© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

23. E. Werth: Über die Bestäubung von Viscum und Loranthus und die Frage der Primitivität der Windblütigkeit wie der Pollenblumen bei den Angiospermen. I.

(Mit 1 Abbildung im Text.)

(Eingegangen am 23. November 1922. Vorgetragen in der Januarsitzung 1923.)

Lange Zeit schien die Art der Bestäubung bei der Mistel, unserer bekanntesten schmarotzenden Blütenpflanze, vollkommen geklärt zu sein und es außer Zweifel zu stehen, daß diese durch Insekten bewerkstelligt wird[1]). In den letzten Jahren hat nun aber E. HEINRICHER, der verdienstvolle Erforscher der Biologie der phanerogamen Schmarotzerpflanzen, wiederholt die Frage von neuem angeschnitten[2]) und sich mehr und mehr für den Modus der Windbestäubung bei *Viscum* entschieden. Da ähnliche Widersprüche in der Beurteilung des Bestäubungsmechanismus bei stark reduzierten Blütenformen gar nicht so selten sind, so möchte ich in folgendem einmal eine Lösung der Frage auf einer breiteren Vergleichsbasis versuchen.

In den verschiedensten Verwandtschaftsgruppen der Angiospermen begegnen wir Blütenformen, welche die Blütenbiologie als die primitivste honigführende Anpassungsstufe unter den Insektenblütigen auffaßt. Als Prototyp für diese, danach gut als Schirmblumentypus zu bezeichnende Form kann die Umbelliferenblüte gelten. Es handelt sich also um kleine, zu größeren Ständen vereinigte Blüten mit offenem, häufig von einem diskusartigen Gewebspolster ausgeschiedenen Honig (Fig. 1—5 und 13).

1) E. LOEW: Notiz über die Bestäubungseinrichtungen von *Viscum album*. Bot. Centralbl. 1890, S. 129—132. — LINDMANN: Einige Notizen über *Viscum album*. Bot. Centralbl. 1890, S. 241 — O. KIRCHNER: Über einige irrtümlich für windblütig gehaltene Pflanzen. Jahrb. d. Ver. f. Vaterl. Naturk. Württemberg 1893, S. 96—110. — v. TUBEUF: Überblick über die Arten der Gattung *Arceuthobium* mit besonderer Berücksichtigung ihrer Biologie und praktischen Bedeutung. Naturw. Ztschr. f. Forst- u. Landwirtsch. 17, 1919.

2) E. HEINRICHER: Ist die Mistel (*Viscum album* L.) wirklich nur Insektenblütler? Flora, Neue Folge, Bd. 13, 1919. — Derselbe: Ein Versuch, Samen, allenfalls Pflanzen aus der Kreuzung einer Laubholzmistel mit der Tannenmistel zu gewinnen. Ber. d. D. Bot. Ges. 37, 1919. — Derselbe: Über die Blüten und die Bestäubung bei *Viscum cruciatum* Sieb. Ber. d. D. Bot. Ges. 40, 1922.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

