

11. E. Werth: Zur experimentellen Erzeugung eingeschlechtiger Maispflanzen und zur Frage: Wo entwickeln sich gemischte (androgyn) Blütenstände am Mais?

(Mit 2 Abbildungen im Text.)

(Eingegangen am 18. November 1921. Vorgetragen in der Dezembersitzung 1921.)

1. K. GOEBEL bildet in der Figur 50 (S. 119) seiner Experimentellen Morphologie¹⁾ eine künstlich in Hungerkultur gewonnene Kümmerpflanze vom Mais ab, die er im Text als ein „Zwergmännchen“ bezeichnet, da es keine weibliche Infloreszenz besitze. Ich habe, im Zusammenhang mit umfangreichen Untersuchungen an der Maispflanze, auch die GOEBELschen „Zwergmännchen“ zu erlangen gesucht. Ich erhielt die extremsten Kümmerpflanzen bei Dichtsaat in Töpfen. Diese verhielten sich aber durchaus anders, als wie es GOEBEL für seine Versuchspflanzen angibt. Es dürfte deshalb angebracht sein, das Ergebnis meiner Versuche hier einem größeren Kreise von Fachgenossen bekanntzugeben. Da ich, im Gegensatz zu GOEBEL, mit vielen Hunderten von Pflanzen operierte, so kann das von mir gewonnene Resultat kein zufälliges sein.

Das bunteste Bild erhält man bei Dichtsaat eines Sortengemenges (nicht einer einzelnen Sorte) in jedem Topf. Solche Versuche geben daher am besten ein Bild der verschiedenen überhaupt in Betracht kommenden Möglichkeiten der Entwicklung der Kümmerformen. In Anbetracht des beschränkten hier zur Verfügung stehenden Raumes muß ich mich damit begnügen, nur eine solche Versuchsreihe hier in ihren Ergebnissen vorzuführen. Ich bemerke aber ausdrücklich, daß auch die andern Hungerversuche sämtlich nach derselben Richtung ausgeschlagen sind, also ein durchaus gleichsinniges Ergebnis zeitigten.

20 Töpfe mit einem inneren Durchmesser von 22--25 cm wurden mit gewöhnlicher Dahlemer Erde gefüllt und mit einer Dichtsaat eines Gemenges von 20 verschiedenen Maissorten besetzt. Es entwickelten sich im ganzen in den 20 Töpfen 618 Pflänzchen; die Zahl, die dabei auf den einzelnen Topf kam, schwankte zwischen 14 im Minimum und 43 im Maximum. Die

1) K. GOEBEL: Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. Leipzig und Berlin 1908.

Größen (Höhen) der Pflänzchen am Ende der Vegetationsperiode lagen im allgemeinen zwischen 2½ und 75 cm. Größere Pflanzen (z. B. 99, 115, 119 cm) bildeten nur Ausnahmen. In der Regel waren in jedem Topf einige Pflanzen den übrigen erheblich vorausgeeilt und hatten sich besser entwickelt. Im ganzen ergab sich am Ende der Vegetationsperiode folgendes Zahlenverhältnis¹⁾:

Von 437 Pflanzen entfielen auf die einzelnen hierunter näher charakterisierten Entwicklungsgruppen:

1. Mindestens ein Seitenkolben mit entwickelten Narben, Endstand mit entwickelten Antheren, Pflanzen meist über 50 cm hoch	60 = 13,73 %
2. Seitenkolben noch ohne differenzierte Narben, Endstand mit einer bis vielen entwickelten ♂ Blüten	10 = 2,29 %
3. Seitenkolben mit erkennbaren Narben, Endstand mit ein bis mehreren ♀ und ebenso ♂ Blüten (mit Antheren)	2 = 0,46 %
4. Seitenstand ohne differenzierte Narben, Endstand mit wenigen ♂ und ♀ Blüten, sonst verkümmert	4 = 0,92 %
5. Ohne erkennbaren Seitenkolben, Endstand mit 5 ♀ und 1 ♂ Blüte	1 = 0,23 %
6. Mindestens 1 Seitenkolben mit entwickelten Narben, Endstand ♂ Charakters, aber verkümmerten Blüten	136 = 31,12 %
7. Seitenkolben noch ohne differenzierte Narben, Endstand ♂ Charakters, aber verkümmert	79 = 18,08 %
8. Seitenkolben mit differenzierten Narben, Endstand mit einer bis zahlreichen ♀ Blüten, sonst verkümmert	14 = 3,20 %
9. Seitenkolben noch ohne differenzierte Narben, Endstand mit einer bis zahlreichen ♀ Blüten, sonst verkümmert, Pflanzen meist unter 15 cm hoch	46 = 10,53 %
10. Ohne erkennbaren Seitenkolben, Endstand mit etlichen bis vielen ♀ Blüten, sonst verkümmert, Pflanzen meist unter 15 cm hoch	33 = 7,55 %
11. Ohne erkennbaren Seitenkolben, Endstand verkümmert, Pflanzen stets unter 10 cm hoch	52 = 11,90 %

