

# Biologisches Zentralblatt

Begründet von J. Rosenthal

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel                      und                      Dr. R. Hertwig  
Professor der Botanik                      Professor der Zoologie  
in München

herausgegeben von

**Dr. E. Weinland**  
Professor der Physiologie in Erlangen

Verlag von Georg Thieme in Leipzig

38. Band

Januar 1918

Nr. 1

ausgegeben am 30. Januar

Der jährliche Abonnementspreis (12 Hefte) beträgt 20 Mark  
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, die Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Menzingerstr. 15, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwicklungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. E. Weinland, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

Inhalt: E. Lehmann, Variabilität und Blütenmorphologie. S. 1.

Referate: N. Zuntz, Ernährung und Nahrungsmittel. S. 39. — Neuerschienene Bücher. S. 39.

## Variabilität und Blütenmorphologie.

Von Ernst Lehmann (Tübingen).

Ich wünschte, man durchdränge sich recht von der Wahrheit, daß man keineswegs zur vollständigen Anschauung gelangen kann, wenn man nicht Normales und Abnormes immer zugleich gegeneinander schwankend und wirkend betrachtet.

Weil aber beides nahe zusammen verwandt und sowohl das Geregelte als Regellose von einem Geiste belebt ist, so entsteht ein Schwanken zwischen Normalem und Abnormem, weil immer Bildung und Umbildung wechselt, so daß das Abnorme normal und das Normale abnorm zu werden scheint.

(Goethe, Nacharbeiten und Sammlungen zur Metamorphose der Pflanzen, 1820.)

Die Botaniker früherer Zeiten studierten den Bau der Blüte nur in ihrem Typus, der ihnen, im Vergleich zu den vegetativen Teilen der Pflanzen als besonders konstant entgegen trat. Größere, vereinzelte und besonders auffallende Abweichungen galten als Monstra oder Terata, kleinere beachtete man nicht. Als Ausdruck dieser Vorstellungen sei an die bekannten Sätze in Linné's *Philosophia botanica* erinnert: *Varietates levissimas non curat botanicus* und *Sexus varietates naturales constituit; reliquae omnes monstrosae sunt*. Besonders charakteristisch tritt, wie jedermann weiß,

diese Auffassung der Bildungsabweichungen von Blüten in dem Erstaunen hervor, welches Linné bei der Entdeckung der Pelorie von *Linaria vulgaris* ergriff, und welches sich schon in der Bezeichnungswaise Pelorie, von τὸ πέλως, das Ungeheuer, ausspricht. Linné sah keine gemeinsame Wurzel für das Normale und das vom Gesetz Abweichende, oder in diesem Falle Abnorme. Beides waren für ihn grundsätzlich verschiedene Dinge. Er suchte zwar der Frage nach dem Wesen der Pelorie näher zu kommen und seine Anschauungen machten in dieser Richtung mannigfaltige Wandlungen durch. (Vgl. dazu den Briefwechsel zwischen Linné und Jussieu 2, S. 214 und 375 und Sirks, 1915.) Im allgemeinen aber fiel für ihn die Pelorie wie andere Monstrositäten aus dem Rahmen der Gesetze der Blütenbildung heraus.

Dieser Auffassung der Anomalien begegnen wir noch lange Zeit. Ich führe nur zwei Äußerungen aus den vierziger Jahren des 19. Jahrhunderts an. Einmal den bekannten Ausspruch des un- die Kenntnis der pflanzlichen Anomalien besonders verdienten Moquin-Tandon, welcher 1842 (S. 20) sagt: „Les anomalies sont des faits toujours accidentels. Une monstruosité habituelle ou constante est donc un être de raison“ (etwas rein Erdachtes nach Schauer's Übersetzung 1842, S. 20). Im gleichen Jahre äußert sich Laurent (S. 387) sehr lehrreich über Anomalien aus dem Tierreich in seinem Aufsatz: Recherches sur les trois sortes de corps reproducteurs, l'anatomie, les monstruosités et la maladie pustuleuse de l'Hydre vulgaire folgendermaßen: „Mais ce qui prouve que ces modifications aussi nombreuses que singulières obtenues sur l'Hydre ne sont que de véritables monstruosités, en dehors des lois qui régissent cette espèce animale, c'est qu'une quelconque de ces Hydres monstrueuses laissée à elle-même et nourrie convenablement, ne donne jamais naissance, soit par gemmes, soit par œufs, qu'à des individus nouveaux.“

Die durchaus andere Vorstellung, welche sich unser großer Dichter vom Abnormen machte, ist in den Zeilen unseres Mottos klar zum Ausdruck gebracht. Nach ihm walten über Normalem und Abnormem dieselben Gesetze. Wie sehr die Frage der Mißbildungen in seine Metamorphosenlehre hineinspielte, ist zu bekannt, um hier noch weiter erläutert werden zu müssen.

Ganz entsprechende, eingehend dargelegte Anschauungen über diese Fragen finden wir unter Goethe's Zeitgenossen sodann bei De Candolle. In dessen Théorie élémentaire, wie in seiner Organographie weist er auf die Bedeutung der sogenannten Monstrositäten hin. Er sagt (Th. él., S. 93): „Sous le nom de monstruosités nous confondons en général, tout ce qui sort de l'état habituel des êtres. Sur ce nombre il en est, qui sont des retours de la nature.“ Es folgt als Beispiel die Pelorie. Und weiter heißt es in der

Organographie (Meißner'sche Übersetzung): „Bis auf unsere Zeiten beschrieb man alle Unregelmäßigkeiten der Gewächse und der Tiere und schien nicht zu glauben, daß unter diesen Unregelmäßigkeiten eine Gesetze beobachtende Ordnung verborgen liege. Jede ungewöhnliche Form eines Organes erhielt einen neuen Namen und so wurde es unmöglich, die Analogie dieser Organe untereinander zu erkennen. Jede ungewöhnliche Form eines Wesens wurde entweder, wenn sie selten war, als eine Mißbildung (Monstruosité) beschrieben und man begnügte sich mit diesem bedeutungslosen Worte, um sie nicht genauer untersuchen zu müssen, oder man sah sie, wenn die Erscheinung häufig war, als eine besondere Art an und verlor dadurch alle genauen Mittel zur Unterscheidung der Wesen. Je mehr aber die Zahl der bekannten Wesen sich vergrößerte, je sorgfältiger man sie studierte, desto mehr wurde man von der Wahrheit dieses Grundsatzes überzeugt, den ich zuerst oder unter den ersten in seiner allgemeinen Beziehung aufstellte, daß es nämlich beinahe gewiß sei, daß die organisierten Wesen, wenn man sie in ihrer Grundform betrachtet, symmetrisch oder regelmäßig seien, daß die scheinbaren Unregelmäßigkeiten der Gewächse durch Erscheinungen bewirkt werden, die innerhalb gewisser Grenzen beständig und zugleich imstande sind, sowohl einzeln für sich oder vereint stattzufinden, wie z. B. das Fehlschlagen oder das Ausarten gewisser Organe, ihre Verwachsung untereinander oder miteinander und ihre Vervielfältigung nach regelmäßigen Gesetzen.“

Hier finden wir also wie bei Goethe die Anschauung vertreten, daß gemeinsame Gesetze das Normale und Abnorme beherrschen. In ähnlicher Weise treten diese Gedankengänge auch in Jaeger's Mißbildung der Gewächse hervor, der nach dem Motto: *Non modo rectum linea curvi sed et curvum linea recti* die Mißbildungen unter allgemeine Gesichtspunkte zusammenzustellen sich bemüht und insbesondere die Gradation derselben, ihre Übergänge ineinander und ihre Vergleichung mit den normalen Bildungen beachtet.

Ganz Goethe'schen Geist atmet dann weiter die elegante Arbeit Kirschleger's: *Essai de la tératologie* aus dem Jahre 1845.

Im Laufe des 19. Jahrhunderts war es weiter, vor allem im Anschlusse an De Candolle, die formale vergleichende Morphologie, welche gemeinsame Beziehungen zwischen Mißbildungen und normalem Bau der Blüten hervorhob und sich ihrer mit Erfolg zum Verständnis der Blütenformen bediente. Die hohe Wertschätzung, deren die Mißbildungen sich in dieser Richtung erfreuten, spricht sich beispielsweise deutlich in dem Satze Hugo von Mohl's aus, daß ohne Beobachtung mißgebildeter Blüten der menschliche Scharfsinn kaum imstande gewesen wäre, den richtigen Weg zur Erklärung der Blütenbildung zu finden.

Es ist bekannt, wie die Wertung der Mißbildungen dann bald in Extreme führte, welche zu scharfer Stellungnahme gegen dieselbe führte, so daß beispielsweise Sachs bei Gelegenheit morphologischer Erörterungen über die Mißbildungen sagt: „Daß die Mißbildungen ein Chaos ohne Gesetz und Regel darstellen, wird jeder zugeben, der einige Sachkenntnis und zugleich Sinn für Ursache und Wirkung auf dem Gebiete der organischen Form besitzt. Will man sich auf diesem Gebiete überhaupt zurechtfinden, so ist das erste, die Mißbildungen eben als Mißbildungen zu betrachten und nicht ohne jeden vernünftigen Grund zu glauben, daß man aus der Unordnung die Ordnung, aus der absoluten Gesetzlosigkeit das Grundgesetz vegetabilischer Gestaltung ableiten könne.“

Fragen wir nun, worauf diese schroffen Gegensätze beruhen, so gehen wir wohl kaum fehl, wenn wir wenigstens zum Teil unsere weitgehende Unkenntnis der tatsächlichen Gesetze, welche das Auftreten von Mißbildungen beherrschen, und zum anderen die Verschiedenartigkeit der Bildungen, welche als Mißbildungen oder Monstrositäten zusammengefaßt werden, dafür verantwortlich machen. Wir wollen, um hier einige Klarheit zu gewinnen, zuerst ganz kurz den Begriff der Mißbildungen im historischen Lichte betrachten und sodann die Wege erörtern, welche zur Aufdeckung von Gesetzmäßigkeiten auf diesem Gebiete geführt haben. Wir haben bei diesen Darlegungen stets die Anomalien der Blüten im Auge, mit denen wir uns im folgenden ausschließlich beschäftigen werden.

### Der Begriff der Mißbildungen.

Wenn Linné alle Varietäten mit Ausnahme der Sexualvarietäten als Monstrositäten auffaßt, an anderer Stelle der *Philosophia botanica* aber sagt: *Varietates tot sunt, quot differentes plantae ex ejusdem speciei semine sunt productae*, so wird schon hierdurch die Labilität des Begriffes der Monstrosität offenbar. Über diese Labilität ist man bis heute nicht hinausgekommen. Eine Abgrenzung dessen, was als Mißbildung oder Monstrosität zu bezeichnen ist, ist weder nach der Seite der Varietät, noch nach der der Krankheit bisher möglich gewesen. Das erhellt aus allen Definitionen, von denen wir nur einige hier auführen wollen. Hofmeister sagt (1868, S. 557): „Im Gegensatz zu der Benennung Spezies oder Art, unter welcher die Gesamtheit der einander sehr ähnlichen Individuen gemeinsamer (beziehentlich mutmaßlich gemeinsamer) Abstammung verstanden wird, werden derartige Bildungen Varietäten, Abartungen genannt, wenn die Unterschiede derselben von dem bis dahin gewohnten nicht sehr beträchtlich sind; Monstrositäten oder Mißbildungen aber, wenn die Differenz eine sehr augenfällige ist. Die Unterschiede sind nur quantitativ; und es wird denn auch von verschiedenen Seiten eine und dieselbe von der

gewohnten abweichende Form von der einen als Varietät, von der anderen als Monstrosität bezeichnet — so z. B. die einblättrige Erdbeere, die Form der *Celosia cristata* mit fasziiertter Infloreszenz etc.“

Ganz ähnlich, nur mehr mit Betonung des wertbestimmenden Momentes, definiert Darwin: „Unter Mißbildung versteht man irgendeine beträchtliche Abweichung der Struktur, welche der Art meistens nachteilig oder doch nicht nützlich ist.“ Und ähnlich sind sehr viele Definitionen, die man bis in die neueste Zeit findet. Überall vermißt man wirklich scharfe Kriterien und es ist deshalb nicht verwunderlich, daß als Mißbildungen oder Monstrositäten das allerverschiedenartigste beschrieben wird. So finden wir schon bei Jaeger (1814) eine Erörterung über diese Verschiedenwertigkeit. Er sagt: „Ich bediente mich meistens des geläufigeren Wortes Mißbildung, wengleich nicht jedes durch Mißentwicklung entstandene Organ als ein mißgebildetes erscheint, sondern häufig bei übrigens völlig normaler Bildung nur in Absicht auf Lage und Stellung abweicht, wodurch also immerhin das Bild des genannten Organismus mehr oder weniger verändert wird.“

In Grunde ganz dasselbe führt Sachs aus (1893, S. 234). „Ich beschränke mich (dabei) auf die eigentlichen Monstrositäten, denn manche Abweichungen von den normalen Bildungen kann man besser als das Gegenteil von Mißbildungen betrachten, als Erscheinungen, in welchen der morphologische Typus vollständiger zum Vorschein kommt, als in der normalen Form. So sind z. B. die von Peyritsch vortrefflich untersuchten Pelorien typisch richtiger gebaut, Zahl und Stellung ihrer Blütenorgane entsprechen dem Klassentypus vollkommener als die in den betreffenden Familien herrschenden durch Zygomorphismus vom Klassentypus abweichenden Zahlen und Stellungsverhältnisse der Blüten.“

Wenn also Sachs in demselben Aufsatz den oben angeführten Ausspruch über das Chaos der Mißbildungen tut, so meint er damit vor allem die von ihm als eigentliche Mißbildungen betrachteten, trifft aber natürlich alle, da er nicht scharf zwischen beiden Kategorien scheidet. Stenzel, welcher wohl in Übereinstimmung mit Velenovsky so besonders scharf gegen Sachs zu Felde zieht, geht aber eigentlich in dem folgenden Satz mit jenem durchaus parallel (1902, S. 4): „Was für einen Sinn hat es aber, wenn man eine vollständig ausgebildete Pelorie, eine in allen Teilen zweizählige Blüte von *Colchicum autumnale*, *Galanthus nivalis*, *Iris Pseudacorus* oder eine ebenso durchgehends fünfzählige *Paris quadrifolia* für eine Monstrosität, eine Mißbildung erklären soll, die in ihrer Art so regelmäßig gebaut ist, wie irgendeine dreizählige der ersten Arten oder eine vierzählige Einbeere?“ Nur die logische Folge ist dann, wenn Stenzel weiter, wie übrigens vor ihm schon Wigand und

andere taten, die Ausdrücke Monstrositäten und Mißbildungen ganz fallen läßt und dafür die Bezeichnung: Bildungsabweichungen, Abnormitäten, Anomalien gebraucht.