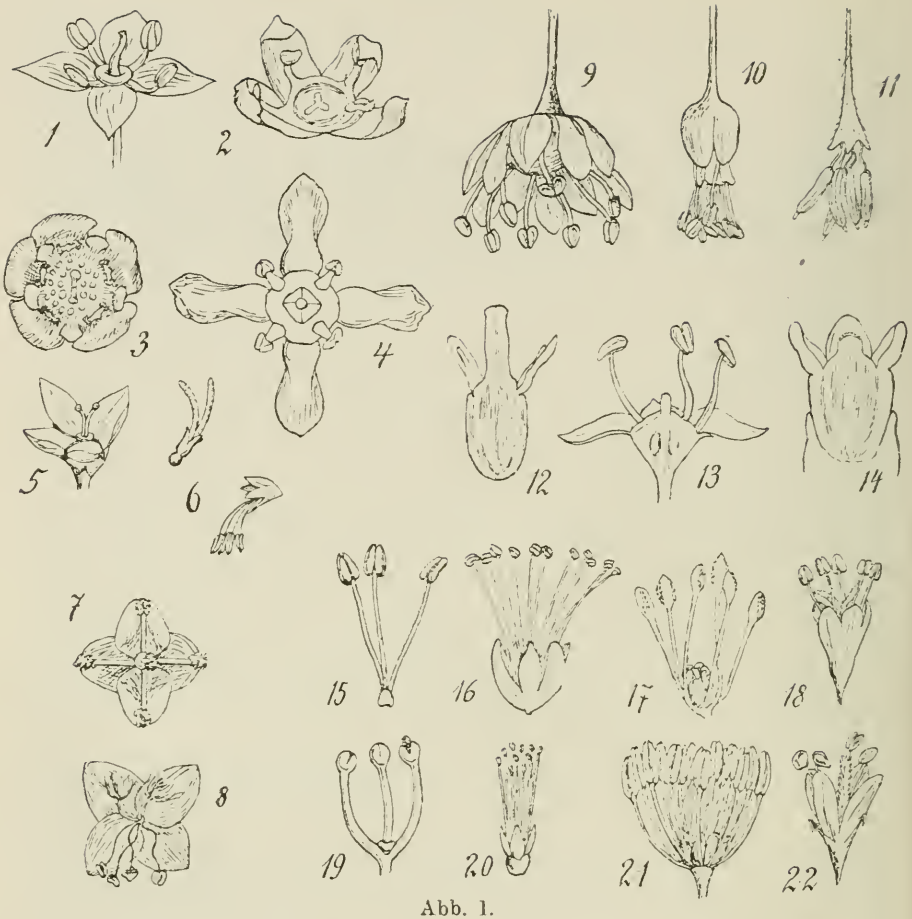

Abb. 1.

1.–5 Formen des Schirmblumentypus: 1. *Cornus mas* (6/1); 2. *Beta vulgaris* (6/1); 3. *Ribes rubrum* (3/1); 4. *Evonymus europaea* (3/1); 5. *Galium antarcticum* (5/1); alle mit ring- oder polsterförmigem, völlig offen liegendem Nektarium, dieses bei 3. Honigtröpfchen zeigend. — 6. *Coprosma hirtella* Labill., eine windblütige Rubiacee (ca. 1/1); 7. *Sanguisorba tenuifolia* mit funktionierendem Ringnektarium um die Basis des (etwas nach rechts gebogenen) Griffels (4/1); 8. *Poterium Sanguisorba*, windblütig, mit dem Rudiment eines Ringnektariums (4/1). — 9.—11. Reduktionsreihe in der Gattung *Acer*: 9. *Ac. platanoides*, scheinzwittrig, mit polsterförmigem Nektarium (2/1); 11. *Ac. Negundo*, eingeschlechtlich und windblütig (4/1); 10. *Ac. orientalis* = Zwischenform (2/1).— 12—14. Vergl. der Blütenlängsschnitte von *Loranthus europaeus* ♀ (12) (ca. 6/1) und *Viscum album* ♀ (14) (ca. 6/1) mit denjenigen einer typischen Schirmblume: *Hedera Helix* (13.) (3/1). — 15.—22. Vergleich von Juliflorenblüten (15—18.) mit solchen anderer Verwandtschaftsgruppen (19.—22.): 15. *Salix amygdalina*; 19. *Myzodendron oblongifolium* D. C. — 16. *Castanea vesca* (ca. 5/1); 20. *Dichrostachys nutans* Benth. (4/1). — 17. *Saururus cernuus* (ca. 3/1): 21. *Thalictrum flavum* (ca. 3/1). — 18. *Ulmus campestris* (ca. 2/1); 22 *Acaena adscendens* (3/1).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Da, wo dieser Blütentypus nicht, wie z. B. bei den Umbelliflorен, geschlossene Gruppen bildet, sondern mehr oder weniger vereinzelt innerhalb einer größeren Verwandtschaftsgruppe auftritt, kennzeichnet er sich deutlich als Reduktionstypus. So z. B. bei den Rosaceen, wo die Gattungen *Alchemilla* und *Sanguisorba* (Fig. 7) sich durch Reduktionen in der Blütenhülle, in der Gliederzahl des Andröceums wie des Gynöceums von den anderen Mitgliedern der Familie abheben. Dazu kommt als Spezialisationsmerkmal die deutliche Ausbildung des Blütennektariums zu einem Diskus. Auch die Farbe der Blüten hat eine Reduktion erfahren. Weitere Reduktionen führen zum Verlust des Nektariums; und hiermit zusammen machen sich bei der mit *Sanguisorba* nahverwandten gynodiöcischen *Acaena* (Fig. 22) die ersten Anfänge der Unterdrückung des einen Geschlechtes in den Blüten bemerkbar. Ein noch weiterer Schritt in der Rückbildung führt bei *Poterium* (= *Sanguisorba minor* Scop. [Fig. 8]) zur Trennung der Geschlechter, verbunden mit Anpassung an Windbestäubung.