1) Von der Gesamtzahl (618) der Topfpflanzen dieser Versuchsreihe wurde ein Teil zu weiteren Versuchen umgetopft. Es konnte daher nur der, allerdings größere Teil analysiert werden.

Zur experimentellen Erzeugung eingeschlechtiger Maispflanzen usw. 71

Aus den vorstehenden Zahlen ergibt sich eine deutliche Tendenz zur Verweiblichung der Maispflanzen im Gefolge der Hungerkur, also das Gegenteil von dem, was GOEBEL auf Grund seiner wenig umfangreichen Versuche verzeichnet.

Alle Pflanzen sind mehr oder weniger kümmerlich und in der Entwicklung zurückgeblieben¹⁾ gegenüber den unter gewöhnlichen Ernährungsbedingungen, d. h. bei üblicher Pflanzweite erwachsenen Maisstöcken.

Die Pflanzen der ersten beiden Gruppen = 16,02 % sind in ihrer Organisation normal.



Abb. 1. ♀ Terminalstände von Kümmerpflanzen des Mais. Links mit halb entwickelten Blüten, rechts Fruchtstand. Die Spitzen der Blütenstände verkümmert. Nat. Größe.

Weiblich durch Verkümmern des Endstandes sind die Gruppen 6 und 7 = 49,20 %.

Weiblich durch Ausbildung weiblicher Blüten an dem sonst verkümmerten Terminalstande, mit oder ohne Ausbildung eines (♀) Seitenkolbens, sind die Pflanzen der Gruppen 8, 9, 10 = 21,28 %.

Zwischen den normalen und den rein weiblichen Pflanzen stehen die Gruppen 3, 4 und 5 mit zwittrigem Terminalstande; sie machen je noch nicht 1,0 % aus, zusammen = 1,61 %.

Schließlich wird noch die Gruppe 11 von den allerkleinsten Pflänzchen gebildet, die in beiden Geschlechtern verkümmert sind = 11,90 %.

1) Man muß hier klar auseinanderhalten: kümmerlich und in der Entwicklung zurückgeblieben einerseits und verkümmert, d. h. definitiv funktionslos geworden, andererseits.

Es sind also:

Normal (mit ♂ und ♀ Blütenstand)	16,02 %
Weiblich (durch Verkümmern des ♂ Endstandes, also ohne Änderung des Organisationsplanes)	49,20 %
Weiblich (mit Ausbildung ♀ Blüten am Endstande, d. h. unter Änderung des Organisationsplanes)	21,28 %
Abnorme Übergangsformen (mit zwittrigem Terminalstande) nur	1,61 %
Steril (durch Nichtausbildung bzw. Verkümmern des ♀ wie ♂ Blütenstandes).	11,90 %
Summa	100,01 %

Die Versuchsreihe lieferte mithin neben 16 % geschlechtlich normalen und 12 % geschlechtlich ganz verkümmerten Exemplaren nicht weniger als 70½ % weiblicher Pflanzen; das ist weit über die Hälfte, annähernd $\frac{3}{4}$, aller Versuchspflanzen.

Auch da, wo im Gefolge der mangelhaften, die Bildung von Seitenachsen hemmenden Ernährung der ♀ Blütenstand zu verkümmern drohte, setzte sich das ♀ Geschlecht durch, indem es zur Ausbildung ♀ Blüten am Terminalstande kam, deren normale ♂ Blüten verkümmerten. Nur in ganz wenigen Fällen (nur 1½ %) verblieben dabei ein bis mehrere ♂ funktionsfähige Blüten am Terminalstande neben den ♀ bestehen¹⁾. Rein ♂ Pflanzen konnten in keinem einzigen Falle beobachtet werden²⁾.

