

1e Bijlage tot de Wintervergadering van
25 Februari 1906.

Over de samenstelling der Umbelliferenschermen

DOOR

Dr. W. BURCK.

Er zijn zeker weinige planten, die zich onder zoo vele verschillende vormen kunnen voordoen als de *Umbelliferen*. Die veelvormigheid is zoo groot, dat het van vele soorten gemakkelijker is een gansche reeks van van elkander afwijkende exemplaren intezamelen dan eenige, die in hoofdkenmerken met elkander overeenkomen. In de kleur der schermen, in de grootte der stralende randbloemen, in het aantal schermpjes waaruit de schermen van verschillenden rang zijn opgebouwd komen tal van afwijkingen voor, doch inzonderheid openbaart zich de veelvormigheid in de zeer afwisselende verhoudingen in het aantal twee- en éénslachtige of ook wel ongeslachtlijke bloemen in de schermen van den eersten, tweeden en hoogerden rang bij de verschillende individuen van één en dezelfde soort.

Dit optreden van bloemen van verschillend geslacht in de schermen der Umbelliferen heeft merkwaardigerwijze eerst in de latere jaren de aandacht getrokken. Mededeelingen daarover in de literatuur bleven tot slechts enkele weinige opmerkingen beperkt, tot in 1888—1890 August Schulz in zijne *Beiträge zur Kenntniss der Bestäubungseinrichtungen und Geschlechtsvertheilung bei den Pflanzen* ¹⁾ aan 't licht

1) Schulz. Bibliotheca botanica Bd. II en III 1888 en 1890.

bracht, dat op weinige uitzonderingen na alle duitsche Umbelliferen mannelijke bloemen voortbrengen en enkele bovendien nog vrouwelijke en ongeslachtelijke. Die mededeelingen werden in 't zelfde jaar bevestigd door Kirchner in zijne *Flora von Stuttgart*, enkele jaren later ook door Mac Leod in zijne bekende verhandeling *Over de bevruchting der bloemen in het Kempisch gedeelte van Vlaanderen*, ¹⁾ door Drude in zijne *Umbelliferae*, in Engler u. Prantl, *Die natürlichen Pflanzenfamilien*, en door Warnstorf in zijne *Blütenbiologische Beobachtungen aus der Ruppiner Flora im Jahre 1895*. ²⁾ De laatste leerde nog o. a. dat van drie soorten die door Schulz in een groot deel van Duitschland nimmer anders dan in den hermaphrodieten vorm waren aangetroffen: *Anethum graveolens*, *Heracleum Sphondylium* en *Aethusa Cynapium*, in de omstreken zijner woonplaats andro-monoecische en voor zoover *Heracleum Sphondylium* betreft ook gyno-dioecische vormen gevonden worden d. w. z. dat men daar in de omstreken van Neu-Ruppin behalve tweeslachtige vormen ook dezulke vindt, die tweeslachtige en mannelijke bloemen dragen op 't zelfde individu, terwijl er bovendien van *Heracleum* nog vrouwelijke exemplaren voorkomen.

Hoe aanzienlijk wel het aantal andro-monoecische planten is in deze familie zal duidelijk worden bij de vermelding van het feit, dat onder de 66 europeesche Umbelliferen, die genoemd worden in de *Blütenbiologische Floristik* van Loew niet minder dan 43 andro-monoecische planten voorkomen tegenover de hieronder volgende 11 waarvan men weet, althans tot nu toe, dat zij uitsluitend tweeslachtige bloemen dragen:

Laserpitium pruthenicum, *Peucedanum venetum*, *Crith-*

1) Botanisch Jaarboek Dodonaea Jaarg. 1893—1894.

2) Verhandlungen des bot. Vereins der Provinz Brandenburg, Bd. XXXVIII. Berlin 1896.

mum maritimum, *Silaus pratensis*, *Seseli Hippomarathrum*, *S. annuum*, *Anthriscus vulgaris*, *Bupleurum longifolium*, *falcatum*, *tenuissimum*, en *Pleurospermum austriacum*.

Niet alle europeesche Umbelliferen zijn echter op hunne geslachtsverhoudingen onderzocht; voor zoover mijne eigene waarnemingen reiken zullen dan ook in die lijst waarschijnlijk nog moeten worden opgenomen: *Eryngium maritimum*, *Berula angustifolia*, *Conium maculatum* en *Helosciadium nodiflorum*, althans in de door mij onderzochte streken komen van deze soorten geen andere dan hermaphrodiete vormen voor.

Er is reden om te veronderstellen, dat ook van enkele dezer nog wel andro-monoecische vormen zullen gevonden worden, wanneer ze voor een grooter deel van hun verbreidingsgebied zullen worden onderzocht, vooral omdat gebleken is, dat de verschillende vormen waaronder Umbelliferen zich kunnen voordoen, vaak over zeer verschillende en ver van elkander verwijderde streken kunnen verspreid zijn, zoodat al mogen ook de genoemde soorten in een deel van Europa tot nog toe alleen bekend zijn als hermaphrodiete planten, daarmee de mogelijkheid, dat zij zich elders onder andere vormen voordoen geenszins is uitgesloten.

Van *Sium latifolium* bijv. vindt men in een groot deel van Midden-Europa niet anders dan den andro-monoecischen vorm en tot nog toe alleen in de omstreken van Halle a. S., daarmede, blijkbaar slechts in weinige exemplaren, den mannelijken vorm. Alleen van ons land is de tweeslachtige vorm bekend.

Van *Pimpinella magna* vond men de tweeslachtige plant alleen in Zuid-Tirol en Italië; de andro-monoecische daarentegen in geheel Midden-Europa, terwijl in Zuid-Tirol en Italië dezelfde plant nog optreedt met vrouwelijke en ongeslachtelijke bloemen.

Van *Oenanthe fistulosa* wordt de andro-monoecische plant

overal gevonden; de mannelijke tot nu toe alleen in de omstreken van Halle.

Van *Aethusa Cynapium* is de hermaphrodiete plant in geheel Midden-Europa bekend; de andro-monoecische alleen in de omstreken van Neu-Ruppin en in de omstreken mijner woonplaats.

Van *Daucus Carota* is de andro-monoecische vorm overal verspreid; de tweeslachtige vond men tot nu toe alleen in Vlaanderen ¹⁾ en bij ons te lande.

Het is dus gansch niet onwaarschijnlijk, dat van die soorten, die tot nu toe alleen als tweeslachtig bekend staan, later nog andere vormen zullen worden aangetroffen, maar evenzoo mag men aannemen, dat van het groot aantal Umbelliferen waarvan men nu nog alleen den monoecischen vorm kent, bij nader onderzoek ook nog hermaphrodieten of éénslachtigen zullen gevonden worden.

Schulz geeft in zijne *Beiträge* van elke soort uitvoerige aantekeningen en veelal voegt hij daaraan toe een overzicht over de verdeeling der bloemvormen, over de schermen bij een of meer van de meest typische exemplaren. Eerst wordt dan stilgestaan bij de schermen der eerste orde en daarbij het aantal tweeslachtige en mannelijke bloemen vermeld alsmede de plaats, die zij innemen in 't schermpje; daarop wordt mededeeling gedaan van het aantal schermen van de tweede orde en hunne samenstelling en vervolgens van dat der hoogere orde en ten slotte de verhouding aangegeven van het geheele aantal der beide bloemvormen op 't geheele individu.

Uit die aantekeningen is reeds dadelijk de gevolgtrekking te maken dat de individuen van een en dezelfde soort, naast elkander voorkomende, ten aanzien van de verdeeling der

1) J. Staes. De bloemen van *Daucus Carota* L. Botanisch Jaarboek, Dodonaea Jaargang I. 1889. p. 132.

éénslachtige bloemen over de verschillende schermen aanmerkelijk van elkander kunnen afwijken. De latere waarnemingen van Mac Leod brachten dit nog sterker aan 't licht. Vaak zijn die verschillende bloemvormen bij de in Vlaanderen voorkomende exemplaren op eene andere wijze over de schermen verdeeld en is ook de getallenverhouding eene andere.

Dit heeft mij aanleiding gegeven om te onderzoeken of eene studie der Umbelliferen in ons land wellicht ook zou kunnen bijdragen tot vermeerdering onzer kennis omtrent den geheelen vormenkring van eenige soorten, een onderzoek, dat dan misschien, naar ik meende te mogen verwachten, ook zou kunnen leiden tot een inzicht in het verband tusschen die vormen onderling.

Het was mij derhalve bij mijn onderzoek in hoofdzaak te doen om te weten onder welke vormen een en dezelfde monoecische Umbellifeer zich kan voordoen. Ik plaatste mij dus op een eenigszins ander standpunt dan Schulz en Mac Leod. Het was voor mij geen hoofdzaak te weten, welke de samenstelling was van de meest typische exemplaren, maar vooral binnen welken kring zich de individueele afwijkingen konden bewegen.

Mijne vooronderstelling, dat de hier te lande voorkomende vormen niet altijd zouden overeenkomen met die, welke elders waren waargenomen, bleek mij reeds spoedig juist te zijn.

Wat Schulz van de deutsche Umbelliferen heeft gezegd, geldt ook voor die, welke tot ons gebied behooren. Met uitzondering van enkele weinige soorten dragen zij allen mannelijke bloemen en zijn dus nagenoeg allen andromonoecisch.

