

Probleme und Resultate variationsstatistischer Untersuchungen an Blüten und Blütenständen

Autor(en): **Vogler, Paul**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Jahrbuch der St. Gallischen Naturwissenschaftlichen Gesellschaft**

Band (Jahr): **50 (1910)**

PDF erstellt am: **24.07.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-834856>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

II.

Probleme und Resultate variationsstatistischer Untersuchungen an Blüten und Blütenständen.

Von **Paul Vogler.**

Als ich in letzter Zeit einige neue variationsstatistische Beobachtungen für die Publikation zusammenstellte, war ich genötigt, etwas einläßlicher als sonst der Literatur nachzugehen. Und als ich endlich so viele, sonst weiterstreute Arbeiten beisammen hatte, da fand ich, daß es eine wohl nicht ganz undankbare Arbeit sein könnte, nun die Gelegenheit gerade zu benützen zu einer Art Sammelreferat über den heutigen Stand der mich interessierenden Fragen. So ist die vorliegende Arbeit entstanden.

Wenn ich mir auch Mühe gab, alle mir erreichbare Literatur aufzutreiben, so kann mir doch noch manches entgangen sein. Manches andere liegt vielleicht auch noch, mir unzugänglich, verborgen in amerikanischen und anderen „Berichten“. Item, ich glaube doch, aus dem, was ich benutzen konnte, ein wirkliches Bild unseres heutigen Wissens und der sich daran anschließenden Probleme, die mit variationsstatistischen Methoden angegriffen werden können, zu geben.

Allerdings beschränkte ich mich von vornherein auf ein Gebiet: auf die Variation der Anzahl gleichwertiger Organe in Blüten und Blütenständen, also der „diskreten Varianten“. Ferner war es mir in allererster Linie wieder darum zu tun, möglichste Vollständigkeit zu erreichen

für die Compositen, als dasjenige Kapitel, das zur Zeit am einläßlichsten bearbeitet ist und wohl auch weiterhin am meisten Resultate verspricht. Auch sonst dürfte das Tatsachenmaterial über Blütenstände annähernd vollständig beisammen sein (namentlich auch für Umbelliferen). Was sich nicht mit der Blüte beschäftigt, habe ich nur mitgenommen, wo es zur Illustration der anderen Verhältnisse mir wertvoll erschien.

Dann habe ich aber mit Absicht eine große Unterlassungssünde begangen: die ganze Mathematik habe ich außer Betracht gelassen. Ich kann mir nicht helfen; die großen mathematischen Abhandlungen über Kurvenberechnungen usw. mögen ja recht interessant sein für den Mathematiker, für uns Biologen sind sie wenigstens zur Zeit noch vollständig unverdaulich. Ich glaube, was wir brauchen, ist ungefähr das, was bei Johannsen [13] zusammengestellt ist, so klar und verständlich und praktisch, wie ich es sonst noch nirgends gefunden habe. Uns tut in erster Linie not: eine scharfe biologische Kritik unserer Resultate.

Das Literaturverzeichnis gibt eine vollständige Übersicht über alle die Arbeiten, die ich konsultiert habe und die irgendwie von Bedeutung sind für die im Text angetönten Fragen. Sollte irgend eine wichtigere Arbeit vergessen sein, nun, so tut es mir leid, und ich bitte jeden, der etwas zur Ergänzung beizutragen hat, mich darauf aufmerksam zu machen. Mit Absicht ist keine Arbeit vergessen worden!

Es sei mir gestattet, die Gelegenheit gerade zu benützen, allen denjenigen, die mir im Laufe der letzten Jahre Separatabzüge ihrer Publikationen zusandten, für ihre Freundlichkeit zu danken; gar manche Arbeit wäre mir sonst wohl kaum zugänglich gewesen. Auch der verdienstlichen Arbeit Ludwigs, der von Zeit zu Zeit in der Zeitschrift für Mathematik und Physik die „neue Literatur über Biometrie“ zusammenstellt,

sei hier gedacht; er ist ein fast unentbehrlicher Führer für jeden, der sich nach Literatur über unsere Frage umsehen muß.

Ist so also das Literaturverzeichnis objektiv umfangreich und inhaltsreich geworden, so war natürlich die Beantwortung der Frage, was soll nun in den Text hinein, vielmehr dem subjektiven Ermessen anheimgestellt. Was ist wichtig und interessant? heißt halt doch in den meisten Fällen: Was ist für mich wichtig und interessant?

Ich glaube aber doch, wirklich die Hauptpunkte getroffen zu haben.

Zur Gliederung der Arbeit habe ich nichts weiter zu sagen, die kleinen Kapitelüberschriften zeigen sie an. Wenn ich besonders ausführlich der Entwicklung der Anschauungen über das „Ludwigsche Gipfelgesetz“ bei Ludwig selbst gedacht habe, so hat das darin seinen Grund, daß mir diese Frage als eine der wichtigsten erscheint, und ferner darin, daß gerade von Ludwig und seiner Formulierung des Gipfelgesetzes aus ein Hauptimpuls ging zur Anregung variationsstatistischer Untersuchungen.

Um die Hinweise auf die Literatur im Text möglichst kurz zu machen, begnüge ich mich jeweils mit der Angabe der Nummern des Verzeichnisses in eckiger Klammer.

Endlich habe ich noch einer Dankespflicht nachzukommen, nämlich gegenüber allen denjenigen, die mich unterstützten durch Vermittlung der so sehr zerstreuten Literatur. Vor allem sei auch hier nochmals gedankt Herrn Prof. Dr. Hans Schinz, Direktor des botanischen Museums und des botanischen Gartens in Zürich, der mir in freundlichster Weise die große Bibliothek seines Institutes zur Verfügung stellte; ferner Herrn Prof. Dr. Hescheler, der mir die sämtlichen Jahrgänge der *Biometrika* aus dem zoologischen Institut der Universität Zürich vermittelte; Herrn Prof. Dr. C. Schröter, Zürich, der mir

aus seiner Privatbibliothek eine Anzahl wichtiger Arbeiten in Separatabzügen überließ, und Herrn Prof. Dr. A. Ernst, Zürich, der mir ebenfalls mit Literatur aus der Bibliothek seines Institutes aushalf.

Verzeichnis der untersuchten Species.

Das folgende Verzeichnis soll gestatten, rasch zu ermitteln, ob Blütenstand oder Blüten einer bestimmten Art schon variationsstatistisch untersucht wurden und wo die betreffenden Angaben zu finden sind. [Nummer des Literaturverzeichnisses in eckiger Klammer.] Für Compositen und Umbelliferen wurde möglichste Vollständigkeit angestrebt, für die anderen Familien begnüge ich mich mit einigen summarischen Angaben. Die Species sind in alphabetischer Reihenfolge aufgeführt innerhalb der Familien.

Die erste Zahl hinter dem Speciesnamen gibt, meist abgerundet, an, auf wieviel Zählungen sich der betreffende Autor bei seinen Untersuchungen stützt, sie zeigt uns also sofort auch, ob weitere Zählungen notwendig sind. In runde Klammer sind dahinter beigefügt die Kurvengipfel, und zwar nach ihrer Frequenz geordnet.

Compositae: a) Strahlblüten.

Achillea millefolium: konstant 5, [20].

— *ptarmica*: 1048 (8), [16]; 3000 (8, 10), [19].

Anthemis arvensis: 777 (19, 15, 13), [10]; 1800 (8, 13, 5), [19].

— *cotula*: 600 (8, 13, 11), [19].

— *tinctoria*: 320 (21), [19].

Arnica montana: 760 (16, 14, 18); 231 (16, 13, 18), [31];
1000 (13, 16, 18; 11, 14), [55].

— *unalaschcensis*: 1900 (16, 14, 13, 12), [14].

Aronicum clusii: (scheint in der Regel 34 vorzuk.) [16].

- Aster chinensis*: 1326 (21), [12].
 — *novae angliae*: 199 (37, 43, 57, 51), [45].
 — *novi belgii*: 400 (37, 41, 34, 30), [55].
 — *prenanthoides*: 658 (26—27); 757 (22, 26, 33, 16),
 [45, 46].
 — *puniceus*: 798 (27, 35, 37), [45].
 — *shortii*: 226 (13), [45].
 — *trinervus*: 1500 (16, 14, 13), [14].
Asteronema indica: 900 (21, 26; 18, 23, 26), [14].
Bellis perennis: 12,000 (34, 42, 21, 63, 16), [27].
Bidens grandiflora: „größere Zählungen“ (5), [57].
Boltonia latisquama: 1500, 1500, 500, 500 (54, 52, 61, 65,
 45; 56, 54, 52, 59, 50, 64), [54].
Bupthalmum salicifolium: 500 (21, 30, 14) [55].
Calliopsis bicolor: 777 (8 = 95 0/0), [5].
Centaurea cyanus: 600 (8), [19]; 1000 (8), [20].
 — *jacea*: 110 (13, 17/18, 21), [20].
Chrysanthemum carinatum: (21, 13, 16, 19) [3, 4].
 — *coronarium*: 14 (13), [19].
 — *inodorum*: 1000 (21), [19].
 — *leucanthemum*: 17,000 (21, 26, 13, 34, 10, 8), [19,
 22]; 831 (21, 29, 36, 34, 13), [30]; 508,
 324 (22, 29; 21, 26, 29), [15]; 284; 168
 (33; 21, 13), [47]; 1133 (21), [37].
 — *parthenium*: 2500 (21, 13), [54].
 — *segetum*: 1000 (21), [19]; (13, 21, 26, 34), [57, 58, 59].
Coreopsis tinctoria: 495, (8), [56].
Dimorphotheca pluvialis: 50 (13), [19].
Gaillardia aristata: 500 (13, 16, 22), [44].
Helianthus annuus: 1103 (21), [63]; (34, 21, 55, 16, 13,
 26), [61].
Madia elegans: „große Zählungen“ (21), [57].

