

GYNODIOECIE
BEI
DAUCUS CAROTA, L.
VON
Dr. M. W. BEIJERINCK.
(Tafel VIII.)

Untersucht man die überaus veränderlichen Individuen eines reicheren Standortes von *Daucus Carota* mit Sorgfalt, so findet man, dass dieselben zu zwei in Habitus und Grösse zwar ganz ähnlichen, allein in Bezug auf die Blüthenverhältnisse scharf getrennten Gruppen gebracht werden können, welche, wenigstens in der Umgegend von Wageningen, nicht durch Uebergangsformen verbunden sind. Die eine dieser Gruppen ist ausgezeichnet durch die schneeweisse Farbe der Blüthendolde, nur das centrale Döldchen oder auch nur die centrale Blüthe des letzteren können dunkel braunroth gefärbt sein. Die zweite Gruppe ist dagegen durch eine grünlich rothe Farbe der Inflorescenz characterisirt; die Stöcke welche in voller Blüthe stehen erlangen dadurch das Aussehen als ob sie schon vollständig verblüht wären, verfolgt man die Sache aber genauer so findet man das Letzteres durchaus nicht der Fall ist, denn anstatt

ihre Kronenblätter abzuwerfen, wie die weissblühenden Pflanzen, behalten die Stöcke der zweiten Gruppe dieselben nicht nur gewöhnlich bis zum Augenblicke der Fruchtreife, sondern es lässt sich nach vollendeter Befruchtung selbst eine beträchtliche Grössenzunahme in der Blütenkrone wahrnehmen. Man würde also mit einem gewissen Rechte sagen können, dass die Pflanzen dieser Gruppe überhaupt nicht verblühen, und diese Behauptung findet noch darin eine weitere Stütze, dass auch die Staubfäden in der Regel nicht abfallen aber entweder vertrocknen, oder, wenn sie, was oft der Fall ist, petaloidisch sind, noch im frischen Zustande auf der Frucht sitzen (Fig. 6).

Bei einer genaueren Prüfung der Geschlechtsverhältnisse ergibt sich nun, dass die erste Gruppe aus hermaphroditischen, die zweite aus physiologisch weiblichen Stöcken besteht. *Daucus Carota* ist demnach eine gynodiöcische Pflanze. Dass dieses Verhalten früher nicht beobachtet worden zu sein scheint ist wenig auffallend, wenn man weiss, dass die weiblichen Pflanzen oft sehr grosse und wohl entwickelte Antheren besitzen mit augenscheinlich ganz normalem Pollen, und dass ihre Sterilität nur darauf beruht, dass diese Antheren nicht aufspringen. Es wundert mich aber, dass ich die weibliche Pflanze nicht als besondere Varietät habe verzeichnet gefunden, da ich dieselbe seit drei Jahren an manchen Orten beobachtet habe und oft in nur wenig geringerer Anzahl, wie die Zwitter. Ich will hier noch bemerken, dass ich bei den cultivirten Möhren bisher nur zweigeschlechtliche Stöcke gefunden habe, allein meine Erfahrung in dieser Beziehung ist sehr beschränkt.

Eine nähere Untersuchung der Blütenformen von den beiden Gruppen ergibt folgendes Resultat.

Die weissblühenden Zwitterpflanzen tragen in der Regel in jedem Döldchen (Fig. 1, Taf VIII) dreierlei leicht zu unterscheidende Blütenarten, nämlich: Erstens, am Rande ganz weibliche Blüten (*fb*) mit grossen äusseren und kleinen inneren Kronenblättern. Nur selten lassen sich in diesen Rand-