Ökologisch erscheint das Verhalten der einzelnen Maispflanze verständlich. Sie kann den für die Fortpflanzung nötigen Pollen von einem andern Stocke entlehnen — wie denn im Experiment auch in ungezählten Fällen tatsächlich Fruchtbildung in solchen ♀ Terminalblüten eingetreten ist —, nicht aber die zu befruchtende Samenanlage. Eine Erklärung ist damit aber wohl kaum gegeben. Das Ergebnis der Versuche läßt sich vielleicht unserm Verständnis näher bringen, wenn wir uns vergegenwärtigen, daß unter den polygamen Blütenpflanzen gynomonözische und gynodiözische bei weitem häufiger sind, als die entsprechenden männlich bevorzugten Formen, für die wir nur verhältnismäßig

1) Solche Formen erhielt schon KNOP (Erster Bericht vom Neuen Landwirtschaftl. Inst. d. Univ. Leipzig, 1881; zitiert nach STRASBURGER) bei Kultur des Mais in Nährlösung, die statt schwefelsaurer Magnesia unterschwefelsaure enthielt.

2) Vergl. hierzu G. BOHUTINSKÝ: Entwicklungsabweichungen beim Mais. Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, Bd. 32, 1914. S. 222—248.

wenige Beispiele kennen. Es scheint danach bei der stammesgeschichtlichen Wandlung angiospermer Formen aus zwittrigen zu eingeschlechtigen ganz allgemein das ♂ Geschlecht leichter und früher unterdrückt zu werden als das ♀. Das dürfte dann aber einen ähnlichen Ausschlag unter bestimmten äußeren Verhältnissen für das individuelle Leben der Pflanze zur Voraussetzung haben.

2. Die Versuche zur Beantwortung der zweiten in der Überschrift gestellten Frage gingen von der Prüfung der von ILTIS¹⁾ u. a. aufgestellten Behauptung aus, daß — wie ja etwas Ähnliches vom Antherenbrand bei zweihäusigen Caryophyllaceen bekannt ist — der Maisbrand (*Ustilago Maydis*) ursächlich an der Entstehung androgyner Blütenstände der Wirtspflanze beteiligt sei. Meine Versuche²⁾ konnten diese Ansicht in keiner Weise stützen, und es bedarfe so das Auftreten der gemischten Blütenstände einer anderweitigen Erklärung. Eine solche glaube ich in dem Ergebnis meiner diesbezüglichen Versuche geben zu können. Ich kann wiederum auch hier des mangelnden Raumes wegen nur einen Teil meiner Versuche exzerpieren, bemerke aber auch dabei, daß alle übrigen durchaus in ihren Ergebnissen gleichsinnig ausfielen.

Bei den unter gewöhnlichen Verhältnissen auf freiem Felde mit verschiedenen Maissorten bewerkstelligten Versuchen kamen auf:

1651 Pflanzen: 1622 normale Hauptsprosse mit männlichem Gipfelstand, dagegen 29, das sind nur 1,75 %, mit androgynem Terminalstande. Dagegen stehen 377 Nebensprossen derselben Maispflanzen, die mehr oder weniger die normale Entwicklung selbständiger Pflanzen mit männlichem Terminalstande zeigen: nicht weniger als 344 Seitensprosse entgegen mit gemischtem Gipfelstande, das sind 47,71 %.

Also ca. die Hälfte der nicht einfach an die Sproßbasis verückte weibliche Kolbenäste darstellenden (basalen) Seitentriebe hat androgyne Gipfelstände gebildet, während solches bei den Hauptsprossen in noch nicht 2 % der Fall war.

Die Ausbildung androgyner Blütenstände ist danach fast aus-

1) H. ILTIS: Über einige bei *Zea Mays* L. beobachtete Atavismen, ihre Verursachung durch den Maisbrand, *Ustilago Maydis* D. C. (Corda), und über die Stellung der Gattung *Zea* im System. Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre, V, 1911, S. 38 ff.

I. CHIFFLOT: Sur la castration chez *Zea Mays* L. var. *tunicata* produite par l'*Ustilago Maydis* C. R. Acad. Sc. Paris, 1909, 148, S. 426.

2) Siehe Mitteilungen aus der Biologischen Reichsanstalt Heft 14, 1913, S. 12/13.

schließlich Sache der basalen Seitensprosse¹). Diese können überhaupt die folgenden Ausbildungsweisen zeigen:

1. Sie bringen nur einen weiblichen Blütenstand hervor und können daher als an die Basis der Hauptpflanze verrückte normale Kolbenäste angesehen werden;
2. sie besitzen einen männlichen Gipfelstand und ein oder mehrere laterale Kolben, sind also wie selbständige Pflanzen entwickelt. Zwischen diesen Extremen stehen
3. die Seitensprosse mit gemischtem Terminalstande, die als morphologische Zwischenformen zwischen 1. und 2. aufzufassen sind.

