smaller than that of F_1 .

If we look at the frequency distributions of the height of plants, we see at first sight that they are asymmetrical and that the skewness is positive, i.e. the modal value is on the left of the mean. The mode corresponds roughly to the average size of the parental forms (Table I).

The F_1 plants, being vigorous, are also much higher than the parental varieties and we might expect that the mode of F_2 would correspond to the average height of F_1 . According to the theory of dominance, put forward by Bruce (1910) to account for heterosis, the curve should be asymmetrical (if we disregard the supposed linkages) and its mode should be near the mean height of F_1 . If we take into consideration the existence of linkages, suggested by Jones, we ought to get a symmetrical frequency distribution.

There can be no question that a series of independent, dominant characters influencing the size would bring about a skew distribution, and that its mode would fall into the classes with the largest number of dominant characters. With an increase in the number of characters the skewness becomes less pronounced. Collins (1921) has calculated that in the case of 20 pairs of dominant characters of equal weight and showing complete dominance, we should obtain 21 classes in F_2 and that 99.91 per cent of the F_2 population would fall into the 12 classes with the largest number of dominant characters. The frequency distribution as a whole would be skew in such a case and the sign of the skewness would be negative.

Our case showing a positive skewness would be a peculiar one if the observed asymmetry is really significant. In order to learn whether the observed asymmetry is significant, statistical methods were used and the statistics g_1 and $S.E.g_1$ introduced by R. A. Fisher (1946), were calculated. The quantity g_1 , being a measure of asymmetry, is considered as significant with

TABLE I
Frequency distributions of the height of plants.

a probability of 95% if it exceeds twice (or more) its standard error $S.E.g_1$.

The statistics g_1 and $S.E.g_1$ for the frequency curves of the height of the F_2 generation (Table I) are as follows:

1) for F_2 grown in 1933 (first replication) $g_1 = 0.387$ and $S.E.g_1 = 0.140$.

2) for F_2 grown in 1933 (second replication) $g_1 = 0.565$ and $S.E.g_1 = 0.138$.

3) for F_2 grown in 1934 $g_1 = 0.584$ and $S.E.g_1 = 0.140$.

Thus we may assume that the frequency distributions of F_2 are undoubtedly skew.

It is important that the height of F_1 plants is exceeded in F_2 . Numerous individuals of this F_2 generation are higher than the F_1 plants and this larger height is inherited in the subsequent generations. This problem of inheritance of vigorous sizes, characteristic of F_1 , will be considered later in a separate paper. Fig. 1 shows diagrammatically all internodes of four specimens, namely, one of *Phaseolus vulgaris melleus*, one of the Inexhaustible Bean, one of F_1 and one of the F_2 generation. This last specimen is much larger than F_1 . All diagrams in this figure are drawn to the same scale. The plants, represented in Fig. 1, were grown in the field under uniform conditions.

b) The number and the length of all internodes

The total number of internodes of a given plant may be regarded as a good illustration of the degree of vigour. In 1933 and 1934 we counted and measured all internodes in all plants of the parental varieties and of the F_2 generations. We carried out such countings on 613 F_2 plants in 1933, on 297 F_2 plants in 1934 and on 351 individuals of the parental varieties in both years. Table II shows the frequency distributions concerning the number of internodes, while in Table III the data concerning the total length of all internodes are set out. We obtained the total length of all internodes after adding the internode lengths of each individual separately.

In 1933 the F_2 generation was grown on two plots lying side by side (two replications). The frequency distributions are given in Tables II and III separately for the two just-mentioned characters. We see from these tables that both F_2 frequency

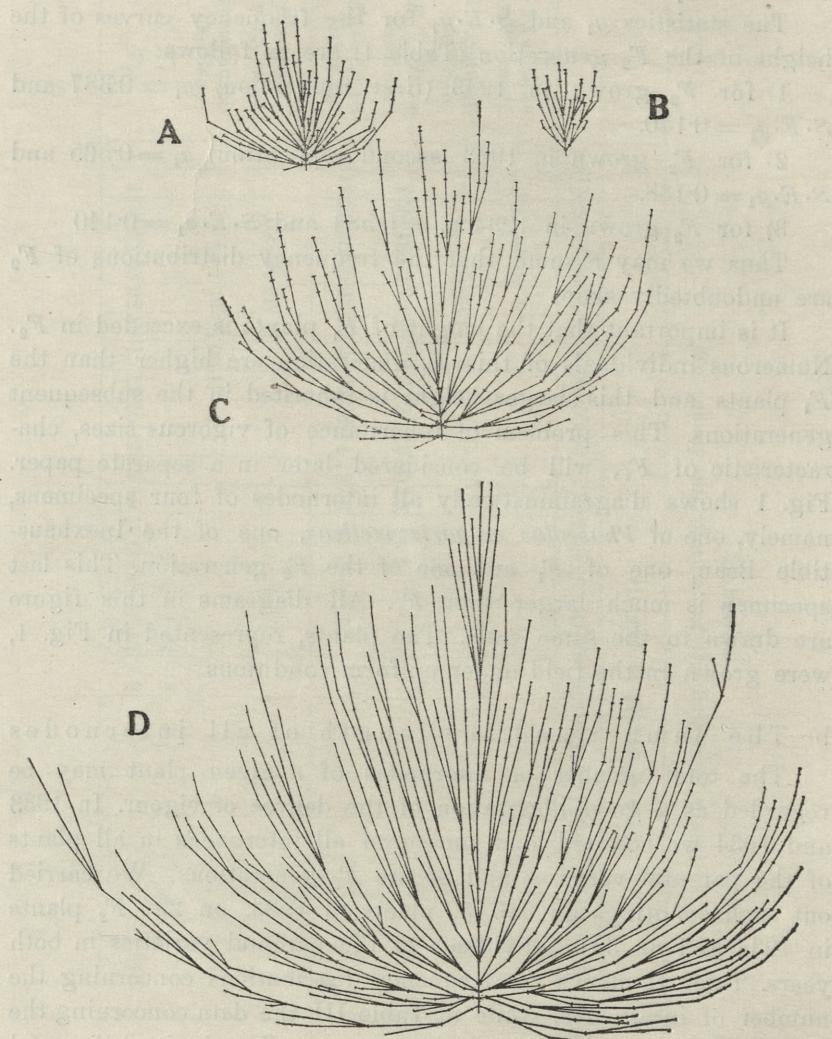


Fig. 1. Diagrams drawn to the same scale and representing all internodes of the following plants: A — Inexhaustible Bean, B — *Phaseolus vulgaris melleus*, C — F_1 plant, D — one of the largest F_2 plants. Particular nodes in each plant are marked with short transverse lines. All plants were grown in the field in 1926.

TABLE II
Frequency distributions of the number of internodes

		Number of internodes																															
		2	5	10	12.5	15.0	17.5	20.0	22.5	25.0	27.5	30.0	32.5	35.0	37.5	40.0	42.5	45.0	47.5	50.0	52.5	55.0	57.5	60.0	62.5	65.0	67.5	70.0	72.5	75.0	77.5	80.0	
1933	<i>Phas. vulg. mellens</i>	51	35	3																													
	Inexhaustible	2	3	23	23	26	4																										
	$F_2 - 1t$ replication	38	70	29	31	24	24	13	12	6	5	7	4	3	2	3	3	1	—	1	—	1											
	$F_2 - 2a$ replication	53	78	41	43	31	19	18	8	6	10	3	1	—	1																		
1934	<i>Phas. vulg. mellens</i>	15	76																														
	Inexhaustible	11	42	33	4																												
	F_1																																
	F_2	23	77	21	19	28	18	12	26	14	7	14	8	7	6	1	2	2	2	5	3	1	—	—	1	297	1385.59	118.28	85.35				

Frequency distributions of the total sum of lengths of all internodes

										Length in cms				
										n	x̄	s	s%	
1933	<i>Phas. v. mellens</i>	81	8							200				
	Inexhaustible	217	21	23	13	5				400				
	$F_2 - 1^t$	89	63	38	39	23	21	13	12	600				
	replic.							5	3	800				
	$F_2 - 2^d$	79	56	23	23	19	22	18	8	1000				
	replic.							15	10	1200				
								3	6	1400				
								6	4	1600				
								4	1	1800				
								2	1	2000				
								1	1	2200				
1934	<i>Phas. v. mellens</i>	51	33							2400				
	Inexhaustible	1028	37	12	3					2600				
	F_1									2800				
	F_2	24	65	39	15	18	15	12	6	3000				
								12	12	3200				
								15	10	3400				
								8	8	3600				
								11	9	3800				
								5	5	4000				
								3	3	4200				
								2	2	4400				
								1	1	4600				
								2	2	4800				
								1	1	5000				
								—	—	5200				
								—	—	5400				
								1	1	5600				
								—	—	5800				
								—	—	6000				
								—	—	6200				
								—	—	6400				

distributions are significantly asymmetrical. Fisher's statistics are as follows:

1) for the number of internodes:

on the first plot $g_1 = 1.575$ and $S.E.g_1 = 0.140$
on the second plot $g_1 = 1.190$ and $S.E.g_1 = 0.138$

2) for the total length of all internodes:

on the first plot $g_1 = 1.225$ and $S.E.g_1 = 0.138$
on the second plot $g_1 = 1.263$ and $S.E.g_1 + 0.140$.

In 1934 the F_2 generation composed of about 300 plants was grown on one plot. The frequency distributions of the number of internodes of this generation are given in Table II, while those of the total length of all internodes are shown in Table III. Fisher's statistics are as follows:

1) for the number of internodes: $g_1 = 2.765$ and $S.E.g_1 = 0.141$

2) for the total length of all internodes: $g_1 = 1.229$ and $S.E.g_1 = 0.14$.

Thus here again both F_2 frequency distributions are significantly asymmetrical.

The range of variation of the parental varieties was exceeded in F_2 in the direction of larger values of the character in question. It is difficult to judge from Tables II and III whether the smaller variety, namely *Phas. vulg. melleus* was exceeded or not in the opposite direction, because the class intervals in these Tables are rather wide. Let us take, however, class intervals of two internodes only. This is done in Table IV, in which the smallest classes of the frequency distribution of F_2 and all classes of *Phas. vulg. melleus* are shown. We see from this Table that the range of variation of *Phas. vulg. melleus* is not surpassed in the direction of low values of the variable. The same is seen in Table V with respect to the total length of all internodes. The range of variation of the parental forms was far surpassed in the direction of higher classes (see Tables II, III) but it was not surpassed at all in the direction of lower classes. As formerly, we have here also taken into consideration small class intervals (of 10 cms); we did not however observe in such cases any significant surpassing of the lowest classes of *Phas. vulg. melleus* (Table V).

TABLE IV

Frequency distributions of the smallest classes of the number of internodes in F_2 and all classes in *Phaseolus vulg. mellens*.

E. Malinowski:

		Number of internodes																														
		-	10	12	14	16	18	20	22	24	26	28	30	32	34	36	38	40	42	44	46	48	50	52	54	56	58	60	62	64	66	68
1933	<i>Phas. v. mell.</i>	1	—	2	2	4	7	11	9	13	7	6	11	2	2	3	2	1	—	6	2	1	1	—	1	1	—	—	—	1		
1933	F_2	1	—	—	3	4	6	7	11	11	8	8	7	8	7	2	6	5	4	4	3	3	3	2	2	2	5	3	—	5		
1934	<i>Phas. v. mell.</i>																															
1934	F_2																															

		TABLE V																												
		Frequency distributions of the smallest classes of the total length of all internodes in F_2 and in the Inexhaustible Bean and all classes in <i>Phaseolus vulg. mellens</i>																												
		Class intervals of 10 cms																												
		31	41	51	61	71	81	91	101	111	121	131	141	151	161	171	181	191	201	211	221	231	241	251	261	271	281	291	301	311
		40	50	60	70	80	90	100	110	120	130	140	150	160	170	180	190	200	210	220	230	240	250	260	270	280	290	300	310	320
1933	<i>Phas. v. mell.</i>	4	—	5	14	10	4	7	9	8	6	7	2	3	4	1	2	3	1	1	4	—	—	—	2					
1933	F_2	1	1	1	3	5	5	4	6	7	8	8	7	5	6	6	4	1	3	2	4	5	5	2	5	2	3	4	3	
	Inexhaustible																													
1934	<i>Phas. v. mell.</i>																													
1934	F_2																													

The modal value of the F_2 frequency distributions of both characters in question (namely of the number of internodes and of the total length of all internodes) lies between the modes of the parental varieties.

When dividing the sum of lengths of all internodes by the number of internodes, we obtain the average length of internodes of a given plant. Table VI shows the frequency distributions of

TABLE VI
Frequency distributions of the average length of internodes.

		Average length of int. in cms																			
		2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	n	\bar{x}	s	$s^0\%$
1933	<i>Phas. v. mell.</i>		1	21	49	16	2											89	4.47	0.69	15.44
	Inexhaustible		1	4	5	17	15	26	11	2								81	6.64	1.45	21.84
	$F_2 - 1^t$ replic.		1	8	19	59	50	54	45	47	14	9	5	1				312	6.46	2.00	30.96
	$F_2 - 2^a$ replic.		2	10	13	36	66	43	41	44	21	15	6	3	1			301	6.77	2.19	32.35
1934	<i>Phas. v. mell.</i>			9	39	40	2											90	5.89	0.64	10.87
	Inexhaustible			5	4	12	23	34	12									90	8.76	1.26	14.38
	F_1							1	2	3	3	—	3	1	1	14	12.71	2.09	16.44		
	F_2			1	16	39	38	52	51	40	34	18	8	6	1		304	9.22	2.18	23.64	

this character in the parental forms and in F_2 , grown in 1933 (in two replications) and in 1934 (one replication). The statistics calculated for the F_2 populations are as follows:

1) for the plants grown in 1933:

first plot: $g_1 = 0.290$ and $S.E.g_1 = 0.138$.

second plot: $g_1 = 0.277$ and $S.E.g_1 = 0.140$.