Dit zoo veelvuldig voorkomen van andromonoecische vormen bij de Umbelliferen is een zeer opvallend verschijnsel en geeft ze een zeer bijzonder karakter. Men weet dat zulke planten over het algemeen zeldzaam zijn, veel zeld-

zamer in elk geval dan gyno-monoecische of gyno-dioecische vormen. Inderdaad kunnen dan ook de Umbelliferen de andro-monoecische planten bij uitnemendheid genoemd worden; er zijn er zelfs onder waarvan niet alleen de mannelijke plant niet bekend is, maar waarvan men ook nog nimmer een tweeslachtig exemplaar heeft gezien.

Nergens in 't geheele plantenrijk treden de andro-monoecische vormen zoo op den voorgrond. Bij andere families met vormenrijke soorten: *Labiatae*, *Alsineae*, *Sileneae*, *Geraniaceae* e. a., waar gyno- en andro-monoecische en vrouwelijke en mannelijke vorinen naast de hermaphrodiete voorkomen, vindt men bij geen enkele soort een dergelijke overheersching der monoecische planten. Daar is het regel, dat waar de drie vormen naast elkander gevonden worden, de monoecische in de minderheid zijn tegenover de twee- en éénslachtige. Van enkele soorten als van *Sium latifolium* en *Daucus Carota* kan men in de omstreken mijner woonplaats tweeslachtige en andro-monoecische vormen vinden, maar de eerste alleen in een zeer beperkt aantal als zeldzame verschijningen tusschen de overgroote menigte andro-monoecische.

Maar al kan gezegd worden, dat de mannelijke bloem bij de Umbelliferen even menigvuldig voorkomt als de hermaphrodiete, is toch het aantal soorten waarvan men mannelijke *individuen* heeft waargenomen nog altijd gering. Tot nu toe gold *Trinia glauca* voor de eenige Umbellifeer in Europa, die in den mannelijken vorm bekend was. Wanneer men echter de aantekeningen van Schulz aandachtig nagaat, dan blijkt daaruit, dat er in de omstreken van Halle a. S. ook mannelijke planten van *Oenanthe fistulosa* ¹⁾ en *Sium latifolium* ²⁾ voorkomen, terwijl hier te lande *Heracleum Sphondylium* in den mannelijken vorm kan optreden.

1) Schulz, Beitr. I. pag. 47.

2) Schulz, Beitr. I. pag. 48.

Vrouwelijke bloemen zijn veel zeldzamer; men heeft ze 't eerst waargenomen bij *Pimpinella magna* en *P. saxifraga* in Zuid-Tirol in 1883. Kort daarna, in 1885 beschreef Beyerinck ¹⁾ vrouwelijke bloemen en vrouwelijke exemplaren van *Daucus Carota* en later vond Warnstorff ook vrouwelijke vormen van *Heracleum Sphondylium* in de omstreken van Neu-Ruppin.

Opmerkelijk is het dat die vrouwelijke planten zich — althans bij *Pimpinella* en *Daucus*, bij welke zij het beste bekend zijn — onder twee verschillende vormen voordoen. De *eerste* zou men bij oppervlakkige waarneming houden voor eene in alle schermen volkomen tweeslachtige plant, maar daar de meeldraden gesloten blijven of ook wel in bloembladen veranderd zijn is zij uitsluitend vrouwelijk.

De *tweede* vorm doet in alle opzichten denken aan een andro-monoecische plant, samengesteld uit tweeslachtige en mannelijke bloemen, maar daar ook hier de meeldraden het vermogen verloren hebben om stuifmeel voort te brengen, althans om 't stuifmeel uit de helmknoppen vrij te maken zijn de bloemen, die zich als tweeslachtige voordoen in werkelijkheid vrouwelijk en de andere ongeslachtlijk.

Dergelijke planten, met vrouwelijke en ongeslachtlijke bloemen zijn — voor zoover ik weet — nog in geen enkele andere familie aangetroffen.

Door Kirchner wordt deze tweede vorm gyno-monoecisch genoemd, doch het is duidelijk, dat deze planten met gyno-monoecische niet op eene lijn te stellen zijn. Ze toonen duidelijk dat zij niet zijn ontstaan als andere gyno-monoecische planten uit hermaphrodieten door het optreden van vrouwelijke bloemen tusschen de tweeslachtige, maar dat zij hun oorsprong hebben genomen uit de bij de Umbelliferen zoo algemeen voorkomende andro-monoecische plan-

1) Beyerinck, Gynodioecie bei *Daucus Carota* L. Nederlandsch Kruidkundig Archief. Tweede serie 4e Deel 1885. p. 345.

ten door den functioneelen achteruitgang der meeldraden. Feitelijk zijn het gecasteerde andro-monoecischen en om die reden wil ik dan ook voorstellen ze *anandro-monoecische* planten te noemen.

Ook die vrouwelijke planten onderscheiden zich door een grooten vormenrijkdom. De functioneele achteruitgang der meeldraden toch kan zich bij de verschillende individuen op de meest verschillende wijze openbaren; tusschen zoodanige planten waarbij de meeldraden volkomen ontwikkeld stuifmeel bevatten, alleen maar gesloten blijven en zulke waarbij niet alleen geen enkele stuifmeelkorrel meer gevormd wordt, doch waarbij de gansche meeldraad — helm-draad, helmbindsel en helmhokjes — bloembladachtig geworden is, vindt men alle mogelijke overgangen en tusschen-vormen, die men in dezelfde streek vaak naast elkander kan aantreffen; alle overgangen dus van schijnbaar normale tweeslachtige planten, in planten met dubbele bloemen.

Uit dit kort overzicht van hetgeen tegenwoordig bekend is omtrent de geslachtsverhoudingen der Umbelliferen blijkt wel voldoende, dat bij biologische beschouwingen over deze planten een aantal belangrijke vragen op den voorgrond treden, die tot een nader onderzoek uitlokken.

Een jarenlange studie der cleistogame planten, eerst op Java en later hier te lande, had mij punten van overeenkomst doen kennen tusschen deze laatste en de één- en tweehuizige planten. In de wijze van optreden der één-slachtige bloemen tusschen de hermaphrodiete en van gesloten bloemen tusschen de chasmogame of normaal geopende bloemen der cleistogame planten viel een overeenstemming waartenemen, die tot een nader onderzoek der monoecische planten uitlokte en ik meende geen plantengroep in studie te kunnen nemen, die meer uitzicht bood op eene verruiming onzer inzichten omtrent alle deze van gewone her-

maphrodiëte planten afwijkende vormen, dan de groep der Umbelliferen.

Ik zal nu eerst mededeeling doen van hetgeen de waarnemingen in de natuur omtrent het voorkomen van bloemen van verschillend geslacht ons leeren en aantoonen dat het optreden van éénslachtige of ongeslachtlijke bloemen in de schermen aan vaste regels gebonden is en dan de vraag beantwoorden welke voorstelling men zich van het ontstaan dier éénslachtige, andro- of gyno-monoecische en anandro-monoecische vormen maken kan. In hoofdzaak wil ik mij daarbij echter bepalen tot de andro-monoecische vormen, die het meest algemeen en dan ook 't beste bekend zijn.

Zooals reeds hierboven werd opgemerkt kunnen deze met betrekking tot de getallen-verhoudingen der beide bloemsoorten belangrijk van elkander afwijken. Die veelvormigheid is van dien aard en omvang dat men in den beginne moeite heeft daarin eenig verband te ontdekken. Dringt men echter langzamerhand wat dieper in de zaak door en geeft men zich de moeite om van een en dezelfde soort, van verschillende groeiplaatsen en vooral verschillende gronden een groot aantal van die andro-monoecische vormen met elkander te vergelijken, dan komt men weldra tot een ander inzicht en leert men o. a. dat het mogelijk is hier te lande van enkele soorten als bijv. *Heracleum Sphondylium* complete reeksen van vormen in te zamelen van af planten, die in al hunne schermen geen andere dan tweeslachtige bloemen voortbrengen tot aan dezulke, die geen enkele tweeslachtige bloem meer bezitten of waar deze alleen nog maar gevonden worden in een zeer gering aantal aan den rand der schermen van den eersten rang.

Men vindt dan een exemplaar dat bijv. in zijn scherm der eerste en ook nog in die der tweede orde tweeslachtig is, maar waar heel op 't laatst, in de schermen der derde of soms zelfs in die der vierde orde, enkele mannelijke bloemen optreden en dan alleen in die schermpjes, die onge-

veer het midden van 't scherm innemen. Daarnaast ziet men dan een ander exemplaar waar dit aantal mannelijke bloemen in de schermen der 3^{de} orde veel grooter is en waar ook reeds enkele mannelijke bloemen voorkomen in de schermen der 2^{de} orde; dan weer een ander waarbij de schermen der 3^{de} orde uitsluitend mannelijk zijn terwijl die der 2^{de} orde een groot aantal mannelijke bloemen bevatten en waar die bloemvorm zelfs wordt waargenomen — zij 't dan ook nog als een zeldzame verschijning — in het scherm der 1^{ste} orde; verder een exemplaar waarbij niet alleen de schermen der 3^{de} orde, maar ook die der 2^{de} orde geheel mannelijk zijn en waar de mannelijke bloem ook in het scherm der eerste orde de overhand begint te krijgen, zoo zelfs dat de binnenste scherpjes reeds geheel mannelijk zijn en men alleen nog hermaphrodiete bloemen aantreft in de allerbuitenste scherpjes en eindelijk vindt men nu en dan een individu dat geheel mannelijk is.