blüthen Staubfäden auffinden, welche dann sehr bald abfallen. Noch seltener sind dieselben gänzlich unfruchtbar. Zweitens, mehr nach innen kleinere vollständig männliche Blüthen (*mb*) mit verkümmerten Fruchtknoten. Drittens, im Centrum des Döldchens eine kräftig ausgebildete zwittrige Endblüthe (*hb*), welche beinahe vollständig actinomorph ist; bisweilen fand ich diese Centralblüthe weiblich und ohne Staubfäden. Nur in kümmerlichen Inflorescenzen fehlt die Blüthe und ihre Stelle wird ersetzt durch eine männliche oder bleibt gänzlich leer. Die centralen rothen Blüthen, welche man bei manchen Stöcken, so wohl im Wilden wie in der Cultur bemerkt, stehen entweder vereinzelt oder es sind mehrere deren beisammen. Im ersteren Falle ersetzt die rothe Blüthe oft das ganze centrale Döldchen und trägt dann an ihrem Stiele 2- oder mehr-blättrige Hüllchen. Ist das centrale Döldchen mehrblüthig, so finden sich darin dieselben Blüthenformen wie in den weissen Döldchen, nämlich weibliche Randblüthen, welche dann und wann Staubfäden besitzen, männliche Blüthen mit Staubfäden, bisweilen aber auch ohne diese und dann vollständig steril und eine weibliche Centralblüthe, welche aber auch fehlen kann. An manchen Blüthen dieser rothblüthigen Döldchen sieht man nicht selten 1 oder mehr weisse Kronenblätter, selbst der eine Griffel und die dazu gehörige Hälfte des Nectariums einer Blüthe können roth sein, während der andere Griffel und die andere Nectariumhälfte farblos ist. Die Staubfäden sind in den rothen Blüthen niemals kräftig, ich sah dieselben nur wenn ein oder mehr weisse Kronenblätter gegenwärtig waren, sie waren stets farblos. Fruchtknoten und Griffel sind dagegen wohl ausgebildet und es ist leicht viele reife, aus rothen Blüthen entwickelte Früchte an spontan befruchteten Stöcken einzusammeln; dieselben unterscheiden sich, selbst im reifen Zustande, von den aus weissen Blüthen entstandenen durch die dunkle Farbe des Nectariums. Gewöhnlich sind diese Früchte klein, aber sie enthalten ein oder zwei keimkräftige Samen. Darwin erhielt aus den rothen Blüthen Früchte durch künstliche Be-

Ned. Kruidk. Archief. IV. 3^e Stuk.

stäubung (*). Aussaatversuche mit diesen Samen scheinen mir erwünscht, und ich bin damit begonnen.

Selbst von den rothen Blüten abgesehen, glaube ich nicht, dass eine so reiche Gliederung einer und derselben Dolde wie hier beschrieben, bei anderen Umbelliferen beobachtet ist. *O-ray a grandiflora* scheint sich hier am nächsten an zu schliessen (†).

An den weiblichen Stöcken (fig. 4) der Möhre habe ich nur zwei Blütenarten gefunden, nämlich .erstens, morphologisch zwittrige Randblüthen (*fb*) mit wohl ausgebildetem Fruchtknoten und fünf Staubfäden, und zweitens, morphologisch rein männliche Innenblüthen (*mb*) in jedem Döldchen. Die Kronenblätter der ersteren sind röthlich grün gefärbt, mit kräftigen Mittelnerven und sie können selbst noch auf der ausgereiften Frucht angetroffen werden. Die Staubfäden der Randblüthen sind gross und stark und sie haben Neigung zur petaloiden Metamorphose; besonders die Spitze der Connectivs nimmt leicht Kronblattstructur an, aber auch das Filament zeigt oft Flügelartige Verbreiterung. Auf die Neigung zur Petalodie gynodimorpher Pflanzen wurde schon in anderen Fällen hingewiesen. So gibt F. Ludwig z. B. an (§), dass die Blüten der weiblichen Stöcke von *Mentha*, *Knautia*, u. a. gefüllt sein können.

Der Blütenstaub der weiblichen Möhre (Fig. 7) ist anscheinend vollständig normal; wie in den Zwitterblüthen (Fig. 8) sieht man am jedem Korne zwei Keimporen, welche ungefähr ein Drittel des Umfanges von einander entfernt liegen; in einzelnen Körnen findet man Oeltöpfchen, in gar manchen Vacuolen, welche letztere in dem Pollen von den Zwittern nicht gesehen wurden.

(*) The different Forms of Flowers on plants of the same species, 1st Ed. London, 1877, pg. 8.

(†) H. Müller. Weitere Beobachtungen über Befruchtung der Blumen, I. Verhand. d. Nat. Ver. d. Preuss. Rheinl. Jahr XXXV, 1879, Sep. pag. 37.

(§) Die verschiedenen Blütenformen an Pflanzen der nämlichen Art. Biol. Centralblatt, Bd. IV, 1884, pag. 232.