2) for the plants grown in 1934:

one replication: $g_1 = 0.301$ and $S.E.g_1 = 0.140$.

Thus the F_2 frequency distributions of the average length of internodes are also significantly skew, and the skewness is positive.

c) The weight of the dry vines

The increase of the number and length of internodes is accompanied by an increase in the weight of the dry vines. The weight of the dry vines may serve as a good sign of vigour. After harvesting particular plants we picked off the leaves and pods and put the plants at the end of summer into a barn for drying. After the winter, the plants so treated were weighed.

TABLE
Frequency distributions of the weight

	0—9	10—19	20—29	30—39	40—49	50—59	60—69	70—79	80—89	90—99	100—109	110—119	120—129	130—139	140—149	150—159	160—169	170—179	180—189	190—199	200—209	210—219	220—229	230—239	240—249	250—259	260—269	Weight
<i>Phas. v. mell.</i>	6	63	49	1																								
Inexhaustible	16	38	28	20	10	6	2																					
<i>F</i> ₁				1	2	2	—	1	—	1	5	6	2	7	14	12	13	5	4	9	2	3	2	2				
<i>F</i> ₂	6	77	88	45	32	25	21	22	15	7	26	7	16	12	15	19	8	6	16	9	19	6	18	12	6	9	8	

As regards the weight of dry vines, we always observed a skew frequency distribution in *F*₂ and always individuals weighing more than the *F*₁ plants appeared in this generation. We also observed that the weight, greater than that of *F*₁, was transmitted to the subsequent generations. Table VII shows frequency distributions of the weight of dry vines of the parental forms, of *F*₁ and of *F*₂ grown in the field in 1941. Fisher's statistics of the skewness of the *F*₂ frequency distribution are as follows: $g_1 = 0.948$ and $S.E.g_1 = 0.102$. Thus the frequency distribution in question is significantly asymmetrical and the asymmetry is positive.

d) The leaves

The size of leaves was estimated by measuring the length of the terminal leaflets. The average length of the terminal leaflets in *F*₂ was a little smaller than in *F*₁. The leaves of many *F*₂ plants, however, were larger than those of the *F*₁.

plants. For each plant of the F_2 generation, grown in 1941, all leaves were measured and the average value calculated. The average of the lengths of all terminal leaflets of a given plant was considered as a character of the plant in question, and the F_2 frequency distribution (Table VIII) refer to these averages. In the same way the leaf-length (or more precisely the leaflet-length) was calculated for F_1 and for the parental forms. The F_2 frequency dis-

VII

of the dry vines in 1941.

in grams											n	\bar{x}	s	$s\%$
270—279											119	18.78	5.22	27.80
280—289											120	34.67	14.14	40.78
290—299											93	163.06	41.92	25.71
300—309											574	99.98	86.46	86.48
310—319														
320—329														
330—339														
340—349														
350—359														
360—369														
370—379														
380—389														
390—399														
400—409														
410—419														
420—429														
430—439														
440—449														
450—459														
460—469														
470—479														
480—488														
490—499														

tribution of the length of terminal leaflets, proved to be significantly skew, as may be seen from Table VIII. The skewness is positive. Fisher's statistics bearing on the data under consideration are as follows: $g_1 = 0.233$ and $S.E.g_1 = 0.102$. Fig. 2 shows the differences in the size of leaves between the parental forms and F_1 .

In Tables IX and X frequency distributions are given of the total number of leaves per plant and the total sum of the lengths of all terminal leaflets in each plant. The frequency distributions in both tables relate to the parental forms, F_1 and F_2 . The statistics calculated for the F_2 populations are as follows:

1) for the number of leaves per plant $g_1 = 1.040$ and $S.E.g_1 = 0.102$,

2) for the total sum of lengths of all terminal leaflets $g_1 = 0.832$ and $S.E.g_1 = 0.102$.

The frequency distributions are undoubtedly skew in both cases and the skewness is positive. The modal values of these frequency

distributions lie between the mean values (\bar{x}) of the parental forms and in both cases these modal values approach more closely to the smaller variety, i. e. to *Phaseolus vulgaris melleus*. There is no doubt that the majority of F_2 plants reproduce the parental forms as far as the characters under discussion are concerned.

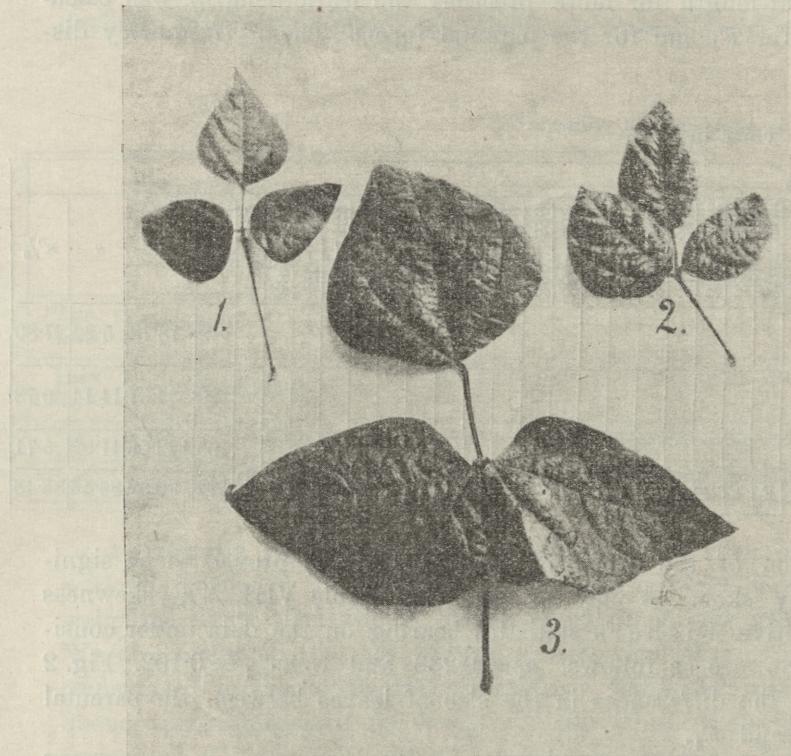


Fig. 2. Differences in the sizes of leaves between the parental forms and F_1 .
1 — *Phaseolus vulgaris melleus*, 2 — Inexhaustible Bean, 3 — F_1 .

As I have already pointed out, the authors, working on heterosis consider height as the most satisfactory character to use as a measure of hybrid vigour. But in *Phaseolus vulgaris* other characters proved to be more convenient. Such characters as the total length of all internodes, the number of internodes or the number of leaves showed a larger increase in F_1 , as compared to the parental forms than there was in the case of the height of

plants. And also with respect to these characters we observed a higher degree of skewness in the F_2 generation.

Our Plates represent some vigorous F_2 plants. In Fig. 3 we see two individuals grown in the field in 1926. The right one is a vigorous F_2 plant while the specimen on the left side belongs to Inexhaustible Bean. The F_2 plant is more than twice as high as the Inexhaustible Bean. The terminal leaflets of this plant are also much larger. In Figs 4 and 5 the plants grown in zinc pots are represented. All pots are of equal size but their saucers differ slightly as to their height. The saucers are used in order to retain water which is poured again into the pot and they have not any influence on plant growth in pots. In Fig 4 we see the parental types (*Phaseolus vulg. mellus* to the left and Inexhaustible Bean to the right) and two F_1 individuals (centre of the Plate). In Fig. 5 we see 3 vigorous F_2 individuals. These plants are larger than the F_1 specimens of the preceding Plate and they have larger leaves.

The plants in pots are never so large as those grown in the field. But the size of non-vigorous individuals diminishes in pots relatively less than the size of the vigorous plants. This is why in pots the differences in size between the parental forms and F_1 are never so large as in the field.

TABLE VIII
Frequency distributions of the average length of terminal leaflets in 1941.

	Length of terminal leaflets in cms																									
	5·6	6·1	6·6	7·1	7·6	8·1	8·6	9·1	9·6	10·1	10·6	11·1	11·6	12·1	12·6	13·1	13·6	14·1	14·6	15·1	15·6	16·1	n	\bar{x}	s	$s^{\prime\prime}/s$
<i>Phas. v. mell.</i>	6·0	6·5	7·0	7·5	8·0	8·5	9·0	9·5	10·0	10·5	11·0	11·5	12·0	12·5	13·0	13·5	14·0	14·5	15·0	15·5	16·0	16·5				
Inexhaust.																										
F_1																										
F_2																										

TABLE IX

Frequency distributions of the total number of leaves in the parental forms, F_1 and F_2 (in 1941).

	Number of leaves per plant					<i>n</i>	<i>x</i>	<i>s</i>	<i>s</i> ⁰ / ₀
	1—15	16—30	31—45	46—60	61—75				
<i>Phas. v. mellens</i>	18	90	8			61—75	76—90	91—105	106—120
Inexhaustible	1	8	38	32	15	7	2	1	121—135
F_1			1	1	5	10	22	32	136—165
F_2	43	106	72	55	49	72	49	50	166—180
									181—195
									196—210
									211—225
									226—240
									241—255
									256—270
									271—285
									286—300
									301—315

TABLE X

Frequency distributions of the total sum of lengths of all terminal leaflets in the parental forms, F_1 and F_2 (1941).

	Total sum of lengths of all terminal leaflets per plant in cms					<i>n</i>	<i>x</i>	<i>s</i>	<i>s</i> ⁰ / ₀
	1—200	201—400	401—600	601—800	801—1000				
<i>Phas. v. mellens</i>									
Inexhaustible	2	40	41	13	7	1			
F_1		2	2	3	12	22	26	18	5
F_2	78	121	58	45	58	63	45	43	29
									11
									11
									4
									5
									3
									—
									—
									1

B. The F_2 generation in *Petunia*

The results obtained with *Petunia* for the F_2 frequency distribution were similar to those just described for *Phaseolus*.

The frequency distributions of two characters, namely the total length of all internodes and the weight of fresh plants (weighed at harvest time) proved to be significantly skew and this skewness was positive.

Table XI shows the F_2 frequency distribution of the total length of all internodes in the parental varieties: Vilmorin's *Petunia* and Admiration, and in F_1 and F_2 . Both the F_1 and F_2 generations are shown in this Table separately for each reciprocal cross. Fisher's statistics are as follows:

1) for F_2 of the cross Vilm. \times Adm. $g_1 = 3.033$ and $S.E.g_1 = 0.124$.

2) for F_2 of the cross Adm. \times Vim. $g_1 = 2.367$ and $S.E.g_1 = 0.124$.

Thus in both reciprocal crosses the F_2 frequency distribution is undoubtedly skew and this skewness is positive.

However, there is one essential difference between *Petunia* and *Phaseolus* as far as the F_2 generation is concerned. In *Petunia*, as contrasted with *Phaseolus*, the size of the F_1 plants is not exceeded in F_2 .

I found in the literature two instances of a skew F_2 frequency distribution in the case of a vigorous F_1 generation. However, the authors who give these frequency distributions do not seem to be aware of their skewness. These cases concern *Antirrhinum* and Cotton.

Thus Baur in all editions of his well-known textbook (1914) gives a table in which the F_2 frequency distribution of the height of *Antirrhinum* is presented. This frequency distribution is skew and its modal value corresponds to the average size of the parental forms. Baur, however, does not mention this peculiarity; perhaps he did not pay to this point sufficient attention.

Another case known to me of positive skewness of the F_2 frequency distribution, concerns Cotton. We find such a skew frequency distribution of the height of the F_2 plants in Ware's paper (1930). Ware also does not seem to be aware of this peculiar feature of the F_2 frequency distribution.

TABLE
Frequency distributions of the total length of all internodes in *Petunia*,

I calculated statistics g_1 and $S.E.g_1$ for both the just-mentioned cases and in both examples the quantity g_1 exceeded more than twice its standard error. In *Antirrhinum* the degree of skewness is much higher than in Cotton. The differences in vigour between the parental forms and F_1 are considerable in Baur's case and we see quite distinctly that the mode of the F_2 frequency distribution corresponds to the average size of the parental forms.

In *Antirrhinum* and in Cotton the largest individuals of F_2 were roughly equal to those of the average F_1 plants. They did not surpass the F_1 generation in the direction of larger size. In this respect the two examples just mentioned recall our case of *Petunia*.

In the Tables of this paper the following statistics are given: n = number of individuals, \bar{x} = arithmetic mean, s = standard deviation, $s\%$ = coefficient of variation.