Iets dergelijks vindt men hier te lande ook bij *Daucus Carota* en *Pastinaca sativa*. Van deze beide soorten kan men zonder veel moeite in de omstreken van Leiden, den Haag en Haarlem gansche reeksen inzamelen van af exemplaren, die in alle schermen slechts tweeslachtige bloemen bevatten tot aan zulke vormen, die nagenoeg geheel mannelijk zijn. Werkelijk mannelijke individuen heb ik van deze beide soorten niet gevonden. *Anthriscus silvestris* doet zich weer eenigszins anders voor; zuiver tweeslachtige vormen zijn daarvan evenmin bekend als geheel mannelijke, de soort is door geheel Europa bekend in den andro-monoecischen vorm, maar exemplaren, die wegens hun gering aantal hermaphrodiete bloemen tot mannelijke planten naderen zijn in 't Haagsche bosch, het bosch bij Lisse en den duinvoet bij Wassenaar volstrekt geen zeldzame verschijningen.

Een nader onderzoek dier andro-monoecische vormen leert ons nu, dat het optreden van de mannelijke bloem niet

alleen bepaalde regels volgt, maar dat ook de tweeslachtige bloem hare vaste plaats heeft op de plant.

Om die regels duidelijk te maken wil ik uit mijne aantekeningen over de samenstelling der Umbelliferen enkele voorbeelden meedeelen van die vormen bij verschillende soorten, waaruit de onderlinge verschillen aan 't licht komen.

Aegopodium Podagraria L.

Het scherm der 1^{ste} orde is nagenoeg altijd tweeslachtig; een enkele maal vindt men enkele weinige mannelijke bloemen midden in 't scherm.

De schermen der 2^{de} orde zijn zeer verschillend van samenstelling en kunnen afwisselen tusschen geheel tweeslachtig en geheel mannelijk.

De schermen der 3^{de} orde zijn niet altijd aanwezig; daar waar zij tot ontwikkeling komen zijn zij hier te lande uitsluitend mannelijk.

Voorbeelden:

- I. Scherm der 1^{ste} orde bestaat uit 16 schermpjes,
 buitenste schermpjes 28—31 ♀ bloemen
 binnenste " 17—20 ♀ "
 Schermen der 2^{de} orde bestaan uit 23 schermpjes,
 buitenste schermpjes 32—36 ♀ bloemen
 binnenste " 20—22 ♀ "
 Schermen der 3^{de} orde geheel ♂.

- II. Scherm der 1^{ste} orde bestaat uit 18 schermpjes,
 buitenste schermpjes 26—32 ♀ bloemen
 binnenste " 16—21 ♀ "
 Schermen der 2^{de} orde bestaan uit 20 schermpjes,
 buitenste schermpjes 19—22 ♀ + 11—14 ♂
 binnenste " 10—13 ♀ + 7—10 ♂
 Schermen der 3^{de} orde geheel ♂.

- III. Scherm der 1^{ste} orde bestaat uit 18 scherpjes
 met enkele ♂ bloemen in 't midden.
 Schermen der 2^{de} orde geheel ♂.
 Schermen der 3^{de} orde geheel ♂.

Daucus Carota L.

- I. Scherm der 1^{ste} orde
 alle scherpjes geheel ♀.
 Schermen der 2^{de} orde
 buitenste scherpjes 12—14 ♀ + 14 ♂
 binnenste „ 5 ♀ + 7 ♂.
 Schermen der 3^{de} orde
 niet aanwezig.
- II. Scherm der 1^{ste} orde
 buitenste scherpjes alle bloemen ♀
 5 binnenste scherpjes 10—5 ♀ + 0—2 ♂.
 Schermen der 2^{de} orde
 buitenste scherpjes 26 ♀ + 12—14 ♂ + 1 ♀¹⁾
 binnenste „ 19 ♀ + 16 ♂ + 1 ♀
 Schermen der 3^{de} orde
 niet aanwezig.
- III. Scherm der 1^{ste} orde
 buitenste scherpjes 20 ♀ + 5 ♂
 binnenste „ 6 ♀ + 3—4 ♂
 Schermen der 2^{de} orde
 buitenste scherpjes 14 ♀ + 13 ♂
 binnenste „ 5 ♀ + 7 ♂
 Schermen der 3^{de} orde
 alle bloemen ♂.
- IV. Scherm der 1^{ste} orde
 buitenste scherpjes 18 ♀ + 19 ♂ + 1 ♀
 binnenste „ 6 ♀ + 17 ♂ + 1 ♀

1) Deze tweeslachtige bloem is de topbloem van 't scherpje
 waarover later.

Schermen der 2^{de} orde
 nagenoeg geheel ♂
 Schermen der 3^{de} orde
 alle bloemen ♂. 1)

Aethusa Cynapium L.

Deze plant is nagenoeg overal in Europa in den tweeslachtigen vorm bekend, maar Warnstorf vermeldt, dat in de omstreken van Neu-Ruppin naast hermaphrodiete planten ook zoodanige worden aangetroffen, die in de schermen der 3^{de} orde scherpjes dragen, die in 't midden uit mannelijke bloemen bestaan. Ook hier te lande is de plant gewoonlijk tweeslachtig, doch onder de vele exemplaren door mij onderzocht, vond ik bij Leiden toch ook andere, die andro-monoecisch waren. Ik laat hier de samenstelling volgen van drie planten van verschillende grootte.

I. Een zeer krachtig exemplaar.

Scherf der 1^{ste} orde bestaande uit 7 scherpjes,
 alle bloemen ♂

Scherf der 2^{de} orde bestaande uit 10 scherpjes,
 buitenste scherpjes 11-17 ♂
 binnenste „ 6-9 ♂ + 4 ♂

Scherf der 3^{de} orde bestaande uit 7 scherpjes,
 buitenste scherpjes 5-6 ♂ + 5 ♂
 binnenste „ 3-5 ♂ + 4 ♂
 het centrale scherpje geheel ♂

II. Exemplaar van middelmatige grootte.

Scherf der 1^{ste} orde bestaande uit 7 scherpjes,
 alle bloemen tweeslachtig

1) Dit is de meest mannelijke plant, die ik van deze soort heb gevonden.

- Schermen der 2^{de} orde bestaande uit 7 schermmpjes,
 5 schermmpjes geheel ♂
 2 elk met één ♂ bloem
- Schermen der 3^{de} orde met 9 schermmpjes,
 de buitenste bestaande uit 10 ♂ en 3 ♂
 de binnenste uit 1—3 ♂ en 3 ♂

III. Exemplaar van geringe grootte

- Scherms der 1^{ste} orde bestaande uit 11 schermmpjes,
 de buitenste met 9 ♂ en 2 ♂
 de binnenste met 1—3 ♂ en 2 ♂
- Schermen der 2^{de} orde met 7 schermmpjes,
 de buitenste met 5—6 ♂ en 4 ♂
 de binnenste met 3—5 ♂ en 3—4 ♂
- Schermen der 3^{de} orde niet aanwezig.

Deze weinige voorbeelden mogen voldoende zijn om de volgende regels toe te lichten, die ten aanzien van het voorkomen van mannelijke bloemen, zij 't dan ook met enkele uitzonderingen, die zoo aanstonds besproken zullen worden, voor alle Umbelliferen geldig zijn en die ons op weg helpen om het verband tusschen die vormen op te sporen en de oorzaak te vinden voor hun ontstaan.

1°. De mannelijke bloemen kunnen optreden in het scherm der eerste orde of eerst in een scherm der tweede of nog hoogere orde. *Het scherm der eerste orde* echter, dat nagenoeg altijd tevens het terminale of topscherm is van de geheele plant, daar het de hoofdas afsluit, *bewaart zoo lang mogelijk zijn zuiver tweeslachtig karakter*. Veelal komen de mannelijke bloemen dus voor de eerste maal voor in een scherm van hoogere orde, en wanneer reeds in het topscherm mannelijke bloemen optreden, dan is toch in elk geval haar aantal geringer dan in de schermen van hoogere orde.

2°. *Wanneer de mannelijke bloemen voor de eerste maal optreden in een scherm van zekere orde, dan neemt haar*

aantal in verhouding tot dat der tweeslachtige toe in de schermen van hoogere orde. Deze toename is in den regel zeer geleidelijk, maar toch ook zijn de gevallen niet zeldzaam, waarbij de plant, in de schermen van hoogere orde, plotseling mannelijke schermmpjes gaat voortbrengen. Exemplaren, die in geen enkel opzicht gedurende een groot deel van den zomer hun andro-monoecisch karakter hebben aan 't licht gebracht, komen dan eerst in den laten nazomer in de schermen der derde of vierde orde met mannelijke bloemen of geheel mannelijke schermen voor den dag.