Kleine, fehlgeschlagene Pollenkörner fand ich nur in den Antheren der Zwitter, nicht bei den weiblichen Stöcken; dieses kann aber blosser Zufall gewesen sein.

Da die Staubbeutel der männlichen Blüten der weiblichen Stöcke ebenfalls nicht aufspringen, müssen alle diese Blüten als nutzlos oder nur als Lockmittel für Insecten betrachtet werden, und der Fruchtansatz dieser Stöcke kann daher nur mittelst Fremdbestäubung durch Zwitterpflanzen zu stande kommen. Die Griffel sind ausserordentlich lange; die Fruchtbildung ist eine ausgiebige, und die Früchte sind kräftig ausgebildet; wir können desshalb in den Blüten der weiblichen Stöcke nicht Organe von geschwächter Lebensthätigkeit erblicken. Rothe Centralblüthen habe ich bei den weiblichen Pflanzen ebensowenig bemerkt, wie die bei manchen Zwittern vorkommende grosse hermaphroditische Mittelblüthe.

Unter den cultivirten Möhren sah ich noch niemals weibliche Stöcke. Bestätigt dieses Factum sich weiter, so ist es gewiss nicht ohne Interesse. Meine Beobachtungen sind aber in dieser Beziehung sehr ungenügend, denn ich hatte bisher keine Gelegenheit die Culturen grosser Samenhändler zu besuchen. Dagegen habe ich eine ziemlich grosse Anzahl im ersten Sommer durchgewachsene Culturmöhren auf dem Versuchsfelde der landwirthschaftlichen Schule untersucht, und stets mit dem genannten Erfolge.

Da ich kaum glauben kann, dass die oben beschriebenen Verhältnisse sich an anderen Fundorten genau auf die nämliche Weise wiederholen werden, hoffe ich, dass andere Botaniker den Möhren ihrer Umgebung Aufmerksamkeit werden schenken wollen. Die Pflanze kann durch ihre vielgestaltigen Blüten zu einer Reihe von Befruchtungs- und Culturversuchen Veranlassung geben, welche auch in praktischer Hinsicht nicht unwichtig sein dürften.

Ich glaube nicht, dass es bei dem gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse möglich ist, eine befriedigende Erklärung des Zustandes der Gynodioë zu geben. Wenn dieselbe als eine

für die Pflanze nützliche Eigenschaft betrachtet werden muss, dann kann die Naturauslese dabei im Spiele gewesen sein, und es muss eine allmähliche Abstufung in den Uebergangsformen zwischen den beiden Extremen gegeben haben. H. Müller nimmt an, dass dieses wirklich der Fall war. Darwin selbst glaubt das aber nicht (*), und in Bezug auf *Daucus Carota* vermag auch ich nicht einzusehen auf welche Weise die Existenz der wenig augenfälligen weiblichen Pflanzen mit ihren grossen geschlossenen Staubbeuteln für die Species nützlich sein kann, — irgend welche Ersparung von Nahrungsmaterial liegt hier ebenso wenig vor, wie eine grössere Wahrscheinlichkeit der Kreuzung oder der Fruchtbildung überhaupt. Ja, ich möchte die Eigenschaft der Gynodiöcie der Möhre eben als eine schädliche betrachten, allein nicht so schädlich, dass dadurch die Existenz dieser weit verbreiteten und kräftigen Species bedroht wäre. Es scheint mir darum nicht unwahrscheinlich, dass die weiblichen Pflanzen durch irgend eine Ursache plötzlich und zu wiederholten Malen entstehen können in Folge des directen Einflusses eines äusseren Umstandes, wobei dann wohl in erster Linie die Nahrungsverhältnisse in Rechnung zu ziehen wären. Dieser Auffassung zu Folge müssen wird in der Gynodiöcie eine ähnliche Erscheinung erblicken wie in das Auftreten einer gefülltblüthigen Pflanze bei der Aussaat einer einfachblüthigen Species. Die Neigung zu Petalodie der Staubfäden der Blüthen der weiblichen Möhre gibt diesem Vergleiche einen besonderen Werth, denn wir sehen, dass wir hier offenbar sehr analoge Erscheinungen vor uns haben müssen, welche auf ähnliche bewirkende Kräfte schliessen lassen.