Zu dieser Auffassung ist dann offenbar auch Goebel gekommen, wenn er in der 2. Auflage der Organographie die Überschrift Mißbildungen ersetzt durch: Abnorme Umbildungen.

Wir schließen uns diesen Anschauungen vollkommen an. Es ist nicht zu bezweifeln, daß die populären Ausdrücke Monstrositäten und Mißbildungen in naturwissenschaftlich-kausalem Sinne nicht mehr zu brauchen sind und durch andere, auf Grund näherer Analyse gewonnene ersetzt werden müssen. Das letztere wird natürlich erst auf Grund eingehender Studien geschehen können.

Aber auch mit der Bezeichnung Anomalie oder Abnormität geht es uns häufig nicht viel besser. Als Anomalie bezeichnet Moquin-Tandon: „toute modification extraordinaire dans la formation ou le développement des organes indépendamment de toute influence sur la santé.“ Vöchting (1898) nennt die von ihm beschriebenen Bildungsabweichungen bei *Linaria spuria* Blütenanomalien, Jost (1899) hebt hervor, daß sie diesen Namen wegen ihrer Erblichkeit nicht mit Recht verdienen, sondern da sie zum Wesen der Art gehören, vielmehr als Abänderungen zu bezeichnen wären. Nach Wettstein (vgl. Abel) wieder ist abnorm eine Abweichung vom normalen Typus, die aber noch innerhalb der unserer Erforschung zugänglichen Variationsbreite liegt, z. B. tetramere Blüten bei einer pentameren Enzianart. Man sieht also, Wettstein vertritt ungefähr die entgegengesetzte Auffassung wie Jost. Im allgemeinen aber verhält es sich wohl so wie Masters sagt (1869, S. XXX): „It cannot however be overlooked, that the form and arrangement called normal are often merely those, which are the most common, while the abnormal or unusual arrangement is often in consonance with that considered, to be the typical than the ordinary one.“

Schon dieser kurze Blick auf die Verwendung der Bezeichnungen Abnormitäten und Anomalien zeigt aber, daß auch diese Ausdrücke eine weitere kritische Auflösung und Zersetzung benötigen.

Man hat nun schon seit langem die verschiedensten Wege beschritten, das Wesen alles dessen, was wir heute als Mißbildungen und Abnormitäten oder Anomalien auffassen, aufzuhellen. Wir wollen zunächst ganz kurz die wichtigsten dieser Wege, welche uns Aufschluß über Blütenanomalien erbracht haben, verfolgen.

### Die Wege zum Studium der Blütenanomalien.

Die älteste Methode, die Gesetze, welche die Blütenanomalien beherrschen, zu erschließen, war die vergleichend-morphologische

Betrachtung. Wir werden auch im folgenden dauernd auf ihr zu gründen haben.

Der zweite Weg, welcher uns in das Dunkel der Blütenanomalien hineingeführt hat, ist der der entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung. Er belehrt uns über die Entstehung der verschiedenen Variationen am Vegetationspunkt und klärt uns über mancherlei Zusammenhänge auf. Wie früher der morphologische, so ist auch zeitweise der entwicklungsgeschichtliche Weg einseitig überschätzt worden (vgl. dazu z. B. Naegeli, 1882, S. 456).

In neuerer Zeit benützte man die entwicklungsgeschichtliche Untersuchung auch zum näheren Studium von Zahlenvariationen in der Blüte (vgl. Murbeck, 1914 und Kraft, 1917).

Zwischen entwicklungsgeschichtliche und vergleichend-morphologische Forschung und mit beiden Hand in Hand gehend treten histologische Untersuchungen.

Schon Masters aber sagte (S. XXVIII): „The most satisfactory classification of malformations would be one founded upon the nature of the causes inducing the several changes“, und Goebel betont (1882, S. 124): „Die Aufgabe der Teratologie ist, die Bedingungen des Zustandekommens der Mißbildungen zu erklären. Auf diesem Wege hat bekanntlich zuerst Peyritsch seine schönen Erfolge durch Rückführung mancherlei Anomalien, vor allem wieder gewisser Pelorien auf äußere Bedingungen erzielt.“ Solche Untersuchungen sind dann bis in die neueste Zeit von den verschiedensten Forschern fortgesetzt worden. Ich nenne besonders: Vöchting, Goebel, Klebs, Strasburger, de Vries, Molliard, Blaringhem.

Erklärungsversuche auf theoretischer Basis für das Zustandekommen von Mißbildungen suchte Sachs mit Hilfe seiner Theorie von Stoff und Form zu erbringen.

Nun hatte aber schon Goebel die Frage: Was ist eine Mißbildung, 1884 (S. 115) in folgender Weise beantwortet: „Es läßt sich das ebensowenig in einer scharfen Definition aussprechen wie die Charakteristik jeder organischen Bildung überhaupt. Denn wir können nicht angeben, wo das Normale aufhört, das Anormale anfängt, beide sind oft durch die sanftesten Übergänge miteinander verbunden und zudem wissen wir, daß das, was wir normal nennen, keineswegs eine konstante, sondern eine variable und deshalb nicht scharf faßbare Größe ist.“

Goebel betont also statt der beträchtlichen Abweichung von der normalen Struktur, welche früher immer die Definition der Mißbildungen beherrschte, die Variabilität des Normalen, das „Schwanken zwischen Normalem und Abnormen“. Betrachten wir aber das Normale als etwas Variables und gelingt es uns, diese Variabilität zu erfassen, so werden wir wieder einen neuen Weg

zum Studium der Mißbildungen betreten. Die Einordnung mancher, bei Unfaßbarkeit dieser Variabilität abseits stehender Anomalien in das Gesamtbild der Blütengestaltung würde so möglich. Es ist nun das besondere Verdienst Vöchting's, diesen Weg zuerst beschritten zu haben, indem er die Variationsrechnung in das Studium der Blütenanomalien einführte. Auf S. 3 seiner Arbeit über die Blütenanomalien formuliert Vöchting den früheren Stand der Anschauungen über Anomalien: „In keiner der vorhandenen Arbeiten ist versucht worden, das zahlenmäßige Verhältnis der Anomalien unter sich und zwischen ihnen und der normalen Form festzustellen. Und es ist wohl begreiflich, daß dies nicht geschehen. Im allgemeinen treten Anomalien in der Natur sporadisch auf, tragen so sehr den Charakter des Zufälligen, daß man beim ersten Blick wenig geneigt sein mag, in ihrem Erscheinen eine bestimmte Gesetzmäßigkeit zu suchen.“

Am Ende seiner Untersuchungen aber kann der Verfasser auf breiter experimenteller Grundlage den Satz aufbauen: „Die Anomalien selbst ordnen sich um die normale Blüte nach der Gauß'schen Wahrscheinlichkeitsformel. Die als typische oder normale Blüte bezeichnete Gestalt stellt nur den Mittelwert dar, dem sich die übrigen Formen gesetzmäßig anschließen. Die sämtlichen Gestalten bilden den Variationsbereich der Blüten einer Art, ein Bereich, der bald eng, bald sehr weit sein kann.“

Mit dieser Feststellung hat Vöchting also für seinen Fall die Aufgabe gelöst, die variable Größe scharf zu fassen. Er steht damit zugleich recht eigentlich auf dem Boden unseres Goethe'schen Mottos. Die hier untersuchten Anomalien werden unwiderruflich in den Variationsbereich des normalen Organes hineingestellt. Man hat also nicht mehr mit Anomalien als etwas besonderem, sondern als mit Teilen eines organischen Ganzen zu rechnen oder es ist gezeigt, wie das Geregelte und Regellose von einem Geiste belebt wird und die Normalform nur den häufigsten Spezialfall der Gestaltung darstellt.

Man hat diese Schlußfolgerungen heute scheinbar teilweise vergessen. Wenn Sirks (1915, S. 13) sagt: „La partie“ — der Arbeit Vöchting's — „intitulée „statistische Untersuchung“ contient de nombreuses observations sur l'apparition des pélories et d'autres anomalies dans cette espèce; toutefois, c'est sans importance pour une explication de l'origine des pélories, puisque des recherches statistiques d'une population d'un phaenotype dans le sens qu'attache Johannsen à ces termes, sont en général infructueuses, et qu'elles ne sont utiles que quand l'expérimentation est entièrement exclue“, so ist er wohl in diesen Fehler verfallen.

Mit Vöchting's Untersuchungen sind wir somit dazu gekommen, statt der gleitenden Vorstellungen über Anomalien und

Monstrositäten Linné'scher Zeit zahlenmäßig kritische Grundlagen für die Untersuchung derselben zu gewinnen. Da uns aber nunmehr solche Blütenanomalien, welche sich in das Variationsbild der Art einordnen lassen, nicht mehr als Mißbildungen oder Anomalien erscheinen, so werden wir sie in Zukunft auch nicht mehr so benennen, sondern mit Klebs als Blütenvariationen bezeichnen. Wir fassen sie mit allen sonstigen Blütenvariationen gemeinsam auf und wollen im folgenden versuchen, uns ein Bild von der Entwicklung und den bisherigen Ergebnissen statistischer Untersuchungen solcher Variationen zu machen.

### Statistische Untersuchungen der Blütenvariationen.

Die ursprünglichen Angaben der Zahlenwerte in der Blüte bezogen sich ausschließlich auf die Typen. Das spricht sich am deutlichsten im Linné'schen System aus, welches ja auf diesen typischen Zahlen begründet ist. Über die Verwendung dieser Zahlenwerte äußert sich De Candolle 1819, S. 500: „Le nombre absolu s'exprime en Botanique comme dans la langue ordinaire, par la série des nombres 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10; au delà de 10 il est rare qu'on se donne la peine de compter exactement le nombre des parties et dans plusieurs cas, on emploie le nombre 12 pour exprimer d'une manière vague tous les nombres de 11 à 19, celui de 20 pour exprimer une vingtaine environ, et celui de beaucoup ou plusieurs . . . pour désigner un nombre sensiblement audessus de 20.“ Man sieht, die Zahlenangaben sind noch zu De Candolle's Zeiten sehr primitiv.

Daß die Zahlentypen hier und da nicht ganz konstant waren, das wußte man natürlich auch zu damaliger Zeit recht gut. Braun sagt: „Das Variieren der Blattstellung in den Blüten ist längst bekannt als eine der Hauptschwierigkeiten des Linné'schen Systems (*Evonymus*, *Rubus*, *Trientalis*, *Lythrum*)“ und ganz ähnlich spricht sich De Candolle aus (S. 45). Man half sich, so gut es ging.

Auch die verschiedene Variabilitätsgröße der Blütenglieder war schon aufgefallen. De Candolle äußert sich darüber folgendermaßen: „Le nombre absolu des organes de chaque plante est en général d'autant plus fixe, et par conséquent d'autant plus important, que ce nombre est moins considérable. Ainsi il y a moins de variations quant au nombre des étaminés par exemple, dans les fleurs triandres que dans les pentandres etc. Il y a peu de variations dans les verticilles à 2 ou 3 feuilles, davantage dans ceux à 5 ou 6; beaucoup plus encore au delà de 10 etc.“ Das ist im Grunde dasselbe, was Isidore Geoffroy (1832, S. 4ff.) ganz allgemein für die Variabilität vervielfältigter Organe ausspricht und in bezug auf die Blütenphyllome im Anschluß an Geoffroy von Darwin wie folgt ausgeführt wird (Variieren II, S. 451): Wenn

die Kronblätter, Staubfäden, Pistille, Samen bei Pflanzen sehr zahlreich sind, so ist die Zahl meist variabel. Die Erklärung dieser einfachen Tatsache liegt durchaus nicht auf der Hand. Auch Eichler (1875, S. 10) äußert sich ähnlich. Er führt als Familien mit großer Konstanz Umbelliferen, Cruciferen und Compositen, als solche welche leichter variieren, Primulaceen, Ericaceen, Jasminaceen, Rubiaceen, Rosaceen, Crassulaceen, unter den Monocotylen die Smilaceen und Cyperaceen an. Schon aus den angeführten Beispielen aber geht hervor, daß die Größe der Variabilität in den Zahlenverhältnissen der Blüte nicht nur auf die Anzahl der Blätter im Quirl zurückzuführen ist, sondern daß auch Pflanzen mit gleicher Quirlzahl ganz verschieden variabel sein können, vgl. z. B. Cruciferen und Umbelliferen auf der einen, Rubiaceen und Primulaceen auf der anderen Seite. Eichler erörtert diesen Wechsel der Zahlenverhältnisse in der Blüte dann noch etwas eingehender und weist auf Schwankungen nicht nur von Familie zu Familie und Art zu Art, sondern auch innerhalb derselben Spezies, ja auf ein und demselben Individuum hin. Er nimmt für diese Fälle eine wirkliche originäre Variabilität in den Quirlzahlen an.