- Rudbeckia hirta*: 430 (13, 8), [36].
Senecio alpinus: 3100 (19, 22, 20, 21, 19, 16), [54].
 — *erucifolius*: 500 (13), [55].
 — *fuchsii*: 400 (5, 3), [19].
 — *jacobaea*: 109 (13), [16, 19].
 — *nemorensis*: 500 (5), [20],
 — *viscosus*: 203 (5), [19].
Solidago serotina: 480 (11), [30].
 — *virga aurea*: (8), [20].
Tanacetum corymbosum: (21), [10].
Tussilago farfara: „wenige Zählungen“ (um 233, 288, 377),
 [27].

b) Scheibenblüten bzw. Gesamtblütenzahl.

- Achillea millefolium*: 350 (Schbl. 18, 16, 13, 21), [20].
Arnica montana: (zahlreiche Gipfel) [55].
Aster novae angliae: 199 (Schbl. 33, 37, 43, 47, 57). [45].
 — *prenanthoides*: 658; 757 (Schbl. 48/49, 52/53; 42,
 45, 47), [45, 46].
 — *puniceus*: 798 (Schbl. 57/58, 63/64, 67/68, 73/74,
 79/80) [45].
 — *shortii*: 226 (22 Schbl.), [45].
Bellis perennis: 860 (Schbl. 90, 98, 100, 110 und viele
 andere), [27].
Centaurea cyanus: 300 (Total 29, 26, 31, 18, Schbl. 21), [20].
Cichorium intybus: 1000 (12), [12].
Eupatorium album: 2000 (21, 37), [55].
 — *cannabinum*: (5, 8), [20].
 — *molle*: 200 (28), [55].
Homogyne alpina: 162 (♀ 13, 10, 8 ♀[?] 34), [31].
Lactuca muralis: (regelm. 5), [20].
Lampsana communis: (ziemlich regelm. 13), [20].

- Senecio fuchsii*: 400 (Total 13, 16), [20].
Senecio nemorensis: 500 (Total 21, 18), [20].
Solidago serotina: 481 (Schbl. 10), [30].
 — *virga aurea*: 160 (Total 24, 21; Schbl. 13, 16, 10, 8), [20].
Taraxacum officinale: wenige Zählungen (um 144—233), [27].
Tussilago farfara: (Schl. 34), [27].

c) Hüllblätter.

- Aster novae angliae*: 33, 37, 43, 47, 57).
 — *prenanthoides*: (40/41, 44/45, 48/49; 34, 39, 41, 49).
 — *puniceus*: (35, 39, 49, 46, 48).
 — *shortii*: (36/37), [45, 46].
Bellis perennis: (13).
Cichorium intybus: (13).
Calendula stellata: (21).
Crepis tectorum und *biennis*: (13).
Lactuca muralis: (8).
Lampsana communis: (13).
Homogyne alpina 430 (13, 16, 21), [31].
Helianthus annuus [61].
Taraxacum officinale: (äußere Hülle 13, 21), (innere 21), [27].
Tussilago farfara: (21), [27].

Umbelliferae: Doldenstrahlen.

- Aegopodium podagraria*: 1400 (18, 21, 15), [20].
Anethum graveolens: 518 (22), [56].
Anthriscus silvestris: wenige Zählungen (13), [20].
Astrantia major: 890 Hauptdolden (Hülle 16, Zwitterbl. 16, 13, 8, 21, Blüten Total 64, 68, 60 usw.).
 480 Nebendolden (Hülle 14, 12, 16, Zwitterbl. 7, 4), [53]. Hülle (15, 16, 17; 13, 14), [38].

- Falcaria sioides*: End- und größere Seitendolden 310 (8, 13),
 kleinere Dolden 500 (7, 13), [19].
Foeniculum capillaceum: 820 (Zahl der Blütchen in den
 Döldchen: 21, 15, 13, 18, 8, 10, 5, 29), [19].
Heracleum sphondylium: 700 (13, 10, 8, 19), [19].
Oenanthe fistulosa: 220 (3, 7), [19].
Orlaya grandiflora: 160 (8), [19].
Silaus pratensis: 150 (7), [19].

Primulaceae: Doldenstrahlen.

Primula elatior, *farinosa* und *officinalis* (lauter Fibonacci-
 zahlen), [20, 26, 30, 49, 2].

Ranunculaceae: Zahl der Perigonblätter, Honigblätter,
 Staubblätter und Fruchtblätter.

Caltha leptoseptala [30].

Anemone hortensis: [1].

Ranunculus acris: [30].

— *ficaria*: [51, 62, 31].

Trollius europaeus: [27, 30].

Papilionaceae: Blütenstände [25, 30].

Rosaceae: Staubgefäße [19, 31, 43].

Varia: Cornus [43, 50], Chelidonium [43], Cardamine [50],
 Papaver [1, 34], Lolium [30], Agriopyrum,
 Brachypodium [31], Adoxa [11], Pulmonaria
 [9], Stellaria [40].

Die verschiedenen Formen der Kurven.

Wenn man das, was das vorstehende Verzeichnis der bis
 jetzt untersuchten Arten in aller Kürze bietet, durchgeht, so
 wird einem sofort auffallen, wie verhältnismäßig selten ein-
 gipflige Kurven sich finden, wie viel häufiger zwei-, drei- und
 mehrgipflige. Da im Tierreich eingipflige Kurven die Regel

zu sein scheinen, so begreifen wir ohne weiteres die Frage Ludwigs: Ein fundamentaler Unterschied in der Variation bei Tier und Pflanze? [29].

Über die Form der Kurven im weiteren sagt nun aber das Verzeichnis nichts, es wäre das dann mehr der Fall, wenn überall die „Konstanten“: Mittelwert, Standardabweichung, Schiefheit, Exzeß usw. [13] hätten angegeben werden können. Leider werden diese Berechnungen noch meistens unterlassen. Wenn wir auch zugeben müssen, daß die bloße Angabe dieser Zahlwerte auch nicht genügen würde, so ergäbe sich daraus doch schon eine große Erleichterung beim Vergleichen verschiedener Resultate. Das wichtigste ist ja gewiß immer die Angabe des möglichst vollständigen Zahlenmaterials und die graphische Darstellung, denn dann erhält auch der Nichtmathematiker ein genügendes Bild von den Verhältnissen der Variation. Die berechneten Zahlen sind einerseits Hilfsdarstellungen zur Abkürzung, andererseits notwendige Hilfsmittel zur Gewinnung klarer Überblicke und einer richtigen vergleichenden Wertung der Resultate.

Die biologische Analyse der Kurven ist aber viel wichtiger als die mathematische; darum lieber ein reiches, „biologisch“ zuverlässiges Zahlenmaterial, als die schönsten Formeln als Ergebnisse der Berechnung von Kurven aus willkürlich und buntgemischtem Material!

Eingipflige Kurven.

Der exakte Ausdruck eines genotypisch einheitlichen Materials, das unter „gleichartigen“ äußeren Bedingungen sich entwickelt hat, ist die normale eingipflige Binominalkurve oder Galtonkurve. Sie kommt auch im Pflanzenreich vor und ließe sich vielleicht, wenn man häufiger wirklich einheitliches Material studieren würde, noch häufiger kon-

statieren. So fand sie De Vries [56] bei *Coreopsis tinctoria*, wenn er nur die Strahlblüten der Endköpfchen berücksichtigte. Nach Chodat [1] ergibt sich eine solche für die Zahl der Blattnerven eines einzelnen Baumes von *Rhamnus alpina*. Ludwig [26] führt sie ausdrücklich an für die Fiederblattpaare von *Fraxinus excelsior* und *Pirus aucuparia*, sowie für die Hüllblätter von *Senecio nemorensis*.

Leider können wir nicht umgekehrt schließen, daß jede normale Galtonkurve auch der Ausdruck eines einheitlichen Materials sei.

Von der normalen Galtonkurve weichen die ihr äußerlich sehr ähnlichen, weil ebenfalls symmetrischen **hyperbino-**
minalen (Ludwig 26) oder **hochgipfligen** (Johannsen) **Kurven** ab. Sie lassen sich allerdings leicht durch Berechnung feststellen; als ihr Hauptcharakteristikum erscheint, daß dem Mittelwert eine größere Anzahl von Varianten entspricht, als bei idealer Verteilung. Daß sie nicht häufiger festgestellt sind bis heute, hat wohl seinen Grund hauptsächlich darin, daß die Biologen den „Exzeß“ in der Regel nicht ausrechnen. Ludwig [26] wies sie nach für die Strahlblüten von *Chrysanthemum segetum*, die Randblüten von *Centaurea cyanus*, die Hüllblätter von *Bellis perennis*. Biologisch möchte er sie [26, 31] so deuten, daß ein Teil der berücksichtigten Individuen — vielleicht durch asexuelle Fortpflanzung einheitlicher Abstammung — nicht oder nur sehr wenig variieren und so also die Frequenzen in nächster Nähe des Mittelwertes sehr stark in die Höhe treiben. Die Richtigkeit oder Unrichtigkeit dieser Deutung müßte sich auf experimentellem Weg feststellen lassen.

Johannsen [13] vertritt eine andere Anschauung, nämlich, daß einzelne relativ zu stark abweichende Varianten die Ursache dieser Kurvenform seien, oder besser, daß bei den Varianten mittlerer Abweichung ein Manko bestehe. Mir scheint

diese Erklärung wahrscheinlicher, zumal, wo es sich um Compositen und andere Pflanzen mit Entwicklung der Gipfel nach der Fibonaccireihe handelt. Hier kann eine versteckte Mehrgipfligkeit die Ursache einer solchen hochgipfligen Kurve sein. Etwa ein Hauptgipfel auf 13, und Nebengipfel auf 8 und 21. Weitere Untersuchungen werden vielleicht Klarheit verschaffen.