Wurde die Selbständigkeit der Seitentriebe durch frühzeitiges Kappen der Hauptachse gefördert, so entwickelten sich fast ausschließlich aus den Seitenachsen ganz normale Maispflanzen mit terminalem Blütenstande und zumeist 1 bis 2 (bis 3) lateralen Kolben. Gemischte Blütenstände traten bei einem derartigen Versuche nur mehr bei 5,63 % der Seitenachsen auf gegen 41,43 % eines gleichzeitig laufenden Versuches mit unbehandelten Pflanzen, wobei bemerkt sei, daß die durchschnittliche Zahl der Seitentriebe bei den gekappten Pflanzen keine größere war als bei den unbehandelten²).

Die verschiedenen Sorten des Mais verhalten sich in bezug auf die aufgeworfene Frage naturgemäß nicht (zahlenmäßig) absolut gleich, doch schlagen sie alle, soweit meine Versuche sie erfaßt haben, nach derselben Seite hin aus. Bei 24 verschiedenen Sorten bzw. Bastarden und Provenienzen der Versuche der letzten beiden Jahre (1920 und 1921) schwankt die Prozentzahl der Haupttriebe mit androgynem Endstande zwischen 0 (17 Fälle) und 22 (ein Fall, sonst immer unter 5), die Prozentzahl der (denselben Pflanzen angehörenden) Nebentriebe mit androgynem Endstande zwischen 0 (2 Fälle) und 82. Im ganzen steigt mit der ersten Zahl (Haupttriebe) auch die zweite, und der Prozentzahl 22 für den Haupttrieb entspricht auch die höchste für den Nebentrieb: 82 (Deutscher Zahnmais). Es macht sich also — bei aller Verschiedenheit der einzelnen Sorten und Provenienzen — eine gleichartige Tendenz in dem geschilderten Sinne deutlich bemerkbar.

1) Vergl. P. GRAEBNER: Rückschlagszüchtung des Maises. Berichte der Deutschen Bot. Gesellschaft, 30, 1912, S. 4—10.

2) Vergleiche hierzu jedoch L. BLARINGHEM: Mutation et traumatismes, étude sur l'évolution des formes végétales. Paris 1908.

Ein sehr interessantes Bild gewährt das Größen- (Längen-) verhältnis der in bezug auf das Geschlecht sich verschieden verhaltenden Formen der basalen Seitensprosse. Ich gebe hier eine Reihe Zahlen, wobei natürlich nur solche Pflanzenstöcke zu verwenden waren, die je mehrere Seitentriebe gebildet hatten (siehe die beistehende Liste).

Sorte	Hauptspieß lang cm	Nebensprosse		
		wie Haupt spieß ent- wickelt cm	mit androgynem Endstand cm	rein weib- lich (wie Kolbenast) cm
Nannerotollo	160	—	93, 76	51
"	152	150, 141	—	—
"	165	132	115	40
"	163	137	—	25
"	174	144	137	23
"	151	67	42	18
Pfaffmais the Pearl	167	—	132 ¹⁾ , 92 ²⁾	—
"	205	—	—	106, 60, 30
"	?	178, 168	130	20
"	162	156	115	103, 72
"	156	165	118	22
"	200	—	195, 190	40
"	175	—	—	30, 17
"	177	—	38	40
"	170	175, 160	162	—
"	168	—	152, 145	48
"	168	175	130	—
"	183	—	150	60
"	158	—	135	47
"	142	141	82	74
Deutsch.Edel-Cinquantino	170	72	—	15
"	142	—	52	26
"	157	158, 154	—	—
"	162	—	93	25
Golden Eagle	187	225, 200	—	—
"	208	208, 190	158	—
"	234	225, 200	75	—
"	200	—	132	—
"	240	200	—	—
"	210	240	95	42
"	228	215, 192, 171	—	—
"	256	248	216	—
"	245	—	217, 215, 193	—
Ancho-Mais	186	158, 150	114	—
Zea-Mais <i>tunicata</i> <i>peptilla</i>	138	104	72	40
" <i>mexicana</i>	152	140, 137	25	30
"Tasselfrüchtige Formen"	132	112, 88	43	—
"	125	164, 128, 117	117	—
"	130	—	61	28
"	143	88	98, 47	50
"	142	97	47	—
"	110	108	76, 45	52

1) Mit 1, 2) mit weiblichem Habitus des Blütenstandes.