Trotz dieser Erörterungen war es Eichler und den älteren Morphologen wohl kaum darum zu tun, solche Abweichungen zu studieren, ihnen lag es wie gesagt am Typus, ähnlich wie Linné auf dem Gebiete der Systematik.

Heute haben wir die Bedeutung dieser Variationen als Teile eines organischen Ganzen erkannt. Ihr Studium und ihre scharfe Erfassung (siehe S. 7) sind zur unbedingten Notwendigkeit, aber zugleich auch möglich geworden. Die Variationsrechnung gibt uns die Mittel dazu an die Hand.

Wir wollen uns nun kurz danach umsehen, welche Ergebnisse auf diesem Gebiete bisher erzielt wurden. Wir gliedern dazu den Stoff in zwei Abschnitte.

### Spezielle Darstellung der Variationsverhältnisse der Zahl in der Blüte auf statistischer Basis.

Anfangs waren die genaueren Angaben über Variationen der Zahl in der Blüte noch durchgehends mehr gelegentlicher Natur und entbehrten eigentlich statistischer Grundlagen. Wenn Müller in Befruchtung der Blumen 1873, S. 450 für die Petalen von *Abutilon* angibt:

Petalenzahl . . .	5	6	7
Einzelfälle . . .	145	103	13,

so entspringt das zufälliger Beobachtung, wengleich die Zahlen uns schon eine typisch schiefe Verteilung darbieten. Wenn aber Goebel 1882 das Schwanken der Staubblattzahl bei Rosaceen und

anderen Blüten untersucht, so bringt er den Zahlen selbst nur untergeordnetes Interesse entgegen; sein Interesse konzentriert sich auf die Bedingungen, welche verschiedene Zahlen hervorbringen. Ganz im Gegenteil bestanden bei den ersten Autoren, welche die Variationen in den Blütenwirteln auf rein statistischer Grundlage untersuchten, in allererster Linie rein mathematische Interessen (Pearson, Ludwig etc.). Wir sehen von dieser Betrachtungsweise im folgenden natürlich durchaus ab und stellen die Statistik ausschließlich in den Dienst unserer morphologisch-biologischen Untersuchungen.

### Die Lage des oder der Mittelwerte (M).

Einer der ersten Autoren, welcher den Mittelwert der Anzahl von Blütenorganen ermittelte, ist Cockerell (1890). Er studierte die Variabilität der Folliculi bei *Caltha palustris*. Weiter hat Burkill, 1895 etc. eine ganze Anzahl von Blütenvariationen nach dieser Richtung betrachtet.

Auf breiter Grundlage und mit allen Hilfsmitteln der Variationsstatistik hat sich sodann seit den neunziger Jahren vor allem Ludwig mit der Untersuchung der Mittelwerte beschäftigt. In der Hauptsache behandelt er zwar Blütenstände, deren Betrachtung nicht hierher gehört, doch hat er auch Blüten untersucht, so 1898 und 1900 *Trollius europaeus* und *Ranunculus arvensis* auf Grund eigener Zählung und solcher von Heyer. Es lassen sich, wie auch bei der Untersuchung der Blütenstände, mehr oder weniger enge Beziehungen der Werte von M zur Braun-Schimper'schen Reihe konstruieren (vgl. dazu auch 1898 über *Mercurialis*, *Crataegus*, *Pirus* Pledge, 1898 und Harris, 1911).

Weiter wendet sich das Interesse zum Studium von

### Kurvenverlauf und Variantenverteilung.

Allgemeine Studien über den Kurvenverlauf organischer Varianten unternahmen bekanntlich Pearson und Ludwig. Bei Blüten wurde er eingehend zuerst von de Vries (1894) untersucht. Derselbe konnte bei einer Reihe von Blütenblättern die Variantenverteilung nach halben Galtonkurven feststellen, so z. B. bei *Caltha palustris* Blbl., *Potentilla* Blbl., *Rubus caesius* Kelch., *Weigelia amabilis* Blbl., *Acer Pseudoplatanus* (Gynaeceum) (vgl. dazu auch Mutationstheorie 1900, I, S. 430 ff.). Dasselbe fand MacLeod (1895, S. 355) für die Griffel von *Oenothera Lamarckiana*. De Vries hat gleich anfangs auf die Beeinflussung des Kurvenverlaufes durch äußere Bedingungen hingewiesen und damit die absolute Bedeutung desselben in gewisser Weise beschränkt.

Für die Verteilung der Variation im Blütenbau von *Linaria vulgaris* fand Vöchting (1898) eine ideale Gauß'sche Wahrschein-

lichkeitskurve. Die daraus abgeleiteten Schlüsse haben uns schon beschäftigt. Reinöhl (1903) konnte die Variantenverteilung im Andröceum von *Stellaria*, welche an einem sehr großen Material studiert wurde, auf äußere Bedingungen zurückführen, wie wir sogleich näher sehen werden. Von eingehenderen Studien sei dann noch an Burkill's (1902) Untersuchungen der Variationskurven für die einzelnen Blütenphyllome von *Ranunculus arvensis* erinnert.

### Variabilitätsgröße der Blütenphyllome.

Der Variabilitätsgröße der Blütenblattkreise wendet wohl zuerst Verschaffelt (1894, S. 350), besondere Aufmerksamkeit zu. Er berechnet dieselbe mit Hilfe von Galton's Quartil, beispielsweise für *Hydrangea hortensis* und *Papaver somniferum*. Des gleichen Maßes bedient sich Mac Leod 1899 zur Feststellung der Variabilitätsgröße der Blütenblätter von *Ficaria ranunculoides*. Auch Tammes, 1904, benützt diese Methode zur Bestimmung der Variabilitätsgröße der Anzahl der Früchte von *Ranunculus arvensis* und *Malva vulgaris* im Zusammenhange mit den äußeren Bedingungen.

Später wird das viel bessere Variabilitätsmaß, die Standardabweichung  $\sigma(\varepsilon)$  für die Zahl der Blütenblätter etc. bei *Ficaria ranunculoides* von seiten verschiedener Autoren angewandt. Auch Reinöhl (1903) berechnet die Variabilitätsgröße im Andröceum von *Stellaria media* mit Hilfe der Standardabweichung.

Für uns gewinnen die statistischen Feststellungen aber erst im Zusammenhange mit äußeren und inneren, die Gestaltung der Blüte bedingenden Faktoren tieferes Interesse. Wir wenden uns nunmehr zur Betrachtung dieser Zusammenhänge.

### Untersuchungen über die Ursachen für das Zustandekommen der Zahlenvariationen.

Man hatte begonnen, die Ursachen für das Zustandekommen der Anomalien auf nicht statistischem Wege zu erklären. Schon im Jahre 1856 berichtet Watelet über abweichende Zahlenverhältnisse in der Blüte von *Raphanus Raphanistrum*, hervorgerufen durch Verwundung. Weiter führte Goebel (1882) die Variabilität der Zahl der Staubblätter bei Rosaceen teils auf Raumverhältnissen am Vegetationspunkt, teils auf Ernährungsbedingungen zurück. Sachs suchte Zahl und Stellung der Blütenorgane ganz allgemein von Raumverhältnissen am Vegetationspunkt abzuleiten (1893). Später hat Sturm (1910) die sehr verschiedenen Zahl- und Stellungsverhältnisse der Kelchglieder von *Adoxa Moschatellina* (1—5) auf Druckwirkung in den dichten Blütenständen zurückgeführt. Ganz neuerdings (1914) hat Murbeck die Variation der Blütenglieder von *Comarum* auf entwicklungsgeschichtlicher

Basis betrachtet und sektionsweise Anlage der Blütenglieder feststellen können.

### Ernährung und Auslese.

Mit statistischen Hilfsmitteln hat wohl zuerst de Vries (1894) gezeigt, wie die Variantenverteilung der Blütenblätter durch Kultur und Auslese verschoben werden kann. Er konnte halbe Galtonkurven im Petalenkreis von *Ranunculus bulbosus* in symmetrische Variationskurven umwandeln. Es ließ sich zeigen, wie sich aus am wilden Standort angedeuteten Einzelvarianten Anfänge diskontinuierlicher Variation auffinden lassen, aus denen dann durch Auslese Plusvarianten zu erzielen sind, mit einem M, welches in der wilden Kurve auf einer extremen Variante lag. Die Wirkung der Momente von Ernährung und Auslese wurde hier indessen noch nicht scharf getrennt (vgl. de Vries, I, S. 582).

Ernährungs- und andere Außeneinflüsse der verschiedensten Art wurden aber dann in ihrer Wirkung auf die Variationsverhältnisse von Blütenphyllomen von sehr verschiedenen Seiten studiert. Besonders klassisch geschah es durch Vöchting, Reinöhl und Klebs. Wir betrachten die einzelnen Faktoren gesondert.

### Boden und Ernährungseinflüsse.

Zunächst hat Haacke (1896) *Campanula glomerata* an verschieden trockenen Standorten auf die Zahl der Narbenstrahlen untersucht und feststellen können, daß die häufigste Zahl 3 mit steigender Trockenheit immer mehr zugunsten der Zweizahl zurücktritt. Auch Burkill hat die Zahl der Blütenglieder bei *Ranunculus arvensis* in ihrer Variation im Zusammenhange mit den Bodenverhältnissen studiert.

In eingehender und äußerst sorgfältiger Weise wird die Abhängigkeit der Staubblattvariabilität von den Standortsbedingungen bei *Stellaria media* durch Reinöhl untersucht. Während unter günstigen Bedingungen M bei ca. 4,3—4,7 liegt, fällt es unter ungünstigen Bedingungen auf ca. 3,3, im ersten Falle liegt der Kurven Gipfel auf 5, im zweiten auf 3 Staubblättern, im ersten Falle ist  $\sigma(\epsilon)$  1—1,5, im zweiten ca. 0,65. An der gleichen Pflanze hat neuerdings auch Kraft (1917) die Abhängigkeit der Blütenvariationen von äußeren Bedingungen studiert. Die Ergebnisse sind aber, da statistische Angaben ganz fehlen, im Vergleich zu den Untersuchungen Reinöhl's weniger überzeugend. Nach den Untersuchungen von MacLeod wird der Variabilitätskoeffizient für die Zahl der Narbenstrahlen bei *Papaver Rhoeas* im Gegensatz zu den Staubblättern von *Stellaria media* durch kärgliche Ernährung gesteigert, während die Quartilgröße nach den Untersuchungen von Tammes (1904) für die Früchtchenzahl von *Ranunculus arvensis* und *Malva vul-*

*garis* durch schlechte Ernährung nur sehr unerheblich beeinflusst wird.

Unter den verschiedensten Ernährungsbedingungen, abweichenden Bodenverhältnissen, bei Darreichung verschiedener Chemikalien etc. untersuchte Klebs die Größe der Variabilität der Blütenphyllome von verschiedenen Crassulaceen. Bei *Sedum spectabile* bestimmte er die Variantenverteilung,  $M$  und  $\sigma(\epsilon)$ . Er kam im einzelnen zu den verschiedensten interessanten Resultaten, auf die wir hier nicht näher eingehen können. Es genüge ganz allgemein, darauf hinzuweisen, daß durch abweichende äußere Bedingungen die Variabilitätsgröße ganz erheblich gesteigert werden konnte und daß versucht wird, die Variantenverteilung durch das Verhältnis von Kohlenstoffernährung und Nährsalzquantum zu erklären. Auf die bei *Sempervivum Funkii* erzielten Ergebnisse werden wir später bei Betrachtung der Korrelationen noch eingehender zurückkommen. Hier genüge der Hinweis, daß die Variationsbreite in allen Kreisen durch abweichende Bedingungen erhöht, der Mittelwert nach den Minusvarianten verschoben wurde (S. 274).

Einzelne Angaben über Einfluß von Ernährungsbedingungen auf die Zahl der Blütenphyllome ohne statistische Hilfsmittel liegen dann natürlich noch für sehr verschiedene Blüten vor. Es sei als Beispiel an die Mitteilung Buchenau's erinnert, daß die Anzahl der Blütenblätter bei *Juncus*-Arten mit der Ausgiebigkeit der Ernährung wechselt.

### Licht.

Daß das Licht auf die Quantität der bei *Linaria spuria* auftretenden Blütenvariationen von bestimmendem Einfluß ist, stellte Vöchting (1898) fest. Auf statistischer Grundlage zeigt sodann Reinöhl, daß auch die Staubblattvariabilität von *Stellaria media* durch das Licht weitgehend beeinflusst wird. Bei schwacher Beleuchtung liegt der Variantengipfel auf Ordinate 3, stärkere Beleuchtung macht Variante 5 zur Maximalordinate, wozu ein weiterer Gipfel auf der Ordinate 8 kommt. Wie bei ungünstiger Bodenbeschaffenheit so wird auch bei verringerter Beleuchtung  $\sigma(\epsilon)$  immer kleiner. — In neuester Zeit zeigte sodann Losch (1916), daß an gut beleuchteten Standorten  $\sigma$  und  $M$  der Sepalenzahl von *Anemone nemorosa* steigt, wobei allerdings nicht sicherzustellen ist, ob hier Licht oder Temperatur der ausschlaggebende Faktor ist.

Die Beeinflussung der Blütenvariationen durch die Qualität des Lichtes, die verschiedenen Spektralbezirke untersuchte vor allem Klebs (1906, S. 196) bei Crassulaceenblüten. Es ist zu erwarten, daß solche Untersuchungen im Zusammenhange mit zahlenkritischer Behandlung noch vielerlei wichtige Resultate zeitigen werden.