Ähnliche Reduktionsreihen können wir in verschiedenen Verwandtschaftsgruppen aufstellen (Fig. 5 und 6; 9—11). In allen Fällen läßt ein Vergleich mit dem Typus der betreffenden Familie oder Verwandtschaftsgruppe höherer Ordnung keinen Zweifel daran, daß in unseren Formreihen wirkliche Rückbildungen vorliegen. Diese führen von einer ersten noch entomophilen Phase (Schirmblumentypus) über eine neutrale Übergangsform (ohne klare „Anpassungs"-Merkmale nach der einen oder anderen Richtung) zur Windblütigkeit.

Beispiele. Ranunculaceen: *Cimicifuga* — *Actaea*, *Thalictrum flavum* (Fig. 21), *Th. aquilegifolium* u. a. — *Thalictrum minus* u. a. = windblütig.

Saxifragineae: *Chrysosplenium*, *Ribes rubrum* (Fig. 3), *R. alpinum* u. a. — ? — *Myrothamnus* = windblütig.

Euphorbiaceen: *Aleurites*, *Croton*, *Phyllanthus* — *Dalechampia* — *Ricinus*, *Mercurialis*, *Colliguaya* = windblütig.

Chenopodiaceen: *Beta* (Fig. 2), *Chenopodium* (*Vulvaria* u. a.) — *Atriplex* — *Spinacia* = windblütig.

Rubiaceen: *Rubia*, *Galium* (Fig. 5) — ? — *Phyllis*, *Coprosma*, *Nertera* = windblütig.

Caprifoliaceen: *Viburnum*, *Ebulum* — *Sambucus* (*nigra*, *racemosa*) — ?.

Hier interessiert uns zunächst noch die erste Phase unserer Reduktionsreihen. Die dahin gehörigen Formen sind charakteri-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

siert als Reduktionsformen durch Verkümmerung des Kelches, z. B. bei Umbelliferen, Cornaceen, Araliaceen, *Buxus*, *Vitis*, *Ampelopsis*, *Ceratonia*, *Galium*, *Rubia*, *Ebulum*, *Viburnum*; durch Verkümmerung der Krone, z. B. bei *Alchemilla*, *Sanguisorba*, *Ceratonia*, *Chrysosplenium*, *Ribes*, *Rhamnus*; durch Verringerung der Gliederzahl des Andröceums, z. B. bei *Alchemilla*, *Ribes*, *Evonymus*, *Ilex*, *Buxus*, *Rhamnus*, *Vitis*; durch gänzliches oder gelegentliches Schwinden des einen oder anderen Geschlechts, z. B. bei *Ceratonia*, *Ribes alpinum*, *Buxus*, Anacardiaceen, *Ilex*, *Evonymus*, *Acer*, *Rhamnus*, *Vitis*, Umbelliferen, *Galium*.

Eine Reduktion hat in den meisten Fällen auch die Blütenfarbe erfahren, d. h. die Blüten sind weiß oder grünlich geworden. Beispiele: *Acer* (grünlich), *Evonymus* (weißlichgrün), *Ilex* (weiß), *Rhamnus Frangula* (grünlichweiß), *Vitis vinifera* (grünlich), *Ampelopsis* (ebenso), *Buxus* (ebenso), *Chrysosplenium* (ebenso), *Ribes rubrum* und *alpinum* (ebenso), Umbelliferen (in weit überwiegender Zahl weiß), *Alchemilla* (grünlich), *Beta* (grün), *Laurus* (grünlichweiß), *Galium* (überwiegend weiß oder grünlich), *Viburnum* (weiß), *Adoxa* (grün), *Ebulum* (weiß), *Ceratonia* (perianthlos).

Als Spezialisationsmerkmal ist bei den hierher gehörigen Blüten ein verwachsenes Nektarium: ein Ringnektarium in Form eines Diskus oder eines das unterständige Ovarium krönenden Polsters fast allgemein verbreitet. So bei: *Alchemilla*, *Sanguisorba*, *Ceratonia*, *Ribes*, *Beta*, Araliaceen, Umbelliferen, Cornaceen, Anacardiaceen, Celastraceen, Aceraceen, Rubiaceen u. a.