Tiefgipflige Kurven, die den Übergang zur Zweigipfligkeit darstellen, sind jedenfalls auch ziemlich häufig, wenn auch nicht direkt nachgewiesen. Die Livischen Kurven Ludwigs [19] würden wohl manchmal bei Berechnungen eine Tiefgipfligkeit ergeben.

Weitaus am meisten Interesse beanspruchen aber unter den eingipfligen die **schiefen Kurven**, deren Extrem die sogen. **halben Galtonkurven** darstellen. Sie sind eine sehr häufige Erscheinung, aber jedenfalls nicht immer ein Ausdruck gleichartiger Ursachen.

De Vries [56] sieht darin die Anzeichen einer diskontinuierlichen Variation. Unter dem untersuchten Material müssen sich einige Individuen befinden, bei denen das berücksichtigte Merkmal um ein anderes (höheres oder niedrigeres) Mittel schwankt. Wenn es gelingt, diese Variante zu isolieren, so muß wieder eine symmetrische Variationskurve entstehen, mit einem nun mehr rechts oder links liegenden Gipfel. De Vries hat diese Selektion durchgeführt bei *Ranunculus bulbosus* und dabei aus einer Rasse mit 5 Honigblättern eine solche mit 10 isoliert.

Ähnliches gelang De Bruyker [5] mit *Calliopsis bicolor*. Sichere Antwort ergibt uns also auch hier immer nur der Versuch; doch ist es sehr wahrscheinlich, daß es sich überall dort, wo wir eine verhältnismäßig nur selten auftretende einseitige Abweichung von einer sonst sehr festen „Normalzahl“

finden, um eine ähnliche Erscheinung handelt, und daß es vielleicht gelingen würde, neue Rassen durch Selektion zu züchten. Solche „halbe Galtonkurven“ ergeben sich für die Petala von *Caltha palustris*, die Kronzipfel von *Weigelia amabilis*, die Fruchtfächer von *Acer pseudoplatanus* usw. [56].

Haacke [10] sieht in dieser Kurvenform den Ausdruck eines stammesgeschichtlichen Umbildungsprozesses. Wenn er z. B. bei *Campanula glomerata* für die Narbe den Kurvengipfel auf 3 findet, die Kurve nach rechts vertikal abfallend, nach links schief, damit vergleicht *Jasione* mit normal zwei Narben, so liegt der Schluß allerdings nahe, daß bei *Campanula glomerata* eine Umbildung des dreizähligen Gynaeciums in ein zweizähliges begonnen hat. Doch dürfte es auch auf experimentellem Wege kaum möglich sein, hier zu einem ganz sicheren Schluß zu kommen.

Halbe Galtonkurven können auch erhalten werden durch eine Auslese der Köpfchen am Stock je nach der Blütezeit oder der verschiedenen Knospengenerationen derselben Pflanzen. Zum gleichen Endziel führt schlechtere Ernährung, wie De Bruyker [4] für *Chrysanthemum carinatum* nachgewiesen hat. Hieher gehören auch die halben Kurven bei Blätter- und Blütenorganen von *Paris quadrifolia* [35].

Sehr stark schiefe Kurven, die an halbe Galtonkurven erinnern, ergeben sich bisweilen dann, wenn das Untersuchungsmaterial von einem oder wenigen Individuen stammt. De Helgnero [12] zählte z. B. die 1326 Köpfchen eines Individuums von *Aster chinensis* und erhielt den Gipfel auf 21 mit einer Frequenz von 404, auf 22 fallen nur noch 21, auf 23 keine Varianten mehr, während nach links die Kurve sanft abfällt.

Die Lage des Gipfels scheint übrigens auch in solchen Fällen abhängig zu sein vom Ernährungszustand; so erhielt ich

[55] für *Chrysanthemum parthenium* von einem Stock auf ungedüngtem Boden den Gipfel am linken, von zwei Stöcken auf gedüngtem Boden den Gipfel am rechten Ende der Kurve.

Es braucht aber nicht unbedingt nur Material eines einzelnen Individuums berücksichtigt zu werden; zum gleichen Resultat führt auch das Material einer Kolonie mit wahrscheinlich einheitlicher Abstammung, wie ich [55] für *Senecio erucifolius* nachgewiesen habe. Hieher gehören wohl auch die sehr schiefen Kurven, welche Shull [45] bei seinen Untersuchungen an Asterarten erhielt.

Eine sichere Deutung der Ursachen dieser Schiefgipfligkeit ist zur Zeit kaum möglich, denn die Annahme, daß die Köpfchen an den Haupttrieben die größeren Varianten ergeben und die an den Seitentrieben die niedrigeren, und daß nun von dem Überwiegen der einen oder anderen das Endresultat abhängt, widerspricht wohl dem Verhalten von *Chrysanthemum parthenium*. Zum allermindesten müßte sie erst noch durch exakte Untersuchung als richtig bewiesen werden.

Zwei- und mehrgipflige Kurven.

Solche sind, wie schon erwähnt, im Pflanzenreich viel häufiger als die eingipfligen, so häufig, daß sie Ludwig geradezu als charakteristischen Unterschied der Variation im Tier- und Pflanzenreich auffassen möchte.

Es wird sich nun zuallererst fragen, welche Ursachen der Mehrgipfligkeit zugrunde liegen. Da der möglichen Ursachen mehrere sind, so stellt jeder Einzelfall ein Problem für sich dar. Hier kann es sich aber nur darum handeln, die allgemeinen Möglichkeiten kurz zu diskutieren und auf die Beispiele hinzuweisen.

Mehrgipfligkeit werden wir in folgenden Fällen in der Regel erhalten:

a) wenn das Untersuchungsmaterial ein Gemenge verschiedener Rassen umfaßt, also „genotypisch“ nicht einheitlich ist;

b) wenn Material verschiedener Altersklassen gemengt untersucht wird;

c) wenn das Material unter verschiedenen Lebensbedingungen sich entwickelte (Johannsen).

In allen Fällen wird die Mehrgipfligkeit namentlich dann besonders scharf hervortreten, wenn die Charaktere nicht „stetig verschiebbar sind, sondern nur stoßweise und etappenweise geändert werden können“. Und gerade das ist ja in den uns hier interessierenden Fällen, wo es sich nur um die Variation der Anzahl gleichwertiger Organe handelt, fast als Regel nachgewiesen.

Da wir uns in dieser Arbeit auf dieses Gebiet beschränken, so fällt für uns die Möglichkeit b) außer Betracht, denn es ist ja nicht leicht möglich, „jüngere“ und „ältere“ Blüten und Blütenstände zu unterscheiden, sondern es kann sich immer nur um die Untersuchung ausgebildeter Organe handeln, deren Anzahl eben und nicht deren Größe wir feststellen. Wenn wir dabei jüngere und ältere Pflanzen mischen, so erhalten wir Fall c), unter verschiedener Lebenslage erwachsene Varianten.

Welche der beiden noch bleibenden Möglichkeiten im Einzelfall vorliegt, wird eine genaue biologische Analyse, womöglich verbunden mit dem Experiment, ergeben. Gelingt es, durch Selektion das Material, dessen Ausdruck eine mehrgipflige Kurve ist, so zu trennen, daß wir schließlich zwei oder mehrere durch konstante eingipflige Kurven charakterisierte Gruppen erhalten, so ist der Nachweis für ein Gemisch zweier oder mehrerer Rassen geführt.

Das klassische Beispiel dafür ist die bekannte Zerlegung der Mischrasse von *Chrysanthemum segetum* durch De Vries [58, 59], mit Gipfel auf 13 und 21 Strahlblüten, in zwei eingipflige.

Daß unter verschiedenen äußeren Bedingungen entstandene Blüten und Blütenstände sich durch die Anzahl ihrer Organe unterscheiden und daß die Änderung meist stoßweise erfolgt, ist durch eine sehr große Anzahl von Untersuchungen nachgewiesen, auf die unten zurückzukommen sein wird. Damit ist dann auch wahrscheinlich gemacht, daß häufig Mehr-
gipfligkeit eine Folge verschiedener äußerer Bedingungen ist.

Es wird von Interesse sein, eine Anzahl von Beispielen sowohl der Selektionsversuche als auch der Untersuchungen über Verschiebung der Gipfel und Mittelwerte unter dem Einfluß geänderter äußerer Bedingungen ganz kurz zusammenzustellen, allerdings nun ohne Rücksicht darauf, ob es sich um ursprünglich ein- oder mehrgipflige Kurven handle.

Selektionsversuche.

Als klassisches Beispiel der Zerlegung einer zweigipfligen Kurve in zwei eingipflige durch Selektion haben wir bereits die Versuche von De Vries mit *Chrysanthemum segetum* erwähnt und ebenso als Beispiel eine Gipfelverschiebung durch Selektion: die Züchtung der 10-Rasse von *Ranunculus bulbosus*, ausgehend von einer halben Galtonkurve mit Gipfel auf 5.

Von besonderem Interesse ist ferner die Entstehung von *Chrysanthemum segetum plenum*. Ausgehend von der 21er Rasse isolierte De Vries [58, 59, p. 523—47] zunächst eine 26er, dann weiterhin eine 34er. Im folgenden Jahre brachte er den Gipfel auf 47, die Variation dehnte sich aus bis auf 101, und von dieser Variante, als Samenträger, ausgehend,

erhielt er dann die gefüllte Form. Auch bei diesem Experiment erfolgte die Verschiebung des Gipfels nicht kontinuierlich, sondern sprungweise.