### Temperatur.

Verschiedentlich ist auch der Einfluß der Temperatur auf die Variantenverteilung in der Blüte Gegenstand der Untersuchung gewesen. So sagt Müller (Befr. der Blumen S. 182): Von den 10 Staubgefäßen bei *Stellaria media* sind fast immer einige, meist sogar 5—7 verkümmert, im ganzen, wie mir schien, um so mehr, je kälter die Jahreszeit. Burkill kommt zum gleichen Resultat auf Grund einiger Zählungen und Goethart (1890) führt die Variabilität der Staubblätter von *Malva crispa* (S. 391) auf wechselnde Temperaturverhältnisse in verschiedenen Klimaten zurück. Im Gegensatz hierzu weist Reinöhl nach, daß in allen diesen Fällen zu geringe Zählungen zu den Schlußfolgerungen verführt haben dürften und zeigt für das Andröceum von *Stellaria media*, daß die Temperatur sicher nicht, sondern, wie wir sahen, das Licht ausschlaggebend ist.

Ich (1913) selbst habe dann bei *Ficaria ranunculoides* auf Grund eigener und fremder Anschauung die Petalenzahl studiert und war zu dem Ergebnis gekommen, daß mit steigender Temperatur bzw. in wärmeren Klimaten die Zahl der Blumenblätter im Mittelwert zunahm. Das läßt sich allerdings nicht, wie ich später sah, vollkommen mit den in der Biometrika publizierten Arbeiten in Übereinstimmung bringen, wenngleich nicht zu verkennen ist, daß auch hier klimatische Faktoren wirksam sind (vgl. die Zählungen aus Gais mit hohem M auf 8—10 Blütenblättern). Um die Differenzen zu erklären, wird man in Zukunft alle Standortsbedingungen stets berücksichtigen müssen. Höchstwahrscheinlich spielen bei Bestimmung der Blütenblattzahl das Licht, die Temperatur, maritimes Klima, die Stellung an der Pflanze, die Blüheperiode, Rasseneigentümlichkeiten etc. eine Rolle. Ganz dasselbe dürfte wohl für die entsprechenden Feststellungen für *Caltha palustris* von Falck (1910, 1912), Jensen (1914) und Gertz gelten und wird neuerdings auch für *Anemone nemorosa* von Losch betont. Will man über die Ursachen der Blumenblattvariabilität hier ins Reine kommen, so wird man ganz entsprechende Untersuchungen auszuführen haben, wie sie von Stark (1915) für den Laubblattquirl von *Paris quadrifolia* unter Berücksichtigung der allerverschiedensten Faktoren angestellt wurden. Vergleichende Zählungen, welche mit einer Reihe von Pflanzen von Falck in der Gegend von Stockholm und von mir in Württemberg an verschiedenen Standorten begonnen wurden, weisen nachdrücklich auf eine solche Behandlung der Frage hin. Daß aber die Variabilität der Blumenkronenzahlen in den verschiedensten Gruppen derartig angreifbar sein dürfte, dafür noch einige Beispiele.

Wenn Malme (1907) auseinandersetzt, er habe bei forma suecica der *Gentiana campestris* in Södermannland zuerst auf zahlreiche trimere Blüten hinweisen können, während sonst vorzüglich pentamere Varianten gefunden wurden, so könnte man vielleicht auch an ein

Auftreten blumenblattärmerer Rassen im Norden denken. Andererseits teilt Dahlgren (1910/11) mit, nach Angabe von fil. Kand. Th. Fries variere *Campanula rotundifolia* in Torne Lappmark ganz außerordentlich, so daß er untersuchen wolle, ob vielleicht im Norden mehr Anomalien ausgebildet würden als im Süden. In ähnlicher Weise fand Witte (1905) für *Campanula rotundifolia* bei Luleå 10% abweichender Blüten, während Dahlgren aus S.-Schweden erheblich niedrigere Prozentsätze angibt. Dasselbe könnte für die Griffelzahl von *Parnassia palustris* gelten. Hier fanden die mitteleuropäischen Autoren im höchsten Falle 9%, Seemann in Alaska aber ca. 50% von der 4-Zahl abweichender Werte (vgl. Burkill, 1896).

### Periodizität der Blütenvariationen.

Daß die Zahl der Blütenblätter an verschiedenen Orten der Pflanzen verschieden sein kann, das ist eine altbekannte Tatsache. Klassische Beispiele dafür sind *Berberis*, *Adoxa Moschatellina* etc. Manchmal kommen bestimmte Orte für die abweichenden Zahlenverhältnisse in Frage, wie gerade bei *Berberis*, bei *Ruta graveolens*, in anderen Fällen sind die Abweichungen mehr über die Pflanze verteilt.

In neuester Zeit wurden diese Variationsverhältnisse verschiedentlich auf statistischer Basis behandelt. So teilt Malme (1907) für *Gentiana campestris* mit, daß Trimerie ausschließlich bei Seitenblüten vorkommt. Auf Grund größerer Zahlen erörtert sodann Geyer (1908) das Vorkommen verschiedenzähliger Blüten bei *Menyanthes trifoliata*. Auch Sturm's (1910) Bearbeitung der *Adoxa Moschatellina* gehört hierher. Zweifellos liegen für ähnliche Verhältnisse noch eine größere Anzahl Daten vor, auf die wir aber im einzelnen nicht eingehen können.

Nicht sowohl die Stellung an der Pflanze als das Vorkommen verschiedener Blütenvarianten im Laufe der Blüheperiode hat sodann eine größere Anzahl von Autoren untersucht. Schon Peyritsch (1870, S. 30) machte bei seinen Versuchen über die Pelorien von *Leonurus Cardiaca* die Erfahrung, daß am Beginn und während der Höhe der Entwicklung die Gipfelblüten der Sprosse pelorisch waren, während die zuletzt gebildeten Sprosse anderweitig abnorme Blüten, vielfach Mittelbildungen zwischen zygomorphen und aktinomorphen Blüten entwickelten. In ähnlicher Weise zeigte Heinricher (1892, S. 80), daß die ersten Blüten bei *Iris pallida* atavistisch waren, d. h. 6 Staubblätter aufwiesen, dann später solche mit normalen untermengt erscheinen, die anderweitig abnormen Blüten aber erst ganz gegen den Schluß der Blütezeit auftreten. Er folgert daraus, daß zwischen durch Atavismus abnormen Blüten und den anderweitig Monströsen ein tieferer Unterschied zum Ausdruck kommt.

Besonders eingehend und auf statistischem Wege hat dann wieder Reinöhl die Frage bei *Stellaria media* verfolgt (S. 168—170) und gefunden, daß mit dem Alter der Pflanzen die Zahl der Staubgefäße wechselt. Der Gipfel der Variationskurve liegt zu Anfang auf 3, in der Mitte der Entwicklung auf 5, am Ende wiederum auf 3. Die Anschauung Burkill's, daß die jüngsten Blüten die zahlreichsten Staubfäden aufwiesen, konnte als fälschlich und auf zu geringen Zählungen beruhend zurückgewiesen werden. Ebenfalls auf statistischer Basis beruhen mancherlei Angaben von Vuillemin, von denen mir die neueren (La loi et l'anomalie, 1913) leider nicht zugänglich gewesen sind. Ich möchte aber zwei frühere Beispiele anführen. Über die Blütenvariationen von *Phlox subulata* äußert sich Vuillemin (1907, S. 20) wie folgt: „Les divers nombres (der Blumenblätter) varient de fréquence selon l'époque de la floraison. Les nombres 5 et 6 sont normaux à toutes les périodes et gardent entre eux un rapport voisin d'un neuvième. Les nombres 4 et 7 sont limités à l'apogée de la floraison (sauf les cas sporadiques), le premier devant le second.“ Interessante Angaben weiß derselbe Autor auch über die periodische Verteilung der Pelorien bei *Antirrhinum* zu machen: „Le tracé montre que le nombre des pélories isomères oscille entre 30 et 50% aux divers niveaux, mais que le taux de l'ensemble des pélories décroît de 83 à 33% du premier au quatorzième noeud parallèlement à celui des fleurs pléiomères.“ Mit dem Blühestadium wechseln nach Losch auch die Plus- und Minusvarianten der Sepalen bei *Anemone nemorosa*, während nach Burkill die durchschnittliche Anzahl von Organen nach und nach im Verlaufe der Lebensperiode von *Ranunculus arvensis* abnimmt (vgl. dazu auch *Potentilla Anserina* de Vries, I, S. 635).

Fragen wir aber nun nach den Untersuchungen, welche es sich zur Aufgabe gemacht haben, den Ursachen dieser periodischen Variantenverteilung der Blütenteile nachzugehen.

Von manchen Seiten wird die Ernährung schlechthin als ausschlaggebend für das Auftreten bestimmter Varianten angesehen. Schon Linné sagt (Philos. bot. S. 215): *Fiunt haec monstra (flores multiplicati, pleni, floriferi) frequentissime a culturae mangonia et nimio alimento*. Das ist ziemlich dasselbe, was de Vries in neuerer Zeit immer wieder betonte: Gute Ernährung bestärkt das Auftreten von Anomalien. Ich habe mich mit dieser Anschauung schon anderweitig beschäftigt und verweise darauf an dieser Stelle (1909, S. 200). In unserem Zusammenhange aber möchte ich ein paar besonders instruktive Beispiele in dieser Richtung nebeneinanderstellen. De Vries (1900, S. 635) hatte zur Bekräftigung dessen, daß die gute Ernährung auch dann die Anomalie begünstigt, wenn dieselbe in einer Reduktion besteht, Zählungen der Blütenblätter von *Potentilla Anserina*, welche normal zu 5, anormal zu 4 bzw. 3 vorhanden sind, vorgenommen, einmal

bei in gedüngtem, das andere Mal in ungedüngtem Boden erwachsenen Pflanzen. In gedüngtem Boden erhielt er 65%, in ungedüngtem Boden nur 49% Blüten mit 3 bzw. 4 Blumenblättern. Die Zählungen sind allerdings nicht an besonders großem Material (384 Einzelblüten) vorgenommen worden und dürften deshalb noch nicht bindend sein. Zudem erforderte diese Pflanze im Zusammenhange mit ihren in der Blumenblattzahl häufig besonders variablen Verwandten sicher noch eingehendere Behandlung. Besonders wäre noch das Folgende festzustellen. Wir kennen *Potentilla*-Arten mit normal 4- und solche mit normal 5-blättrigen Blüten. Werden nun wirklich immer dann, wenn Varianten in der Zahl auftreten, die anormalen, d. h. selteneren, durch die ausgiebigere Ernährung begünstigt?

Oder denken wir an *Gentiana*-Arten, die teils 4-, teils 5-, teils 6-blättrig normal sind. Wie stellt sich da der Einfluß der Ernährung auf die Anzahl der Blütenblätter? Daß bei den Gentianen die gute Ernährung die normale Blütenblattzahl nicht immer auslöst, wird durch Malme's Untersuchung an *Gentiana campestris* gezeigt, nach denen Trimerie daselbst fast ausschließlich auf Seitenzweigen vorkommt (1907, S. 363). Vollständige Trimerie in terminaler Blüte hat Malme nur einmal gefunden und zwar bei einem Individuum mit in dreizähligen Wirteln stehenden Blättern. Das widerspricht aber doch offensichtlich der allgemeinen Formel bei de Vries, denn es ist doch kaum zu bezweifeln, daß die trimeren Blüten, wenn überhaupt, als das Anormale aufzufassen sind, dennoch aber stehen sie auf den Seitenzweigen, also offensichtlich den Stellen schlechter Ernährung. Ihr Verhalten ist demnach dasselbe wie das der Pelorien von *Linaria spuria* (Vöchting) und gelegentlich auch derjenigen von *Linaria vulgaris* (vgl. Ratzeburg, 1825; Hofmeister, 1868, S. 560, Anm.).

In anderen Fällen wurde häufig die Erfahrung gemacht, daß Pleiomerie und gute Ernährung parallel gehen. Schon Goebel (1882, S. 357) zeigte, daß die untersten, am besten ernährten Blüten von *Agrimonia Eupatorium* viel mehr Staubgefäße enthalten als die oberen, schwächer ernährten oder die kräftig ernährten Blüten von *Nigella damascena* 5 Fruchtblätter aufwiesen, die später gebildeten teils 4, teils 3 (Organogr. 1900, S. 716). Dasselbe zeigt Burkill auf statistischer Basis für *Ranunculus arvensis*. Auch Murbeck (1914) fand, daß bei *Comarum palustre* die pleiomerer Blüten an den Stellen kräftiger Ernährung, kräftigen Zweigen etc. stehen. Und solcher Erfahrungen gibt es sicher noch sehr vielerlei. Indessen diese Regel ist nicht ohne Ausnahme. Velenovsky sagt: „Wir haben auch Blütenstände, wo die Endblüte eine kleinere Zahl aufweist als die übrigen Blüten. So hat *Phlox orata* eine vierzählige Terminalblüte, während die anderen Blüten fünfzählig sind. Das gleiche kommt bei *Viscaria vulgaris* vor. Man wird also durch

diese Beispiele zur Vorsicht angehalten in der Wertung der Ernährungseinflüsse und erkennt die große Zahl ungelöster Fragen, die hier noch der Erledigung harret.“

### Jahreszeiten.

Es liegt nahe, daß periodische Verhältnisse in der Verteilung der Blütenvarianten sich auch in dem Prozentsatz aussprechen, in welchem die einzelnen Varianten zu den verschiedenen Jahreszeiten aufgefunden werden. Schon Mac Leod findet für *Ficaria verna* (vgl. dazu die Zahlenwerte bei Alice Lee, 1901, S. 318) bei den frühen Blüten erheblich mehr Staubblätter und Stempel als bei den späten. Weiter konnte Reinöhl ebenfalls auf statistischem Wege zeigen, daß zwar zu allen Jahreszeiten Blüten mit 3 Staubgefäßen am häufigsten sind, daß aber im Frühjahr und Herbst die relative Häufigkeit dieser Blüten größer ist als im Sommer. Auf Grund einer Reihe von Überlegungen (S. 166—168) kann die mit dem Lebensalter der einzelnen Pflanze wechselnde Anzahl der Staubblätter hierfür verantwortlich gemacht werden (vgl. dazu auch Ritter, 1909).