Summary

The author presents data which indicate that the F_2 frequency distributions of the characters of vigour are skew, and that this skewness is positive. The modal value of each of such

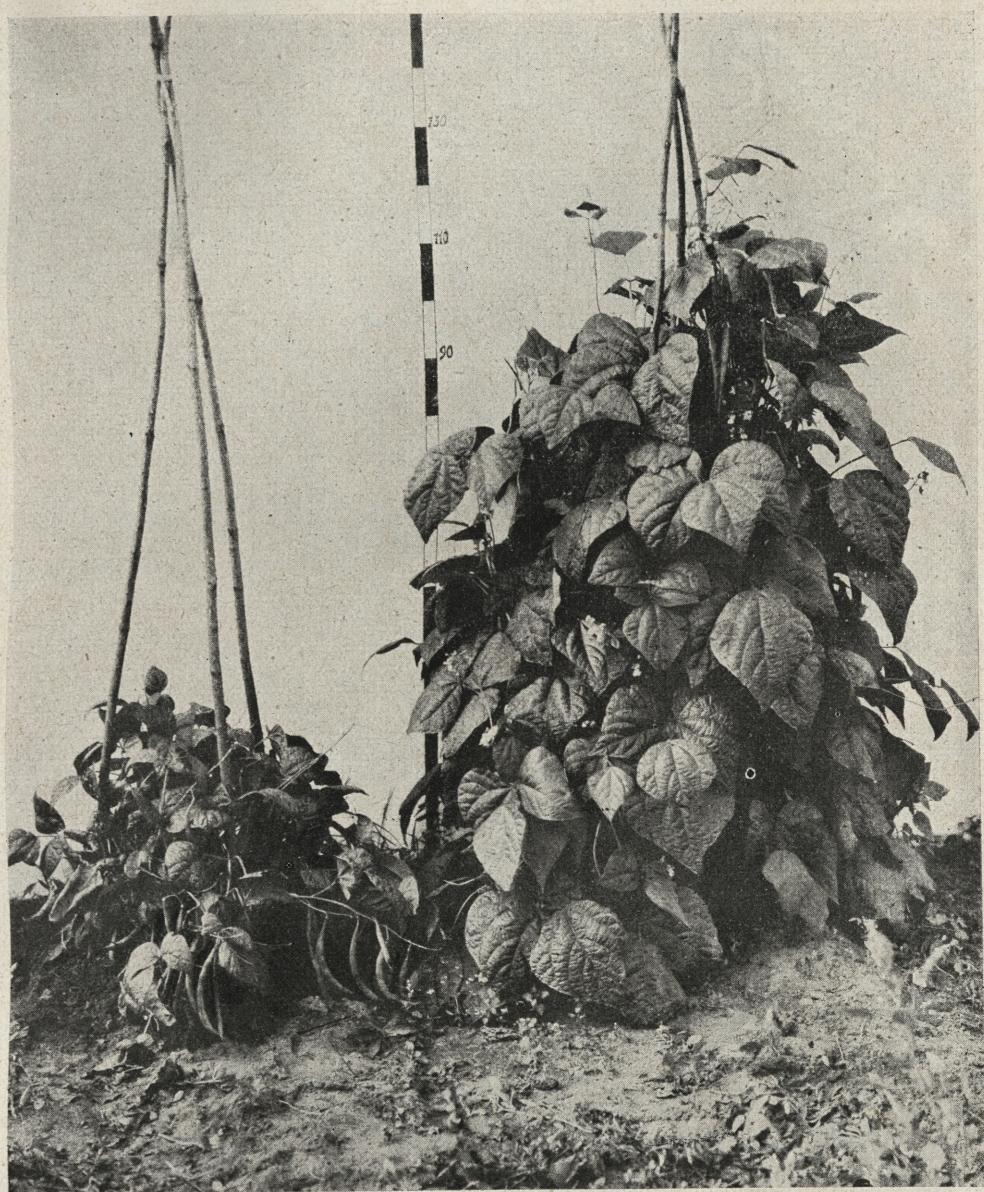


Fig. 3.

E. Malinowski

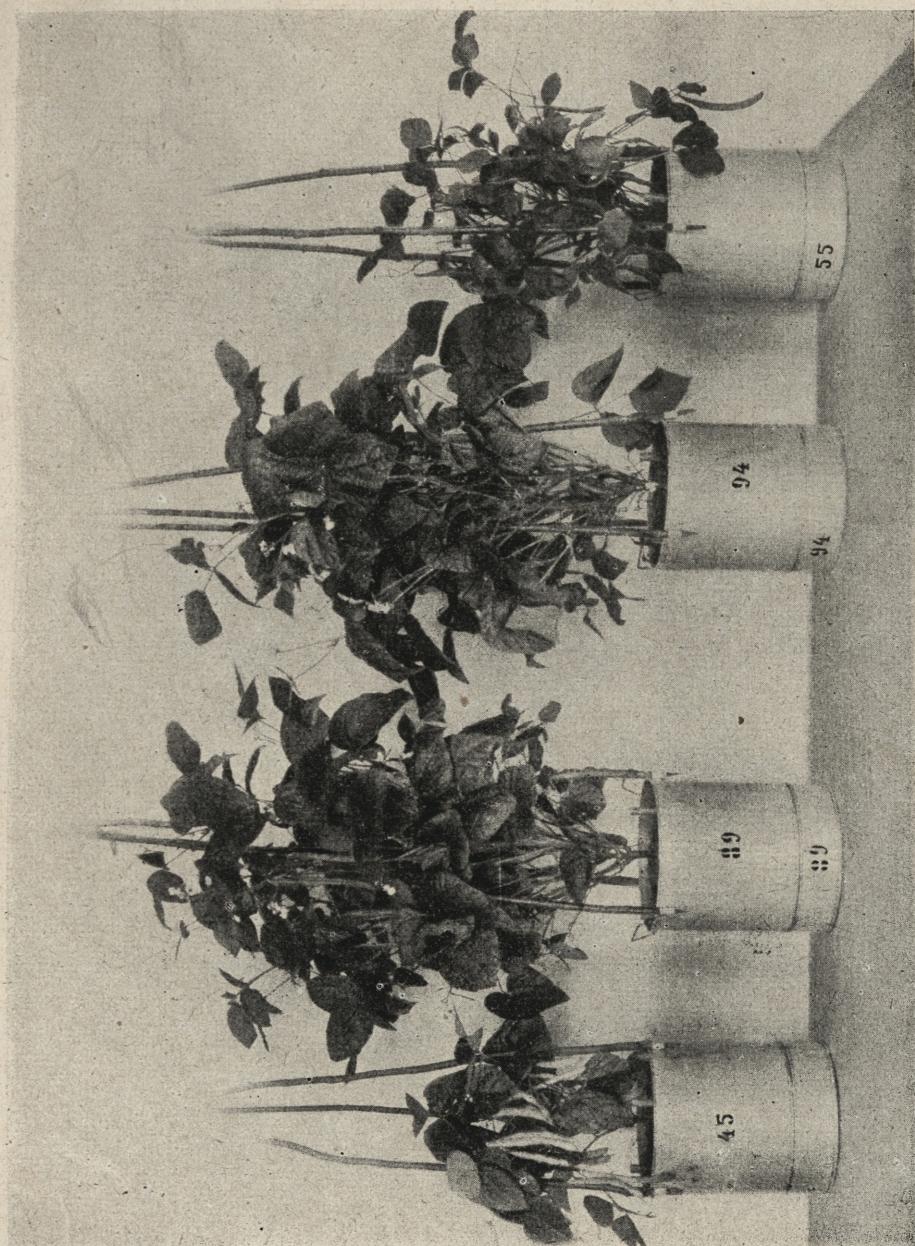


Fig. 4.

E. Malinowski



Fig. 5.

E. Malinowski.

XI

grown in the field in 1943. Measurements made on August 15th and 16th.

in cms										<i>n</i>	\bar{x}	<i>s</i>	$s^0\%$
880·6—920·5	920·6—960·5	960·6—1000·5	1000·6—1040·5	1040·6—1080·5	1080·6—1120·5	1120·6—1160·5	1160·6—1200·5	1200·6—1240·5	1240·6—1280·5				
										22	44·14	32·16	72·86
										45	20·50	—	—
— 1										65	362·65	194·72	53·75
2 — 1 2 — — — 1 —	1 — 1 — 1 — — —	1 — 1 — 1 — — —	1 — 1 — 1 — — —	1 — 1 — 1 — — —	1 — 1 — 1 — — —	1 — 1 — 1 — — —	1 — 1 — 1 — — —	1 — 1 — 1 — — —	1 — 1 — 1 — — —	66	596·86	328·52	55·04
2 — 2 2	1									390	204·50	196·20	95·45
1 1 — — — 1 1 1 — — —	— — — 1 — — —	— — — 1 — — —	— — — 1 — — —	— — — 1 — — —	— — — 1 — — —	— — — 1 — — —	— — — 1 — — —	— — — 1 — — —	— — — 1 — — —	390	260·30	223·88	86·01

frequency distributions corresponds roughly to the modal values of the parental forms.

Institute of Genetics, Skierniewice, Poland.

Bibliography

- 1) Ba u r F.: Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. Berlin. 1914. — 2) Br u c e A. B.: The Mendelian theory of heredity and augmentation of vigor. Science. 32, p. 627—628, 1910. — 3) C o l l i n s G. N.: Dominance and the vigor of first generation hybrids. Amer. Natural. 54, 1921. — 4) F i s h e r R. A.: Statistical methods for research workers. London. 1946. — 5) J o n e s D. F.: Dominance of linked factors as a means of accounting for heterosis. Genetics. 2, 1917. — 6) M a l i n o w s k i E.: Phénomènes de l'accroissement de la vigueur chez les hybrides de *Phaseolus vulgaris*. Cpt. rend. séanc. Soc. biol. 111, p. 1035. Paris, 1932. — 7) W a r e J. O.: Hybrid intensification of plant height in cotton and the relationship of node number and internodal length to the phenomenon. Amer. Soc. Agr. 1930.

Explanation of Plates

3. A specimen of the Inexhaustible Bean (left) and the most vigorous plant (right) of the F_2 generation, obtained after crossing *Phaseolus vulg. melleus* with the Inexhaustible Bean. Plants grown in 1927.
4. *Phaseolus vulg. melleus* (left), Inexhaustible Bean (right) and in the centre two F_1 plants grown in pots in 1925.
5. Vigorous F_2 plants grown in pots in 1925.
Figs. 4 and 5 are photographed to the same scale.

**Problem Heterozji. V. Hypoteza czynników kooperujących.
— The problem of Heterosis. V. The hypothesis of
co-operating factors.**

Mémoire

de M. E. MALINOWSKI m. t.

présenté le 24 Juin 1949.

The data which I quoted in my preceding papers seem to indicate that both nuclear and cytoplasmic factors may influence hybrid vigour. They may be operative simultaneously in many cases. I shall try to defend this point of view in the following pages.

There are two main hypotheses that have been proposed for the explanation of hybrid vigour or heterosis, namely stimulance hypothesis and dominance hypothesis. The first assumes that heterogeneity of the protoplasmic materials results in greater physiological effectiveness. Shull (1912) expressed the opinion that »the entrance of a sperm into a foreign cytoplasmic environment may in some cases produce an initial favorable reaction which may manifest itself in the F_1 and not be repeated or not repeated in the same degree in F_2 and subsequent generations«.

On this hypothesis, which may also be called the plasmon hypothesis, the cytoplasmic factors are responsible for hybrid vigour. The second or dominance hypothesis deals with nuclear factors (Jones, 1917).

In the case of *Phaseolus vulgaris*, plants larger than F_1 appeared in F_2 and such large size proved hereditary (Malinowski, 1928, 49). It follows from this fact in conjunction with the peculiar skewness of the F_2 frequency distribution that the genetical factors carried in the nucleus here come into play. Such factors cannot of course be the dominant factors postulated by Bruce

and Jones because the F_2 frequency distribution is skew and its mode corresponds with the modal values of the parental forms.

The increased vigour in *Phaseolus vulgaris* pertains to all vegetative parts and even the pods, but it has not been remarked either in the flowers or in the seeds. It seems probable that the simultaneous increase in size of all vegetative characters is a manifestation of a set of co-operating factors (Malinowski, 1932). The simultaneous presence of all the co-operating factors is needed to bring about hybrid vigour. The co-operating factors are separated in the parental varieties and united in F_1 . Such a case may be compared to a certain extent to the well-known example of the coloured Sweet Peas obtained in F_1 from the cross of two white-flowering varieties. The facts show that the appearance of colour is due to the association, in one zygote, of two factors belonging to independent allelic pairs. The presence of either factor alone is insufficient to cause colour in the zygote (Bateson, Saunders and Punnett, 1906).

In our case however, concerning heterosis, the number of factors necessary to bring about vigorous size is greater than that concerning the factors responsible for the coloured flowers in Sweet Peas.

Let us suppose that there are n co-operating factors. With regard to these factors all individuals of the F_2 generation may be divided into two broad categories. An individual belongs to the first category if all co-operating factors are present either in the homozygous or in the heterozygous condition. The remaining individuals form the second category.

If two pairs of co-operating factors came into play there would be in F_2 more vigorous than non-vigorous plants, the ratio being 9:7. But then, beginning with the case of the three co-operating factors necessary to bring about hybrid vigour, we should expect reverse relations, namely the numerical prevalence of non-vigorous plants over vigorous ones. In the case of three co-operating factors, the ratio between non-vigorous and vigorous individuals would be 37:27, in the case of four factors this ratio would be 175:81, and so on.

The question arises whether, in the case of *Phaseolus vulgaris*, there is a numerical prevalence of non-vigorous over vigorous individuals. A skew frequency distribution may be caused either

by the deficiency of one or more types in the population or by the occurrence of two or more populations exhibiting frequency distributions of different shapes.

As to the first of the above-mentioned causes of skewness, it probably does not occur in our case. There are no data which we may cite in favour of such a deficiency. The seeds of the F_1 plants germinate normally (the percentage of germination being 96—100), the pollen grains are also normal and in the process of meiosis no abnormalities have been detected.

There then remains the second alternative, namely that our population with a positive skewness is combined of two or more populations of different shapes and sizes. The simplest hypothesis would be that the general population contains only two components. Suppose that we have to deal with two frequency distributions: 1) a symmetrical one embracing the sizes of both parental varieties and 2) an asymmetrical one embracing a) the size corresponding to those of F_1 , b) to those of individuals a little smaller and a little larger than F_1 (the mode of this second frequency distribution corresponds approximately to average value of the F_1 generation).

As to the second frequency distribution, it may be looked upon as a modification of the first. This modification would be due to the co-operating factors determining vigorous sizes, influencing all vegetative parts simultaneously and increasing the variability. If we shift the first frequency distribution from the lower classes corresponding to those of the parental forms, to the higher classes corresponding to the classes of the F_1 generation, and enlarge the range of variation, we shall get the second frequency distribution. The size of the population following this second frequency distribution, is smaller than that of the population following the first distribution. These two frequency distributions make up together the skew frequency distribution of our F_2 generation.

We may suppose that the asymmetry of the second frequency distribution is due to the fact that co-operating factors in the homozygous condition increase vigour more than in the heterozygous and the heteryzygous combinations corresponding to the genetical constitution of F_1 are the most numerous.