Da die weiblichen Pflanzen bei den Gynodiöcisten nothwendig durch die Zwitter befruchtet werden müssen, ist es nicht fremd dass aus ihren Samen die letzteren hervorkommen können; merkwürdiger ist es, dass die Mutterform auch wieder selbst aus den Samen reproduzirt werden kann, so dass die

(*) The different Forms of Flowers 1st Ed. London 1877, pg. 303.

Kraft der Erbllichkeit den Einfluss des Zwitterpollens zu überwinden vermag (*). Offenbar stimmen die gynodimorphen Pflanzen auch in dieser Beziehung mit denjenigen Arten überein, welche aus einfach- und gefülltblüthigen Stöcken bestehen, denn bekanntlich entstehen, aus den Samen der letzteren, selbst wenn die Staubfäden vollständig verloren gegangen sind, so dass Selbstbefruchtung ausgeschlossen ist, bei manchen Gartenvarietäten, wie z. B. den Azaleen, sowohl einfach- wie doppeltblüthige Individuen.

Durch diesen Vergleich ist, wie ich glaube eine bessere Einsicht gewonnen in die Natur des Zusammenhanges zwischen den zwei Formen gynodiöischer Pflanzen, und zur Stellung der Nützlichkeitsfrage fühlt man sich nicht weiter gedrungen.

Ich will nun noch kurz die Umstände erörtern, welche nach einigen Autoren zur Entstehung der uns beschäftigenden Variation würden Veranlassung geben können. Die Sache beansprucht besonders desshalb Interesse, weil man darin das Bestreben erblicken kann um die Frage der Organbildung überhaupt auf einfache Ernährungsverhältnisse zurückzuführen; definitive Resultate sind allerdings noch nicht errungen.

F. Ludwig glaubt dass wenigstens in gewissen Fällen die Gynodiöcie eine directe Folge ungünstiger Lebensbedingungen ist und entweder durch schlechte Ernährung oder durch lange fortgesetzte Innzucht hervorgerufen werden kann (†). Darwin scheint auch zu dieser Ansicht überzuneigen (§).

(*) So sagt auch Darwin von einer anderen gynodiöischen Pflanze: „It would however be a mistake to suppose that the nature of the conditions determines the form independently of inheritance; for I sowed in the same small bed seeds of *Thymus Serpyllum*, gathered at Torquay from the female alone, and these produced an abundance of both forms.“ *The different Forms of Flowers*, 1st Ed. 1877, pag. 301.

(†) Die Gynodiöcie bei *Digitalis ambigua* und *Digitalis purpurea*, Kosmos 1885 Bd. I pg. 107.

(§) Von *Thymus Serpyllum* sprechend sagt er: „A very

Dagegen ist C. D ü s i n g, welcher die Frage von einem allgemeineren Gesichtspunkte aus betrachtet hat, im Bezug auf die Entstehung des weiblichen Geschlechtes zum entgegengesetzten Resultat gelangt. Er sagt (*): »Auch für Pflanzen gilt der Satz, dass Nahrungsüberfluss die Ausbildung des weiblichen Geschlechtes, Mangel dagegen die des männlichen Geschlechtes begünstigt.« Etwas weiter citirt D ü s i n g einige Beobachtungen H. M ü l l e r s an Alpenblumen welche für seine Auffassung sprechen. Nach diesem Forscher produziren die schwächeren Pflänzchen von *Astrantia minor* ausschliesslich, oder beinahe ausschliesslich, männliche Blüten, »so dass daher der allmähliche Uebergang von Andromonoecie zur Androdioecie statt findet, und ein Zusammenhang zwischen Schwächlichkeit oder verringertem Nahrungszufluss und Verkümmern des weiblichen Geschlechtes unverkennbar ist.« (†) In Bezug auf die Innzucht kommt D ü s i n g zum Resultat (l. c. pag. 246), dass die Wirkungen einer zu »schwachen geschlechtlichen Mischung« dieselben sind, wie die einer zu schwachen Ernährung, und er versucht zu zeigen, dass in vielen Fällen die Entstehung des männlichen Geschlechtes thatsächlich durch Innzucht begünstigt wird. Gegen diese Betrachtungsweise lässt sich Manches einwenden, worauf ich hier aber nicht eingehen will.