### Vererbung.

Die neuzeitliche Biologie steht im Zeichen der Vererbungslehre. Es ist verwunderlich, daß Vererbungsuntersuchungen noch so wenig in den Dienst morphologischer Betrachtung gestellt worden sind. Man kann dies kaum anders als dadurch verstehen, daß die Morphologie heute die unmodernste botanische Disziplin darstellt. Wir werden aber erkennen, wie Vererbungsuntersuchungen in breitem Maße unbedingt zur Klärung der Blütengestaltung gehören.

In früherer Zeit galt die Vererbung weit vom Typus abweichender Varianten oder Monstrositäten als unmöglich. Hören wir, was hierzu Vrolik (1844) sagt: „Die Naturforscher sind darüber ziemlich einverstanden, daß sichtbare Abweichungen von der gewöhnlichen Form oder sogenannte Monstrositäten sich bloß auf den Gegenstand beschränken, an dem sie sich zeigen, und also nicht durch Fortpflanzung sich dem Geschlechte mitteilen, das dadurch erzeugt wird. Monstrositäten sind durchgängig unfähig, sich fortzupflanzen und wenn es je geschieht, so hält man sich überzeugt, daß durch die Frucht, welche aus der Vermischung der beiden Geschlechter hervorgegangen ist, die ursprüngliche und nicht die entartete Form zurückgegeben wird, welche sie erzeugt. — Es gibt berühmte Gelehrte, die dies so bestimmt behaupten, daß sie die Entscheidung der Frage davon abhängig machen wollen, ob sonderbar erscheinende Formen bloß für Modifikationen zu halten sind, oder ob sie als eine gänzliche Abweichung von der natürlichen Beschaffenheit betrachtet werden müssen. — Wiewohl diese Behaup-

tung im allgemeinen als gültig anerkannt ist, so fehlt es doch nicht an Beispielen, daß sichtbare Abweichungen von einem Gegenstande sich dem anderen mitteilen und sozusagen einen Geschlechtszug bilden.“ Als Beispiel solcher vererbten Monstrosität beschreibt Vrolik *Digitalis purpurea peloria*. Auch sonst haben vereinzelte Forscher älterer Zeit schon längst erbliche Blütenanomalien oder Monstrositäten beschrieben. Gerade für Pelorien gibt es eine größere Reihe derartiger Arbeiten (vgl. Sirks, 1915). Hofmeister (1868, S. 557) unterscheidet schon ganz allgemein zwischen erblichen und nichterblichen Monstrositäten, von denen die letzteren aber häufiger seien als die ersteren.

Besonders eingehend hat sich dann 1890 Heinricher mit der Erblichkeit von Blütenvariationen bei *Iris*-Arten beschäftigt. Er konnte zeigen, daß das Auftreten des inneren Staubblattkreises, welches von ihm vorzüglich bei *Iris pallida* beobachtet wurde, durch Generationen unter mannigfaltigen Abänderungen konstant blieb und sich durch Auslese steigern ließ.

In den letzten Jahren sind mannigfache Erblichkeitsuntersuchungen von Blütenvariationen auf der Grundlage der Mendel'schen Vererbungsgesetze angestellt worden. Auch hier waren es wieder die Pelorien, welche besondere Aufmerksamkeit auf sich zogen. Keeble, Pellew und Jones untersuchten 1910 die Vererbung der Pelorien bei *Digitalis* und Baur (1910) und Lotsy (1910) zeigten, wie die Pelorien von *Antirrhinum* Mendel'scher Vererbung folgen.

Statistische Untersuchungen von Blütenvariationen auf der Basis der neuzeitlichen Grundsätze der Vererbungslehre liegen aber noch kaum vor. Anfänge dazu bilden die Arbeiten von de Vries über *Ranunculus bulbosus* und *Linaria vulgaris Peloria*. Vöchting und Reinöhl sammelten die Blüten ihrer Versuchspflanzen ohne Wahl im Freien. Die Ergebnisse ihrer Untersuchungen belehren uns demnach über das Auftreten der einzelnen Varianten draußen im Freien, oder mit Johannsen's Worte, in der Population, also bei freier Kreuzung und unter den gerade am Standort obwaltenden Bedingungen. Schon Vöchting hatte allerdings die Frage aufgeworfen, ob die von ihm beobachtete ideale Verteilung der Varianten wohl allgemein zu beobachten sei und bemerkte: „Sonach deutet also alles darauf hin, daß nicht äußere Bedingungen die Bildung der Anomalien an unserer Pflanze hervorrufen, sondern daß sie auf der Wirkung innerer Ursachen beruhen, solcher, die mit der Konstitution der Spezies gegeben sind.“ Dieser Gedankengang ist dann von Jost (1899) aufgenommen worden. Er hat gemeinsam mit Wislicenus in Franken und allein im Elsaß verschiedentliche Zählungen von Blüten der *Linaria spuria* vorgenommen. Es konnte dadurch mehrfach das wichtige Resultat gewonnen werden, daß

Standorte mit viel höherem Anomaliegehalt, als durch Vöchting, aufgefunden wurden, vorkommen. In der Gegend von Schweinfurth wurden unter 2560 gezählten Blüten 23,4% „Anomalien“ gefunden, im Elsaß bei Maursmünster unter 852 Blüten 13,5%, in 2 anderen Fällen 11,7 und 6,3%. Jost schloß aus diesen Befunden, daß die Anomalien zweifellos erblicher Natur sein müssen. Er stellte sie den hauptsächlich sonst bekannt gewordenen und durch Goebel in der Organographie vereinigten an die Seite. — Wie vorsichtig man aber in der Wertung statistischer Daten gerade nach der Seite der Erblichkeit sein muß, ergibt sich aus Ludwig's Zählungen der Blütenblätter von *Ficaria ranunculoides*. Er glaubt aus verschiedenen Mittelwerten und Variabilitätsgrößen, die er für die Blütenorgane dieser Pflanze an mehreren Standorten fand, auf petites espèces schließen zu können, doch wurde von Alice Lee im gleichen Jahre nach Berechnung der Zählungen Ludwig's (1901) und Vergleich derselben mit den ebenfalls berechneten früheren Zählungen Mac Leod's betont, daß die von Ludwig erhaltenen Differenzen „are not by any means greater than the same plant in the same locality at different periods of its season or the same plant in different districts at the same period has been known to give.“ Zweifellos wären auch die von Dorsey (1912) bei einer Anzahl Weinsorten statistisch ermittelten verschiedenen Durchschnittswerte für die Staubblatt- bzw. Kronblattzahl unter ähnlichen Gesichtspunkten näher zu prüfen. Und auch die schon wiederholt erwähnten Zählungen schwedischer Autoren an *Campanula* und *Gentiana* bedürften erneuter Bearbeitung auf einwandfreier Vererbungsgrundlage. Auch die vierkarpelligen Cruciferenformen (wie Blaringham's *Capsella Viguieri*, die *Tetrapoma* und *Holarigidium*-Arten (vgl. Solm's, 1900) bedürften solcher statistischer Vererbungsuntersuchungen.

Die Statistik bietet uns aber nicht nur die Möglichkeit, die Variabilität der Blütenphyllome innerhalb eines Kreises zu studieren; auch das gegenseitige Verhalten der Variationen in verschiedenen Blütenkreisen läßt sich mit Hilfe statistischer Methoden näher betrachten. Wir wenden uns zu diesem Zwecke zum Studium der Korrelationen der Blütenvariationen.

### Korrelationen.

Das gegenseitige Verhalten der einzelnen Teile in der Blüte gehört zu den am meisten und besten studierten Gegenständen der Botanik. Wie die Zahl der Glieder in den einzelnen Wirteln, die Symmetrieverhältnisse der ganzen Blüte, so gehören die gegenseitigen Beziehungen der einzelnen Blütenteile zum Problem der Blütengestalt, auf dessen Lösung von den Botanikern schon so viele Mühe verwandt wurde. Wichtige Gesetzmäßigkeiten verschie-

dener Art sind aufgefunden worden, welche uns Einblick in die Gestaltungsprozesse am Vegetationspunkt und das gegenseitige Verhältnis der Blütenorgane gestatten.

Die klassische Zusammenstellung des Tatsächlichen über die gegenseitige Stellung der einzelnen Blütheile liegt in Eichler's Blüthendiagrammen vor, die geniale Zurückführung all der vielen einzelnen Stellungsverhältnisse auf mathematische Grundlagen hatte die Braun-Schimper'sche Reihe gegeben. An sie schloß sich eine Epoche in der Morphologie an. Während aber durch diese Untersuchungen Einzeldaten auf eine gemeinsame Grundlage zurückgeführt werden sollten, welche keine Erklärung des Geschehens zu bieten beansprucht, bemühte man sich später darum, die Ursachen der gegenseitigen Beziehungen festzustellen.

Zuerst waren es äußere Bedingungen, die man in ihrer Wirkung auf die Blüthe studierte. Vöchting, Goebel und Sachs stehen hier an der Spitze. Und bis in die neueste Zeit ist man auf diesem Gebiete mit verfeinerter Methodik vorgegangen. Uns werden in dieser Richtung besonders die Arbeiten von Klebs beschäftigt.

Druckverhältnisse am Vegetationspunkt suchte Schwendener zur Erklärung der Stellungsverhältnisse heranzuziehen. Die Untersuchungen von Vöchting, Jost, Winkler u. a. zeigten indessen, daß die mechanische Theorie in ihrer allgemeinen Fassung nicht haltbar ist. Die genannten Autoren legen dar, daß mechanisch-äußere Gründe nicht zur Erklärung der Stellungsverhältnisse genügen, sondern in erster Linie innere Gründe vorliegen, welche hier bestimmend wirken. „Bei dem heutigen Stand unserer Einsicht in die Lebensvorgänge“, sagt Winkler (II, S. 540), „stoßen wir bei der Analyse eines jeden Gestaltungsvorganges bald auf einen Punkt, wo unsere Analyse vorderhand Halt machen und zu inneren Gründen ihre Zuflucht nehmen muß.“ Beantworten wir aber mit Winkler die Frage, um was für innere Gründe es sich dabei handelt, so kommen wir dazu, in ihnen nichts anderes als Korrelations- und Vererbungsfaktoren zu sehen. Wie nötig das Studium der Vererbungsfaktoren zur Kenntnis der Blüthengestaltung ist, suchte ich im vorigen Abschnitt auseinanderzusetzen. Wir wollen nun im folgenden untersuchen, inwiefern Korrelationsverhältnisse den Blütenbau beeinflussen.

Unter Korrelationen verstehen wir mit Pfeffer (II, S. 195) die Gesamtheit der physiologischen Wechselbeziehungen, gleichviel ob es sich um Stoffwechselprozesse oder Wachstumsvorgänge handelt. Wie Johannsen (II, S. 314) ausführlich darstellt, hat man unter diesem Namen Korrelation vielfach aber zwei ganz verschiedene Sachen durcheinander geworfen: „Einerseits die stets wirkenden physiologischen Verkettungen in jedem gegebenen individuellen

Organismus, und andererseits die durch den Vergleich verschiedener Individuen zu beleuchtende Variabilität in den Verkettungsweisen.“ Die erste nennt Johannsen physiologische Korrelation, die zweite korrelative Variabilität. Man könnte die zweite wohl auch als genetische Korrelation bezeichnen, da bei ihr die Eigenschafte gemeinsam vererbt werden, also in ein und denselben oder in mehreren miteinander verkoppelten Genen übertragen werden. Beide Formen der Korrelation müssen wir im folgenden stets streng unterscheiden.

Wir werden das Gebiet der Korrelationen hier aber noch einschränken, indem wir die qualitativen Korrelationen beiseite lassen und uns nur mit den quantitativen beschäftigen (vgl. Pfeffer, S. 195 ff.). Von diesen aber wiederum wird nur auf solche eingegangen, welche zahlenmäßig statistisch faßbar sind. Eine solche Behandlung wird aber erst dann möglich, wenn wir auf den in der Einleitung gewonnenen Erkenntnissen weiterbauen, d. h. in unserem Falle die Abweichungen vom „Typus“, die Variationen der Zahl in den Blütenwirteln nicht als etwas „Besonderes“, sondern als den Variationsbereich des Organes auffassen. Wir werden dann die einzelnen Glieder des Variationsspielraumes jedes Wirtels, als die Variationen derselben, untereinander in Beziehung setzen und auf diese Weise die Korrelationsgröße der Blütenwirtel bestimmen. Wir müssen uns dabei aber immer auf 2 Wirtel beschränken, da die Berechnung der Korrelationen zwischen mehreren Wirteln zu weit führen würde. Wir werden aber vorerst gut tun, diese Korrelationsstudien noch etwas mehr an frühere morphologische Vorstellungen anzuknüpfen.