3°. *De buitenste schermmpjes zijn steeds uit een grooter aantal bloemen samengesteld dan de binnenste.* Bij enkele soorten is dit verschil zelfs zeer belangrijk. Bij *Daucus Carota* bijv. treft men somtijds binnenschermmpjes aan, die slechts 2—5 bloemen bevatten; niet zelden zelfs bestaat het binnenste schermpje uit niet meer dan eene bloem.

4°. *In elk scherm, dat de beide bloemvormen bevat, bewaren de peripherische schermmpjes zoo lang mogelijk hun tweeslachtig karakter.* Is het aantal mannelijke bloemen in een scherm gering, dan treft men ze alleen aan in de binnenste schermmpjes. Daar waar haar aantal toeneemt in verhouding tot de tweeslachtige bloemen, treden ze ook op in de buitenste schermmpjes. Neemt het aantal nog sterker toe, dan zijn zeer vaak de binnenste schermmpjes geheel mannelijk, wanneer in de buitenschermmpjes nog tweeslachtige bloemen voorkomen. In het algemeen kan men zeggen, dat het aandeel der mannelijke bloemen in de samenstelling der schermmpjes toeneemt van de peripherie naar binnen.

5°. *In elk schermpje, dat de beide bloemvormen bevat, zijn de randbloemen tweeslachtig, de meer naar binnen geplaatste bloemen mannelijk.* Op dezen regel maken alleen *Oenanthe fistulosa*, *Sanicula europaea* en de soorten van het geslacht *Astrantia* eene uitzondering, die zoo aanstonds zal besproken worden.

Alhoewel nu, zooals hierboven gezegd werd, deze regels geldig zijn voor nagenoeg alle andro-monoecische Umbelliferen, zoo moet ik toch op eene bijzonderheid wijzen, die slechts bij enkele soorten wordt aangetroffen. Er zijn n. l. Umbelliferen in wier schermen het centrale scherpmpje juist den top van de hoofdas van het scherm inneemt, (evenals het eerste scherm de hoofdas der geheele plant afsluit) en derhalve als *topschermpje* kan onderscheiden worden. Inzonderheid vindt men zulk een topschermpje bij *Carum Carvi* en bij *Oenanthe fistulosa* en nu en dan, alhoewel niet zoo regelmatig, ook bij *Daucus Carota*.

Voor zulk een topschermpje nu geldt niet de sub. 4° genoemde regel, dat het aandeel der mannelijke bloemen in de samenstelling der binnenste scherpmpjes grooter is dan in de omringende scherpmpjes. Zulk een scherpmpje is ruimer voorzien van tweeslachtige bloemen. Bij *Carum Carvi* vond ik vaak geen mannelijke bloem in het topschermpje, wanneer alle andere, zoowel de peripherische als de meer naar binnen gelegen scherpmpjes, enkele daarvan bezaten of ook, bij andere exemplaren, was het aantal mannelijke bloemen in dit topschermpje geringer dan in de overige.

Van *Oenanthe fistulosa* zijn hier te lande de schermen der *tweede* orde veel grooter dan die der eerste orde; zij bestaan uit 5–8 scherpmpjes en komen in samenstelling nagenoeg geheel overeen met die, welke door Schulz voor de scherpmpjes der *eerste* orde is aangegeven. Hier laat zich in den regel een topschermpje zeer duidelijk onderscheiden; het bevat slechts enkele (7–9) mannelijke bloemen, doch is overigens geheel hermaphrodiet, terwijl de zijscherpmpjes meestal uitsluitend mannelijk zijn.

Bij *Daucus Carota*, waar het scherpmpje, zooals zooeven reeds werd opgemerkt, vaak uit niet meer dan een enkele bloem bestaat is deze zeer vaak hermaphrodiet, ook dan wanneer de omringende scherpmpjes geheel uit mannelijke bloemen zijn samengesteld.

Bij diezelfde soorten en ook nog bij enkele andere doet zich dan nog de bijzonderheid voor, dat ook in 't *schermpje* de binnenste bloem de as afsluit en dus *topbloem* genoemd kan worden en deze is in den regel tweeslachtig. Zulke topbloemen vindt men o. a. geregeld bij *Chaerophyllum* en bij *Meum*. In elk schermpje van *Chaerophyllum temulum* en *Meum athamanticum* vindt men tweeslachtige randbloemen en een tweeslachtige topbloem en overigens mannelijke bloemen.

Ook bij *Aegopodium Podagraria*, *Carum Carvi* en *Daucus Carota* komen tweeslachtige topbloemen in de schermpjes voor, doch vindt men bij deze soorten die topbloemen niet altijd bij alle exemplaren en niet altijd ook in alle schermpjes.

Een paar voorbeelden mogen de eigenaardige samenstelling der schermen en schermpjes van *Chaerophyllum temulum* en *Meum athamanticum* ophelderen.

De eerste: *Chaerophyllum temulum* is in geheel Europa bekend in den andro-monoecischen vorm; tweeslachtige individuen zijn daarvan nog nimmer waargenomen.

De in de omstreken van Meerssen in Zuid-Limburg onderzochte exemplaren hadden ongeveer de volgende samenstelling:

Scherf der 1^{ste} orde bestaande uit 4–11 schermpjes,
schermpjes: 18 ♀ + 3 ♂ + 1 ♀ (topbloem).

Schermen der 2^{de} orde bestaande uit 9–10 schermpjes,
schermpjes: 20 ♀ + 7 ♂ + 1 ♀.

Schermen der 3^{de} orde

van gelijke samenstelling als die der 2^{de}.

Aan den duinrand onder Wassenaar en elders hebben alle planten relatief meer mannelijke bloemen.

In den regel hebben zij de volgende samenstelling:

scherm der 1^{ste} orde

schermpjes met 17 ♀ + 5 ♂ + 1 ♀ (topbloem).

Schermen der 2^{de} orde

de buitenste scherpmpjes $15 \text{ ♀} + 10 \text{ ♂} + 1 \text{ ♀}$
 3 binnenste „ geheel ♂
 Schermen der 3^{de} orde
 uitsluitend ♂

Meum athamanticum

Scherf der 1^{ste} orde bestaande uit 18–23 scherpmpjes,
 de buitenste scherpmpjes $10 \text{ ♀} + 10 \text{ ♂} + 1 \text{ ♀}$
 de binnenste „ $2-3 \text{ ♀} + 8 \text{ ♂} + 1 \text{ ♀}$
 het centrale scherpmpje $0 \text{ ♀} + 8 \text{ ♂} + 1 \text{ ♀}$
 Schermen der 2^{de} orde bestaande uit 19–23 scherpmpjes,
 de buitenste scherpmpjes $5 \text{ ♀} + 15 \text{ ♂} + 1 \text{ ♀}$
 3 binnenste „ $1 \text{ ♀} + 13 \text{ ♂} + 1 \text{ ♀}$
 6 middelste scherpmpjes $0 \text{ ♀} + 13 \text{ ♂} + 1 \text{ ♀}$

Bij twee andere exemplaren waren de 8 binnenste scherpmpjes geheel zonder tweeslachtige randbloemen; bij twee daarvan was ook de plaats der topbloem door een mannelijke ingenomen. Dit zijn merkwaardige planten. Vooral die binnenste scherpmpjes doen zich zeer eigenaardig voor: ze zijn geheel mannelijk met een enkele tweeslachtige bloem, juist in 't centrum. Hierdoor doen ze denken aan *Echinophora spinosa* van de Middellandsche Zee, waarvan bekend is, dat zij in 't midden van 't scherm maar ééne enkele, tweeslachtige bloem draagt; alle overige bloemen zijn mannelijk.

Om niet te uitvoerig te worden wil ik mij onthouden van een gedetailleerde uiteenzetting van de resultaten van het onderzoek naar de samenstelling der schermen onzer inlandsche Umbelliferen, vergeleken met de samenstelling bij diezelfde planten in andere deelen van Europa, maar ik moet toch eene uitzondering maken voor *Oenanthe fistulosa*, die zich in verschillende streken zoo verschillend voordoet, dat zij uitnemend geschikt is om als voorbeeld te dienen voor den vormenrijkdom der Umbelliferen.

Oenanthe fistulosa maakt met *Sanicula europaea* en met de soorten van 't geslacht *Astrantia* eene uitzondering op den regel,

dat de tweeslachtige bloemen geplaatst zijn aan de peripherie der schermmpjes. Bij *Oenanthe* en *Sanicula* wordt de peripherie ingenomen door mannelijke bloemen, terwijl de tweeslachtige in 't midden der schermmpjes geplaatst zijn; bij *Astrantia* staan de tweeslachtige bloemen in een bepaalde zone tusschen peripherische en centrale mannelijke bloemen. Van de peripherie naar het midden, vindt men dan eerst 1 of 2 kransen van mannelijke, dan een zone van tweeslachtige en verder in het midden weer mannelijke bloemen.