If we take into consideration two co-operating factors, A and B then for each of the 16 F_2 types (from which 9 would be vigorous) we should obtain 4 types of the constitution $AaBb$, i. e. corresponding to that of F_1 , 2 types of the constitution $AaBB$, 2 types of the constitution $AABb$ and 1 type $AABB$, homozygous with respect to both factors concerned. The least vigorous would be the type $AaBb$, the most vigorous $AABB$ and the types $AABb$ and $AaBB$ would be intermediate as to the vigour; one of them however might be more vigorous than the other.

In the case of three co-operating factors the number of vigorous types in F_2 would be 27 (the total number of F_2 types being 64) and among these types 8 would have the constitution $ABCabc$, 4 the constitution $ABAabC$, 4 that of $ABCaBc$, 4 that of $ABCAbc$, 2 that of $ABCaBC$, 2 that of $ABCAbC$, 2 that of $ABCACb$, and 1 would have the genetical constitution $ABCABC$. This last type would be the most vigorous.

On the basis of our data it is difficult to answer the question as to the number of co-operating factors and also it is difficult to say which of the two above-discussed frequency distributions embraces a larger number of individuals.

Theoretically it may be proved that when two populations (one of which is symmetrical and another skew) are combined, we shall get a skew general population in all cases, regardless of whether the sizes of the two components are equal or different.

Let us take into consideration the height of the F_2 generation of the cross *Phas. vulgaris melleus* \times Inexhaustible Bean, grown in the field in 1925. The F_2 frequency distribution is shown in Table I. It is a skew frequency distribution, and the corresponding statistics of Fisher are as follows: $g_1 = 0.462$ and $S.E.g_1 = 0.123$. The curve representing this frequency distribution, fitted to the data given in Table I, is shown in Fig. 1. Fig. 2 shows the

TABLE I.

Frequency distribution of the height of the F_2 generation of the cross *Phaseolus vulgaris melleus* \times Inexhaustible Bean, grown in the field in 1925.

Height of plants in cms.																n	\bar{x}	
10	20	30	40	50	60	70	80	90	100	110	120	130	140	150	160	170	180	
1	4	22	44	51	69	48	42	38	42	18	10	2	3	—	—	1	395	69.82

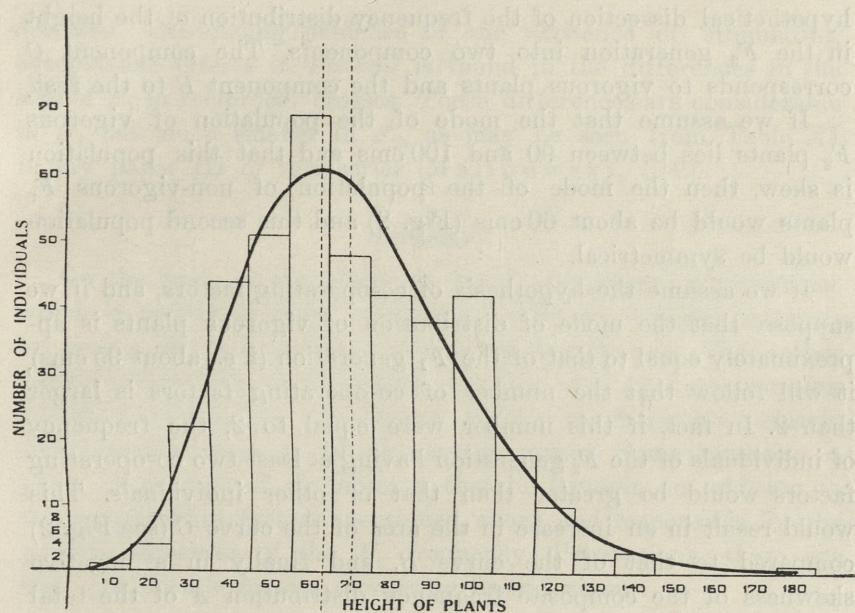


Fig. 1. Curve representing the frequency distribution of height, fitted to the data for F_2 grown in the field in 1925 (see table I).

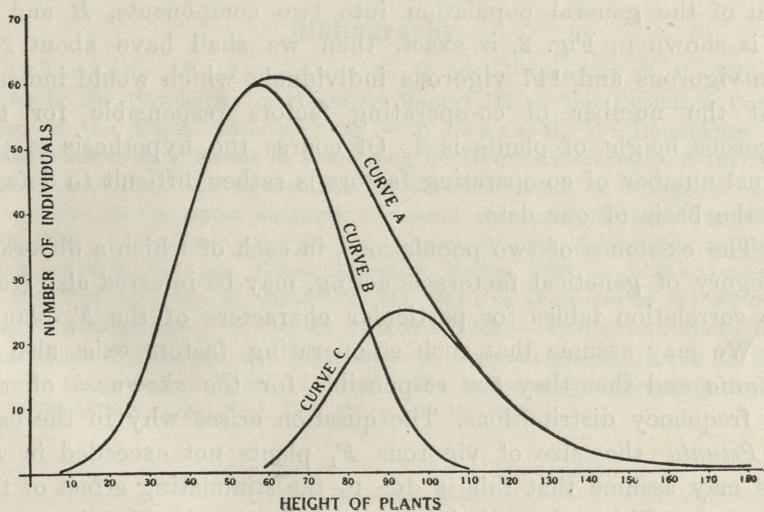


Fig. 2. Hypothetical dissection of the frequency distribution of the height in the F_2 generation (curve A) into components. The component C corresponds to vigorous plants and the component B to the rest.

hypothetical dissection of the frequency distribution of the height in the F_2 generation into two components. The component C corresponds to vigorous plants and the component B to the rest.

If we assume that the mode of the population of vigorous F_2 plants lies between 90 and 100 cms and that this population is skew, then the mode of the population of non-vigorous F_2 plants would be about 60 cms (Fig. 2) and this second population would be symmetrical.

If we assume the hypothesis of co-operating factors, and if we suppose that the mode of distribution of vigorous plants is approximately equal to that of the F_1 generation (i. e., about 95 cms), it will follow that the number of co-operating factors is larger than 2. In fact, if this number were equal to 2, the frequency of individuals of the F_2 generation having at least two co-operating factors would be greater than that of other individuals. This would result in an increase in the area of the curve C (see Fig. 2) compared to that of the curve B , and finally in a negative skewness of the composite frequency distribution A of the total population, containing both vigorous and other plants.

The composite frequency distribution, represented by the curve A (see Fig. 2), is based on our experiments of 1925. If our division of the general population into two components, B and C , as is shown in Fig. 2, is exact, then we shall have about 286 non-vigorous and 117 vigorous individuals, which would indicate that the number of co-operating factors responsible for the vigorous height of plants is 4. Of course the hypothesis of the actual number of co-operating factors is rather difficult to defend on the basis of our data.

The existence of two populations, in each of which a different category of genetical factors is acting, may be inferred also from the correlation tables for particular characters of the F_2 plants.

We may assume that such co-operating factors exist also in *Petunia* and that they are responsible for the skewness of the F_2 frequency distributions. The question arises why in the case of *Petunia* the size of vigorous F_1 plants not exceeded in F_2 . We may assume that this is due to the stimulating effect of the cytoplasm. This effect diminishes in F_2 and probably disappears in the subsequent generations. In *Phaseolus* such a stimulating effect either does not exist or is very small and cannot be

detected. Convincing evidence of the existence of stimulating cytoplasmic effects in *Petunia* is found in the differences in the size of F_1 in reciprocal crosses. These differences are considerable in F_1 but much smaller in F_2 , as may be seen from Table XI in my paper III of this series (Malinowski, 1949).

Summary

On the basis of the shape of the F_2 frequency distributions, which is positively skew, the author tries to explain heterosis by means of the hypothesis of co-operating factors. The author assumes that the simultaneous presence of 3 or 4 co-operating factors is responsible for hybrid vigour in *Phaseolus vulgaris*. These factors seem to be of nuclear origin. Some evidence is given in support of the opinion that in *Petunia*, in addition to the co-operating factors mentioned above and responsible for the positive skewness of the F_2 frequency distributions, there are also cytoplasmic factors increasing hybrid vigour.

Institute of Genetics. Skierniewice. Poland.

Bibliography

- 1) Bateson W., Saunders E. R., and Punnett R. C.: Exper. Studies in the Physiology of Heredity. Report III to the Evolution Committee of the Royal Society. 1906. — 2) Jones D. F.: Dominance of Linked Factors as a means of accounting for Heterosis. Genetics. 2, 1917. — 3) Malinowski E.: Phénomèns de l'accroissement de la vigueur chez les hybrides de *Phaseolus vulgaris*. Cpt. rend. séanc. Soc. biolog. 11 p. 1035. Paris, 1932. — 4) Malinowski E.: A peculiar case of heterosis in *Phaseolus vulgaris*. IV. Int. Congr. Genetics. Berlin. 1928. — 5) Malinowski E.: The problem of Heterosis. III. Positive skewness of the F_2 frequency distributions. C. R. Ac. Sc. Cracovie, 1949. — 6) Malinowski E.: The problem of Heterosis. IV. Inheritance of vigorous growth. C. R. Ac. Sc. Cracovie (in press). — 7) Shull A. F.: The Influence of Inbreeding on vigor in *Hydatina senta*. Biol. Bull. 24, p. 1—13. 1912.
-

Prace Towarzystwa Naukowego w Krakowie
Dział Geologiczny i Mineralogiczny
T. 11
Zeszyt 1
Biologia rozmnażania gatunków z grupy roślinnej z terenów Jura Krakowskiego

Biologia rozsiewania naskalnych zespołów roślinnych Jury Krakowskiej. — Biologie de la dissémination des associations végétales des rochers du Jura Cracovien.

Mémoire

de M^{me} **A. MEDWECKA-KORNAŚ**

présenté le 24 Juin 1949 par M. W. Szafer m. t.

1. Introduction

Le mémoire présent résume une partie de résultats de recherches collectives entreprises en 1944—1946 en vue d'étudier les groupements végétaux des roches jurassiques aux environs de Cracovie. Mes recherches avaient pour but d'établir les spectres de dissémination des associations en question (caractérisées du point de vue phytosociologique par J. Kornáš 1949), d'examiner en détail les relations qui existent entre le mode de dissémination et la structure de l'association ou le type de localité et enfin d'observer comment varie l'intensité de dissémination au cours des saisons de l'année.

Avant de procéder à l'exposition des résultats obtenus il nous semble nécessaire de donner quelques informations d'une portée générale.

2. Généralités

A la suite de Sernander (1927), j'appelle diaspora, ou unité de dissémination, la partie qui se détache de la plante-mère et sert à la dissémination de cette dernière. Selon le facteur qui transporte la diaspora à distance, on distingue divers types de dissémination (Sernander 1927, Ulbrich 1928, Molinier et Müller 1938, Müller 1933). Dans mon travail, je divise les plantes en cinq classes: autochores, anémochores, zoothores, hydrochores, barochores.

Les *autochores* sont les plantes qui disséminent elles-mêmes leurs fruits ou leurs graines.

Les diaspores des *anémochores* sont transportées par le vent. Comme l'a démontré Schmidt (1918), la distance moyenne à laquelle peuvent parvenir les particules, se soutenant dans l'air, est inversement proportionnelle à leur vitesse de chute libre. Cette vitesse peut servir à mesurer la capacité de sustentation des diaspores dans l'air; aussi en fais-je la base du classement des anémochores. Jusqu'ici on les répartissait d'après leur morphologie (Ulbrich 1928), ou selon le rapport du poids de la diaspore à leur surface portante.

J'ai mesuré la vitesse de chute en jetant les diaspores par un tuyau de 5 mètres de long. Je me suis efforcée de les faire tomber du bord bien taillé d'une planchette, aussi délicatement que possible, pour ne pas leur donner de vitesse initiale. Le tuyau avait pour but d'annuler l'effet du vent et était placé dans la cage de l'escalier, toutes portes et fenêtres fermées. Je mesurais les temps de chute avec un chronomètre (stopper). Pour chaque plante j'ai effectué par principe dix mesures, dont j'ai ensuite pris la moyenne.

Sur la base des résultats obtenus (Tab. I), j'ai divisé les anémochores en trois types:

1. Anémochores lourds, dont les diaspores tombent de 5 m en 2.01 à 3.0 sec.;
2. " légers " " " " 5 „ „ 3.01 „ 5.5 „
3. " planants, " " " " 5 „ en plus de 5.5 „

Les *barochores* ne sont pas nettement adaptés à la dissémination et de ce fait leurs diaspores ne sont pas transportées habituellement à grande distance. Je comprends dans cette catégorie les espèces dont les fruits ou les graines tombent d'une hauteur de 5 mètres en moins de 2 secondes.

Les *hydrochores* comprennent les plantes à diaspores transportées par l'eau. Dans les associations rocheuses, ils ne sont représentés que par un groupe, les ombro-hydrochores, disséminés par la pluie.

Les *zoochores* enfin sont les plantes, dont les diaspores sont disséminées par les animaux. Ils sont divisés en quatre sous-classes:

1. Les *épizochores*, transportés extérieurement par les animaux, accrochés à leur plumage, à leurs poils, etc.;
2. Les *endozochores*, dont les animaux transportent les fruits et les graines à l'intérieur du tube digestif;

TABLEAU I

Classification des espèces d'après la vitesse de chute de leurs diaspores.