Wir scheiden mit Eichler (S. 8) bzw. Naegeli (S. 496) azyklische (spiroidische), hemizyklische (spirozyklische) und zyklische (holozyklische) Blüten und stellen uns mit Naegeli auf den Boden der Annahme, die azyklischen Blüten ständen am Anfange der Entwicklung. Wir denken an den Sporangienstand von *Lycopodium* und fassen ihn als den Typus einer azyklischen Blüte auf. Hier existiert noch keine Scheidung in die verschiedenen Blütenblattregionen. Von diesem einfachsten Stadium bis zu den phylogenetisch am weitesten fortgeschrittenen Bildungen gibt es viele Entwicklungsreihen, ein Stadium bildet beispielsweise die Blüte von *Calycanthus floridus*, welche zwar noch durchaus spirale Anordnung ihrer Teile zeigt, aber dennoch zwischen Perigonblättern, Androeceum und Gynaeceum scheidet läßt. Als Beispiel der hemizyklischen sei an viele andere Ranunculaceen erinnert. Schließlich folgt die zyklische Blüte, wo die Spirale vollkommen in einzelne Kreise aufgelöst ist. Die einzelnen Wirtel sind einmal noch polymer, in anderen Fällen sind sie oligomer geworden. Oligomere wie polymere können euzyklisch und heterozyklisch sein. Bei den

euzyklischen Blüten sind sämtliche Blütenblattkreise isomer, bei den heterozyklischen ist die Zahl in den einzelnen Wirteln verschieden, sie sind heteromer. Die Grade der Heterozyklie können sehr verschieden sein, je nachdem nur ein Kreis in der Zahl von den anderen abweicht, oder aber mehrere bis alle Kreise verschiedene Zahlen aufzuweisen haben. (Alle Einzelheiten finden sich bei Celakovsky, 1894.)

„Eine solche Auffassung der Blüte hat“, wie Naegeli (1884, S. 501) auseinandersetzt, „besondere Vorzüge. Die ältere vergleichende Morphologie ging, wie wir schon weiter oben sahen, von verschiedenen Typen aus und erklärt daraus, namentlich unter Zuhilfenahme von Abort, Vervielfältigung (Verdoppelung, Spaltung) und Verschiebung das abweichende Verhalten verwandter Pflanzen. Damit ist gegenüber dem rein beschreibenden Verfahren viel gewonnen, indem die Blüten ganzer Familien oder ganzer Gruppen von Familien auf einen einheitlichen Plan zurückgeführt wurden. Aber es wird durch dieses Verfahren nur das gegenseitige Verhältnis derjenigen Bildungen erklärt, die von einem Typus abgeleitet werden können. Für die Beziehung der verschiedenen Typen untereinander ist damit noch nichts geschehen, ebensowenig für die überall so zahlreich auftretenden Ausnahmen und Variationen, ... daß man aber nicht einfach neben den als typisch erklärten Bildungen von Ausnahmen und Variationen, gleichsam als von einem Naturspiel sprechen darf, liegt doch auf der Hand. Jede Bildung hat ihre reale Existenz, ihre bestimmten Ursachen und muß erklärt werden. Erst wenn für alle Variationen in einer Familie die phylogenetischen Ursachen nachgewiesen sind, kann von systematischer Erkenntnis die Rede sein.“

Die Darstellung Naegeli's läßt unser Problem klar erkennen: Es handelt sich darum, durch Erfassung sämtlicher Varianten der Blütenwirtel die Beziehungen derselben zueinander zu erkennen. Wir wollen untersuchen, auf welchen Wegen dies möglich wird.

Bei euzyklischen Blüten ist die Sache in vielen Fällen eine sehr einfache. Die Variabilitätsgröße  $\sigma$  ist da zumeist sehr klein, oft nahezu 0. Treten dennoch einzelne Varianten auf, so sind sie in den aufeinanderfolgenden Wirteln die gleichen,  $r$ , der Korrelationskoeffizient, wird dann nahezu oder ganz gleich 1 sein. Ohne geeignete Bastardierungsversuche werden wir dieses  $r$  allerdings nur physiologisch und nicht genetisch auffassen dürfen. „Ein Zusammentreffen erblicher Charaktere kann nicht einfach als Korrelation aufgefaßt werden. Solche Charaktere könnten ja jeder für sich — und vielleicht in verschiedenen Epochen der Stammesgeschichte —, für die betreffende Rasse oder Sippe eigentümlich geworden sein“ sagt Darwin. Aber auch das physiologische  $r$  bleibt

durch Einwirkungen verschiedener äußerer Bedingungen auf seine Größe zu prüfen (vgl. Goebel, Klebs).

Das tatsächliche Vorkommen solcher Korrelationen in der Blüte finden wir aber mit viel Verständnis schon von Jäger behandelt. Er weist auf gewisse Verhältnisse der Koexistenz von Mißbildungen mehrerer gleichartiger oder ungleichartiger Organe hin und erörtert diese speziell auch für die Blüten (S. 250): „Die unbekannte Ursache, durch welche die Koexistenz einer ähnlichen Mißbildung mehrerer Organe bedingt wird, kann man durch den Ausdruck Assoziationen der Mißbildungen bezeichnen . . . So ist z. B. häufig die Zahl der petalorum und der staminum gleichzeitig abgeändert, ebenso die der Blumen und Blätter bei *Fuchsia* etc.“ „Allein es scheint, daß die meisten dieser Mißbildungen noch unter dem höheren Verhältnis der Relation stehen, wodurch die gradweise Differenz der Produkte der Mißbildung eines oder mehrerer gleichzeitig veränderter Organe und somit die Konfirmation einer durch Mißentwicklung eines oder mehrerer Organe entstandenen Mißbildung, z. B. der Blume bestimmt wird. . . . Noch mehr aber ist dies der Fall bei der S. 90 beschriebenen Mißbildung der Tulpen, bei welcher sich die Zahlenverhältnisse des Pistills, der Staminum und petalorum wie auch in vielen normalen Beispielen nach einem bestimmten Verhältnis abändern.“

Jäger ist diesen Relationen der Zahlenverhältnisse in den verschiedenen Blumenblattkreisen in mancher Hinsicht weiter nachgegangen. Man findet einzelne Beispiele S. 85 ff. ausgeführt. Vgl. dazu auch de Candolle, Organogr. (1828, S. 468/69).

Weniger eingehend behandeln Wigand und Moquin-Tandou diese Fragen. Der letztere sagt S. 331: „Im allgemeinen treten Vermehrung von Kelch und Blumenblättern in inniger Verbindung auf. Wenn der Kelch einer Blüte von *Jasminum officinale* 6 Stücke hat, so kann man fast mit Gewißheit annehmen, die Blume werde ebenfalls 6 Abschnitte annehmen;“ oder S. 336: „Wie wir bereits gesehen, so zieht die Vermehrung der Kelchblätter meistens auch eine Vermehrung der Blumenblätter nach sich. Die Beobachtung lehrt ferner, daß die Spaltung eines Teiles in irgend einem Wirtel eine ähnliche Spaltung auch in den benachbarten Wirteln herbeiführt. Geradeso wie das Fehlschlagen eines Gliedes in einem Kreis fast allemal von einem Fehlschlagen in einem höher oder tiefer stehenden folgenden begleitet ist. Nur selten wächst ein Organ vereinzelt einem Wirtel zu; am häufigsten erstreckt sich die nämliche Anomalie auf alle Kreise.“ Das wird von einer großen Reihe von Einzelbeispielen gestützt, deren man übrigens auch in größerer Anzahl bei Engelmann: de Antholysi S. 20 begegnet. Ganz entsprechend äußert sich Sachs, 1892, S. 245: „Ist einmal durch irgendwelche einstweilen noch unbekannte Ursache die Zahl



in recht nahen Beziehungen zueinander verharren. Die anderen von Dahlgren geprüften *Campanula*-Arten dürften prinzipiell keine Abweichungen von den hier dargelegten Verhältnissen bieten. Weniger enge Beziehungen zwischen den aufeinanderfolgenden Wirteln bestehen nach den Untersuchungen Geyer's schon bei *Menyanthes*.

Korrelationsstudien von Klebs an Crassulaceenblüten.

Bekanntlich hat Klebs durch sehr starke Variation der Außenbedingungen die Variabilität von *Sempervivum Funkii* und *Sedum spectabile* in weitem Umfange nach den verschiedensten Richtungen zu beeinflussen gesucht. Wie sehr ihm das gelungen ist, ist zu bekannt, als daß es hier nochmals erörtert werden müßte. Gleichzeitig hat Klebs an recht einheitlichem Material die physiologischen Korrelationen mit Hilfe größerer Zahlen studiert.

Klebs' umfangreiches Zahlenmaterial ist auf statistischer Grundlage nur für *Sedum spectabile* zusammengestellt, Korrelationsberechnungen wurden weder bei *Sempervivum* noch bei *Sedum* ausgeführt. Durch solche Berechnungen ließe sich aber die Übersichtlichkeit vielleicht noch etwas erhöhen und die Resultate ließen sich etwas schärfer fassen. Da das Zahlenmaterial, welches ein wertvolles Glied in der Untersuchungskette der Korrelationsverhältnisse der Blüte darstellt, vorliegt, so habe ich die nötigen Berechnungen, soweit das noch möglich und wünschenswert war, nachträglich ausgeführt.

Doch sehen wir erst zu, was Klebs über die Korrelation der Zahlenwerte in den verschiedenen Wirteln selbst aussagt. Auf S. 275 führt er aus: „Das Verhältnis der Gliederzahlen in einer Blüte ist unter den gewöhnlichen Kulturbedingungen relativ konstant. Unter 530 Blüten fanden sich 10,9% abweichende, bei den schon etwas abweichend kultivierten Exemplaren mit 70 Blüten 25,7%, in der Gesamtheit von 600 Blüten 12,6%. Vor allem aber handelt es sich dabei stets um kleinere Abweichungen, die die Karpidenzahl betreffen, um die Verminderung von einem Karpell in der größten Mehrzahl der Fälle, selten von 2 Karpiden oder um die Vermehrung von 1 resp. 2 Karpiden. Unter den veränderten Lebensbedingungen tritt die selbständige Variation aller Blütenglieder in hohem Grade hervor. Unter den gezählten 287 Blüten fanden sich 187 mit abweichenden Verhältniszahlen, d. h. 65% und die Abweichungen gingen, wie ein Blick auf die Tabelle zeigt, außerordentlich viel weiter.“

Klebs kommt also zu dem Ergebnis, daß die Variation der Blütenglieder unter den veränderten Lebensbedingungen selbständig von statten ging. Er spricht das auch bei der Behandlung der Kelchblätter S. 277 aus, indem er sagt: „Wie ein Blick auf die Tabelle (S. 246) zeigt, variiert die Zahl der Kelchblätter in den abweichenden Blütenformen unabhängig von der Zahl der anderen Organe.“

Wenden wir uns aber nun zu den Korrelationsberechnungen, die durchaus im Anschlusse an Johannsen mit Hilfe der Bravais'schen Formel ausgeführt wurden. Die folgenden Tabellen

Korrelationen zwischen Anzahl von Blumenblättern und Karpiden in den Blüten lateraler Zweige von *Sempervivum Funkii* (nach Versuchen von Klebs).

Karpiden	Blumenblätter																														
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27			
0						2	2			2	1	1																	8		
1																															
2					1		1																							2	
3																															
4							1			2																				3	
5							1				1	1																		3	
6						3	6	3	3	2																				17	
7					4	15	6	5	3	1						1														35	
8	1						8	3	9	6																				57	
9	1						5	7	18	7	1	1																		40	
10			1				1	3	3	17	3	2				1														31	
11								2	1	8	9	1																		21	
12									1	7	2	7																		17	
13										1	3	2	2																	8	
14										1		1	2	2																6	
15											1	1				1														3	
16												1	1																	2	
17													1																	1	
18													1		1	1														3	
19																1														1	
20																															
21																			1											1	
22																															
23																															
24																															
25																															
26																															
27																													1		1
	2		1		1	9	40	54	44	54	22	16	7	2	4	2	1														260

$$r = 0,6538 \pm 0,036$$

stellen das Material zusammen, welches für die Blüten von *Sempervivum Funkii* gewonnen wurde, die an den lateralen Zweigen unter verschiedenen Bedingungen kultivierter Pflanzen auftreten.

Korrelation zwischen Anzahl von Staubblättern und Blumenblättern in den Blüten lateraler Zweige von *Sempervivum Funkii* (nach Versuchen von Klebs).

Staubblättern	Blumenblätter																
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
0																	
1																	
2																	
3																	
4						1		1									2
5																	
6								1									1
7								1									1
8								1		1	1						3
9								2		1	1						4
10	2						1	1	1	1			1				7
11				1			1				1						3
12							3	2		3	3						11
13							2	4	3	2	6	1					18
14								23	3	7	2	3	1				39
15								4	5	1	3	2				1	16
16								3	42	6	2					1	54
17										3	2		1				6
18								1		19	5	1					26
19									1		5	1	1	1			9
20										1	20		1			1	23
21											3	1					4
22											3	10					13
23												2	1				3
24												1	8			1	10
25														1			1
26													1	2			3
27														1			1
	2		1		1	7	44	55	45	57	22	15	5		2	2	258

$$r = 0,6186 \pm 0,038$$

Beide Korrelationsberechnungen erweisen also, daß die Variation der einzelnen Glieder in den verschiedenen Wirteln trotz künstlich außerordentlich gesteigertem  $\sigma$  noch keineswegs unabhängig voneinander von statten geht, vielmehr noch einen ganz stattlichen Wert besitzt.

Ganz dasselbe läßt sich auf Grund der Angaben von Klebs für Blumenblätter und Karpiden von *Sedum spectabile* berechnen. Ich habe auch diese Berechnung ausgeführt:

Kar- piden	Blumenblätter							
	3	4	5	6	7	8	9	
3	1	5	1					7
4	2	305	34	1				342
5	2	58	1820	13	1	1		1895
6		11	23	3	1			38
7		7	13	1	1			22
8		2	3					5
9					1			1
10					1			1
11							1	1
	5	388	1894	18	5	1	1	2312

y

}

$\sigma_x = 0,50611$   
 $\sigma_y = 0,42077$   
 $r = 0,621 \pm 0,013$

Auch hier also ist  $r$  noch 0,621. Wir finden demnach, daß bei unter abweichenden Bedingungen gesteigertem  $\sigma$  der Korrelationskoeffizient  $r$  verkleinert wird, die Korrelation aber immer noch in ziemlich erheblichem Maße besteht.