D ü s i n g's Regel, dass die Entstehung des weiblichen Geschlechtes durch kräftige Ernährung, die des männlichen dagegen durch Nahrungsmangel begünstigt werde, gibt in der Frage nach dem Ursprung der Gynodioecie zwar wenig Aufklärung, denn es ist nicht deutlich warum eine besonders kräftige Ernährung in einigen Fällen das Atrophiren der Staubbeutel und das kleiner werden der Blütenkrone in anderen dagegen die Petalodie der Staubfäden veranlassen kann. Mag die Regel nun

dry station apparently favours the presence of the female form." *Forms of Flowers*, 1st Ed. 1877. pg. 301.

(*) Die Regulierung der Geschlechtsverhältnisse bei der Vermehrung der Menschen, Thiere und Pflanzen, Jena 1884, pag. 211.

(†) Alpenblumen, Leipzig 1881 pag. 115.

auch manche Einzelheiten unerklärt lassen, so kann dieselbe darum doch noch nicht werthlos genannt werden (*). Thatsachen, welche damit in geradem Widerspruch stehen, sind mir nicht bekannt und auch das Verhalten der Möhre, kann als der Regel untergeordnet, oder doch wenigstens nicht als eine Ausnahme derselben, angesehen werden. Betrachtet man nämlich zwei gleich kräftig ausgebildete und gleich hohe Stöcke, von welchen der Eine zwittrig und der andere weiblich ist, so zeigt sich, dass bei dem Ersteren eine weit grössere Anzahl von Blütenanlagen zur Entwicklung kommt, wie bei dem letzteren, so dass jede einzelne Anlage bei den weiblichen Pflanze kräftiger ernährt werden kann. Die Figuren 1 und 4 sind nicht ungeeignet um dieses Verhalten zu demonstrieren. Immerhin bleibt es dabei unerklärt, warum in den weiblichen Döldchen so viele physiologisch zwar sterile, allein morphologisch rein männliche Blüten (*mb* Fig. 4) gebildet werden. Findet meine unvollständige Wahrnehmung, dass die Culturmöhren nur monomorph sind weitere Bestätigung, so würde man dieses, angesichts der kräftigen Ernährung welche dabei stattfindet, allerdings als regelwidrig betrachten können. Da die Fruchtbarkeit aber in diesem Falle eine übermässige ist, wäre es möglich dass jede einzelne Anlage weniger kräftig ernährt werde als wie bei oberflächlicher Betrachtung der Fall zu sein scheint.

(*) Auch Prof. Hoffmann in Giessen hat kürzlich die nämliche Regel aufgestellt in seinem Aufsatz über Sexualität, Bot. Zeit. 1885, pag. 162. Zwar folgt aus seinen Beobachtungen, dass bei günstigen Lebensbedingungen die Weibchen von den Männchen besiegt werden, er beweist aber durchaus nicht, dass das Geschlecht im Samen noch nicht differenzirt sei. Denn da er die ausgesäeten Samen nicht gezählt hat, und überdies seine Versuchsbeete so dicht standen, dass dieselben durch ausziehen gedünnt werden müssten, bleibt es möglich, dass die »weiblichen Samen«, und die »weiblichen Keimlinge«, bei mangelhafter Nahrung mehr der Sterblichkeit unterworfen sind, wie die männlichen.

FIGURENERKLÄRUNG ZU TAFEL VIII.

Die Figuren 1, 2, 3, und 8 beziehen sich auf die Zwitterpflanze, 4, 5, 6 und 7 auf die weibliche Pflanze. Die Vergrößerung ist hinter der Rangzahl der Figuren angegeben.

Fig. 1 (6). Centralschnitt durch ein Döldchen einer zweigeschlechtlichen Pflanze mit farbloser Centralblüthe in jedem Döldchen; *iv* Hüllchen; *fb* Fructifizirende Randblüthen; *mb* männliche sterile Blüthen, zwei davon sind noch geschlossen; *hb* die centrale hermaphroditische Blüthe.

Fig. 2 (6). Eine fruchtbringende Randblüthe aus voriger Figur von oben, gewöhnlich fehlen die Staubfäden darin gänzlich.