Ik zal zoo aanstonds gelegenheid hebben om aan te toonen, dat bij alle overige Umbelliferen de plaatsing der tweeslachtige bloem in het schermpje geheel en al afhankelijk is van de voedingsverhoudingen, en heb nu goede gronden om te meenen, dat die afwijking in de plaatsing der bloemen bij deze drie geslachten verband houdt met de omstandigheid, dat de bloemen hier niet staan in eigenlijke schermen maar in hoofdjes, en toegeschreven moet worden aan een verschil in de voedingsverhoudingen in de centrale en latere zonen van den bloembodem dezer hoofdjes, vergeleken met de voedingsverhoudingen in de schermstralen der overige Umbelliferen. Het feit, dat de plaats der mannelijke bloemen bij *Sanicula* noch *Astrantia* standvastig is en de herhaalde-lijk daarbij aangetroffen tusschenvormen tusschen tweeslachtige en mannelijke bloemen wijzen daarop. (1)

Maar wat ik hier bizonder omtrent *Oenanthe fistulosa* onder de aandacht wenschte te brengen, is dat zij hier te lande zeer belangrijk afwijkt van de planten die door Schulz in de omstreken van Halle zijn onderzocht, terwijl zij in Zweden zich voordoet in een vorm, die noch in Duitschland noch in België, noch in ons land wordt aangetroffen. Volgens de aantekeningen van Schulz dragen zij daar schermen die of uit drie of uit vijf schermmpjes zijn samengesteld. Een

1) Zie over mannelijke randbloemen van *Oenanthe* voorzien van stijlen en stampels MacLeod l. c. pag. 269.

of meer daarvan zijn vaak geheel mannelijk; een enkele maal is het geheele scherm en dus de geheele plant mannelijk. Schermen van de *tweede* of *hoogere* orde komen in de omstreken van Halle zelden voor, wanneer ze voorkomen, zijn ze steeds mannelijk. Mac Leod, die te Melle bij Gent, honderden exemplaren onderzocht, vond eene min of meer afwijkende samenstelling der schermmpjes, terwijl die planten behalve een eindscherm, dat uit niet meer dan 2—3 schermmpjes bestaat op betrekkelijk korte maar dikke schermstralen, ook schermen droegen van de 2^{de} en 3^{de} orde met 3—5 schermmpjes.

Elk schermpje van het eindscherm bestaat uit een twintigtal peripherische, lang gesteelde, mannelijke bloemen, en een zeker aantal centrale, zittende, of bijna zittende, tweeslachtige bloemen.

De schermen van hooger orde vond hij bijna altijd zuiver mannelijk.

De bij ons in de omstreken van Leiden, Noordwijk en Katwijk voorkomende planten zijn even als de Belgische in den regel rijk vertakt, en brengen schermen voort van verschillende orde.

Ook hier zijn die van de *eerste* orde uit 2—3 op korte doch dikke stelen geplaatste schermmpjes samengesteld, die van de *tweede* orde zijn veel grooter en bestaan uit 5—8 schermmpjes. Maar de schermmpjes van de *eerste* orde bevatten hier in de omstreken, met uitzondering van enkele peripherische bloemen, die mannelijk zijn, uitsluitend tweeslachtige bloemen, een enkele maal zelfs zijn zij volkomen tweeslachtig.

Van de schermen der 2^{de} orde bevat het terminale schermpje slechts enkele (7—9) mannelijke bloemen, doch is dit overigens geheel hermaphrodit; de zijschermpjes zijn meestal uitsluitend mannelijk, een enkele maal is een der zijschermpjes voor de helft mannelijk en voor de helft tweeslachtig. De schermen van de 3^{de} orde, die lang niet altijd voorkomen, zijn geheel mannelijk.

In Zweden nu zijn de verhoudingen volgens eene mededeeling van Areschoug weer gansch anders. ¹⁾ Ook daar is het eindscherm 3 stralig, maar elk schermpje bevat slechts eene enkele tweeslachtige bloem, (in 't centrum) alle overige bloemen zijn mannelijk; de zijschermen, die 3—7 stralig zijn, bevatten geen andere dan mannelijke bloemen.

Die Zweedsche planten maken ons dus nog beter dan de hierboven beschreven vormen van *Meum athamanticum* de samenstelling begrijpelijk van eene plant als *Echinophora spinosa*. In verband met de Duitsche, Belgische en Hollandsche vormen zien wij nu, dat de Zweedsche *Oenanthe* te beschouwen is als een schakel uit een lange reeks van vormen, afwisselend tusschen nagenoeg tweeslachtige en geheel mannelijke planten. Het is mogelijk, dat later ook nog van *Echinophora* exemplaren zullen gevonden worden met meer tweeslachtige bloemen dan de thans van die soort bekende vorm, en dit is zelfs waarschijnlijker dan dat zij uit de gansche reeks van andro-monoecische vormen de eenige overgeblevene zijn zou.

Wat de overige onderzochte Umbelliferen betreft, wil ik alleen opmerken, dat *Aegopodium Podagraria*, *Scandix Pecten Veneris*, *Torilis Anthriscus*, *Anthriscus silvestris*, en *Chaerophyllum temulum* hier te lande, even als elders, alleen in den andro-monoecischen vorm gevonden worden. De verschillen tusschen de hier voorkomende vormen en die elders worden waargenomen, bepalen zich tot verschillen in de getallen-verhoudingen tusschen de tweeslachtige en mannelijke bloemen; nu eens naderen de hier gevonden exemplaren meer tot de tweeslachtige, dan weer meer tot de mannelijke planten en soms, zooals van *Anthriscus silvestris* is het aantal hier aan te treffen vormen bijzonder groot en liggen de uitersten veel verder uit elkander, dan ergens anders is waargenomen. Van *Pimpinella magna*, waarvan in Zuid-Italië ook tweeslachtige,

1) Ontleend aan een noot van Schulz in zijne Beiträge I pag. 47.

vrouwelijke en andro-monoecische exemplaren bekend zijn, vond ik hier nimmer anders dan de andro-monoecische plant.

Carum bulbocastanum, die elders nog niet op hare geslachtsverhoudingen werd onderzocht is hier te lande, voor zoover ik gelegenheid heb gehad waar te nemen, alleen andro-monoecisch. Van *Carum Carvi* echter zijn onlangs in de omstreken van Wageningen ook vrouwelijke exemplaren gevonden. *Eryngium maritimum*, *Berula angustifolia*, *Anthriscus vulgaris*, *Conium maculatum* en *Helosciadium nodiflorum* heb ik tot nog toe uitsluitend als tweeslachtige planten gevonden; hoe zij zich elders voordoen is niet bekend; alleen weet men dat *Anthriscus vulgaris* ook in een groot deel van Midden-Europa hermaphrodit is.

Als iets bizonders voor de Umbelliferen-flora van ons land is voorts het voorkomen in de omstreken van Leiden van den tweeslachtigen vorm van *Sium latifolium*, die elders alleen als andro-monoecische plant bekend is, behalve in de omstreken van Halle, waar ook mannelijke exemplaren voorkomen; van den tweeslachtigen vorm van *Daucus Carota*, van mannelijke exemplaren van *Heracleum Sphondylium* in de omstreken van St. Gerlach in Zuid Limburg en van den andro-monoecischen vorm van *Aethusa Cynapium*, die in gansch Duitschland, behalve in de omstreken van Neu-Ruppin als tweeslachtige plant te boek staat. De mannelijke vorm van *Heracleum Sphondylium* is te meer vermelding waard omdat deze plant door Schulz, Kirchner, Loew en Mac Leod wordt opgenomen onder de weinige Umbelliferen, waarbij mannelijke bloemen tot nu toe niet werden waargenomen. Ik vermeldde reeds, dat Warnstorf later (1895) bij Neu-Ruppin andro-monoecische en vrouwelijke exemplaren vond en dat hier te lande de andro-monoecische stellig overal en allerwege wordt aangetroffen in veel grooter aantal dan de hermaphrodiete.

Nadrukkelijk wil ik hier evenwel vermelden, dat ik met uitzondering van kleine excursies in Zuid-Limburg, Gelder-

land en Utrecht, in hoofdzaak de Umbelliferen heb bestudeerd in een streek van af 's Gravenhage tot Velzen, zoodat de mogelijkheid niet is uitgesloten, dat van de genoemde soorten nog andere vormen hier te lande zullen gevonden worden. Moge dit den belangstellenden lezer aanleiding geven om ook in de omstreken zijner woonplaats de Umbelliferen ten aanzien hunner geslachtsverhoudingen nader te onderzoeken; mij komt het van belang voor zoo mogelijk van elke soort hier te lande, den vormenkring te kunnen vaststellen.

II. *Welke voorstelling kan men zich maken van de wijze van ontstaan der eenslachtige of ongeslachtlijke bloemen naast en tusschen de tweeslachtige op één en 't zelfde individu of van éénslachtige planten naast hermafrodiete?*

In mijne verhandeling over de cleistogame planten ¹⁾ heb ik de aandacht gevestigd op de overeenkomst, die er valt op te merken tusschen alle planten, die bloemen van verschillende vorm, grootte en geslacht voortbrengen, hetzij op één en 't zelfde individu, hetzij op verschillende individuen, welke planten ik onder den algemeenen naam van *Diaphoranthen* vereenigde.

Daaronder behooren in de eerste plaats de *heterostyle* dien *trimorphe* planten, wier individuen zich onder twee of drie vormen voordoen naar de lengte van den stijl en de meeldraden.

In de tweede plaats de *dioecische* planten, bij welke het eene individu alleen mannelijke, het andere alleen vrouwelijke bloemen draagt en waar het andere geslacht in latententoe-stand voorhanden is, en nu en dan weer kan optreden.