Barochores	Anémochores lourds	Anémochores légers	Anémochores planants
t: 1·00—2·00 sec v: 5—2·5 m/sec S _{max} : 1·6 m	t: 2·01—3·50 sec v: 2·5—1·43 m/sec S _{max} : 49·8 m	t: 3·51—5·50 sec v: 1·43—0·91 m/sec S _{max} : 123·2 m	t: au-dessus 5·51 sec v: au-dessus 0·91 m/sec S _{max} : ∞
t: 1·00—1·50	t: 2·01—2·50	t: 3·51—4·00	t: au-dessus 5·51
<i>Anthericum ramosum</i>	<i>Brachypodium pinnatum</i>	<i>Campanula rotundifolia</i>	<i>Saxifraga tridactylites</i>
<i>Asperula tinctoria</i>	<i>Centaurea rhenana</i>	<i>Poa pratensis angustifolia</i>	<i>Valeriana tripteris</i>
<i>Coronilla varia</i>	<i>Cerastium arvense</i>	<i>Saxifraga aizoon</i>	<i>Inula hirta</i>
<i>Cytisus capitatus</i>	<i>Dianthus carthusianorum</i>	<i>Veronica chamaedrys</i>	<i>Vincetoxicum officinale</i>
<i>Galium vernum</i>	<i>Digitalis ambigua</i>	t: 4·01—4·50	<i>Taraxacum laevigatum</i>
“ <i>vernum</i>	<i>Libanotis montana</i>	<i>Linosyris vulgaris</i>	<i>Taraxacum officinale</i>
<i>Genista tinctoria</i>	<i>Peucedanum Cervaria</i>	<i>Sempervivum soboliferum</i>	<i>Melica transsilvanica</i>
<i>Primula officinalis</i>	<i>Potentilla arenaria</i>	t: 4·51—5·00	<i>Inula ensifolia</i>
<i>Ranunculus bulbosus</i>	<i>Silene nutans</i>	<i>Achillea collina</i>	
t: 1·51—2·00	<i>Trifolium alpestre</i>	<i>” pannonica</i>	
<i>Allium montanum</i>	<i>” montanum</i>	<i>Arabis hirsuta</i>	
<i>Betonica officinalis</i>	<i>” rubens</i>	<i>Campanula rapunculoides</i>	
<i>Calamintha clinopodium</i>	t: 2·51—3·00	<i>Sedum maximum</i>	
<i>Festuca sulcata</i>	<i>Arenaria serpyllifolia</i>	t: 5·01—5·50	
<i>Galium erectum</i>	<i>Artemisia campestris</i>	<i>Hieracium bifidum</i>	
<i>Helianthemum obscurum</i>	<i>Briza media</i>		
<i>Pimpinella saxifraga</i>	<i>Calamintha acinos</i>		
<i>Salvia pratensis</i>	<i>Campanula persicifolia</i>		
<i>Sanguisorba minor</i>	<i>Festuca pallens</i>		
<i>Stachys rectus</i>	<i>Linum catharticum</i>		
	<i>Phleum Boehmeri</i>		
	<i>Plantago media</i>		
	<i>Scabiosa ochroleuca</i>		
	<i>Veronica teucrium</i>		
	t: 3·01—3·50		
	<i>Arabis arenosa</i>		
	<i>Euphrasia stricta</i>		
	<i>Hypericum perforatum</i>		
	<i>Origanum vulgare</i>		
	<i>Thymus glabrescens</i>		
	“ <i>ovatus</i>		

t = temps de chute libre des diaspores sur l'espace de 5 m

v = vitesse de chute des diaspores

S_{max} = distance maxima à laquelle parviennent 1% des diaspores par vent de 10 m/sec (calculée d'après la formule de Schmidt — 1918).

3. Les dyszoochores, c'est-à-dire les plantes à semences mangées par les animaux et disséminées accidentellement seulement, par perte;

4. Les myrmécochores, à diaspores à elaeosome, disséminées par les fourmis.

Dans ce mémoire, le classement des plantes dans les différentes catégories est principalement basé sur mes propres observations. J'utilise aussi dans une certaine mesure les mémoires de Müller (1933), Molinier et Müller (1938), Quantin (1935), Ulbrich (1907, 1928, 1939). Les espèces qui peuvent être disséminées par plusieurs facteurs (polychores) sont toujours classées par moi d'après le facteur le plus important pour la plante donnée.

En plus de l'étude des spectres de dissémination des groupements des roches, je me suis efforcée de déterminer le rapport entre le mode de dispersion de la plante et l'époque de l'année à laquelle cette dispersion a lieu. Dans ce but, j'ai effectué des observations phénologiques ayant pour objet toutes les espèces étudiées (Tab. II). Ces observations sont assez sommaires et ne tiennent pas compte des différences de comportement d'une même espèce dans des groupements différents. J'ai, autant que possible, étudié chaque plante dans l'association où elle est le mieux représentée.

3. Liste des espèces étudiées

Pour chaque espèce, j'ai donné l'époque de la dissémination (les chiffres romains indiquent les mois) et le type de dissémination. Pour les anémochores et les barochores, j'indique de plus la vitesse moyenne de chute des diaspores pour 5 mètres d'hauteur (chiffres arabes). Abréviations employées: *aném.* plan.-anémochores planants, *aném. lég.*-anémochores légers, *aném. lourds.* anémochores lourds, *baroch.*-barochores, *ombroch.*-ombrochores, *épizoo.*-épizoochores, *endozoo.*-endozoochores, *dyszoo.*-dyszoochores, *myrméc.*-myrmécochores, *auto.*-autochores¹⁾

Achillea collina Becker. X, XI, XII, I. Aném. lég. 4:42.

A. pannonica Scheele — comme précédente

Ajuga genevensis L. VI, VII. Myrméc.

Allium montanum Schmidt. X, XI, XII, I, II, III. Baroch. 1:55.

Anthericum ramosum L. VII, VIII, IX, X, XI, XII, I. Baroch. 1:32.

¹⁾ Les mêmes abréviations sont employées aussi dans les tableaux et les figures.

- Arabis arenosa* Scop. V, VI, VII, VIII, IX. Aném. lég. 3·23.
- A. hirsuta* Scop. VI, VII. Aném. lég. 4·96.
- Arenaria serpyllifolia* L. V, VI, VII, VIII, IX, X. Aném. lourds 2·87
- Artemisia campestris* L. X, XI, XII, I. Aném. lourds 2·54
- Asperula tinctoria* L. VI, VII, VIII. Baroch. 1·30.
- Asplenium ruta muraria* L. I—XII. Aném. plan.
- A. trichomanes* L. I—XII. Aném. plan.
- Betonica officinalis* L. VIII. Baroch. 1·70.
- Brachypodium pinnatum* (L.) P. B. VIII, IX, X. Aném. lourds 2·01.
- Briza media* L. VII, VIII. Aném. lourds 2·77.
- Calamintha acinos* (L.) Clairv. VIII, IX, X, XI. Aném. lourds 2·55.
- C. clinopodium* Benth. X, XI, XII, I. Baroch. 1·84.
- Campanula persicifolia* L. IX. Aném. lourds 2·77.
- C. rapunculoides* L. IX, X, XI, XII, I, II. Aném. lég. 4·51.
- C. rotundifolia* L. IX. Aném. lég. 3·62.
- Carex caryophyllea* Lat. V, VI, VII. Myrméc.
- C. digitata* L. VI. Myrméc.
- Centaurea rhenana* Bör. IX, X, XI, XII, I. Aném. lourds 2·38.
- Cerastium arvense* L. VI, VII. Aném. lourds 2·34.
- Coronilla varia* L. IX, X. Baroch. 1·46.
- Corylus avellana* L. VIII, IX. Dyszoo.
- Cystopteris fragilis* Bernh. VI, VII, VIII, IX, X, XI. Aném. plan.
- Cytisus capitatus* Scop. VII, VIII, IX. Baroch. 1·16.
- Dianthus carthusianorum* L. VI, VII, VIII, IX, X, XI, XII. Aném. lourds 2·07
- Digitalis ambigua* L. VII, VIII. Aném. lourds 2·30.
- Dryopteris Robertiana* (Hoffm.) Christens. VI, VII, VIII, IX, X, XI.
Aném. plan.
- Euphorbia cyparissias* L. V, VI, VII, VIII. Myrméc.
- Euphrasia stricta* Host. IX, X. Aném. lég. 3·03.
- Festuca duriuscula* L. var. *pallens*. V. Krajina VI, VII, VIII. Aném.
lourds 2·92.
- F. sulcata* (Hack) Nyym. VII, VIII. Baroch. 1·56.
- Fragaria vesca* L. VI, VII. Endozoo.
- Galium boreale* L. VII, VIII. Epizoo.
- G. erectum* Huds. VI, VII, VIII, IX, X, XI, XII. Baroch. 1·57.
- G. vernum* Scop. VI, VII. Baroch. 1·48.
- G. verum* L. VII, VIII. Baroch. 1·44.
- Genista tinctoria* L. VIII. Auto? Baroch. 1·11.
- Geranium Robertianum* L. V, VI, VII, VIII, IX, X, XI. Baroch. 1·37
- G. sanguineum* L. VIII, IX. Auto.
- Helianthemum obscurum* Pers. VII, VIII, IX, X, XI. Baroch. 1·58.
- Hepatica triloba* Gilib. V. Myrméc.
- Hieracium bifidum* Kit. VI, VII, VIII. Aném. lég. 5·30.
- Hypericum perforatum* L. IX, X, XI, XII. Aném. lég. 3·14.
- Inula ensifolia* L. VIII, IX, X, XI, XII. Aném. plan. 18·64.
- I. hirta* L. VII, VIII, IX, X, XI, XII, I, II, III. Aném. plan. 9·02.
- Juniperus communis* L. VIII, IX, X, XI, XII. Endozoo.

- Libanotis montana* Cr. VIII, IX. Aném. lourds 2·16.
Linosyris vulgaris Cass. IX, X, XI. Aném. lég. 4·14.
Linum catharticum L. VI, VII, VIII, IX, X, XI, XII, I. Aném. lég. 2·95.
Melica nutans L. VI, VII. Myrméc., baroch. 1·93.
M. transsilvanica Schur. VII, VIII, IX, X, XI, XII, I, II. Aném. plan. 14·18..
Origanum vulgare L. X, XI, Aném. lég. 3·12.
Paeonia Cervaria Cuss. X, XI. Aném. lourds. 2·03.
Phleum Boehmeri Wib. VIII, IX, X, XI, XII. Aném. lourds. 2·64.
Pimpinella saxifraga L. IX, X, XI, XII, I. Baroch. 1·65.
Plantago media L. VII. Aném. lourds 2·61.
Poa compressa L. var. *polynoda* (Parn) A. et G. VII, VIII. Aném. lég. 2·94
Poa pratensis L. var. *angustifolia* (L.) Sm. VI, VII. Aném. lég. 3·62.
Polygala comosa Schkbr. VI, VII, VIII. Myrméc.
Polyppodium vulgare L. I—XII. Aném. plan.
Potentilla arenaria Borkh. V, VI. Aném. lourds. 2·01.
Primula officinalis (L.) Hill. VI, VII. Baroch. 1·47.
Prunus fruticosa Pall. VII. Endozoo.
P. spinosa L. XI, XII. Endozoo.
Quercus robur L. IX, X. Dyszoo.
Kanunculus bulbosus L. VI. Baroch. 1·39.
Rhamnus cathartica L. IX. Endozoo.
Rosa canina L. X, XI, XII, I, II, III. Endozoo.
Salvia pratensis L. VI, VII. Auto. 1·73.
Sanguisorba minor Scop. VII, VIII. Baroch. 1·74.
Saxifraga aizoon Jacq. VI, VII, VIII, IX. Aném. lég. 3·51.
S. tridactylites L. IV, V, VI. Aném. plan. 6·22.
Scabiosa ochroleuca L. IX, X, XI, XII, I, II. Aném. lourds 2·51.
Sedum acre L. VII. Ombroch.
S. maximum Sut. IX, X, XI. Aném. lég. 4·91.
Sempervivum soboliferum L. X, XI, XII, I. Aném. lég. 4·16.
Silene nutans L. VI, VII, VIII. Aném. lourds 2·15.
Stachys rectus L. VII, VIII, IX, X, XI, XII, I. Baroch. 1·59.
Taraxacum laevigatum (Willd.) DC. IV, V, VI. Aném. plan. 10·73.
T. officinale Web. V, VI. Aném. plan. 13·75.
Thesium intermedium Schrad. VI, VII. Myrméc.
Thymus glabrescens Willd. VII, VIII, IX, X, XI, XII, I. Aném. lég. 3·41
Th. ovatus Mill. VIII, IX, X, XI, XII, I. Aném. lég. 3·32.
Trifolium alpestre L. VIII, IX, X. Aném. lourds. 2·33.
T. montanum L. VII, VIII. Aném. lourds 2·26.
T. rubens L. VII, VIII. Aném. lourds 2·11.
Urtica dioica L. VII. Aném. lourds 2·69.
Valeriana tripteris L. VI. Aném. plan. 6·40.
Veronica chamaedrys L. VI, VII, VIII. Aném. lég. 3·51.
V. teucrium L. VIII, IX, X, XI. Aném. lourds 2·60.
Vincetoxicum officinale Mnch. IX, X, XI, XII, I, II, III. Aném. plan. 10·52.
Viola collina Bess. VI, VII. Myrméc.
V. silvestris (Lam.) Rehb. VI, VII. Myrméc. et auto.