„Sorgfältige Kultur in Gartenerde mit starker Düngung“ war eines der Mittel, dieses Resultat verhältnismäßig rasch zu erreichen.

Durch Ernährungseinflüsse kann also die Wirkung der Selektion gesteigert oder auch aufgehoben werden, wie De Vries [59] an einer Reihe von Beispielen experimentell nachwies. Daraus ergibt sich eine große Schwierigkeit, da in jedem einzelnen Fall der Entscheid, was auf Rechnung der Selektion, was auf Rechnung der besseren oder schlechteren Ernährung zu setzen ist, nicht leicht sein dürfte.

De Bruyker [4] hat ferner gezeigt, daß sich bei *Calliopsis bicolor* durch Selektion aus der normalen Rasse mit dem Gipfel der Strahlblütenkurve auf 8 eine solche mit dem Gipfel auf 13 züchten läßt. Hier kann es sich nicht um Ernährungseinflüsse handeln, da eine vorausgehende Untersuchung zeigte, daß *Calliopsis* auf solche nicht wesentlich reagiert. Auch hier ist wieder die sprungweise Verschiebung des Gipfels bemerkenswert.

Wirkung verschiedener Ernährung.

„Die fluktuierende Variabilität ist also eine Erscheinung der Ernährungsphysiologie“ (im Gegensatz zur Mutation), ist der Schluß, zu dem De Vries auf Grund seiner zahlreichen Experimente [59] gelangte. Er machte seine Versuche an einer Reihe von Compositen und Umbelliferen und andern mit variabler Anzahl gleichwertiger Organe einerseits, an Oenotheren und andern Pflanzenarten mit variablen Dimensionen bestimmter Organen andererseits, überall mit dem gleichen Resultat. Gute Ernährung erhöht die Anzahl oder die Größe der betreffenden

Organe, schlechte wirkt umgekehrt. Ich verzichte auf eine Anführung der von De Vries gegebenen Beispiele.

Ähnliche Experimente hat De Bruyker durchgeführt mit gleichem Ergebnis. So gelang es ihm, z. B. aus einer Rasse von *Chrysanthemum carinatum* mit einer Endkörbchenstrahlenkurve mit Gipfel auf 21 durch vergleichende Kultur unter schlechteren Ernährungsbedingungen folgende Reihe zu erhalten: Gipfel auf 21, Kurve symmetrisch — Gipfel auf 21, Kurve schief, Hauptmasse nach links verschoben — Gipfel auf 8, 10—11, 13 — Hauptgipfel auf 5 und 8, Nebengipfel auf 11. Ich führe dieses Beispiel besonders an, weil es die stoßweise Verschiebung der Gipfel wieder schön zeigt, und uns so ohne weiteres erklärt, warum ein gemischtes, unter verschiedenen Bedingungen erwachsenes Material, auch ein genotypisch einheitliches, eine mehrgipflige Kurve ergeben kann.

Im weiteren sei hier an die Experimente von Weiße [61] mit *Helianthus annuus* erinnert.

Erwähnen möchte ich ferner noch die Experimente von Reinöhl [40], der den Nachweis führt, daß Alter der Pflanze, Bodenbeschaffenheit und Beleuchtung maßgebend sind für die Anzahl der Staubgefäße bei *Stellaria media*.

Alle diese Experimente bestätigen, was die **vergleichende Beobachtung in der freien Natur** wahrscheinlich gemacht hatte. Wenn man für eine Pflanzenart an verschiedenen Orten verschiedene Variationskurven ermittelte, war man anfänglich nur zu leicht geneigt, verschiedene Lokalrassen anzunehmen, die durch ihre „Strahlenkurve“ charakterisiert seien. In einzelnen Fällen mag ja der Schluß zutreffend sein, aber nur das Experiment, der Kultur- und Selektionsversuch, wird hier endgültig entscheiden können. In den meisten Fällen werden lokale Einflüsse, das Medium im weitesten Sinne des Wortes, die Ursache der Verschiedenheit sein.

Es liegt heute eine große Anzahl von vergleichenden Untersuchungen vor, die zeigen, daß, sobald beim Sammeln des Materials genau auf die verschiedenen Standortsbedingungen Rücksicht genommen wird, die Verschiedenheit der erhaltenen Kurven sich ohne weiteres erklärt. Ich führe als Beispiel an die Abhängigkeit der Anzahl der Doldenstrahlen bei *Primula elatior* [2] und *Primula farinosa* [49] von der Bodenfeuchtigkeit, die Reaktion von *Chrysanthemum parthenium* [55] auf den Nährstoffgehalt des Bodens. Ebenso zeigt Koriba [14] die Abhängigkeit der Anzahl der Randstrahlen bei *Arnica unalaschcensis* von den äußeren Faktoren durch Vergleichen von nach Exposition und Boden verschiedenen Standorten.

Ist es in diesen Fällen sicher, daß die äußeren Verhältnisse die verschiedenen Kurven bedingen, so ist die Annahme berechtigt, daß in all den zahlreichen andern Fällen, wo verschiedene Stöcke oder verschiedene Kolonien derselben Art ein ähnliches Resultat ergeben, auch ähnliche Ursachen zu suchen sind (z. B. *Boltonia latisquama* [54], *Chrysanthemum leucanthemum* [15], *Papaver* [34], *Aster puniceus* [45]).

In solchen Fällen braucht es sich übrigens nicht einmal immer um verschiedene äußere Bedingungen zu handeln. Die Ursache der Verschiedenheit kann auch in den Individuen selbst liegen in dem Sinne, daß die einen kräftiger sind als die andern. Der direkte Nachweis der Abhängigkeit der Anzahl der Doldenstrahlen, Blüten etc. von der Kräftigkeit und dem Alter der Individuen ist des öfteren geführt worden. Ich erwähne als Beispiele: *Cichorium intybus* [12], *Chrysanthemum leucanthemum* [10], *Primula elatior* [2], *Pulmonaria officinalis* [9], *Paris quadrifolia* [33].

Nach alledem überrascht es nicht mehr, wenn sich im weiteren **die Stellung der untersuchten Blütenstände und Blüten am Stock** in der Lage der Gipfel und im

Mittelwert ausdrückt. Die vom Nahrungsstrom direkt getroffenen ergeben die höheren Werte, die mehr abseits liegenden die kleineren. So findet De Bruyker [2] bei *Papaver* an den Stempeln der Endblüten im Mittel 10,06 Narbenstrahlen, an den Endblüten der Seitenzweige 9,41, und an den übrigen nur noch 8,75. In sehr eingehender Weise hat Haacke [10] für die Köpfchen von *Tanacetum corymbosum* diesen Nachweis geführt. Es mögen noch erwähnt werden die Ergebnisse bei *Astrantia* [53], *Falcaria* [19], *Arnica* und *Eupatorium* [55].

Von ganz besonderem Wert sind aber die Untersuchungen von De Bruyker [4] an *Chrysanthemum carinatum*, weil er durch den Kontrollversuch zeigt, daß er, von gleichem Material ausgehend, für die successiv aufblühenden Knospengenerationen ganz die gleiche Verschiebung der Gipfel erhält, wie bei Verschlechterung der Ernährungsbedingungen.

Im einzelnen dürfte aber hier bei weiteren Untersuchungen noch manches zunächst unerwartete Resultat sich ergeben, da wir nicht immer von vornherein sagen können, welche Teile nun gerade am günstigsten liegen für die Nahrungszufuhr. Daß in allen diesen Fällen, wenn es wirklich zu Gipfelverschiebungen kommt und nicht nur zu Änderungen des Mittelwertes, diese Verschiebungen sprungweise erfolgen, ist nach dem Vorausgegangenen ohne weiteres einleuchtend.

Halten wir alle diese Punkte fest, so ist eigentlich fast selbstverständlich, daß Material vom gleichen Standort, von der gleichen Kolonie, aber zu verschiedenen Zeitpunkten gesammelt, verschiedene Kurven ergibt. De Bruyker [2] zeigt das direkt bei *Primula elatior*; von Frist zu Frist verschiebt sich das Frequenzverhältnis der Kurven-gipfel und der Mittelwert nach der linken Seite der Kurve:

„Die ersten Blüten entstehen aus den kräftigsten Rosetten, die späteren aus schwächeren.“

Ähnliches weist Koriba [14] nach für *Arnica unalaschensis* und *Asteronaema indica*, Tower [47] für *Chrysanthemum leucanthemum*, Weldon [62] für *Ficaria*, MacLeod [32] für *Centaurea cyanus* usw.

Von besonderem Interesse sind die Untersuchungen von Shull [46] an *Aster prenanthoides*. Er findet, daß der Mittelwert der zuerstblühenden Pflanzen verhältnismäßig niedrig ist, dann aber sehr rasch ansteigt, um nachher langsamer zu fallen. Auch er zeigt, daß es sich hier um einen Parallelismus zwischen der Kräftigkeit der blühenden Stöcke und Zweige und der Anzahl der Strahlblüten handelt.

Anschließend an diesen „Einfluß der Jahreszeit“ sei endlich noch kurz hingewiesen auf die Bedeutung des „Jahrgangs“. Shull [46] hat diesen Einfluß nachgewiesen für *Aster prenanthoides*; die Mittelwerte der einzelnen Kurven (Hüllblätter, Strahlblüten, Scheibenblüten) blieben 1903 für die ganze Blütezeit unter denen von 1900. Er glaubt das damit begründen zu können, daß im Jahre 1903 namentlich die Temperatur und Lichtintensität ungünstiger waren als 1900.

Ich habe [54] für *Boltonia* während drei Jahren keine Änderung nachweisen können. Jedenfalls liegt hier ein Gebiet vor, auf dem weitere exakte Untersuchungen sehr erwünscht wären.