In de derde plaats die planten, die enkelvoudige en ge-

1) Burck. Die Mutation als Ursache der Kleistogamie. Recueil des Travaux Néerlandais Vol. II. 1905.

vulde bloemen voortbrengen hetzij op hetzelfde, hetzij op verschillende individuen.

In de *vierde* plaats de *trioecische* planten, waar de hermaphrodiete, de mannelijke en de vrouwelijke bloemen op drie individuen verdeeld zijn en de *monoecische*, bij welke men op 't zelfde exemplaar nu eens hermaphrodiete en mannelijke, dan weer hermaphrodiete en vrouwelijke of ook wel hermaphrodiete en ongeslachtelijke bloemen aantreft m. a. w. de *andro-monoecische* planten zooals de Umbelliferen, de *gyno-monoecische* zooals *Glechoma hederacea*, *Thymus Serpyllum* en de vormen, die geen bijzonderen naam dragen en die zooals *Viburnum*, *Hydrangea* en eenige Compositen hermaphrodiete en ongeslachtelijke bloemen voortbrengen.

In de *vijfde* plaats die planten, die zich aan de andro- en gyno-dioecische en monoecische aansluiten, doch zich van dezen onderscheiden door dat de beide bloemvormen beide hermaphrodiet zijn zooals: *Viola tricolor* en *Viola tricolor arvensis*, *Euphrasia officinalis* en *Euphrasia officinalis nemorosa*, *Erodium cicutarium* en *Erodium cicutarium pimpinellifolium*, *Sagina Linnaei* en *Sagina Linnaei micrantha*, *Nigella damascena* en *Nigella damascena apetala*, de groot- en kleinbloemige vormen van *Salvia pratensis*, *Salvia silvestris*, *Clinopodium vulgare*, *Lysimachia vulgaris* e. a. bij welke planten op verschillende individuen verdeeld, tweeërlei soorten van hermaphrodiete bloemen worden aangetroffen, terwijl bij *Salvia pratensis*, *Salvia silvestris*, *Clinopodium vulgare* e. a. die beide soorten van bloemen ook op 't zelfde exemplaar kunnen voorkomen.

In de *zesde* plaats de *cleistogame* planten, die op 't zelfde individu open en gesloten bloemen dragen of ook wel op 't eene exemplaar open en op 't andere gesloten bloemen.

Uitvoerig heb ik in die verhandeling uiteengezet, dat de laatste categorie van diaphoranthen op geene andere wijze dan door mutatie kan zijn ontstaan, uit planten met normale opene, tweeslachtige bloemen.

Houdt men nu hierbij in 't oog, dat volgens de Vries de kleinbloemige vormen van *Viola tricolor* (*V. tricolor arvensis*), *Euphrasia officinalis*, (*E. officinalis nemorosa*) en andere hierboven sub 5 genoemde planten door mutatie zijn ontstaan uit de oorspronkelijke grootbloemige, en de planten met gevulde bloemen uit die met enkele bloemen, dan wijst dit alles op de waarschijnlijkheid, dat ook de andere *Diaphoranthen* op overeenkomstige wijze zijn ontstaan: de mannelijke bloemen doordat het gynaecium, de vrouwelijke en ongeslachtelijke doordat of het androeceum of de beide geslachtsorganen door mutatie latent zijn geworden.

De mannelijke en vrouwelijke individuen der andro- en gyno-dioecische en werkelijk dioecische planten zouden dan, wat hun ontstaan betreft, op gelijke lijn kunnen worden gesteld met de constante cleistogame variëteiten, zooals die in menigte voorkomen in de families der *Anonaceae* en *Orchideae*, en de andro-monoecische en gyno-monoecische vormen der *Labiates*, *Sileneen*, *Umbelliferen* e. a. vergeleken kunnen worden met de cleistogame tusschenrassen als *Viola*, *Impatiens*, *Juncus* e. a. Ik wees er toen op, dat men reeds vaak had getracht eene verklaring te vinden voor het ontstaan der mannelijke en vrouwelijke bloemen bij de monoecische en dioecische planten en in het bijzonder in de latere jaren, wegens het onbevredigende der teleologische verklaringswijze van Hildebrand en Hermann Müller, gemeend had het optreden van mannelijke of vrouwelijke vormen naast de tweeslachtigen, of van mannelijke en vrouwelijke bloemen bij de monoecischen, te mogen toeschrijven aan een verschil in de voedingsverhoudingen in dien zin, dat de eenslachtige vorm of bloem het gevolg was van eene ontoereikende voeding, eene meening, die ten aanzien van het ontstaan der Cleistogame planten nog onlangs met warmte verdedigd is door Goebel.

Het gevoelen ter zake van Darwin, Ludwig, Düsing, Beyerinck en Willis werd daar ter plaatse min of meer

uitvoerig meegedeeld, doch tevens aangetoond, dat tusschen de verschillende auteurs geen overeenstemming bleek te bestaan, en men geenerlei antwoord vermocht te geven op de vraag, waarom bij ontoereikende voeding in het eene geval eene vrouwelijke, in het andere eene mannelijke, eene dubbele of eene cleistogame bloem ontstaan moest.

Om niet in herhaling te vervallen van hetgeen in mijne verhandeling daaromtrent werd meegedeeld, wil ik mij bepalen tot de opmerking, dat volgens Ludwig de vrouwelijke bloemen zouden ontstaan door gebrek aan voedsel, terwijl naar de meening van Düsing onder die omstandigheden mannelijke bloemen zouden gevormd worden.

Darwin was van oordeel, dat een droge standplaats het optreden van vrouwelijke bloemen zou begunstigen, terwijl Willis meende te hebben waargenomen, dat de vrouwelijke planten algemeener voorkwamen op eene vochtige standplaats.

Opvallend is het, dat juist 't zelfde verschil van opinie bestaat omtrent een lang voortgezette verwantschapsteelt of voortdurende zelfbevruchting als oorzaak van het ontstaan dezer verschillende bloemvormen. Ludwig meent, dat hierdoor *vrouwelijke*, Düsing, dat daardoor *mannelijke* en Borzi eindelijk, dat de verwantschapsteelt of zelfbevruchting aanleiding zou geven tot het ontstaan van *cleistogame* bloemen ¹⁾.

De laatste jaren is er echter over dit vraagstuk over de oorzaak van het ontstaan van mannelijke en vrouwelijke bloemen en planten een gansch nieuw licht opgegaan *eenerzijds* door Strasburger's proeven met dioecische planten (*Melandrium rubrum* en *album*, *Cannabis sativa*, *Mercurialis annua*, *Bryonia dioica* ²⁾) en *anderzijds* door de Mutatie theorie van de Vries. Strasburger's proeven toch hadden dui-

1) Zie hierover Goebel. Chasmogame und cleistogame Blüten bei *Viola*. Flora Ergänzungsband Heft. I. p. 236.

2) E. Strasburger. Versuche mit dioecischen Pflanzen in Rücksicht auf Geschlechtsverteilung. Bot. Centralbl. Bd. XX N^o. 20, 21, 22, 23. 1900.

delijk geleerd, dat het geslacht van de bloem geenszins onder den invloed staat van voedingsverhoudingen, temperatuur, verlichting of vochtigheid van lucht of bodem, doch reeds in de kiem is vastgelegd, hetgeen bewezen wordt door de groote standvastigheid in de verhouding van het aantal mannelijke en vrouwelijke individuen tot elkander, in welke verhouding op geenerlei wijze eenige verandering te brengen is, terwijl de Vries in zijn mutatie-theorie had duidelijk gemaakt, dat dergelijke afwijkingen als het optreden van dubbele bloemen bij eene plant, die overigens enkelvoudige bloemen draagt of van kleinbloemige variëteiten, als de reeds genoemde *Viola arvensis*, plotsling geschieden, door mutatie.

Nu bovendien kon worden aangetoond, dat cleistogame bloemen niet kunnen ontstaan door gebrekkige voedingsverhoudingen zooals Goebel meende, maar almede het gevolg waren van eene mutatie, gaf dat alles een grooten steun aan het daar ter plaatse dan ook reeds uitgesproken vermoeden, dat ook mannelijke en vrouwelijke individuen naast hermaphrodiete en evenzoo ook andro- en gyno-monoecische planten, haar oorsprong aan mutatie zouden te danken hebben.

De monoecische planten zouden dan te beschouwen zijn als tusschenrassen.

Ik hoop nu in 't ondervolgende te kunnen aantoonen, dat mijne zienswijze juist was en dat inderdaad de andro-monoecische Umbelliferen te beschouwen zijn als door mutatie ontstane tusschenrassen.

Het behoeft geen uitvoerig betoog, dat de beide bloemvormen, die bij de hier besproken planten op een en hetzelfde individu worden aangetroffen, evenals de beide bloemen eener cleistogame plant, te beschouwen zijn als twee antagonistische kenmerken, die elkander uitsluiten en deze planten mitsdien te vergelijken zijn met de *tusschenrassen*, die de Vries ons heeft leeren kennen.

Elke andro-monoecische Umbellifeer, waarvan wij een zeker aantal individuen met elkander vergelijken, geeft ons

de gelegenheid op te merken, dat de beide antagonistische kenmerken blijkbaar om den voorrang strijden, bij welken strijd nu eens het eene, dan weder het andere veld wint.