Was nach dem Vorstehenden für die erste Reduktionsphase gilt, hat in erhöhtem Maße für die zwei folgenden Stadien Geltung. Das Schwinden des Nektariums, in der Regel verbunden mit weiteren Reduktionen im Bereiche des Andröceums und Gynöceums, die fast stets schließlich zur Getrenntgeschlechtigkeit führen, lassen in der zweiten Phase eine Blütenform erscheinen, die in der Regel auf blumenbesuchende Insekten keine nennenswerte Anziehung mehr ausübt und sich augenscheinlich oft nur durch die Möglichkeit der Autogamie am Leben erhält. In diesem Stadium häufig schon angedeutete bestimmte morphologische Kombinationen können bei weiterer Reduktion (dritte Phase) zu anemopraepoden Konstruktionen führen, die ihren Trägern einen Ausweg eröffnen aus der Sackgasse, in welche die stammesgeschichtliche Entwicklung mit ihren Reduktionen und Spezialisationen unbedingt führen muß.

Fragen wir uns nunmehr, an welche Stelle unserer Formenreihen *Loranthus europaeus* und *Viscum* zu setzen sind (vgl. Fig. 12—14).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

so kann zunächst für den ersteren[1]) eine Antwort nicht schwer sein. Die Reduktion des Kelches, die grünliche Färbung der Blütenhülle, ein Staubblattkreis, ein den Griffel umgebendes ringförmiges Nektarium, dessen Honig in der kleinen offenen Blüte auch den Insekten mit kürzestem Rüssel zugänglich ist, das alles ist so typisch für das erste Glied unserer Reduktionsreihen, daß ein Zweifel über die Zugehörigkeit hier gar nicht aufkommen kann.

Und *Viscum?* Hier finden wir dieselben Merkmale wieder, wenn auch die Reduktion im ganzen noch weiter getrieben ist. An einer Ausscheidung von Honig kann nach den bestimmten Angaben der verschiedenen Autoren (KOELREUTER, LOEW, KIRCHNER, V. TUBEUF) bei *Viscum album* nicht gezweifelt werden, wenn auch andererseits ohne Zweifel das Blütennektarium bereits stark in Reduktion begriffen ist[2]). Ebenso ist nach den Literaturangaben wie eigenen Beobachtungen der den (*Loranthus* gegenüber etwas augenfälligeren) Blüten zuteil werdende Insektenbesuch ganz augenscheinlich ein genügender, um den reichlichen Fruchtansatz zu erklären[3]).

Die erheblicheren Reduktionen aber, welche im übrigen die Blüte von *Viscum* vor derjenigen von *Loranthus europaeus* auszeichnen — die geringere Gliederzahl der Blütenkreise, die gänzlich filamentlose Verwachsung der Staubblätter mit den Blütenhüllblättern, die Verkürzung des Griffels —, sind allem entgegengesetzt gerichtet, was man als anemopraepode Konstruktionen deuten könnte.

Die fast beispiellose Reduktion von Griffel und Narbe, die gänzlich unbeweglichen Antheren, die ungestielten oder ganz kurz (*V. cruciatum*) gestielten Blüten und Blütenstände stehen im schroffsten Gegensatz zu dem, was wir bei angiospermen Windblütlern sonst beobachten: Lange, wurm- oder federbuschartige Narben, an langen, schwankenden Fäden befestigte oder aus der

---

1) Vgl. CAMMERLOHER: Blütenbiologische Beobachtungen an *Loranthus europaeus* Jacq. Ber. d. D. Bot. Ges. 1921, S. 64.

2) Auch auf Grund anatomischer Untersuchungen der Blüten durch VON TUBEUF (1919) und HEINRICHER (1920) hatte sich in betreff dieses Punktes keine einheitliche Auffassung gewinnen lassen.

3) Als Bestäuber kommen zweifellos vorwiegend Fliegen in Betracht, in welcher Hinsicht ich KIRCHNERs Beobachtungen (a. a. O.) bestätigen kann, ebenso betreffs der Honigbiene. Daß diese — zu den langrüsseligen Blumeninsekten gehörig — nur als Pollensammlerin die *Viscum*blüten besucht, ist zu natürlich und kann nicht als Beweis für eine fehlende Honigausscheidung herangezogen werden.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Blüte heraushängende Antheren, dünne, herabhängende und pendelnde Blütenstiele und Blütenstandaxen.