Hält man das, was wir in diesem Abschnitt ausgeführt haben, zusammen, so begreift man wohl, mit welcher Vorsicht man vorgehen muß, wenn man auf Grund variationsstatistisch festgestellter quantitativer Verschiedenheiten verschiedene Lokalrassen, Varietäten usw. konstruieren will. Es erscheint das in der Tat als fast unmöglich. Wenn aber danach der taxonomische Wert der Variationsstatistik

geringer einzuschätzen ist, als man anfangs meinte, so hat sie gerade in der Klarlegung dieser vielseitigen Abhängigkeit der quantitativen Verhältnisse der Organismen von äußeren und inneren Bedingungen ihre große Leistungsfähigkeit gezeigt, und wird sie auch fernerhin beweisen, denn nur auf statistischem Wege kann man in diesem Gebiet zu sicheren Resultaten kommen.

Andererseits darf an dieser Stelle auch darauf aufmerksam gemacht werden, daß durch diese Leistungen der Variationsstatistik manche Fehlerquellen für Untersuchungen über Vererbungsfragen aufgedeckt wurden.

Schreitet die Statistik auf der in neuerer Zeit eingeschlagenen Bahn, einer scharfen biologischen Kritik ihres Ausgangsmaterials und ihrer Resultate weiter, so wird sie noch manches schöne Resultat erzielen (mit oder ohne Verbindung mit dem Experiment); sie wird weiter kommen als durch bloßen weiteren Ausbau der mathematischen Seite.

Die Lage der Kurvengipfel.

Die Ausführungen des vorigen Abschnittes haben gezeigt, daß die Lage der Gipfel der für die Variation der Anzahl gleichwertiger Organe sich ergebenden Kurven nicht ein unbedingtes Charakteristikum der Species oder Rasse darstellt, daß sie vielmehr in weitgehendem Maße abhängig ist von äußeren Einflüssen.

Wir haben aber auch gesehen, daß bei Änderung der äußeren Verhältnisse und bei Selektion die Verschiebung der Gipfel meist keine kontinuierliche, sondern eine sprungweise ist, und daß diese Sprünge gesetzmäßig erscheinen nach ihrer Größe und Lage.

Betrachten wir ferner die zahlreichen mehrgipfligen Kurven, so sehen wir auch hier die Maxima meist an ganz

bestimmten Stellen der Zahlenreihe auftreten, an denselben, welche die Gipfelpunkte der eingipfligen Kurven bilden. Auf diese allgemeine Gesetzmäßigkeit zuerst aufmerksam gemacht zu haben, ist das Verdienst Ludwigs.

Die „bevorzugten Zahlen“ zeigt ein kurzer Blick auf die im weiter oben stehenden Verzeichnis der bis jetzt untersuchten Compositen und Umbelliferen angegebenen Gipfelpunkte der Kurven. Sie gehören der sogen. Fibonaccireihe, wie sie Ludwig nennt, an: 1, 2, 3, 5, 8, 13, 21, 34, 55 usw. sind die sogen. Hauptzahlen dieser Reihe, deren Dupla und Multipla überhaupt bilden die sogen. Nebenzahlen.

Machen wir eine summarische Zusammenstellung — eine exakte Berechnung hat keinen Wert, da nicht alle Angaben gleichwertig sind — so finden wir für die Hauptgipfel der Compositen-Strahlblüten: bei rund 40 untersuchten Species entfallen auf die Hauptzahlen der Fibonaccireihe 30, auf Dupla 5, was in Summa ca. 85% ausmacht. Nehmen wir auch die „Nebengipfel“ mit, so bleibt das Verhältnis immer noch für die Hauptzahlen ca. 50%, für die Dupla ca. 15%, total ca. 65%.

Angesichts dieser Zahlen dürfen wir, wenn auch nicht von einem Gipfelgesetz, so doch von einer sehr umfassend gültigen Regel sprechen, die den Namen Ludwigs tragen muß und für die Compositen also lauten würde: „Die Gipfelpunkte der Variationskurven für die Randblüten der Compositen liegen in der Regel auf den Haupt- und Nebenzahlen der Fibonaccireihe.“

Versuchen wir diese Regel auch anzuwenden auf die Scheibenblüten oder die Gesamtzahl der Blüten in Compositen-Köpfchen, so stehen wir vor der Erscheinung, daß sie sich, soweit es sich nur um solche mit niedriger Anzahl

von Blüten handelt, ohne weiteres auch anwenden läßt, daß aber schon bei mittleren Zahlen und erst recht bei höheren das bisher vorliegende Material zum mindesten nicht eindeutig für die Gültigkeit spricht. Das gleiche gilt auch für die Hüllblätter.

Die Umbelliferae zeigen dagegen wieder eine recht gute Übereinstimmung mit der Regel. Bei den „Doldenstrahlen“ der Primulaceae könnte man wieder beinahe von einem Gesetz sprechen.

Auch für die Blümenteile der Ranunculaceae und der Rosaceae, für die Blütenstände der Papilionaceae, für die Anzahl der Blätter an den Jahrestrieben verschiedener Laubbäume ist die mehr oder weniger ausgeprägte Gültigkeit dieser Ludwigschen Regel im Laufe der Zeit nachgewiesen worden.

Überall aber, und das sei ausdrücklich nochmals betont, handelt es sich nur um eine Regel, nicht um ein Gesetz, denn es finden sich Ausnahmen, die nicht einfach sich daraus erklären lassen, daß zu wenig Zählungen vorliegen, oder daß Scheingipfel, durch Summation zweier Kurven entstanden, das Bild trüben.

Wir müssen uns davor hüten, nun mit Gewalt alles unter diese Regel bringen zu wollen, sonst machen wir sie schließlich selbst wertlos. Shull [45] hat nicht unrecht, wenn er schreibt: „This series of Fibonacci, which is of recognized importance in the phyllotaxy of flowering plants, should be accepted with caution as the key to all variation among plants. The members of the series, along with Ludwigs „Unterzahlen“, which are made up from the numbers of the Fibonacci series by multiplication or addition, include so large a proportion of all the smaller numbers that many modes must fall on or near one of them, even if there be no fun-

damental relation existing between this complex series and the number of floral parts or other organs under consideration. To account for modes which do not fall on any of these, Ludwig creates the „Scheingipfel“ It is evident that such a scheme will furnish an explanation of almost any condition which might arise“ [45, p. 150].

Trotz dieser berechtigten Bedenken, die eben nur der Übertreibung des Prinzips gelten, müssen wir für die niedrigen Werte zum mindesten die Ludwigsche Regel als Regel, aber nicht als Gesetz gelten lassen. Von höchstem Interesse wäre es, durch in die Zehntausende gehende Zählungen der Scheibenblüten an vielzähligen Compositenköpfchen, die Frage auch für die höheren Zahlen zu entscheiden zu versuchen.

Ich glaube zwar bestimmt, daß das Resultat ein negatives sein wird; aber auch das festzustellen wäre eine verdienstliche Aufgabe.

Wie weit oder wie eng nun auch die Gültigkeit der Ludwigschen Regel sein mag, die Tatsache der Bevorzugung der Fibonaccizahlen als Gipfelzahlen besteht und fordert eine Erklärung.

Es ist interessant, die Entwicklung der Anschauung über das Zustandekommen dieser Bevorzugung bei Ludwig selbst zu verfolgen.

1877 [16] sagt er: „Offenbar steht diese Tatsache in Beziehung zu der aus der Mechanik des Wachstums seitlicher Organe resultierenden Divergenz, welche bei *Chrysanthemum leucanthemum* 21/55 (seltener 34/81) beträgt und bei den übrigen Compositen ein Bruch der bekanntesten und verbreitetsten Divergenzreihe ist.“

In der Zeitschrift für mathematischen und physikalischen Unterricht [17] erst bringt er die Zahlenreihe in Zusammenhang mit dem Vermehrungsgesetz des Fibonacci, worauf er

überhaupt das Vorkommen bestimmter Zahlen bei den Organen höherer Gewächse zurückzuführen versucht. Als allgemeinen Satz stellt er nun auf: Bei dem Wachstum und der Vermehrung des Bildungsherd für Neubildungen liegt es nahe, anzunehmen, daß sich der eine Teil immer wie das Mutterorgan, der andere wie sein Sprößling verhält. — „Das Mutterorgan grenzt fortgesetzt in rhythmischer Wiederholung neue Teile ab, der Sproßteil dagegen immer erst in der folgenden Teilungsperiode, nachdem derselbe herangewachsen ist.“ Daß eine solche Vermehrungsweise für die Zellen fadenartige Kolonien bildender Diatomaceen tatsächlich vorkommt, hat Otto Müller [35] für *Melosira arenaria* nachgewiesen.

Mit der Vermehrung des Beobachtungsmaterials ergibt sich, daß die nach diesem Vermehrungsschema entstehende Hauptreihe der Fibonaccizahlen für sich allein nicht genügt; daß auch auftretende Nebengipfel ihre Erklärung verlangen. 11, 18, 19, 7, 9 usw. versucht Ludwig [1895] als Summationsgipfel oder Scheingipfel zu erklären.

Die Hauptgipfel 5, 8, 13, 21 etc. sollen sich ergeben bei spiraliger Stellung der Organe, 10, 15, 16, 20, 26 etc. durch Dédoublement bei zyklischer Stellung, wobei er für 21 auch die Erklärungsmöglichkeit (bei Umbelliferendolden) $4 \times 5 + 1$ endständige Gipfelblüte gelten läßt. Auch für die Anzahl der Staubgefäße der Rosaceae nimmt er mehrere Kreise an; für den einzelnen Kreis nur ist die Fibonaccizahl (meist 5) charakteristisch.