TABLEAU II
Les données phénologiques pour les espèces étudiées

Les mois	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
<i>Achillea collina</i>	○				□	□	□	△	○	○	○	
„ <i>pannonica</i>	○				□	□	□	△	○	○	○	
<i>Ajuga genevensis</i>				□	△○	○						
<i>Allium montanum</i>	○	○	○			△	□	□	○	○	○	
<i>Anthericum ramosum</i>	○				□	□	△○	○	○	○	○	
<i>Arabis arenosa</i>				□	□○	□○	△○	△○	△○			
„ <i>hirsuta</i>					□	□○	○					
<i>Arenaria serpyllifolia</i>				□	□○	□○	△○	○	○	○		
<i>Artemisia campestris</i>	○							□	□	○	○	
<i>Asperula tinctoria</i>					□○	□○	○					
<i>Asplenium ruta muraria</i>	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	
„ <i>trichomanes</i>	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	
<i>Betonica officinalis</i>							□	□○				
<i>Brachypodium pinatum</i>						□		○	○	○		
<i>Briza media</i>						□	○	○				
<i>Calamintha acinos</i>						□	□	□○	□○	□○	△○	
<i>C. clinopodium</i>	○	○						□	□	○	○	
<i>Campanula persicifolia</i>					□	□	△		○			
<i>Campanula rapunculoides</i>	○	○				□	□	□	△○	△○	△○	○
<i>Campanula rotundifolia</i>						□	□	△○				
<i>Carex caryophyllea</i>					□	○	○	○				
„ <i>digitata</i>					□	□	○					
<i>Centaurea rhenana</i>	○						□	□	△○	○	○	
<i>Cerastium arvense</i>					□	□○	○					

Les mois	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
<i>Coronilla varia</i>					□	□			○	○		
<i>Corylus avellana</i>	△	□						○	○			
<i>Cystopteris fragilis</i>					○	○	○	○	○	○	○	
<i>Cytisus capitatus</i>				□	□	□○	△○	○				
<i>Dianthus carthusianorum</i>				△	□○	□○	△○	△○	△○	△○	△○	△○
<i>Digitalis ambigua</i>					□	□○	○					
<i>Dryopteris Robertiana</i>					○	○	○	○	○	○	○	
<i>Euphorbia cyparissias</i>			□	□○	△○	○	○					
<i>Euphrasia stricta</i>					△	□	□	□○	○			
<i>Festuca pallens</i>					□	□○	○	○				
„ <i>sulcata</i>					□	□	○	○				
<i>Fragaria vesca</i>				□	□	△○	△○					
<i>Galium boreale</i>					□	□○	□○					
„ <i>erectum</i>					□○	□○	○	○	○	○	○	
„ <i>vernun</i>					□	○	○					
„ <i>verum</i>					□	□○	○					
<i>Genista tinctoria</i>	~~~	~~~	~~~			□	○					~~~
<i>Geranium Robertianum</i>					□○	□○	□○	□○	□○	□○	□○	□○
„ <i>sanguineum</i>					□	□	△	○	○			
<i>Helianthemum obscurum</i>					□	□	□○	□○	□○	□○	□○	
<i>Hepatica triloba</i>		□			□	○						
<i>Hieracium bifidum</i>					□	○	○	○				
<i>Hypericum perforatum</i>						□	□	□○	○	○	○	○
<i>Inula ensifolia</i>	○					□	□○	△○	○	○	○	○
„ <i>hirta</i>	○	○	○		□	□	△○	○	○	○	○	○
<i>Juniperus communis</i>				□	□			○	○	○	○	○

Les mois	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
<i>Libanotis montana</i>					□	□	○	○				
<i>Linosyris vulgaris</i>									□○	△○	○	
<i>Linum catharticum</i>	○				□○	□○	□○	△○	△○	△○	○	○
<i>Melica nutans</i>				□	○	○						
„ <i>transsilvanica</i>	○	○			□	○	○	○	○	○	○	○
<i>Origanum vulgare</i>					△	□	□	△	○	○		
<i>Peucedanum Cervaria</i>						□	□			○	○	
<i>Phleum Boehmeri</i>					□	△	○	○	○	○		
<i>Pimpinella saxifraga</i>	○						□	□○	○	○	○	
<i>Plantago media</i>					□	○						
<i>Poa compressa</i> var. <i>polygonoides</i>					□	□○	□○					
<i>Poa pratensis</i> var. <i>angustifolia</i>					□	□○	○					
<i>Polygala comosa</i>				□	□	□○	□○	□○				
<i>Polypodium vulgare</i>	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
<i>Potentilla arenaria</i>					□	○	○					
<i>Primula officinalis</i>					□	○	○					
<i>Prunus spinosa</i>				□							○	○
„ <i>fruticosa</i>						□	○					
<i>Quercus robur</i>					□				○	○		
<i>Ranunculus bulbosus</i>					□	□○						
<i>Rhamnus cathartica</i>						□			○			
<i>Rosa canina</i>	○	○	○			□				○	○	○
<i>Salvia pratensis</i>					□	△○	△○					
<i>Sanguisorba minor</i>					□	□	□○	□○				
<i>Saxifraga aizoon</i>					□	□○	○	○	○			
<i>Saxifraga tridactylites</i>				□○	□○	○						

Les mois	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
<i>Scabiosa ochroleuca</i>	○	○					△	□	□○	△○	△○	○
<i>Sedum acre</i>						□	△○					
" <i>maximum</i>						□	□○	○	○	○		
<i>Sempervivum soboliferum</i>	○		○	○			□	□		○	○	○
<i>Silene nutans</i>					□	○	○	○				
<i>Stachys rectus</i>	○				△	□	□○	△○	△○	△○	○	○
<i>Taraxacum lacvигatum</i>				□○	△○	△○						
" <i>officinale</i>					□○	△○						
<i>Thesium intermedium</i>						□○	○					
<i>Thymus glabrescens</i>	○		○		□	□	○	○	○	○	○	○
" <i>ovatus</i>	○				□	□	○	○	○	○	○	○
<i>Trifolium alpestre</i>					□			○	○	○		
" <i>montanum</i>					□		□○	□○				
" <i>rubens</i>					□		○	○				
<i>Urtica dioica</i>					□		□○					
<i>Valeriana tripteris</i>					□	○						
<i>Veronica chamaedrys</i>				△	□	□○	○	○				
" <i>teucrium</i>					□			○	○	○	○	○
<i>Vincetoxicum officinale</i>	○	○	○		□	□	□	△	○	○	○	○
<i>Viola collina</i>		□				○	○					
" <i>silvestris</i>		□			□	○	○					

Légendes:

- période de la pleine assimilation,
- période de la moindre assimilation,
- ~~~ assimilation par les tiges vertes,
- fleuraison intensive,
- △ fleuraison faible,
- saison de la dissémination intensive,
- saison de la dissémination faible.

3. Statistique des types de dissémination dans les associations des roches

J'ai étudié la biologie de la dissémination dans les groupements rocheux dont les listes floristiques sont données par J. Kornás (1949). J'ai tenu compte, dans les statistiques, de toutes les espèces caractéristiques des associations, des alliances et des ordres, et parmi les compagnes seulement celles, qui ont une présence de 2 ou plus. Par exception, dans le groupement à *Geranium sanguineum*, en raison de sa composition variable et de son caractère sociologique transitoire, je ne tiens compte, parmi les espèces compagnes à présence 2, que celles qui sont représentées au moins à quatre relevés (sur un total de 13 effectués).

Pour chaque groupement je détermine le spectre de dissémination (Tab. III) qui donne le pourcentage dans l'association des espèces appartenant aux différents types de dissémination. Je calcule chaque pourcentage deux fois: la première fois en tenant compte seulement de la quantité des espèces, la seconde fois de leur présence (je détermine d'abord la somme des degrés de présence des espèces appartenant à un même type de dissémination, et je calcule ensuite quel pourcentage elle forme dans la somme des degrés de présence de toutes les espèces représentées dans le groupement. Les résultats obtenus par la deuxième de ces méthodes sont, à mon avis, plus précis, étant donné qu'ils reproduisent plus fidèlement la part des divers types de dissémination dans la vie de l'association (Fig. 1).

1) Association à *Asplenium ruta muraria* — *A. trichomanes*

Cette association se compose à peu près seulement d'anémochores extrêmes, c'est-à-dire des anémochores planants et légers. Ce fait s'explique clairement par son caractère pionnier et par son apparition dans les endroits d'accès difficile, des brèches et des fissures peu profondes, sur des parois rocheuses abruptes. Parmi les plantes ayant un degré de présence inférieur à 2, on remarque dans cette association *Chelidonium majus*, qui est principalement représentée dans les fissures situées plus bas où elle est apportée par les fourmis.

TABLEAU III

Spectres de dissémination pour les groupements de roches

	anémochores plantes légers	baro-chores lourds	myrmé- chores	endozo- chores	épizoo- chores	dyszoo- chores	ombro- chores	auto- chores	tout ensemble
Association à <i>Asplenium ruta muraria</i> — <i>A. trichomanes</i>									
nombre des espèces	3	2	—	—	—	—	—	—	5
%	60·0	40·0	—	—	—	—	—	—	—
somme des degrés de présence	14	4	—	—	—	—	—	—	18
%	77·8	22·2	—	—	—	—	—	—	—
<i>Festucetum pallentis semperviretosum</i>									
nombre des espèces	7	14	11	8	6	1	—	1	48
%	14·6	29·1	22·9	16·6	12·5	2·1	—	2·1	—
somme des degrés de présence	17	31	29	22	12	2	—	5	—
%	14·4	26·3	24·5	18·6	10·2	1·7	—	4·2	—
<i>Festucetum pallentis neckeretosum</i>									
nombre des espèces	8	10	7	6	5	2	—	—	38
%	21·1	26·3	18·4	15·8	13·2	5·3	—	—	—
somme des degrés de présence	26	32	22	16	11	4	—	—	—
%	23·4	28·8	19·8	14·4	9·9	3·6	—	—	—
<i>Dryopteridetum Robertianae</i>									
nombre des espèces	2	5	4	5	2	1	—	—	19
%	10·5	26·3	21·0	26·3	10·5	5·3	—	—	—
somme des degrés de présence	8	14	9	18	4	2	—	—	55
%	14·6	25·5	16·4	32·8	7·3	3·6	—	—	—
<i>Groupement à Geranium sanguineum</i>									
nombre des espèces	3	8	14	13	2	5	1	2	49
%	6·1	16·3	28·6	26·5	4·1	10·2	2·0	4·1	2·0
somme des degrés de présence	10	24	44	40	9	12	2	4	—
%	6·7	16·0	29·2	26·7	6·0	8·0	1·3	2·7	3·3

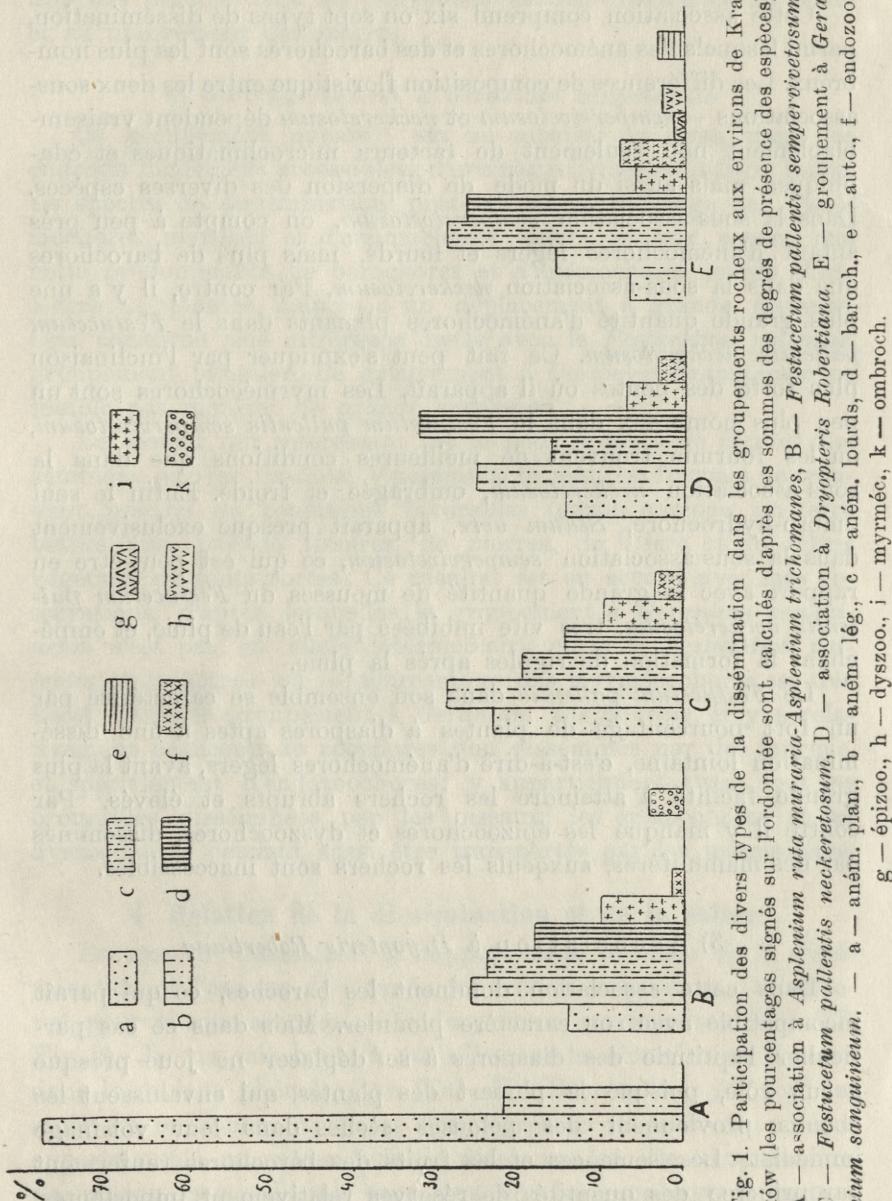


Fig. 1. Participation des divers types de la dissémination dans les groupements rocheux aux environs de Krawkow (les pourcentages signés sur l'ordonnée sont calculés d'après les sommes des degrés de présence des espèces). A — association à *Asplenium ruta-muraria-Asplenium trichomanes*, B — *Festucetum pallens neckeretosum*, C — association à *Dryopteris Robertiana*, E — groupement à *Gera-nium sanguineum*. — a — aném. plan., b — aném. lég., c — aném. lourds, d — baroch., e — auto., f — endozoo., g — épizoo., h — dyszoo., i — myrméc., k — ombroch.

2) *Festucetum pallentis*

Cette association comprend six ou sept types de dissémination, parmi lesquels des anémochores et des barochores sont les plus nombreux. Les différences de composition floristique entre les deux sous-associations — *sempervivetosum* et *neckeretosum* dépendent vraisemblablement non seulement de facteurs microclimatiques et édaphiques, mais aussi du mode de dispersion des diverses espèces. Dans la sous-association *sempervivetosum*, on compte à peu près autant d'anémochores légers et lourds, mais plus de barochores que dans la sous-association *neckeretosum*. Par contre, il y a une plus grande quantité d'anémochores planants dans le *Festucetum pallentis neckeretosum*. Ce fait peut s'expliquer par l'inclinaison plus forte des pentes où il apparaît. Les myrmécochores sont un peu plus nombreux dans le *Festucetum pallentis sempervivetosum*, où les fourmis trouvent de meilleures conditions que dans la sous-association *neckeretosum*, ombragée et froide. Enfin le seul ombro-hydrochore, *Sedum acre*, apparaît presque exclusivement dans la sous-association *sempervivetosum*, ce qui est peut-être en rapport avec la grande quantité de mousses du *Festucetum pallentis neckeretosum*, très vite imbibées par l'eau de pluie, et empêchant la formation de rigoles après la pluie.

Le *Festucetum pallentis* dans son ensemble se caractérise par un fort pourcentage de plantes à diaspores aptes à une dissémination lointaine, c'est-à-dire d'anémochores légers, ayant la plus grande facilité à atteindre les rochers abrupts et élevés. Par contre il y manque les épizoochores et dyszoochores, disséminés par des mammifères, auxquels les rochers sont inaccessibles.

3) Association à *Dryopteris Robertiana*

Dans cette association dominent les baroches, ce qui paraît incompatible avec son caractère pionnier. Mais dans ce cas particulier l'aptitude des diaspores à se déplacer ne joue presque aucun rôle, puisque la plupart des plantes, qui envahissent les éboulis proviennent des pelouses sèches dans leur voisinage immédiat. Les semences et les fruits des barochores renferment par principe des quantités de réserves relativement importantes, ce qui facilite leur germination dans les conditions difficiles et les favorise, peut-être, en comparaison avec les autres types de

dissémination. La principale particularité, décisive pour l'adaptation des plantes dans les pierailles, est leur résistance au poids et au mouvement des pierres.

4) Groupement à *Geranium sanguineum*

Ce groupement apparaît sur un substrat de loess, dans des endroits facilement accessibles, d'ordinaire d'une inclinaison faible. Le spectre de dissémination présente un pourcentage bas d'anémochores planants et d'anémochores légers, et par contre une nette prédominance de barochores et d'anémochores lourds, c'est-à-dire de plantes inaptes à un déplacement à grande distance. Cela constitue une différence nette avec le *Festucetum pallentis*, groupement pionnier. Le groupement à *Geranium sanguineum* ne semble pas montrer de grande expansion.

Le second fait intéressant est le petit nombre de plantes disséminées par les fourmis. Vraisemblablement, les fourmis ne trouvent pas ici de conditions favorables (gazon compact ou terre battue nue, pas de fissures, de pierres, de litière et de débris végétaux de toute sortes). Ce résultat est en accord avec mes observations, d'après lesquelles le groupement à *Geranium sanguineum* n'est pas un stade intermédiaire entre le *Festucetum pallentis* et la hétraie où le pourcentage des myrmécochores est très élevé. Dans le groupement à *Geranium sanguineum*, il y a relativement beaucoup de zoothores non disséminés par des fourmis, et spécialement d'endozoothores: y appartiennent avant tout les broussailles disséminées par les oiseaux; les épizoothores et les dyszoothores peuvent aussi être transportés par les mammifères.

4. Relation de la dissémination et de la saison

En vue de démontrer le rapport entre le mode de la dissémination et l'époque de l'année où celle-ci se produit, j'ai effectué pour chaque association le diagramme correspondant (Tab. IV, Fig. 2). Je me suis basée à cet effet sur les données renfermées dans le tableau phénologique (Tab. II). En abscisse, j'ai noté les mois; en ordonnée, la somme des degrés de présence des espèces appartenant à un même type de dissémination. De cette manière j'ai obtenu pour chaque type une courbe représentant sa part dans la dissémination de l'association aux différents mois de l'année.

TABLEAU IV
Rapport entre la saison et la dissémination dans les associations des roches

Les mois	XII	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI
<i>Association à Asplenium ruta muraria — A. trichomanes</i>												
aném. plan.	10	10	10	10	10	10	14	14	14	14	14	14
" lég.	2	2	2	—	—	—	—	—	—	4	4	4
<i>Festucetum pallantis sempervivetosum</i>												
aném. plan.	14	14	13	12	10	10	10	8	9	14	14	14
" lég.	14	12	2	—	—	4	7	10	12	20	20	12
" lourds	14	7	4	—	—	4	17	15	17	15	16	14
baroch.	11	7	3	3	—	—	6	15	13	14	17	14
endozoo.	2	—	—	—	—	—	—	—	2	2	2	2
myrméc.	—	—	—	—	—	4	12	10	6	—	—	—
ombroch.	—	—	—	—	—	—	—	5	—	—	—	—
<i>Festucetum pallantis neckeretosum</i>												
aném. plan.	17	17	17	16	13	15	21	15	15	19	19	19
" lég.	9	9	3	—	—	5	10	10	13	24	15	12
" lourds	7	2	2	—	—	1	15	13	18	12	8	8
baroch.	4	4	1	1	—	3	12	12	11	11	12	12
endozoo.	—	—	—	—	—	—	2	2	—	2	—	—
myrméc.	—	—	—	—	—	3	9	10	1	—	—	—
<i>Dryopteridetum Robertianae</i>												
aném. plan.	3	3	3	3	—	—	5	5	5	8	8	8
" lég.	—	—	—	—	—	2	6	8	8	4	6	6
" lourds	2	2	2	—	—	—	4	7	2	2	2	2
baroch.	9	4	2	2	—	5	14	14	10	12	14	14
endozoo.	—	—	—	—	—	—	2	2	—	—	—	—
myrméc.	—	—	—	—	—	2	4	4	2	—	—	—
<i>Groupement à Geranium sanguineum</i>												
aném. plan.	8	8	8	8	—	2	2	4	4	8	8	8
" lég.	14	10	—	—	—	—	5	8	8	15	21	21
" lourds	8	4	4	—	—	2	7	15	31	24	26	15
baroch.	7	4	—	—	—	—	11	26	28	20	16	12
endozoo.	5	3	3	3	—	—	2	3	—	4	3	5
epizoo.	—	—	—	—	—	—	—	2	2	—	—	—
dyszoo.	—	—	—	—	—	—	—	—	2	4	2	—
myrméc.	—	—	—	—	—	9	9	9	5	—	—	—
auto	—	—	—	—	—	—	—	—	5	5	—	—

Légende: les chiffres arabes présentent les sommes de degrés atteintes durant chaque mois de l'année par les espèces appartenant aux types particuliers de dissémination. Les données pour chaque groupement sont rassemblées tous ensemble.

Dans toutes les associations, une coupure très nette se manifeste dans la dissémination entre mars et mai. Font exception les anémochores planants, qui comprennent les fougères, essaimant leurs spores toute l'année.

Les anémochores atteignent habituellement leur maximum de dissémination en juillet et en août, mais en septembre l'intensité baisse, pour remonter en octobre et en novembre. Ces plantes gardent souvent leurs diaspores durant tout l'hiver, jusqu'en mars. La dissémination pendant l'hiver est bien avantageuse pour les anémochores, car leurs diaspores sont en cette saison plus exposées au vent (pourvu que les organes fructifères dépassent la surface de la neige) et peuvent rouler sur la neige à de notables distances. Dans le *Festucetum pallentis sempervivetosum* et dans l'association à *Dryopteris Robertiana*, la différence entre les intensités de dissémination en été et en hiver est relativement petite. Par contre, elle est frappante, au profit de l'été, dans le groupement à *Geranium sanguineum*. Ce groupement, poussant dans des endroits de faible inclinaison, est couvert en hiver d'une couche de neige plus épaisse que celle qui couvre les roches abruptes.

Les plantes disséminées par les fourmis fructifient exclusivement de mai à août, c'est-à-dire à l'époque de la plus grande activité des fourmis. Les endozoochères mûrissent, soit au début de l'été (VI, VII—par exemple *Fragaria*), soit en automne et en hiver (broussailles). Les épizoochères et les dyszoochères se disséminent de juin à octobre. Ils sont transportés principalement par les mammifères sauvages, dont une part dort durant l'hiver, et par le bétail qui ne pâture pas pendant cette saison.

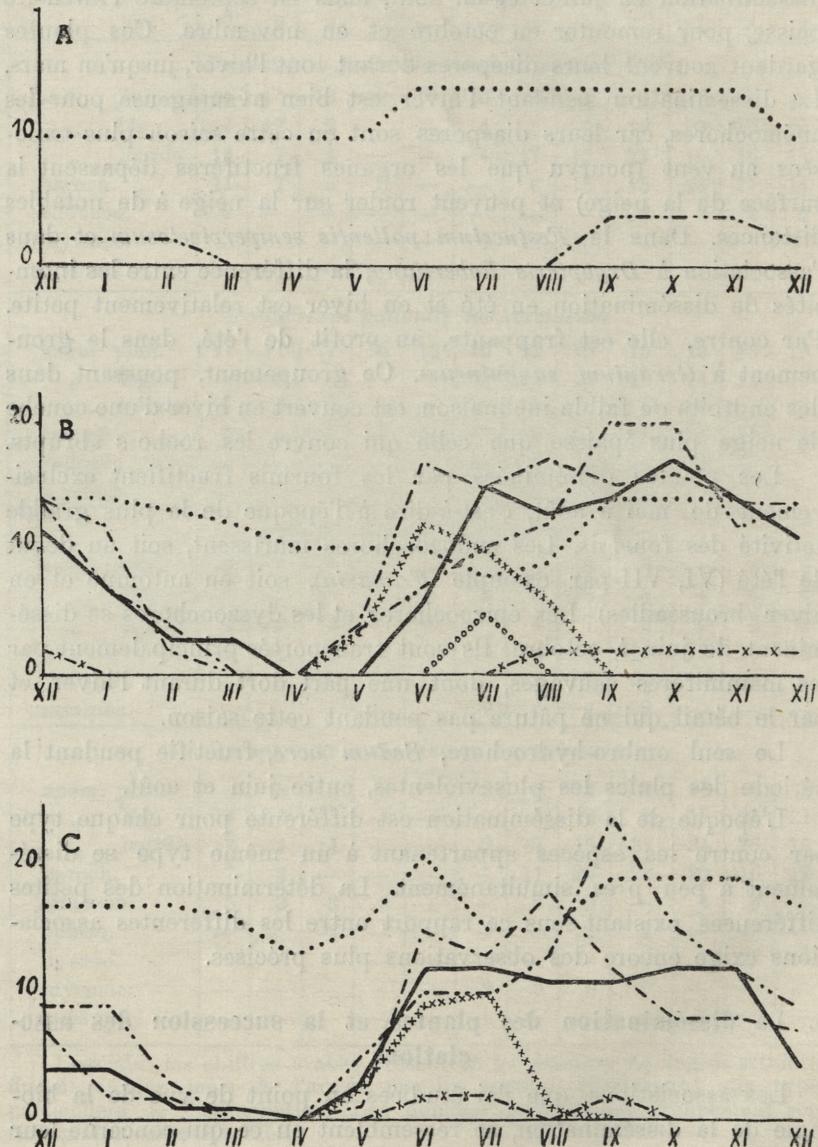
Le seul ombro-hydrochore, *Sedum acre*, fructifie pendant la période des pluies les plus violentes, entre juin et août.