Die veränderten äußeren Bedingungen sind also im vorliegenden Falle imstande, die Korrelation erheblich herabzusetzen, aber durchaus nicht zu sprengen. Es bleibt die Frage, ob es möglich sein wird, das Gestaltungsvermögen der Pflanze soweit zu beeinflussen, daß jede Korrelation schwindet, was doch sicher mit unter die von Klebs auf S. 303 ff. aufgestellten Forderungen an die experimentelle Behandlung der Variationen gehört, wenn er sagt: „es müßte möglich sein, . . . jede Variation an einem jeden Individuum hervorzurufen.“ Die zahlenkritische Untersuchung wird uns über das Ausmaß des Erfolges stets die beste Antwort erteilen.

Korrelationsberechnungen auf Grund großen Zahlenmaterials wurden dann schon früher für *Ficaria ranunculoides* angestellt. Wir werfen auch auf diese Untersuchungen einen kurzen Blick.

*Ficaria ranunculoides.*

Auf die Korrelation zwischen der Kelch- und Kronenblattzahl von *Ficaria ranunculoides* lenkte schon 1890 Hildebrand die Aufmerksamkeit. Er hatte unter einer größeren Anzahl Blüten mit sehr wechselnder Kelch- und Blumenblattzahl eine Blüte gefunden, welche 5 Kelchblätter und 5 Kronenblätter aufwies, also in dieser Beziehung normalen Ranunculaceen-Blüten glich. Hildebrand beabsichtigte nun, sein Augenmerk darauf zu richten, ob er weiterhin Pflanzen mit nur 5zähligen Blüten würde beobachten können. Er hält das allerdings für ziemlich zweifelhaft, da er einzelne Pflanzen beobachtet habe, bei denen die Zahlenverhältnisse in der Blüte sehr verschiedene waren. Immerhin hält er die Sache einer längeren Untersuchung wert, um zu sehen, ob die Anlage zur Bildung von 5 Kelchblättern und 5 Blumenblättern, welche bei den meisten Ranunculaceen-Blüten ausnahmslos(?) zum Ausdruck kommt, auch bei der verwandten *Ficaria* in Ausnahmefällen zur Ausbildung gelangt.

Die modernen Korrelationsuntersuchungen bei *Ficaria* haben nun zwar recht andersartige Ergebnisse gezeitigt. Zuerst war es Mac Leod, welcher im Jahre 1899 die Korrelation zwischen Staubblatt und Fruchtblattzahl bei dieser Pflanze untersuchte. Er fand eine ziemlich starke Korrelation zwischen beiden, die er mit Hilfe der Verschaffelt'schen Korrelationsberechnung feststellte. Da sich aber diese Methode auf die Galton'sche Quartilberechnung stützt, welche die Mediane als Ausgang der Berechnung benützt, und nicht den Mittelwert, so hat Mac Leod's Berechnung nicht zu völlig stichhaltigem Ergebnis geführt. Es wird das von Weldon (1901) und Reitsma (1907) dargelegt, welche die Korrelation weniger hoch finden. 1901 (S. 11) hat dann auch Ludwig Korrelationstabellen für die Sepalen und Petalen mitgeteilt, deren Werte von Alice Lee mit Hilfe von  $\sigma$  ausgerechnet wurden. Schließlich finden sich noch in Biometrika II, 1902/03, S. 145 auf umfangreichen Zählungen beruhende Korrelationstabellen für sämtliche Blütenphyllome von *Ficaria*. Relativ niedrig sind diese Koeffizienten für die äußeren Kreise, höher — 0,7489 — für Staub- und Fruchtblätter. Zu verschiedenen Blüheperioden sind sie verschieden hoch.

Trotz der zahlreichen Zählungen sagen uns aber die Korrelationswerte für *Ficaria* in biologischem Sinne noch recht wenig aus, was sicher in gleicher Weise zu erklären ist wie bei den oben besprochenen einfachen Variantenwerten.

Für eine andere Ranunculacee, *R. arvensis*, hat Burkill auch Korrelationstabellen aufgestellt. Aus den Tabellen geht hervor, daß zwischen den einzelnen Wirteln nur lose, durch äußere Bedingungen recht weitgehend zu beeinflussende Korrelationen bestehen. Burkill bildet sich theoretische Vorstellungen über diese

Korrelationen und studiert die Ernährungseinflüsse im Zusammenhange mit den korrelativen Veränderungen.

Schon längst haben weiter die gegenseitigen Verhältnisse der Zahlen in den Wirteln von

*Paris quadrifolia*

das Interesse verschiedener Forscher hervorgerufen. Wenn wir von den älteren Untersuchungen absehen, so bringen Vogler (1903) und Magnin (1903) auf Grund größerer Zahlen beachtenswerte Angaben. Die Hauptresultate decken sich bei beiden Autoren. Es zeigt sich, daß die Zahl der Abweichungen von der Norm 4 und damit die Variationsgröße von außen nach innen abnimmt. Vogler gibt an:

Zahl der Abweichungen	
Blätter . . . . .	281
Kelchblätter . . . . .	81
Kronblätter . . . . .	60
Staubblätter . . . . .	74
Griffel . . . . .	56

Die größere Zahl im Andröceum wird aus der Achtzähligkeit dieses Kreises, in welchem die Wahrscheinlichkeit zu variieren größer sei als in den 4zähligen Kreisen, hergeleitet.

Beide Autoren finden weiterhin, daß die Variabilität der Blüte bei 4 blättrigen Exemplaren eine erheblich geringere als bei 5—6 blättrigen ist. Bei 4blättrigen fand Vogler unter 915 Pflanzen nur 4, bei 5blättrigen unter 225 30, bei 6blättrigen unter 20 aber 6 unregelmäßige Blüten, was den folgenden Prozentsätzen entspricht:

4 blättrige Pflanzen . . . . .	0,44 %
5 blättrige Pflanzen . . . . .	11,4 %
6 blättrige Pflanzen . . . . .	23,1 %

Die von Magnin beobachtete Form war offenbar etwas variantenreicher, was auch daraus hervorgeht, daß Stark (1915, S. 674) hier in der ganzen Literatur allein ein 8blättriges Individuum angegeben findet und auch selbst nie ein solches wiederfand. Das Ergebnis stimmt aber im großen und ganzen mit dem Vogler's überein und läßt sich dahin zusammenfassen, daß Individuen, die im äußeren Kreise von der Normalzahl abweichen, auch in den anderen Kreisen eine viel geringere Konstanz zeigen als solche mit der Normalzahl<sup>1)</sup>.

*Parnassia palustris.*

In seinem Aufsatz in der botanischen Zeitung vom Jahre 1852: Abnorme Normalgestaltungen berichtet Roeper über *Parnassia*

1) Die Arbeit von Stark aus den Ber. d. d. bot. Ges. Jahrg. 1917 konnte hier nicht mehr berücksichtigt werden.

*palustris pentagyna*: „Jahrelang hatte ich bei *Parnassia* nach einer typischen, d. h. 5gliedrigen Frucht gesucht und wohl über tausend ihrer so zierlichen Blumen mit stets getäuschter Hoffnung beiseite gelegt. Da ward endlich meine Ausdauer belohnt, insofern ich, zuerst am 23. August 1848 und später am 12. August 1851 bei Dalwitzhof, unweit Rostock, das längst ersehnte mit eigenen Augen zu erblicken so glücklich war. In mehreren der übrigens ganz normalen Blumen zeichnete sich die Frucht durch 5 Nähte und 5 Narben aus.“ Fünfgliedrige Gynaeceen von *Parnassia* wurden vorher schon von Bravais, später von verschiedenen Seiten, aber fast überall nur vereinzelt festgestellt (vgl. Burkill, 1896), mit der schon oben erwähnten Ausnahme von Seemann, der sie in Alaska in ca. 50% der Fälle gefunden zu haben angibt. Burkill selbst hat bei seinem Material ca. 9% im Gynaeceum abweichender Blüten gefunden. Das Material Burkill's in Korrelationstabellen zusammengeordnet und berechnet bringt in mancher Beziehung recht beachtenswerte Ergebnisse.

Burkill hat 5182 Blüten von *Parnassia* gezählt. Stellen wir die Zahlen für Petalen und Karpelle in das Korrelationsschema zusammen, so erhalten wir:

Petalen	Karpelle			
	3	4	5	6
3				
4		13		
5			5150	
6				19

$r = 1$

Ganz anders bei der Zusammenstellung des Materials für Petalen und Gynaeceum. Hier ergibt sich:

Petalen	Karpelle					
	3	4	5	6		
3					} $\sigma_x = 0,07558$ $\sigma_y = 0,36663$ $r = 0,1603 + 0,0001$	
4	9	4		13		
5	201	4700	224	25		5150
6	1	3	14	1		19
	211	4707	238	26	5182	

Hier ist also  $r$  im Gegenteil sehr klein. Die  $r$ 's zwischen den verschiedenen Wirteln sind demnach sehr verschieden. Hätten wir allerdings Seemann's Material untersucht, so wäre  $r$  sicher auch im letzteren Falle viel größer geworden. Das Problem wäre, festzustellen, ob die verschiedenen  $r$ 's physiologisch oder genetisch differieren bezw. in welchem Grade äußere oder innere Bedingungen die Größe dieser beeinflussen.

Die angeführten Beispiele werden genügen, zu zeigen, in welcher Richtung Variabilitätsuntersuchungen auf der Basis unserer neuzeitlichen Forschungsergebnisse und vor allem auch unter Berücksichtigung der Tatsachen der Vererbung unsere Kenntnis von den die Blütengestaltung beherrschenden Gesetzen zu fördern imstande sind und von welcher Bedeutung es ist, bei blütenmorphologischen Studien immer Normales und Abnormes gegeneinander schwankend und wirkend zu betrachten. Der Blick in die Vergangenheit aber, den wir in den vorstehenden Ausführungen getan haben, wird hoffentlich den sich überall regenden neueren Einzeluntersuchungen auf unserem Gebiete eine allgemeinere Grundlage zu geben imstande sein.

#### Literatur.

1. Abel, O. Was ist eine Monstrosität? Ber. d. Sekt. z. Paläontologie und Abstammungslehre. Verhandl. K. K. Zool. Bot. Gesellsch. in Wien 60, 1900, S. 129—146.
2. Bateson, W. Materials for the study of variation. 1894.
3. — W. u. A. On Variations in the floral Symmetry of certain Plants having irregular Corollas. Journ. of the Linnean Soc. 28, 1892. Botany S. 386.
4. — and D. F. M. Pertz. Notes on the inheritance of Variations in the corolla of *Veronica Buxbaumii*. Proc. Cambr. Philos. Society 10, Pt. II, 1898, S. 78.
5. Baur. Vererbungs- und Bastardierungsuntersuchungen mit *Antirrhinum*. Zeitschr. f. Abstgs.- u. Vererbgs. 3, 1910, S. 34—98.
6. Biometrika II, 1903, S. 145. Cooperative investigations on plant. II Variation and correlation in lesser claudine from divers localities.
7. Blaringhem, L. Mutations et traumatismes. Paris 1908.
8. — Les mutations de la Bourse à pasteur (*Capsella Heegeri* Solms, *C. Viguieri* n. sp.). Bull. Scientif. 1911, 44, S. 275—307.
9. Braun, A. Vergleichende Untersuchungen über die Ordnung der Schuppen an dem Tannenzapfen. Nova acta acad. caes. Leop.-Carol. 1831, Bd. 15.
10. — Carl Schimper's Vorträge über die Möglichkeit eines wissenschaftlichen Verständnisses der Blattstellung, nebst Andeutung der hauptsächlichlichen Blattstellungsgesetze und insbesondere der neuentdeckten Gesetze der Aneinanderreihung von Cyclen verschiedener Maße. Flora 1835, I, S. 145.
11. Bravais, L. Examen organographique des Nectaires. Annal. des sc. natur. Bot., II. Série, Tom XVIII, S. 164.
- 11a. — L. u. A. Essai sur la disposition des feuilles curvisériées, ibid. T. VII, 1837, S. 42.
12. Buchenau. Kleinere Beiträge zur Naturgeschichte der Juncaceen. Abh. d. naturw. Vereins zu Bremen, II.