Daß die vorkommenden Fibonaccizahlen mit den Divergenzbrüchen in vielen Fällen im direkten Zusammenhange stehen, wird auch hier [19] wieder ausdrücklich betont.

Im gleichen Sinne sucht Ludwig 1896 [20] einige Spezialfälle durch Verdoppelung und Verdreifachung einzelner An-

lagekreise zu erklären. Neues Material bringt er 1897 [23]. In dieser Arbeit finden wir auch eine sehr instruktive Darstellung des Vermehrungsschemas für die Fibonaccireihe (ebenso für die Trientalisreihe, auf die Ludwig sonderbarerweise in allen seinen späteren Arbeiten nicht mehr zurückkommt).

Sehr vorsichtig heißt es hier noch: „Es soll hier nur gesagt sein, daß man sich die Glieder der betreffenden Reihen in ihren charakteristischen Zahlen und Divergenzen so entstanden denken könnte, bis die anatomischen und entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen uns belehrt haben, wie sie wirklich zustande gekommen sind“ [23, p. 264].

Noch im gleichen Jahre [24] geht Ludwig weiter und versucht ein allgemeines, mathematisches Gesetz für die Gipfellagen zu konstruieren, in Anlehnung an die Wellenlehre der Akustik. Die Nebengipfel entstehen durch Übereinanderlagerung einfacher Binominalkurven mit den Gipfeln auf den Hauptzahlen. Die als Nebengipfel auftretenden Dupla teilen die Intervalle der Hauptreihe bezüglich in den Verhältnissen der Hauptreihe selbst. Die neuen Intervalle werden dann durch die Tripla im Verhältnis der Hauptreihe weiter geteilt usw. Damit hätten wir eine mathematische Formulierung eines Gesetzes, dessen Gültigkeit allerdings erst nachgewiesen werden könnte, wenn reichliches Material aus dem Rayon der höheren Zahlenwerte vorläge.

Bis hierher versteht Ludwig, wenn ich nicht irre, unter dem Ausdruck „Anlage“ wirkliche Organanfänge, sei es als einzelne Zelle, sei es als Zellkomplexe, wie wir sie als Blattanlagen z. B. kennen. Daß diese Annahme aber für höhere Pflanzen nicht zulässig ist, ergaben die entwicklungsgeschichtlichen Beobachtungen. Diese und einige Beobachtungen an Variationskurven, gefunden für Längenmaße am tierischen

und menschlichen Körper, sowie an Blattdimensionen, bei denen die Nebengipfel die Intervalle der Hauptgipfel ebenfalls in bestimmte Verhältnisse zu teilen schienen [27, 29], veranlaßten Ludwig nun, sein Gesetz weiter zu verallgemeinern und ihm schließlich folgende Formulierung zu geben [27, p. 107]:

„Die Vermehrung der niedersten Formelemente, welche ein Organ aufbauen (und die, wo es sich um Längendimensionen handelt, in Längsreihen liegen), der „Biophoren“, erfolgt schubweise, so zwar, daß das Ur-element anfänglich ein neues Element abgliedert, dann aber in den nächsten Etappen der schubweisen Vervielfältigung nur die älteren Elemente sich vermehren, die jüngeren eine Reifeperiode überspringen. Tritt die Vermehrung hierbei nicht gleichzeitig, sondern gleichfalls wieder in Unteretappen ein, so kommen eben jene Nebengipfel der Variationskurven zur Erscheinung.“

Damit ist der Vorgang der Anlagenvermehrung aus dem Gebiet des durch direkte Beobachtung nachzuweisenden in das des nur noch erschlossenen, des hypothetischen verrückt. Zugleich erscheint nun aber das „Gesetz“ als Postulat für die Entwicklung der Lebewesen überhaupt.

In dieser Form hat es etwas Großzügiges und Bestechendes an sich und es wird um die Aufgabe der Zukunft, es des weiteren zu prüfen, nicht herumzukommen sein. Ritter [41—43] hat sich schon an die Prüfung gemacht und glaubt den Nachweis für die allgemeine Gültigkeit geführt zu haben. Ich [53 a] habe auch einen Beitrag zum Flächenwachstum der Blätter geliefert; wie ich damals glaubte, ebenfalls einen positiven. Heute aber bin ich überzeugt, daß meine Resultate an *Vinca* nicht beweisend sind. Neuere Untersuchungen

an Blättern anderer Pflanzen haben mich sehr skeptisch gemacht. Doch ist hier nicht der Ort, auf diese Frage weiter einzutreten.

Hier wollen wir uns beschränken auf die „Anzahl der Organe in Blüten und Blütenständen“, von denen ausgehend Ludwig ja überhaupt zur Formulierung seines Gesetzes kam. Bevor wir diesen historischen Überblick schließen, müssen wir aber doch noch anführen, daß der verdiente Begründer der botanischen Variationsstatistik, der Entdecker dieser Gesetzmäßigkeiten, allen diesen „Gesetzen“ nur einen vorläufigen Charakter vindizierte und daß er selbst nie sich auf den Standpunkt stellte, daß sie definitiv als richtig und vor allem richtig interpretiert zu gelten haben.

Noch 1904 [31 a, p. 12] legt er an der früheren Interpretation des Gipfelgesetzes der Compositen aufs neue Kritik an: „Die mathematischen Beziehungen verleiten zu einem Versuch, Gipfelzahlen und Divergenzbrüche auf ein gemeinsames, von der Zellteilung bei *Melosira* abgeleitetes hypothetisches Gesetz der Substanzvermehrung und -verteilung zurückzuführen. Mehr wird man jedoch geneigt sein, das Zustandekommen der Divergenzbrüche nach einer der mechanischen Theorien (besonders nach der am besten begründeten Schwendeners) für sich zu erklären und aus ihnen das Gipfelgesetz abzuleiten, wie ich es (1887 [16]) versucht habe und wie es noch einleuchtender Weiße [60] getan hat. Offenbar wird die Forderung einer möglichst gleichmäßigen Verteilung der Zungenblüten durch das Übereinstimmen der Zahl mit einer der Kontaktreihen der Scheibenblüten erfüllt. Mit Größenänderung der Köpfchen ändert sich aber auch die Blütenstellung, und es treten so gewissermaßen sprungweise andere Optima für die gleichmäßige Verteilung der Blüten auf.“

Damit ist also Ludwig wieder zu seinen ursprünglichen

Anschauungen zurückgekehrt. Und es wird sich nun fragen: Welches sind die richtigen?

Wir gehen wiederum aus von den Strahlenkurven der Compositen, denn hier ist die Tatsache des Vorherrschens der Haupt- und Nebenzahlen der Fibonaccireihe am häufigsten und vielseitigsten nachgewiesen. In meinen früheren Arbeiten über Variationsstatistik habe ich die Ludwigsche Interpretation der Tatsachen hingenommen; sie schien mir, namentlich nachdem ich selbst auch glaubte, Beweismaterial in Händen zu haben dafür, daß sich das Anlagenvermehrungsschema sogar auf das Flächenwachstum der Blätter anwenden lasse [53 a], eine feststehende, gut begründete Annahme zu sein; selbst die Kritik von Weiße [61] vermochte mich kaum mehr irre zu machen.

Eine Tatsache wollte sich allerdings nicht recht dem „Gesetz“ fügen: die „Trientaliskurven“ bei den Nebendolden der *Astrantia major* [53]. Dies blieb mir ein Stein des Anstoßes; für die gleiche Pflanze und sogar das gleiche Individuum zwei Anlagenvermehrungsgesetze anzunehmen, war doch etwas gar kühn. Ludwig hat wohl diese Empfindung auch gehabt, und er zeigte mir, daß man die Zahlen 7 und 11 auch aus dem Fibonaccischema ableiten könne ohne prinzipielle Änderung desselben, allerdings doch nicht ganz ohne Künstelei.

Unterdessen setzte ich meine Untersuchungen fort an *Senecio alpinus*; ich erhielt als Gipfelzahlen 19, 20, 22, 21, nur einmal eine Fibonaccikurve; an *Boltonia latisquama*, es ergaben sich Gipfel auf 54, 56, 45, 64, 50, 56, 61 usw., nur keine auf Fibonaccizahlen [54]. Weitere Untersuchungen an Blättern (noch nicht publiziert) gaben ein solches Resultat, daß ich überzeugt bin, daß dort das Anlagenvermehrungsgesetz nicht gilt und das Resultat an *Vinca* [53 a] ein Zu-

fallsresultat sei. (Die Untersuchungen Ritters kranken übrigens daran, daß die Zahl der Messungen viel zu klein ist.) Als dann aber endlich die Zählungen an *Arnica montana* [55] ergaben, daß dort ganz gleiche Verhältnisse herrschen wie bei *Astrantia*, da war ich wieder soweit, daß die Kritik Weißes einen tiefen Eindruck auf mich machte, so tief, daß ich heute überzeugt bin, daß er Recht hat.

Mit der Zellteilung und Vermehrung der sichtbaren Anlagen nach dem Fibonaccisystem ist es nichts; das hat schon Ludwig zugegeben, indem er zuletzt hypothetische „Biophoren“ annimmt, für die das Vermehrungsgesetz gelten soll. Wenn die Ludwigsche Annahme nun noch richtig ist, so dürfen nicht zu zahlreiche Ausnahmen vorkommen, oder die Ausnahmen müssen sich erklären lassen. Ludwig macht in der Tat in vielen Fällen diesen Versuch, durch Annahme von Schein- und Summationsgipfeln, durch Annahme verschiedener Anlagen, deren Vermehrung zu verschiedener Zeit zum Stillstand kommt, durch Annahme mehrerer Kreise von Organen, wodurch es auch möglich wird, daß jede beliebige Summe zweier Fibonaccizahlen auftreten kann; dann aber verlieren wir den Boden unter den Füßen, wie Shull [45] ganz richtig bemerkt und wie ich [55] nachzuweisen versuchte.