Fig. 3 (6). Die centrale Blüthe aus voriger Figur von oben; zwei Staubgefässe sind schon ausgebreitet, die drei andren noch nach innen gekrümmt.

Fig. 4 (6). Centralschnitt durch ein Döldchen einer weiblichen Pflanze. *iv* Hüllchen, *fb* fructifizirende Randblüthen mit langen Griffeln, *mb* männliche sterile Blüthen.

Fig. 5 (6). Eine fruchtbare Randblüthe der weiblichen Pflanze mit sterilen einigermaassen petaloiden Staubfäden, von oben. Die Griffel sind sehr gross.

Fig. 6 (6). Eine reife noch nicht getrocknete Frucht der weiblichen Pflanze. Sowohl die lebenden Kronenblätter wie die abgestorbenen Staubfäden sind noch auf der Frucht sichtbar.

Fig. 7 (400). Blütenstaub aus den nicht aufspringenden Staubbeuteln einer Randblüthe einer weiblichen Pflanze. Jedes Korn zeigt zwei Keimporen und eines der Körner eine Vacuole.

Fig. 8 (400). Blütenstaub aus den aufspringenden Staubbeuteln einer Zwitterpflanze, unten sieht man zwei verkümmerte Körner.

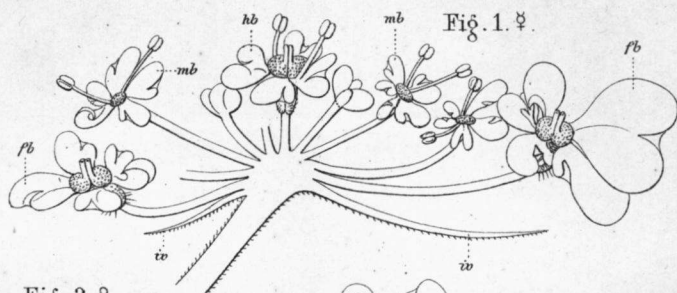


Fig. 2. ♀.

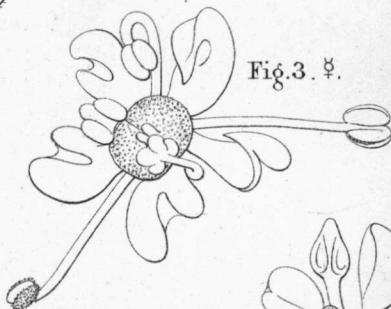
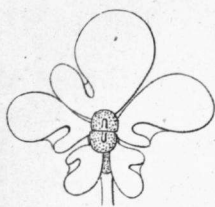


Fig. 3. ♀.

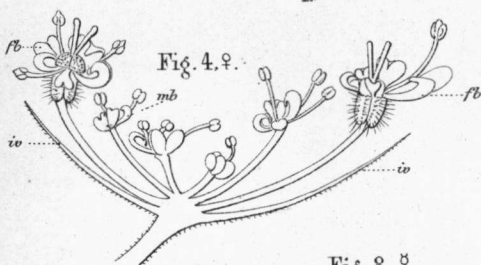


Fig. 4. ♀.

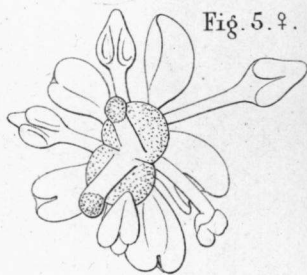


Fig. 5. ♀.

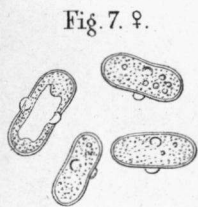


Fig. 7. ♀.

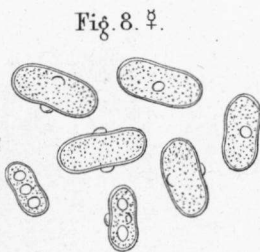


Fig. 8. ♀.

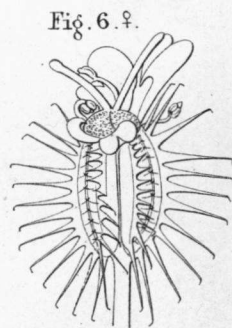


Fig. 6. ♀.

A. J. W. sculps.

M. W. B. del.

P. W. M. T. impr.

Gynodioecae bei Daucus Carota L.