Maar wanneer wij van een zeer vormenrijke soort eene zoo goed als complete reeks van andro-monoecische vormen met elkander vergelijken, dan valt het ons op, dat er tusschen deze en de tot nu toe bekende tusschenrassen, dit belangrijke verschil bestaat, dat terwijl bij de andere tusschenrassen het oorspronkelijke soortskenmerk toch wel altijd meer op den voorgrond treedt dan het raskenmerk, hier zeer vaak het omgekeerde valt waar te nemen.

Wij hebben zooeven planten leeren kennen als *Myrrhis odorata*, *Meum athamanticum* of vormen van *Pastinaca sativa*, *Heracleum Sphondylium* en *Daucus Carota*, waar het soortskenmerk geheel door het raskenmerk op den achtergrond was gedrongen en dit geeft aanleiding tot de vraag of de andro-monoecische Umbelliferen, beschouwd als door mutatie ontstane rassen, met de andere tusschenrassen op gelijke lijn te stellen zijn.

Men weet uit de Mutatie-theorie, dat de wisselwerking tusschen twee antagonistische eigenschappen zich op meer dan eene wijze kan openbaren, en dat een door mutatie ontstaan kenmerk bij verschillende plantensoorten nu eens in meerdere, dan weer in mindere mate erfelijk kan zijn, waardoor rassen ontstaan van verschillenden aard.

Een ras waarbij de anomalie slechts betrekkeijk weinig te voorschijn treedt, veel minder dan de normale eigenschap, en dus slechts in geringe mate erfelijk is, heeft de Vries den naam van *halfras* gegeven en het abnormale kenmerk *semilalent* genoemd. Dat zich echter onder deze halfrassen belangrijke verschillen kunnen voordoen in de mate waarin het kenmerk semi-latent is, is bij het statistisch onderzoek der halfrassen bijv. van *Trifolium incarnatum quadrifolium* en *Trifolium pratense quinquefolium* duidelijk gebleken.

Het laat zich denken, dat er rassen bestaan, bij welke de beide antagonistische kenmerken nagenoeg denzelfden graad van erfelijkheid bezitten, waarbij het dan vaak onder gunstige omstandigheden moeilijk is om uit te maken of het soortskenmerk dan wel de anomalie, sterker op den voorgrond treedt en waarbij somtijds zelfs, wanneer de levensomstandigheden zeer gunstig zijn, de anomalie de overhand verkrijgt. In zulk een ras zijn dan zoowel het soortskenmerk als de anomalie als *semi-actief* te beschouwen. Of er werkelijk zulke rassen bestaan is bij het statistisch onderzoek der anomalïën nog niet gebleken.

Maar nu laat het zich ook nog verder denken, dat er tusschen deze laatste rassen, die de Vries *middenrassen* heeft genoemd en de constante varieteiten, bij welke het soortskenmerk *latent* en de anomalie *actief* optreedt, nog andere bestaan, waar de *normale eigenschap* zich in verschillende mate als *semi-latent* voordoet.

De Vries houdt zulke gevallen voor mogelijk, doch zijn ze tot nog toe niet opgemerkt geworden ¹⁾. Nu is bij mij de vraag gerezen of wij bij de andro-monoecische Umbelliferen niet te doen hebben met zulke rassen, waarbij het *soortskenmerk* semi-latent geworden is? ²⁾

Gaan wij bij onze beschouwingen uit van een van die Umbelliferen waarvan naast andro-monoecische ook hermaphrodiete en mannelijke vormen bekend zijn bijv. *Heracleum Sphondylium*.

Zooals hierboven reeds gezegd is doet *Heracleum Sphondylium* zich over een groot deel van Midden-Europa voor

1) De Vries, Mutationstheorie, 1, pag. 424.

2) In mijn artikel over cleistogame planten heb ik reeds met een enkel woord de vraag gesteld of niet *Ruellia tuberosa*, *Impatiens noli tangere*, *Impatiens fulva*, *Amphicarpaea monoica*, *Viola spec. div.* in dezen toestand verkeerden.

als eene hermaphrodiete plant. In de omstreken van Neu-Ruppin echter werden daarnevens vormen gevonden, die in de schermen der eerste orde tweeslachtig zijn, wier schermen der tweede orde uit half tweeslachtige en half mannelijke scherpjes zijn samengesteld en wier schermen der derde orde uitsluitend mannelijk zijn, die dus kunnen worden beschouwd ongeveer evenveel mannelijke als tweeslachtige bloemen voort te brengen.

Bij ons te lande vond ik nu nog naast de hermaphrodiete en de Neu-Ruppinsche middenvormen eene groote verscheidenheid van zoodanige vormen, die of als geleidelijke overgangen kunnen worden beschouwd van die middenvormen tot volkomen hermaphrodiete of als geleidelijke overgangen van die middenvormen tot volkomen mannelijke individuen, welke laatste ook bij ons te lande niet ontbreken.

Beschouwen wij nu deze vormenrijke andro-monoecische plant *voorloopig* als een *tussenras* en vergelijken wij hare eigenschappen met die van *Trifolium pratense quinquefolium* die eerst door de Vries uitvoerig is behandeld en later nog nader in alle details door Meuff. Tammes ¹⁾ is onderzocht zoodat van dit ras de eigenschappen het volledigst bekend zijn, dan beginnen wij met ons af te vragen, welke bijzonderheden wij bij *Heracleum* zouden moeten waarnemen wanneer haar monoecische vorm een *tussenras* vertegenwoordigde?

Wij zouden dan moeten waarnemen:

1°. dat een krachtig ontwikkeld exemplaar, bijv. een plant met schermen der 1^{ste} tot 4^{de} orde, meer mannelijke bloemen voortbrengt dan een individu, dat het niet verder heeft kunnen brengen dan tot de vorming van schermen der 1^{ste} en 2^{de} orde;

2°. dat planten op vruchtbaren bodem, over 't algemeen

1) Bot. Zeit. 1ste. Abt., Heft XI, 1904.

genomen, meer mannelijke bloemen voortbrengen in verhouding tot de tweeslachtige, dan planten op minder vruchtbaren bodem;

3°. dat de mannelijk bloemen eerst te voorschijn treden in eene periode, waarin de plant krachtiger is geworden, dat zij langzamerhand in aantal toenemen naarmate het individu sterker wordt, om weer geleidelijk in aantal af te nemen wanneer de plant haar hoogste punt van ontwikkeling heeft overschreden en

4°. dat in elk scherm zoowel als in elk schermpje, dat de beide bloemvormen bevat, de mannelijke bloemen bij voorkeur worden gevonden op die plaats, die met betrekking tot de voeding de voordeeligste is.

Het is niet moeilijk om aan te toonen dat de waarneming de juistheid dezer 4 punten *niet* bevestigt.

Beschouwen wij in de eerste plaats het sub 4° genoemde punt.

Het valt niet te betwijfelen, dat (met uitzondering van de zooeven besproken terminale schermpjes en terminale bloemen) de peripherische schermpjes ten aanzien van de voeding, een gunstiger plaats innemen dan de meer naar binnen gelegen schermpjes en dat in elk schermpje de bloemen aan den omtrek almede eene gunstiger positie innemen, dan die in 't midden van 't schermpje. Dit openbaart zich niet alleen hieraan, dat de binnenschermpjes minder rijk zijn aan bloemen, maar ook zien wij de bloemen kleiner en kleiner worden hoe meer ze van de peripherie verwijderd zijn; vaak komen de centrale bloemen niet meer tot normale ontwikkeling of blijft de vruchtzetting achterwege. Wij zien hier bij de schermen juist hetzelfde als bij langgerekte inflorescenties zooals bijv. die van *Capsella Bursa pastoris* of *Pisum sativum*, dat nl. de laatstgevormde bloemen, geen normale ontwikkeling meer bereiken. Verder geeft elk schermpje — niet alleen een gemengdbloemig, maar ook een zuiver hermaphrodiet schermpje — gelegenheid om op te merken, dat de peri-

pherische bloemen het in ontwikkeling winnen van de centrale.
En nu zien we bij alle Umbelliferen zonder onderscheid:
dat de peripherische schermmpjes het langst hun tweeslachtig-
heid behouden,

dat de mannelijke bloemen altijd het eerst optreden in 't
centrum van 't scherm,

dat daar, waar de schermmpjes gemengd-bloemig zijn, het
aantal tweeslachtige bloemen steeds afneemt van de peri-
pherie naar 't centrum,

dat de binnenschermmpjes vaak reeds geheel mannelijk zijn
wanneer de buitenschermmpjes nog tweeslachtige bloemen
bevatten en

dat overal behalve bij *Oenanthe fistulosa*, *Sanicula europaea*
en *Astrantia* in de schermmpjes de randbloemen tweeslachtig
en de centrale bloemen mannelijk zijn.

M. a. w. kunnen wij zeggen, dat zoowel in het scherm als
in het schermpje de tweeslachtige bloemen steeds die plaats
innemen, die ten aanzien van de voeding de voordeeligste is.

Dat terminale schermmpjes en bloemen allergunstigst ge-
plaatst zijn is duidelijk; het laat zich dan ook gereedelijk
verklaren waarom een top-schermpje vaak rijker is aan twee-
slachtige bloemen dan andere schermmpjes uit het centrum
en waarom in den regel de topbloem uit het schermpje
hermaphrodiet is.