Durchgehen wir nochmals die obige Tabelle der Gipfelzahlen, so finden wir in der Tat eine nicht unerhebliche Anzahl von Abweichungen. Dabei ist nun allerdings interessant, daß diese Abweichungen häufiger die Nebengipfel als die Hauptgipfel betreffen, und ganz besonders hervorzuheben, daß — wenn wir uns auf die niedrigeren Werte beschränken, die ja viel zuverlässiger sind — diese in ihrer übergroßen Mehrheit fallen auf 11, 14 und 18. Also auf drei Zahlen, die — ohne Künstelei — nur untergebracht werden können in der Trientalisreihe.

Wir müßten also annehmen, daß nicht nur bei *Arnica montana*, sondern auch bei *Anthemis cotula* (11), *Arnica unalascensis* (14), *Aster trinervus* (14), *Asteronaema indica* (18), *Buphthalmum salicifolium* (14), *Centaurea jacea* (17/18) neben dem normalen Vermehrungsschema für einen Teil der Individuen oder der Körbchen, das modifizierte, das Trientalis-schema, gelte. Man wird das aber nur tun, wenn wir wirklich keinen anderen Ausweg mehr haben. Dieser andere Ausweg ist uns aber sehr leicht gemacht, denn diese vorherrschenden Gipfelzahlen, die nicht in die Fibonaccireihe hineinpassen, passen ausgezeichnet in die Braun-Schimpersehe Nebenreihe.

Nehmen wir an, daß die „Fibonaccigipfel“ sich aus mechanischen Gründen ergeben, [Ludwig 31a], als Anschluß an die Braun-Schimpersehe Hauptreihe $\frac{1}{2}, \frac{1}{3}, \frac{2}{5}, \frac{3}{8}$ usw., so erhalten wir die „Trientalisgipfel“ als Anschluß an die Nebenreihe, an die Spiralen: $\frac{1}{3}, \frac{1}{4}, \frac{1}{7}, \frac{3}{11}, \frac{5}{18}$ usw., wie das eigentlich von Weiße [61] klipp und klar nachgewiesen wurde.

Wir werden also wohl nicht umhin können, auch die andere Konsequenz zu ziehen, und da dies Vorherrschen bestimmter Zahlen bei den Strahlblüten der Compositen mit dem Vermehrungsgesetz des Fibonacci in gar keiner Beziehung steht, den Namen Fibonaccireihe fallen zu lassen und durch Braun-Schimpersehe Hauptreihe zu ersetzen [Weiße 61]; die Trientalisreihe wird dann zur Braun-Schimpersehe Nebenreihe.

Es ist wohl kaum nötig, noch hinzuzufügen, daß durch diesen Schluß den Verdiensten Ludwigs um die Erforschung dieser Verhältnisse nicht der geringste Abbruch getan wird. Ohne seine bahnbrechenden Untersuchungen und ohne die

starken Anregungen, die namentlich auch von seinen theoretischen Spekulationen ausgegangen sind, hätten wir heute kaum das Material zur Verfügung, auf das gestützt, wir nun seine [31a] aufgestellte Alternative zugunsten der „Anschlußtheorie“ Weißes entscheiden können.

Nach diesen Resultaten für die Strahlblüten können wir uns für die übrigen Organe kurz fassen. Das wenige Material, das über Hüllblätter vorliegt, bestätigt das Resultat der Strahlblüten. Sobald es sich um höhere Zahlwerte handelt, geht ferner auch hier wie bei den Strahlblüten die Gesetzmäßigkeit sehr zurück. Begreiflich: je höher die Zahlen, um so mehr Möglichkeiten der Störungen, zumal es sich dann meist nicht nur um einen, sondern um mehrere Kreise handelt.

Die Scheibenblüten- oder die Gesamtblütenzahlen zeigen uns, daß bei relativ wenigblütigen Köpfchen als Gipfel ebenfalls die Zahlen der Braun-Schimperschen Haupt- und Nebenreihe, sowie deren einfache Multipla vorkommen; sobald es aber in die höheren Zahlen hineingeht, die Gesetzmäßigkeit mehr und mehr verwischt wird. Das ist hier sehr leicht erklärlich.

Bei niedrigen Zahlen handelt es sich meist um ein bis zwei Blütenkreise, bei höheren um mehrere. Ferner können dann noch ein oder mehrere Gipfelblüten dazu kommen, so daß eine bunte Mannigfaltigkeit von möglichen Gipfelzahlen sich ergibt. Immerhin glaube ich, daß sehr zahlreiche Zählungen vielleicht auch hier noch ein sprungweises Verschieben der Gipfel ergeben könnten. Für die Umbelliferae-, Primulaceae- und Papilionaceae-Blütenstände gelten ganz die gleichen Überlegungen, wie für die Scheibenblüten der Compositae. Die äußeren Blattkreise der Ranunculaceen- und Rosaceenblüten mögen sich mehr verhalten wie die Strahlblüten, die Fruchtblattkreise wie die Scheibenblüten der

Compositae. Jedenfalls stimmen die Ergebnisse an diesen Pflanzen auch viel besser zur „Anschlußtheorie“ als zur „Anlagenvermehrungstheorie“.

Zum Schlusse dieses Abschnittes muß noch erwähnt werden, daß für *Cornus mas* [43, 50] sich die geraden Zahlen als „bevorzugte“ ergeben haben, was auch viel besser zu einer Anschlußtheorie paßt als zu einem Anlagenvermehrungsschema. Ich habe [43] versucht, für Pflanzen mit tetrameren Blüten nachzuweisen, daß man die Gipfelzahlen bekomme, wenn man eine Anlagenvermehrung nach der Potenzreihe (2, 4, 8, 16) annehme; es ist mir aber nur gelungen, zu zeigen, daß für *Cornus* diese Annahme mehr Berechtigung habe als die nach Fibonacci. Und wenn ich heute das Resultat ansehe, so sagt es einfach, wie Ritter [50] nachgewiesen, daß eben, der gekreuzten Blattstellung entsprechend, die geraden Zahlen bevorzugt sind.

Bei systematischer weiterer Ausdehnung der Untersuchungen mit stetiger Berücksichtigung der Stellung der Blätter an den die zu untersuchenden Blüten und Blütenstände tragenden Achsen, wird voraussichtlich der enge Zusammenhang zwischen Blattstellung und „bevorzugten Zahlen“ der Organe sich immer sicherer als allgemein gültig nachweisen lassen.

Damit wird natürlich auch eine neue Überprüfung der Frage nach der Ursache der Entstehung mehrgipfliger Kurven und der Gipfellagen in denselben für die Dimensionen bestimmter Organe erforderlich; denn wenn das Teilungsgesetz des Fibonacci für die Anzahl gleichwertiger Organe bedeutungslos ist, so ist anzunehmen, daß es auch nicht Geltung habe für das Längen- und Flächenwachstum.

Korrelationen.

Es mag endlich noch ganz kurz hingewiesen werden auf die Bedeutung variationsstatistischer Untersuchungen für Fest-

stellung der Korrelationsverhältnisse zwischen verschiedenen Organen. Nur auf diesem Wege ist es überhaupt möglich, exakte Resultate, die nicht nur auf oft so willkürlichen „Schätzungen“ beruhen, zu erhalten.

Man findet in den angeführten Arbeiten zahlreiche Material über Korrelation zwischen Scheiben- und Strahlblüten [45, 46, 20], zwischen Hüllblätter und Strahlblüten [45, 46] bei Compositen, zwischen Hülle und Doldenstrahlen bei Umbelliferen [53], zwischen den einzelnen Blütenteilen bei *Ranunculus ficaria* [31] und andere mehr. Die Resultate sind im allgemeinen ziemlich übereinstimmend, in dem Sinne, daß meist mit der Anzahl der einen Organe auch die der andern steigt.

Von ganz besonderem Interesse ist aber hier die Arbeit von Mac Léod [32] über die Kornblume, wegen der Verschiebung der Korrelation zwischen Rand- und Scheibenblüten während der Blütezeit und auch unter dem Einflusse verschiedener Ernährung. Zu einem ähnlichen Resultat kam auch Weldon [62] für die verschiedenen Teile der Blüten von *Ranunculus ficaria*.

Hier liegt ein interessantes, verhältnismäßig noch wenig bearbeitetes Problem für statistische und experimentelle Untersuchungen vor: die Abhängigkeit der Korrelation von äußeren Bedingungen.

* * *

Damit glaube ich, das mir vorgenommene Thema ziemlich erschöpft, d. h. keine wesentlichen Punkte übersehen zu haben. Gar manche Detailfrage mußte ich natürlich übergehen, so leid es mir bisweilen tat. Eine nochmalige Rekapitulation der Resultate kann ich mir wohl schenken; die Arbeit dürfte konzentriert genug sein!

St. Gallen, im November 1910.

Verzeichnis der benützten Literatur.