L'époque de la dissémination est différente pour chaque type par contre les espèces appartenant à un même type se disséminent à peu près simultanément. La détermination des petites différences existant sous ce rapport entre les différentes associations exige encore des observations plus précises.

5. La dissémination des plantes et la succession des associations

Les associations, que j'ai étudiées au point de vue de la biologie de la dissémination, se ressemblent en ce qui concerne leur

structure et leur degré d'organisation. Elles se composent toutes presque exclusivement d'herbes et d'une petite quantité de broussailles; aussi les différences de leur biologie de dissémination sont nettes, mais pas grandes. Seule l'association pionnière de fissures à *Asplenium ruta muraria* — *A. trichomanes* se distingue net-



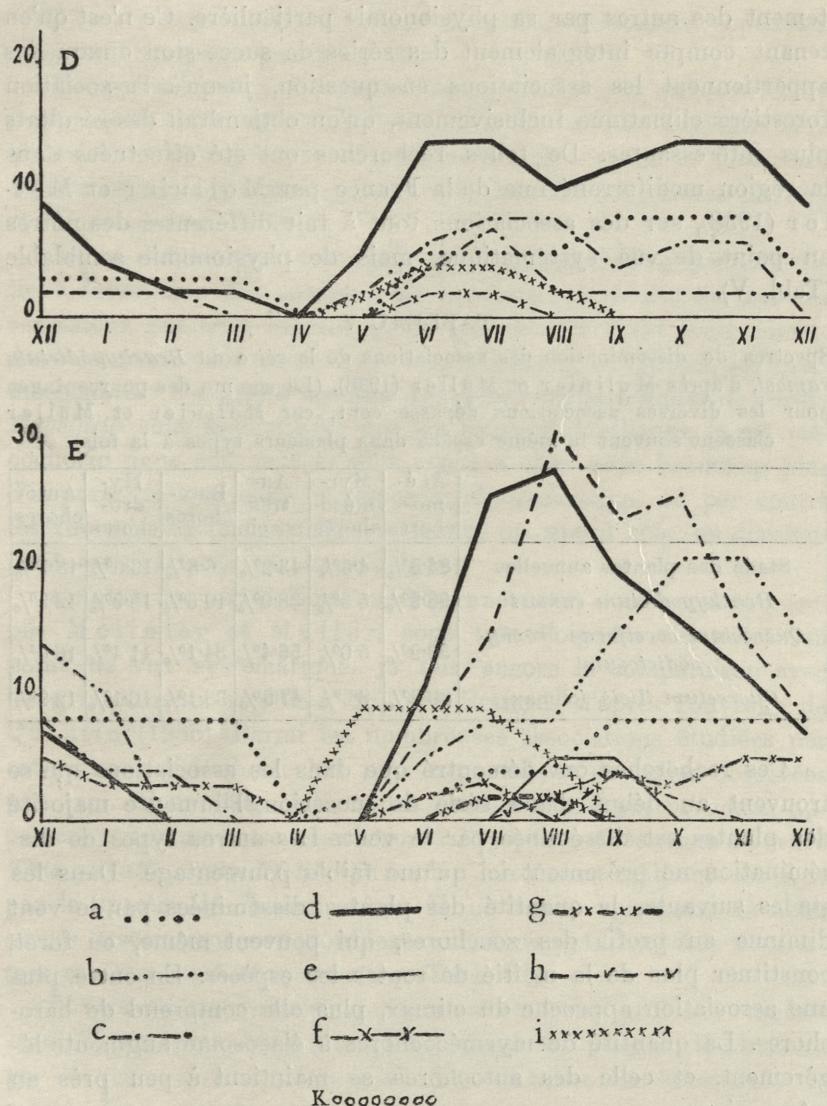


Fig. 2. Relation entre le mode de dissémination des plantes et la saison de l'année dans les groupements rocheux aux environs de Kraków. Les chiffres romains signifient les mois, les chiffres arabes — la somme de degrés de présence. A — association à *Asplenium ruta muraria*-*Asplenium trichomanes*, B — *Festucetum pallentis semperviretosum*, C — *Festucetum pallentis neckeretosum*, D — association à *Dryopteris Robertiana*, E — groupement à *Geranium sanguineum*. — a — aném. plan., b — aném. lég., c — aném. lourds, d — baroch., e — auto., f — endozoo., g — épizoo., h — dyszoo., i — myrméc., k — ombroch.

tement des autres par sa physionomie particulière. Ce n'est qu'en tenant compte intégralement des séries de succession auxquelles appartiennent les associations en question, jusqu'à l'association forestière climatique inclusivement, qu'on obtiendrait des résultats plus intéressantes. De telles recherches ont été effectuées dans la région méditerranéenne de la France par Molinier et Müller (1938), sur des associations tout à fait différentes des nôtres au point de vue systématique, mais de physionomie semblable (Tabl. V).

TABLEAU V

Spectres de dissémination des associations de la série du *Brachypodietum ramosi*, d'après Molinier et Müller (1938). (La somme des pourcentages pour les diverses associations dépasse cent, car Molinier et Müller classent souvent la même espèce dans plusieurs types à la fois).

	Anémochores	Myrmécochères	Autres zooth.	Barochores	Hydrochorés	Autochères
Stade des plantes annuelles	84·0%	4·5%	43·2%	6·8%	13·6%	18·1%
<i>Brachypodietum ramosi</i>	66·9%	5·3%	38·0%	10·6%	15·9%	12·9%
<i>Quercetum cocciferae brachypodietosum</i>	33·2%	5·0%	56·4%	34·1%	11·4%	16·6%
<i>Quercetum ilicis</i> (climax)	30·2%	8·6%	47·5%	33·1%	10·1%	12·9%

Ces recherches ont démontré que dans les associations qui se trouvent au début d'une série de succession, l'immense majorité des plantes est disséminée par le vent. Les autres types de dissémination ne présentent ici qu'une faible pourcentage. Dans les stades suivants, la quantité des plantes disséminées par le vent diminue au profit des zoothères, qui peuvent même, en forêt, constituer plus de la moitié de toutes les espèces. En outre, plus une association approche du climax, plus elle comprend de barochères. La quantité de myrmécochères à élaeosome augmente légèrement, et celle des autochères se maintient à peu près au même niveau.

Les résultats obtenus par moi sont semblables à ceux de Molinier et Müller bien que concernant des associations systématiquement très éloignées. L'association pionnière de fissures présente le plus haut pourcentage d'anémochores (100%). Le stade suivant de la succession, le *Festucetum pallentis*, a également un pourcentage élevé d'anémochores (66% dans le *Festucetum pal-*

lensis sempervivetosum), à côté desquels se présentent cependant de barochores, des zoochores etc.

Le groupement à *Geranium sanguineum*, bien qu'appartenant à une autre série de succession que le *Festucetum pallentis*, mais se trouvant plus près du climax, renferme, comme le *Quercetum cocciferae*, moins d'anémochores et plus de barochores (26·5%) et de zoochores (20·4%).

Je ne dispose pas des spectres de dissémination des associations forestières des environs de Cracovie. Il résulte de mes observations pas trop exactes qu'un rôle décisif y est joué, comme dans le *Quercetum ilicis*, par les zoochores, et surtout les myrmécochores. Un grand nombre d'espèces caractéristiques de l'ordre *Fagetalia* sont disséminées par les fourmis. D'ailleurs, la myrmécochorie dans son sens le plus étroit a chez nous beaucoup plus d'importance que dans la région méditerranéenne, où par contre les fourmis de l'espèce *Messor* jouent un grand rôle, en disséminant les diaspores par dyszoochorie.

Comme les associations méditerranéennes, dont se sont occupés Molinier et Müller, sont très éloignées des nôtres au point de vue systématique, je fais encore la comparaison avec les groupements végétaux du Jura Français d'après l'ouvrage de Quantin (1935). Parmi les nombreuses associations étudiées par cet auteur, j'ai choisi les plus rapprochées de celles observées par moi. Pour l'association des éboulis *Petasitum paradoxii*, appartenant comme notre association à *Dryopteris Robertiana* à l'ordre *Thlaspeetalia rotundifolii* Quantin ne donne malheureusement pas le spectre de dissémination. Il ne donne que ceux de deux autres associations comparables aux nôtres: *Anthyllideto-Teucrietum* et *Querceto-Lithospermum* (Tabl. VI).

L'*Anthyllideto-Teucrietum* et le *Festucetum pallentis* renferment à peu près le même pourcentage de plantes disséminées par le vent, et le nombre total des zoochores est exactement le même. Une grande partie des »plantes sans mode de dissémination connu« de Quantin doit être probablement considérée comme barochores. Si nous faisons la somme des plantes comprises sous cette rubrique et des autochores chez Quantin d'une part, et d'autre part celle des autochores et des barochores de mes spectres (comme je l'ai fait dans le Tableau VI), les ré-

TABLEAU VI

Comparaison des spectres de dissémination des associations rocheuses du Jura Français (selon Quantin) et du Jura Cracovien.

	Ané-mochores	Endo-zoo-chores	Epi-zoo-chores	Dys-zoo-chores	Hydro-chores	Auto-chores	Plantes sans mode de dissémination connu
<i>Anthyllideto-Teucrietum</i>	68.3%	—	14.6%	—	—	7.3%	9.8%
<i>Festucetum pallentis</i>	66.6%	2.1%	—	12.5%	5.0%	16.6%	—
<i>Querceto-Lithospermetum</i>	2.8%	26.3%	3.5%	12.3%	1.7%	24.6%	8.8%
Groupement à <i>Geranium sanguineum</i>	51.0%	10.2%	2.0%	8.2%	—	28.5%	—

Pour obtenir des résultats comparables avec les données de Quantin j'ai classé (dans le Tableau VI) comme lui les myrmécochores parmi les dyszoochères, et les barochères avec les autochères. Quantin ne distingue pas le groupe des barochères; au sein des autochères, il fait une distinction pour les plantes à dissémination balistique. Je suppose donc que plusieurs de mes barochères, tombant après avoir été secoués, passeraient, d'après ce classement, aux autochères.

Les spectres de dissémination ainsi établis se ressemblent beaucoup, et les différences qu'on rencontre entre eux sont faciles à expliquer.

sultats sont presque tous d'accord (*Anthyllideto-Teucrietum* 17.1%, *Festucetum pallentis* 16.6%).

Les résultats concernant la seconde paire d'associations comparées ne sont si semblables, ce qui s'explique par des différences de structure. Le *Querceto-Lithospermetum* est en effet un bois dont les arbres sont très denses, tandis que le groupement à *Geranium sanguineum* est habituellement dépourvu des arbres et en certains cas même de broussailles. Le pourcentage d'anémochères y est alors notablement plus élevé que dans le *Querceto-Lithospermetum*, et le pourcentage d'autochères et de zoothères y est au contraire plus bas.

En finissant ce mémoire, je remercie sincèrement MM. les prof. dr. W. Szafer et prof. dr. B. Pawłowski sous la direction desquels ce travail a été exécuté.

Institut Botanique de l'Université Jagellonienne. Kraków.

Bibliographie

- 1) Dyakowska J.: Researches on the rapidity of the falling down of pollen of some trees. Bull. Acad. Pol. Cl. Math.-Nat., B I, 1937. —
- 2) Gams H.: Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. Vierteljahrsschr. d. Naturf. Ges. in Zürich. Jahrg. 63. 1918. — 3) Gżibertówna W.: Geokarpia u *PrimulaJuliae* Kusn. (On geocarpy in *PrimulaJuliae* Kusn.) Acta Soc. Bot. Polon. 16. 1939. — 4) Kirchner O.: Verbreitungsmittel der Pflanzen. Handwörterbuch der Naturwissenschaften, 10. 1915. — 5) Kłaput A.: Caractéristique du sol des associations végétales rocheuses du Jura de Cracovie. (manuscrit). — 6) Kornas J.: Revue systématique et spectres de la biologie florale des association végétales rocheuses du Jura Cracovien. Bull. Acad. Pol. Cl. Math.-Nat. B I, 1949. — 7) Molinier R. et Müller P.: La dissémination des espèces végétales. SIGMA, Comm. 64. 1938. — 8) Müller P.: Verbreitungsbiologie der Garigueflora. SIGMA, Comm. 21 et Beih. z. Bot. Centralbl. Bd. 56, Abt. II. 1933. — 9) Quantin A.: L'évolution de la végétation à l'étage de la chênaie dans le Jura méridional. SIGMA, Comm. 37, 1935. — 10) Radwańska-Kuleszyna Z.: Badania nad żywotnością roślin na terenie Polski (Recherches sur les plantes vivipares de la flore de Pologne). Acta Soc. Bot. Polon. XI suppl. 1934. — 11) Ridley H.: On the dispersal of seeds by wind. Ann. of Botany, 19. 1905. — 12) Schennikow A. P.: Phänologische Spektra der Pflanzengesellschaften. Handb. d. biolog. Arbeitsmethoden, Wien-Berlin. 11. 1932. — 13) Schmidt W.: Die Verbreitung von Samen und Blütenstaub durch die Luftbewegung. Österr. bot. Zeitschr., 67. 1918. — 14) Schoenichen W.: Biologie der Blütenpflanzen. Freiburg i. Br. 1924. — 15) Schoenichen W.: Biologie der geschützten Pflanzen Deutschlands. Jena. 1940. — 16) Sernander R.: Entwurf einer Monographie der europäischen Myrmekochoren. Uppsala, 1906. — 17) Sernander R.: Zur Morphologie und Biologie der Diasporen. Acta. Reg. Soc. Sci. Uppsaliensis, Vol. extraord. ed. 1927. — 18) Szafér W.: On the statistics of flowers in plant associations. Bull. Acad. Polon. Cl. Math.-Nat., B. 1927. — 19) Ulbrich E.: Über europäische Myrmekochoren. Verh. Botan. Ver. Prov. Brandenburg. 49. 1907. — 20) Ulbrich E.: Biologie der Früchte und Samen (Karpobiologie). Berlin. 1928. — 21) Ulbrich E.: Deutsche Myrmekochoren. Repert. Spec. Nov., Beiheft 117. 1939. — 22) Walas J.: Wanderungen der Gebirgsplanten längs der Tatra-Flüsse. Bull. Acad. Pol., Cl. Math. Nat. B I. 1939. — 23) Wettstein R.: Handbuch der systematischen Botanik. Leipzig und Wien. 1935.

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

DERNIERS MÉMOIRES PARUS

N° 1—3 B I, 1949.

Górski F. The utilization of racemic malic acid by *Aspergillus* and *Penicillium* species.

Nowotny-Mieczyńska A. Studies on the root nodules of Leguminous Plants.
Siemińska J. *Naegelia flagellifera* Correns in Poland.

Szafer W. Studies on the Genus *Tsuga* Carr. in the Tertiary of Europe
(Plate 1).

N° 1—3 B II, 1949.

Ackermann J. The annual rhythm of the fatty metamorphosis of the liver
in the frog *Rana esculenta* L. (Plates 3—6).

Bartkowiak W. The ability of Tortoises to discriminate colour saturations

Datkówna H. The influence of hypertonic solutions on the entodermal
cells from the *area vitellina* of the chick's blastoderm cultivated *in*
vitro (Plate 2).

Grodziński Z. Fat drops in the yolk of the sea-trout *Salmo trutta* L.
(Plate 1).

Solewski W. The development of the blood vessels of the gills in the sea-
trout, *Salmo trutta* L.

Świeżawska K. Colour-discrimination of the Sand lizard *Lacerta agilis* L.

Wojtusiak R. J. and Mlynarski M. Investigations on the vision of infra-
red in animals. II. Further experiments on water tortoises.

TABLE DES MATIÈRES

Avril—Juin

	Page
J. KORNAS. Revue systématique et spectres de la biologie florale des associations végétales rocheuses du Jura Cracovien (Pl. 2—3)	85
E. MALINOWSKI. The problem of Heterosis. I. Heterosis in intervarietal crosses of <i>Phaseolus vulgaris</i> (Pl. 4)	99
— The problem of Heterosis. II. Heterosis in interspecific and intervarietal crosses of <i>Petunia</i> (Pl. 5)	113
— The problem of Heterosis. III. Positive skewness of the F_2 frequency distributions (Pl. 6—8)	123
— The problem of Heterosis. V. The hypothesis of co-operating factors	143
A. MEDWECKA-KORNAS. Biologie de la dissémination des associations végétales des rochers du Jura Cracovien	151

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.

Les demandes sont à diriger à l'Académie Polonaise des Sciences et des Lettres, 17, rue Sławkowska, Kraków (Pologne).