13. Burkill. On some variations in the number of stamens and carpells. Linn. Soc. Journ. Bot. 31, 1895, S. 216—45.
14. — Teratological observations on *Parnassia palustris* L. Journ. of Bot. 34, 1896, S. 12.
- 14a. — On the variation of the flower of *Ranunculus arcensis*. Journ. Asiat. Soc. Bengal. 71 [1902], Part II, Nr. 2, S. 93.
15. Cassini. Opuscules phytologiques T. I, II, Paris 1826.
16. Celakovsky, L. J. Das Reduktionsgesetz der Blüten, das Dédoublement und die Obdiplostemonie. Sitzber. K. böhm. Ges. Wiss. 1894, S. 9.
17. Charlier. A statistical description of trientalis europaea. Ark. f. Bot. 12, Nr. 14, 1913.
18. Cockerell. Variability in the number of follicles in *Caltha*. Nature 1890.
19. Correns. Zur Kenntnis der Geschlechtsformen polygamer Blütenpflanzen und ihrer Beeinflussbarkeit. Jahrb. f. wiss. Bot. 44, 1907, S. 124.
20. Dahlgren. Studier öfver afvikande tal förhållanden och andra anomalier i blommorna hos några *Campanula arter*. Arkiv f. Bot. 10, Nr. 10, 1910/11.
21. Darwin. Das Variieren der Tiere und Pflanzen im Zustande der Domestikation. Übers. von Carus 1876.
22. — Die Entstehung der Arten. Übers. von Carus 1876.
23. De Candolle. Théorie élémentaire 1813.
- 23a. — Organographie 1826. Übers. von Meissner 1828.
24. Dorsey. Variation in the floral structures of *Vitis*. Bull. of the Torrey botan. Club 39, 1912, S. 37.
25. Eichler. Über den Blütenbau der Fumariaceen, Cruciferen und einiger Capparideen. Flora 1865. S. 433.
26. — Blütendiagramme. 1875 und 1878.
27. Falck. Om några bildnings afvikelser in blomman hos *Caltha palustris* L. Svensk. bot. Tidskr. 4, 1910.
28. — Några ord om variationen Antalet Kalkblad hos *Caltha palustris*, ibid. 1912, S. 632.
29. Freyhold. Über Symmetrieverhältnisse und Zygomorphismus der Blüten. Jahresber. über die höhere Bürgerschule zu Eupen 1874.
30. Garjeanne. Beobachtungen und Kulturversuche über eine Blütenanomalie von *Linaria vulgaris*. Flora 1901, 88, S. 78.
31. Gejer. Afvikande tal förhållanden i blomman hos *Menyanthes trifoliata* L. Svensk. bot. Tidskr. 2, 1908, S. 95.
32. Geoffroy, Isidore. Histoire des Anomalies 1832.
33. Gertz, O. Om variationen antalet Kalkblad hos *Caltha palustris* L. Bot. Notiser 1913. Ibid. 1914 (227/28).
34. Goebel. Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Blattes. Bot. Z. 1881, 40, S. 353.
35. — Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane. In Schenk's Handb. d. Bot. (in Enzyklopädie d. Naturwissenschaften 1884).
36. — Organographie. I. Auflage. 1898. II. Auflage. 1913/1915.
37. — Morphologische und biologische Bemerkungen. 19. Über „gepaarte“ Blattanlagen. Flora 103, 1911, S. 248—262.
38. Goethart, J. W. C. Beiträge zur Kenntnis des Malvaceen Androeceums. Bot. Z. 1890, 48, S. 337.
39. Haacke. Entwicklungsmechanische Untersuchungen. Biolog. Zentralbl. 1896, S. 544.
40. Harris. Teratological fruits of *Ptelea*. Bull. Torr. Bot. Cl. 38, 1911, S. 385/89.
41. Heinricher. Versuche über die Vererbung von Rückschlagserscheinungen bei Pflanzen. Ein Beitrag zur Blütenmorphologie der Gattung *Iris*. Jahrb. wiss. Bot. 24, 1892, S. 52.

42. Heinricher. *Iris pallida* Lam., *abavia*, das Ergebnis einer auf Grund atavistischer Merkmale vorgenommenen Züchtung und ihre Geschichte. *Biolog. Zentralbl.* 16, 1896, S. 13.
43. — Androdiöcie und Andromonöcie bei *Lilium croceum*. *Flora* 98, 1908, S. 363.
44. Hildebrand. Einige Beiträge zur Pflanzenteratologie. *Botan. Z.* 1890, 48, S. 305.
45. Hofmeister. Allgemeine Morphologie der Gewächse, 1868.
46. Jäger. Mißbildungen der Gewächse, 1814.
47. Jensen. *Caltha palustris*. Lidt Variationsstatistik. *Flora og Fauna. Silkeborg* 1914.
48. Johansen. Elemente der exakten Erblickheitslehre. 2. Aufl., 1913.
49. Jost. Zur Kenntnis der Blütenentwicklung der Mistel. *Bot. Z.* 1888, 46, S. 357.
50. — Blütenanomalien bei *Linaria spuria*. *Biol. Zentralbl.* 1899, 19, S. 187.
51. Keeble, Pellew and Jones. The inheritance of peloria and flower-colours in fox glove (*Digitalis purpurea*). *New Phytologist* IX, 1910, S. 68/77.
52. Kirschleger. *Essai de la Tératologie*, 1845.
53. Klebs. Über Variationen der Blüten. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 42, 1906, S. 155.
54. — Studien über Variation. *Arch. f. Entw.-Mech.* 24, 1907, S. 29.
55. — Über die Nachkommen künstlich veränderter Blüten von *Sempervivum*. *Sitzber. Heidelberger Akad. Wiss.* 1909, 5 Abh.
56. Kraft. Experimentelle und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Caryophyllaceen-Blüten. *Flora* 1917, 109, S. 283.
57. Lee, Alice. Dr. Ludwig, on Variation and Correlation in plants. *Biometrika* I, 1901, S. 316.
58. Lehmann. Über Zwischenrassen in der *Veronica*-Gruppe *agrestis*. *Zeitschr. f. ind. Abstgs.- u. Vererbungsl.* 2, 1909, S. 145.
59. — Kleinere Variationsstatistische Untersuchungen, *ibid.* 1903, S. 265.
60. — Bastardierungsuntersuchungen mit *Veronicis* der Gruppe *agrestis*, *ibid.* 1914, S. 88.
61. Linné. *Philosophia botanica* ed. II (curante Gleditsch), 1780.
62. — *Amoenitates Academicæ* 1749, III, Peloria.
63. Losch. Über die Variation der Anzahl der Sepalen und der Hüllblätter bei *Anemone nemorosa* L. und den Verlauf der Variation während einer Blütenperiode nebst einigen teratologischen Beobachtungen. *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* 34. 1916, S. 396.
64. Lotsy. La Théorie du Croisement. *Archiv Néerl. d. Sc. Exactes et Naturelles. Sér. III, B, T. II*, S. 178—238.
65. Ludwig. Verschiedene Blütenformen bei derselben Art. *Biolog. Zentralbl.* 1884/85, 4, S. 225 ff.
66. — Variationskurven der Pflanzen. *Die Natur* 22, 1896, S. 309.
67. — Über Variationskurven. *Bot. Zentralbl.* 19, 1898.
68. — Variationsstatistische Probleme und Materialien. *Biometrika* I, 1901, S. 19—28.
69. Mac Leod. Over de veranderlijkheid van het aantal stempelstralen bij *Papaver*. *Handv. h. 4 de Vlaamsch Naten Geneesk. Congres Sept.* 1900, S. 11. — *Botanish Jaarboek (Dodonaea)* XI, 1899, S. 91.
70. Magnin. Les variations foliaires et florales du *Paris quadrifolia*. *Ann. Soc. Bot. Lyon. Notes et Mém.* 30, 1905, S. 157/196.
71. Magnus. Teratologische Mitteilungen. *Bot. Ver. d. Prov. Brandenburg*, 1882.
72. Malme. Afvikande tal och ställnings förhållanden i blomman hos *Gentiana campestris*. *Svensk bot. Tidskr.* 1, 1907, S. 263.
73. — Några Bildningsafvikelser i Blomman hos *Pyrola uniflora*, *ibid.* 1, 1907, S. 270.

71. Masters. On the Relation between the abnormal and normal Formations in Plants. *Proceed. Roy. Inst. Great. Brit.* 1862, S. 223. *Vegetable Teratology*, 1869.
- 74a. Meinecke. Analogie des pétales et des étamines et sur leurs rapports numériques. *Abh. Naturforscherges.* Halle 1809.
75. Mohl, H. v. Beobachtung über die Umwandlung von Antheren in Carpelle, 1836.
76. Molliard. Tératologie et traumatisme. *Rev. gén.* 1903, S. 337.
77. Müller. Befruchtung der Blumen, 1873, S. 450.
78. Müller. *Nature* 26, 1882, S. 81.
79. Muth. Zur Entwicklungsgeschichte der Scrophulariaceen-Blüte. Fünfstück's Beitr. z. wissenschaftl. Bot. III, 1899, S. 274.
80. Naegeli. Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre, 1884.
81. Penzig. *Teratologie*. 1890, 1894.
82. Peyritsch. Über Bildungsabweichungen bei Cruciferen. *Jahrb. wiss. Bot.* 8, 1872, S. 117.
83. — Über Pelorien bei Labiaten. *Sitzber. Akad. Wiss. Wien* 1870, I. Abt., 62, S. 505.
84. Pledge. Second contribution on numerical variation of sports in *Ranunculus repens* L. *Natural Science* vol. XII, 1898, N. 73.
85. Reinöhl. Die Variationen im Andröceum der *Stellaria media* Cyr. *Bot. Z.* 1903, 61, S. 159.
86. Reitsma, J. F. Correlative Variabilität bei Pflanzen. *Dissert.* Amsterdam 1907.
87. Ritter, G. Über diskontinuierliche Variation im Organismenreiche. *Beih. bot. Centralbl.* 25, 1909, 1—29.
88. Roeper, J. Abnorme Normalgestaltungen. *Bot. Z.* 1852, 10, S. 184.
89. — Normales und Abnormes, *ibid.* S. 425.
90. Sachs. Physiologische Notizen VII. Über Wachstumsperioden und Bildungsreize. *Flora* 77, 1893, S. 217.
91. Schulz. Beiträge zur Kenntnis der Bestäubungseinrichtungen und Geschlechtsverteilung bei den Pflanzen. *Bibl. bot.* 1890, II.
92. Seemann. *Botany of the Voyage of H. M. S. Herald.* London 1852/57.
93. Sirks. La Nature de la Pélorie. *Arch. Néerl. d. Sc. Exactes et Naturelles.* Sér. III B, Tome II, S. 239 (1915).
94. Smith. Briefwechsel zwischen Linné und Jussieu. London 1821.
95. Solms-Laubach. Cruciferenstudien. I. *Capsella Heegeri*, eine neu entdeckte Form der deutschen Flora. *Bot. Z.* 1900, 58, S. 167.
96. Stark. Untersuchungen über die Variabilität bei *Paris quadrifolia* 7, 1915, S. 673.
97. Stenzel. Abweichende Blüten heimischer Orchideen. *Bibl. bot.* 1902, H. 55.
98. Sturm. Monographische Studien über *Adoxa Moschatellina*. *Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich* 56, 1910, S. 391—462.
99. Tammes, T. On the influence of nutrition on the fluctuating variability of some plants. *R. Akad. Wetensch. Amsterdam* 1904.
100. Velenovsky. Vergleichende Morphologie der Pflanzen. Prag 1910, 1913.
101. Vernon. *Variation in Animals and Plants.* London 1903.
102. Verschaffelt. Über graduelle Variabilität von pflanzlichen Eigenschaften. *Ber. d. d. bot. Ges.* 12, 1894, S. 197.
103. — Über asymmetrische Variationskurven, *ibid.* 1895, 13, S. 348.
104. Vöchting. Über den Einfluß des Lichtes auf die Gestaltung und Anlage der Blüten, *ibid.* 25, 1893, S. 285.
105. — Über Blütenanomalien. *Jahrb. f. wiss. bot.* 31, 1898, S. 391.
106. Vogler. Variation der Blütenteile von *Ranunculus ficaria*. *Vierteljahrsschr. d. Naturf. Ges. Zürich* 46, 1901.

107. Vogler. Die Variabilität von *Paris quadrifolia* in der Umgebung von St. Gallen. Flora 52, 1903, S. 483—89.
108. Vries, H. de. Über halbe Galton-Kurven als Zeichen diskontinuierlicher Variation. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 12, 1894, S. 197.
109. — Mutationstheorie. 1900, 1903.
110. Vuillemin. Le nombre des Pétales chez le *Phlox subulata* L. Bull. des séances de la Soc. des Sc. de Nancy 1907. La périodicité des caractères spécifiques. Bull. Soc. Sc. Nancy 3, S. 179/218, 1913.
- 110a. Watelet. Note sur un cas de tératologie observé dans une crucifère. Bull. soc. Bot. 1856, 3, S. 644.
111. Weldon. Change in organic correlation of ficaria ranunculoides during flowering reason. Biometrika I, 1902, S. 125—128.
112. Winkler. Untersuchungen zur Theorie der Blattstellungen. I. Jahrb. f. wiss. Bot. 36, 1901, S. 1. II. ibid. 38, 1903, S. 501.
113. Witte. Über abweichende Zahlenverhältnisse und einige andere Anomalien der Blüten der *Campanula rotundifolia* L. Arkiv för Botanik 4, Nr. 17, 1905.
114. Wydler. Morphologische Beiträge. Flora 27, 1844, S. 750. — Morphologische Mitteilungen. Flora 40, 1857, S. 18.
115. Yule, Udny. Variation of the number of sepals in *Anemone nemorosa*. Biometrika I, 1902, S. 307—309.

### Inhaltsübersicht.

	Seite
Einleitung . . . . .	1
Begriff der Mißbildungen . . . . .	4
Die Wege zum Studium der Blütenanomalien . . . . .	6
Statistische Untersuchungen der Blütenvariationen . . . . .	9
Spezielle Darstellung der Variationsverhältnisse der Zahl in der Blüte auf statistischer Basis . . . . .	10
Die Lage der Mittelwerte . . . . .	11
Kurvenverlauf und Variantenverteilung . . . . .	11
Variabilitätsgröße der Blütenphyllome . . . . .	12
Untersuchungen über die Ursachen für das Zustandekommen der Zahlenvariationen . . . . .	12
Ernährung und Auslese . . . . .	13
Boden und Ernährungseinflüsse . . . . .	13
Licht . . . . .	14
Temperatur . . . . .	15
Periodizität . . . . .	16
Jahreszeiten . . . . .	19
Vererbung . . . . .	19
Korrelationen . . . . .	21
Korrelationsuntersuchungen von Klebs an Crassulaccenblüten . . . . .	27
<i>Ficaria ranunculoides</i> . . . . .	31
<i>Paris quadrifolia</i> . . . . .	32
<i>Parnassia palustris</i> . . . . .	32
Literaturübersicht . . . . .	34

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1918

Band/Volume: [38](#)

Autor(en)/Author(s): Lehmann Ernst

Artikel/Article: [Variabilität und Blütenmorphologie. 1-38](#)