1. Chodat, R.: Principes de Botanique, p. 715 u. ff. Paris et Genève 1911.
2. De Bruyker, C.: De polymorphe variatiekurve van het aantal bloemen bij *Primula elatior*; hare beteekenis en hare beïnvloeding door uitwendige factoren. Handelingen van het Tiende Vlaamsch Natuur- en Geneeskundig Congress 1906. 29 pp.
3. — — De gevoelige periode van den invloed der voeding op het aantal randbloemen van het eindhoofolje bij *Chrysanthemum carinatum*. ibidem. 1906. 6 pp.
4. — — Een nieuw geval van omkeering eener „Halve Galton-curve“. ibidem 1907. p. 74—82.
5. — — Over dubbelte halve curven. ibidem 1908. p. 215—224.
6. — — Voeding en Teeltkens: de Aarlenge der Graangewassen. ibidem 1909. p. 170—174.
7. Dudgeon, Winfried: A study of the Variation of the number of Ray-flowers of certain Compositae.
Proceedings. Iowa Academy of Sciences. Vol. XIV.
8. Fawcek, H. S.: Variation in Ray-flowers of *Anthemis cotula* and other Compositae. ibidem Vol. XII, 1905, p. 55—68.
9. Gain, Ed.: Etude biométrique sur les variations de la fleur et sur l'hétérostylie de *Pulmonaria officinalis*. Biometrica III, 1904, p. 398—458.
10. Haacke, Wilh.: Entwicklungsmechanische Untersuchungen I. Über numerische Variation typischer Organe und korrelative Mosaikarbeit. Biologisches Zentralblatt XVI, 1896, Nr. 13 u. ff.
11. Harris, Arthur: Note on variation in *Adoxa*. Biometrica VII, 1909/10, p. 218—222.
12. De Helgnero, F. D.: Variazioni ed omotiposi nelle infiorescenze di *Cichorium intybus*. Biometrica V, 1906/07, p. 184—187.
13. Johannsen, W.: Elemente der exakten Erblchkeitslehre. Jena 1909.
14. Koriba, K.: Variation in the Ray-flowers of some Compositae. Botanic. Magazine, Vol. XXII. Tokyo 1908, 15 pp.

15. Lucas, F. C.: Variation in the number of Ray-flowers in the White Daisy. *American Naturalist* XXXII, 1908, p. 509 bis 511.
16. Ludwig, F.: Die Anzahl der Strahlblüten bei *Chrysanthemum leucanthemum* und anderen Compositen. *Deutsche botan. Monatsschrift* 1887, p. 52—58.
17. — — Das Vorkommen bestimmter Zahlen bei den Organen höherer Gewächse und das Vermehrungsgesetz des Fibonacci. *Hoffmanns Zeitschrift für mathematischen und naturwissenschaftlichen Unterricht*, XIX, 1888, p. 329 bis 338.
18. — — Die konstanten Strahlenkurven der Compositen und ihre Maxima. *Verhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft Danzig*. 1890, p. 177—179.
19. — — Über Variationskurven und Variationsflächen der Pflanzen. *Botanisches Zentralblatt*, 64, 1895.
20. — — Weiteres über Fibonaccikurven. *ibidem*. Bd 68, 1896, pag. 1 u. ff.
21. — — Eine fünfzipflige Variationskurve. *Berichte d. Deutschen botanischen Gesellschaft*. XIV, 1896, p. 205—207.
22. — — Das Gesetz der Zahl der Zungenblüten von *Chrysanthemum leucanthemum*. *Mitteilungen des Thüringischen botanischen Vereins*. Neue Folge. Heft 10, 1897, p. 20 bis 22.
23. — — Beiträge zur Phytarithmetik. *Botanisches Zentralblatt*, Bd. 71. 1897, p. 257—265.
24. — — Nachträgliche Bemerkungen über die Multipla der Fibonaccizahlen und die Coexistenz kleiner Bewegungen bei der Variation der Pflanzen. *ibidem*. Band 71, 1897, p. 289 u. ff.
25. — — Variationskurven von *Lotus*, *Trifolium* und *Medicago*. *Deutsche botanische Monatsschrift*. 1897, p. 294—296.
26. — — Die pflanzlichen Variationskurven und die Gaußsche Wahrscheinlichkeitskurve. *Botanisches Zentralblatt*, 73. 1898, p. 241 u. ff.
27. — — Über Variationskurven. *ibidem*. Bd. 75. 1898.
28. — — Über neuere Ergebnisse der Variationsstatistik. 39. bis 42. Jahresbericht der Gesellschaft der Freunde der Naturwissenschaft. Gera 1896/99.

29. Ludwig, F.: Ein fundamentaler Unterschied in der Variation bei Tier und Pflanze? Botanisch Jaarboek der Dodonaea. XI, 1899, p. 108—121.
30. — — Über Variationspolygone und Wahrscheinlichkeitskurven. Beihefte zum Botanischen Zentralblatt. IX, 1900.
31. — — Variationsstatistische Probleme und Materialien. Biometrica I. 1902, p. 11—29 und 311—318.
- 31 a. — — Was können unsere Schüler im botanischen Unterricht von der Biometrie und insbesondere von den Variationskurven erfahren? „Natur und Schule“. III. Band, 1904, p. 7—13.
32. Mac Léod: Over de veranderlijkheid van het aantal randbloemen en het aantal schiifbloemen bij de Korenbloem. Handel. d. Vlaamsch. Natur-en Geneeskdg. Congres. 1899, p. 61—69.
33. Magnin, A.: Les variations de la Parisette. Annales de la Société botanique de Lyon. XXX. 1905, 42 pp.
34. Maynard: Variation in Shirley Poppies from Pretoria. Biometrica, VII. 1909/10, p. 227—30.
35. Müller, Otto: Das Gesetz der Zellteilungsfolge von *Melosira arenaria*. Berichte der Deutschen botanischen Gesellschaft, I, p. 35—44.
36. Pearl, Raymond: Note on Variation in the Ray-flowers of *Rudbeckia*. American Naturalist, XXXIX, 1895.
37. Pearson, K., and Yule, G. M.: Variation in Ray-flowers of *Chrysanthemum leucanthemum*. 1133 heads gathered at Keswick. Biometrica, I. 1902, p. 319.
38. Perriraz, J.: Variation chez l'*Astrantia major*. Bulletin de la Société vaudoise des sciences naturelles. XLIII. 1907.
39. — — Etude biologique et biométrique de *Primula vulgaris*. ibidem. XLIV. 1908, p. 311—319.
40. Reinöhl, F.: Die Variation des Androeceums der *Stellaria media*. Botanische Zeitung, 1903, Heft VIII und IX.
41. Ritter, G.: Beiträge zur Physiologie des Flächenwachstums der Pflanzen. Beihefte z. Botanischen Zentralblatt. XXII. 1907, Abtl. II.
42. — — Das normale Längen-, Flächen- und Körperwachstum der Pflanzen. ibidem. XXIII. 1908, Abtl. I.

43. Ritter, G.: Über diskontinuierliche Variation im Organismenreich. *ibidem.* XXV. 1909, Abtl. I.
44. Robbins, W. W.: Variation in flower-heads of *Gaillardia aristata*. *Biometrika*, VI. 1908/09, p. 106—108.
45. Shull, G. H.: A quantitative study of variation in the bracts, rays- and diskflorets of *Aster shortii*, *Aster novae angliae*, *Aster puniceus*, *Aster prenanthoides*. *American Naturalist*. Vol. XXXVI. 1902, p. 111—152.
46. — — Place-constants for *Aster prenanthoides*. *Botanical Gazette*. XXXVIII. 1904, p. 333—375.
47. Tower, W. L.: Variation in the ray-flowers of *Chrysanthemum leucanthemum* at Yellow-Springs. *Biometrika*, I. 1902, p. 309—315.
48. Udny, Yule G.: Variation of the number of sepals in *Anemone nemorosa*. *ibidem.* I. 1902, p. 307—309.
49. Vogler, Paul: Über Variationskurven von *Primula farinosa*. *Vierteljahrsschrift der Naturforsch. Gesellschaft Zürich*, XLVI. 1901.
50. — — Variationskurven bei Pflanzen mit tetrameren Blüten. *ibidem.* XLVII, 1902.
51. — — Variation der Blütenteile von *Ranunculus ficaria*. *ibidem.* XLVIII. 1903.
52. — — Die Variabilität von *Paris quadrifolia* in der Umgebung von St. Gallen. *Flora*, Band 92. 1903, p. 483—489.
53. — — Variationsstatistische Untersuchungen an den Dolden von *Astrantia major*. *Beihefte zum Botanischen Zentralblatt*. XXIV. 1908, p. 1—19.
- 53 a. — — Variationsstatistische Untersuchungen an den Blättern von *Vinca minor*. *Jahrbuch der Naturwissenschaftlichen Gesellschaft in St. Gallen pro 1907*. St. Gallen 1908, p. 1—31.
54. — — Variation der Anzahl der Strahlblüten bei einigen Compositen. *Beihefte zum Botanischen Zentralblatt*. XXV. 1910, p. 387—396.
55. — — Neue variationsstatistische Untersuchungen an Compositen. *Jahrbuch der Naturwissenschaftlichen Gesellschaft in St. Gallen pro 1910*. St. Gallen 1911, p. 1—32.
56. De Vries, H.: Über halbe Galtonkurven als Zeichen diskontinuierlicher Variation. *Berichte der Deutschen botanischen Gesellschaft*. XII, 1894, p. 197—207.

57. De Vries: Eine zweigipflige Variationskurve. Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen. Bd. II. 1895, p. 52.
 58. — — Kurvenselektion bei *Chrysanthemum segetum*. Bericht der Deutschen botanischen Gesellschaft. XVII. 1899, p. 84—98.
 59. — — Die Mutationstheorie. I. Band.
 60. Weiße, Arthur: Neue Beiträge zur mechanischen Blattstellungslehre. Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik. XXVI. 1894, p. 238.
 61. — — Die Zahl der Randblüten an Compositenköpfchen etc. ibidem. XXX. 1897, p. 453—483.
 62. Weldon, W. F. R.: Change in organic correlation of *Ficaria ranunculoides* during the flowering season. Biometrika, I. 1902, p. 125—128.
 63. Wilcock, Mead E.: Numerical Variation of the ray-flowers of Compositae. Botanical Gazette. XXXIII. 1902, p. 462 bis 465.
-