Wir ersehen aus der Übersicht, daß die Zahlen (Längen bzw. Höhen) der Nebensprosse nach rechts abfallen: ein paar Ausnahmen zeigen eine Differenz von nur wenigen Zentimetern. Es ergibt sich also eine Größenabnahme nach den rein weiblichen Trieben hin. Niemals erreichen andererseits die Nebentriebe mit androgynem Gipfelstande die Höhe des zugehörigen Hauptsprosses. Wohl aber ist dies mehrfach — wenn auch nicht im Durchschnitt — der Fall bei den basalen Nebensprossen, die die Ausbildung wie eine normale Pflanze mit männlichem Terminalstande erfahren haben. Aus ihrer Stellung zum Hauptsproß losgelöst, würden sie nicht mehr als Nebentriebe zu erkennen sein.

Rechnen wir (was im Mittel für die in der Übersicht geführten Exemplare ungefähr zutrifft) auf jede Maispflanze an basalen Seitensprossen einen sich wie der normale Hauptsproß verhaltenden, einen mit androgynem Gipfelstande und einen rein weiblichen, so können wir aus dem Mittel der beistehenden Zahlen für die 3 Formen von basalen Seitenachsen uns eine „Normal-Maispflanze“ errechnen, die folgende Dimensionen zeigt:

	Hauptsproß	Nebensprosse		
		a) wie Hauptsproß entwickelt	b) mit androgynem Endstande	c) rein weiblich
Höhe in cm	171,5	157,1	112,7	42,5

Noch klarer geht das Größenverhältnis aus dem beistehenden Blockschema hervor. Man sieht hier deutlich die Annäherung der sich wie normale Hauptsprosse verhaltenden Nebensprosse an erstere, die Kleinheit der rein weiblichen basalen Sprosse, die sich dadurch morphologisch an die gewöhnlichen seitlichen Kolbenäste anschließen, wie schließlich die Mittelstellung der mit androgynem Endstande versehenen (basalen) Seitentriebe.

Da der Hauptsproß zuerst, die basalen Nebensprosse früher als die höher inserierten Seitenäste zur Entfaltung gelangen, so kann man sagen: die zuerst entfalteteten Sprosse der Maispflanze enden mit einem männlichen, die zuletzt entfalteteten mit einem weiblichen Blütenstande, während in den Zwischenlagen gemischte (zweigeschlechtige) Blütenstände zustande kommen. Hier (in den Zwischenlagen) ist der regulatorische Reiz nicht einseitig genug, um ganz nach der einen oder anderen Richtung hin zu wirken.

Es liegt nahe, den die Entwicklung des einen oder anderen Geschlechtes bewirkenden Reiz mit wechselnden Ernährungsver-

hältnissen in Zusammenhang zu bringen. Man möchte glauben, daß die früher zur Entfaltung gelangenden Sprosse in bezug auf die Ernährung günstiger gestellt sind als die späteren. Es würde dann eine bessere Ernährung vermännlichend, eine schlechtere verweiblichend auf den Maissproß wirken, was mit dem übereinstimmt, was bei den Hungerversuchen für das ganze Pflänzchen



Abb. 2. Durchschnittliches Größenverhältnis der verschiedenen Sprosse einer Maispflanze ($\frac{1}{20}$ der nat. Größe). I: Hauptsp. mit 2 Endstände, II: Nebensp. mit 1 Endstände, III: Nebensp. mit $\frac{1}{2}$ Endstände, IV: Nebensp. mit $\frac{1}{4}$ Endstände.

gilt. Das wäre das Gegenteil von dem, was K. GOEBEL (a. a. O.) geschlossen hat, würde sich aber mit dem decken, was derselbe Autor für die Fichte (ebenda S. 118) angibt — und, wie es scheint, auch allgemein für die Pflanze verstanden wissen will —, daß nämlich die Spitze derjenige Teil der Pflanze ist, „der in der Zufuhr der organischen Baustoffe am meisten begünstigt ist“. An der Spitze der Maispflanze wird aber der männliche Blütenstand, „an den weiter unten liegenden Ästen“ der weibliche Kolben entwickelt.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1922

Band/Volume: [40](#)

Autor(en)/Author(s): Werth Emil

Artikel/Article: [Zur experimentellen Erzeugung eingeschlechtiger Maispflanzen und zur Frage: Wo entwickeln sich gemischte \(androgyn\) Blütenstände am Mais? 69-77](#)