Dat deze stand verreweg de voordeeligste is, kan nog
hieruit afgeleid worden, dat vaak de top-bloem de eenige
tweeslachtige is van 't geheele schermpje. Bij *Meum atha-*
manticum bijv. vindt men zeer vaak zooals hierboven reeds
is medegedeeld, dat in de schermen der tweede orde, de
6—8 binnenste schermmpjes in 't geheel geen tweeslachtige
randbloemen meer bezitten; de eenige tweeslachtige bloem
uit die schermmpjes is de top-bloem. *) En bij de Zweedsche
Oenanthe fistulosa vinden wij 't zelfde.

1) Dit herinnert aan hetgeen bij *Echinophora spinosa* valt op te
merken. (Zie boven).

Wij zien dus juist de omgekeerde verhoudingen van die, welke wij zouden moeten waarnemen wanneer de andromonoecische plant een tusschenras vertegenwoordigde als *Trifolium pratensis quinquefolium*. Het is niet de mannelijke bloem — de *anomalie* — die bij voorkeur wordt aangetroffen op de beste plaatsen, maar de *tweslachtige* bloem en bij verder onderzoek der hierboven genoemde vraagpunten 1, 2 en 3 zal ons dan ook nog verder blijken, hoezeer deze laatste onder den invloed staat der voedingsverhoudingen en zich in alle opzichten gedraagt als een kenmerk, dat in een semilaten toestand verkeert tegenover den actieven toestand der anomalie.

Reeds zooeven heb ik gelegenheid gehad er op te wijzen, dat bij alle andromonoecische Umbelliferen het scherm der eerste orde het minst de anomalie vertoont.

Bij zeer vele vormen treedt de mannelijke bloem het eerst te voorschijn in de schermen der tweede orde, bij andere eerst in die der derde orde en ook wel zijn het eerst de schermen der vierde orde, waarin de mannelijke bloem voor de eerste maal optreedt.

Daar waar deze bloemen zich reeds in de schermen der eerste orde laten waarnemen is hun aantal daar toch steeds beperkter dan in de schermen der tweede en hoogere orden.

Het scherm der eerste orde bewaart derhalve bij alle andromonoecische Umbelliferen het langst het zuivere kenmerk der soort.

Wanneer wij nu bedenken, dat het scherm der eerste orde tevens het terminale scherm der plant is en aan het eind van de hoofdas uitermate gunstig geplaatst is met betrekking tot de voeding, kan ons dit, in verband met het bij de bespreking van het 4^{de} punt meegedeelde, ook niet meer verwonderen; wij vinden hierin eene nadere bevestiging van de reeds uitgesproken meening, dat de *tweslachtige* bloem in latenten toestand verkeerende tegenover de *anomalie*, bij voorkeur optreedt in de gunstigst geplaatste schermen.

Maar we mogen nu ook wel tevens aannemen, dat de plant tijdens den bloei van haar top-scherf, welke bloei eerst intreedt nadat zij zich vegetatief heeft opgebouwd, ook in de krachtigste periode van groei bevindt, in eene periode waarin zij een goed deel van haar voedingsmateriaal aan de ontwikkeling van haar top-scherf ten goede kan laten komen, terwijl alle later ontlukende schermen onder ongunstiger conditie verkeerén, ten eerste wegens hunne plaatsing aan zijassen der tweede of hoogere orde en ten tweede, omdat een zeer groot deel van het voedingsmateriaal aan het rijpen der vruchten uit het eerste scherm wordt ten koste gelegd tijdens den aanleg der schermen der tweede of althans die der hoogere orden. Dit verklaart derhalve waarom in het scherm der tweede orde, de semi-latente tweeslachtige bloem niet meer in die mate op den voorgrond treedt als in het terminale scherm en waarom zij in de schermen der derde en vierde orde meer en meer wijkt voor het raskenmerk.

Het verklaart tevens waarom bij zeer krachtige exemplaren de mannelijke bloemen eerst optreden in de schermen der derde orde en waarom men vaak bij *Sium latifolium*, *Daucus Carota* e. a. eerst laat in den zomer, wanneer de plant haar hoogtepunt in de ontwikkeling reeds overschreden heeft, mannelijke bloemen en zelfs mannelijke schermen te voorschijn ziet komen bij planten, die in hare schermen der eerste en tweede of eerste, tweede en derde orde uitsluitend tweeslachtige bloemen hebben voortgebracht.

Dat inderdaad krachtig ontwikkelde exemplaren meer tweeslachtige bloemen voortbrengen dan zwakke, heeft MacLeod reeds opgemerkt. Bij krachtige exemplaren — zegt hij in zijne aantekening over *Aegopodium Podagraria* — zijn de schermen van den eersten rang en bij zeer krachtige ook die van den tweeden rang schier uitsluitend uit hermaphrodiete bloemen samengesteld, terwijl bij gewone exemplaren de scherpjes in de schermen van den eersten rang ge-

deeltelijk en die van den tweeden rang uitsluitend uit mannelijke bloemen bestaan. Ook Schulz heeft diezelfde opmerking gemaakt bij *Torilis Anthriscus* en *Pimpinella saxifraga* en persoonlijk heb ik de juistheid daarvan herhaaldelijk bevestigd gevonden bij *Pimpinella magna*, *Aegopodium Podagraria*, *Aethusa Cynapium*, *Astrantia major* e. a.

Onderzoekt men nu ten slotte de getallenverhouding der beide bloemvormen in de schermen van zoodanige soorten, die in een groot aantal gevonden worden op gronden van verschillende samenstelling en vruchtbaarheid, dan leert het onderzoek aanstonds, dat het aantal tweeslachtige bloemen op eene vruchtbare standplaats belangrijk grooter is dan op een minder vruchtbare standplaats. *Anthriscus silvestris* en *Chaerophyllum temulum* zijn planten, die bij ons te lande zeer algemeen zijn zoowel op zandgronden, (aan den rand der duinen) als op vruchtbare kleigronden. Beide planten laten zich 't beste beoordeelen naar de samenstelling der schermen der tweede orde.

Van *Anthriscus silvestris* is de gemiddelde samenstelling:

	op zandgrond	op kleigrond
van de 6 buitenste scherpjes	4-5♀ + 11-13♂	7-10♀ + 3-4♂
van de 7 binnenste scherpjes	2-4♀ + 8-11♂	6-7♀ + 4-7♂

En van *Chaerophyllum temulum*:

van de buitenste scherpjes 15♀ + 10♂ + 1♀ 20♀ + 7♂ + 1♀
terwijl de 2 à 3 binnenste scherpjes bij de planten op zandgrond geheel mannelijk zijn.

Uit het hier meegedeelde blijkt derhalve, dat de andromonoecische Umbelliferen in de vrije natuur het karakter dragen van tusschenrassen, en wel van tusschenrassen, waarbij het soorts-kenmerk, de tweeslachtige bloem, in een semilantent toestand verkeert.

Door dit aan te nemen wordt het duidelijk waarom de

anomalie zich het minst vertoont in het terminale scherm, waarom zij eenmaal opgetreden, in aantal toeneemt in de schermen van hoogere orde, waarom in elk scherm het aantal hermaphrodiete bloemen afneemt van de peripherie naar 't midden, waarom in elk schermpje de tweeslachtige bloemen aan den rand en de mannelijke in 't midden zijn geplaatst en waarom bij die soorten, waar in de schermen een top-schermpje voorkomt, dit vaak weer relatief meer tweeslachtige bloemen bevat dan de omringende scherpjes en waarom eindelijk daar, waar in de scherpjes eene topbloem wordt aangetroffen, deze in den regel tweeslachtig is en bij het meer en meer mannelijk worden der scherpjes het langst stand houdt, zoodat zij vaak nog voorkomt in zulke scherpjes, waar de tweeslachtige randbloemen reeds voor mannelijke bloemen hebben moeten plaats maken.

Wanneer ik nu meen, dat er voor mijne opvatting veel te zeggen valt, ben ik er mij toch zeer wel van bewust, dat *zekerheid* omtrent den waren aard van het ras, omtrent den invloed der fluctueerende variabiliteit op de getallenverhoudingen tusschen tweeslachtige en mannelijke bloemen, omtrent de vraag of wellicht plaatselijk van een en dezelfde Umbelliferen verschillende variëteiten of tusschenrassen bestaan en andere daarmee verband houdende vragen alleen door cultuurproeven en statistisch onderzoek verkregen kan worden.

Die overweging heeft mij echter niet teruggehouden van de mededeeling dezer waarnemingen, al is zij dan ook alleen te beschouwen als eene uiteenzetting der gronden, die tot het nemen van cultuurproeven hebben aanleiding gegeven. Ik meen dat het zijn nut kan hebben die gronden uiteen te zetten; ten eerste omdat zij steun geven aan mijne opvatting omtrent het rassenkarakter van vele cleistogame planten en verder omdat men m. i. stellig mag verwachten, dat behalve cleistogame en monoëcische planten, ook wel andere

in de vrije natuur het karakter dragen van door mutatie ontstane rassen en het meegedeelde allicht iets zal kunnen bijdragen om daarop in meerdere mate de aandacht te vestigen.

De cultuurproeven zullen uit den aard der zaak eenige jaren in beslag nemen.