Wenn wir uns in der nächsten Verwandtschaft von *Viscum*, d. h. in der Unterfamilie der Viscoideen, umsehen, so erkennen wir, daß hier die Reduktionen von Blüten und Blütenstand zumeist wie bei *Viscum* einen Grad erreicht haben, welcher wegen der damit verbundenen Unbeweglichkeit der Glieder für anemopräpode Konstruktionen unerträglich ist. Den Höhepunkt in dieser Beziehung bilden wohl die Gattungen *Phoradendron* und *Dendrophthora*. Ihre wohl zweifellos honiglosen Blüten stellen das Reduktionsextrem dar unter den Loranthaceen, dem auf der anderen Seite ein Spezialisationsextrem in den ornithophilen Blüten von *Loranthus*, *Phrygilanthus*, *Gaiadendron*, *Aetanthus* gegenübersteht[1]).

Auch die das Andröceum betreffenden Eigentümlichkeiten, in welchen *Viscum* gegenüber *Loranthus* eigene Wege gegangen ist, sind derart, daß sie nur für stärkere Ausprägung des entomophilen Charakters (nicht umgekehrt) sprechen. Es sind das die Öffnungsweise der Antheren, welche weniger noch als bei *Loranthus* ein zeitweiliges Festhalten des freien Pollens — wie es für Windblütler (die den Pollen nicht auszuschütten pflegen) charakteristisch ist — gestatten, und die Skulptur der Oberfläche der Pollenkörner, die ebenfalls durchaus von dem abweicht, was wir sonst bei Windblütlern kennen.

Das Gesagte trifft auch für *Viscum cruciatum* Sieb. zu. Die noch erheblichere Unansehnlichkeit der Blüten kann nach obigem nicht für Windblütigkeit ins Feld geführt werden; die kleinsten und stärkst reduzierten Blüten treffen wir gerade bei insektenblütigen Angiospermen an (vgl. Araceen, *Euphorbia*). Das Gestieltsein der Blüten bzw. Blütengruppen hätte nur dann Bedeutung im Sinne einer anemopräpoden Konstruktion, wenn der Stiel lang und pendelnd wäre; und auch dann nur käme die „Abwärtsorientierung" der Blüten, die wir bei unzähligen Zoophilen kennen, im gleichen Sinne zu statten. Ein leichtes „Stäuben" des Pollens auf Erschütterung (bei den im geschlossenen Raum befindlichen Pflanzen) läßt sich auch bei unangezweifelten insektenblütigen Konstruktionen beobachten und kann an sich in keiner Weise ausschlaggebend sein für die Beurteilung des Bestäubungs-

1) Vgl. G. Volkens: Über die Bestäubung einiger Loranthaceen und Proteaceen. Festschrift für Schwendener, Berlin 1899. — E. Werth: Blütenbiologische Fragmente aus Ostafrika. Abhandlungen des Bot. Ver. d. Prov. Brandenburg 42 (1900), S. 222 ff. (S. 244—249) u. a.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

mechanismus. Sehr zu begrüßen ist es, daß HEINRICHER auch die Frage einer eventuellen Parthenogenese bei *Viscum* auf experimentellem und zytologischem Wege zu baldiger Entscheidung bringen will[1]).

24. E. Werth: Über die Bestäubung von Viscum und Loranthus und die Frage der Primitivität der Windblütigkeit wie der Pollenblumen bei den Angiospermen. II.

(Mit 1 Abbildung im Text.)

(Eingegangen am 29. Dezember 1922. Vorgetragen in der Februarsitzung 1923.)

Kommen wir nunmehr auf unsere Formreihen zurück und betrachten zum Schluß auch diejenigen großen Gruppen der Angiospermen, in welchen wir einer Überzahl von windblütigen Formen begegnen, so können wir auch inbezug auf diese keinen anderen Standpunkt einnehmen, als wir ihn oben entwickelt haben. So können wir in den sogenannten Kätzchenblütlern (Julifloren), welche nicht zum wenigsten der großen Zahl von windblütigen Gattungen wegen, welche sie enthalten, in den neueren Systemen an den Beginn, an die Wurzel der Angiospermen gestellt werden, ebenfalls nichts anderes mehr erblicken, als abgeleitete Typen, als Reduktionsformen im phylogenetischen Sinne. Es ist bei unserer Betrachtungsweise auch gleichgültig, ob die als Julifloren zusammengefaßten Familien insgesamt eine natürliche Verwandtschaftsgruppe darstellen oder nicht. Da ihre einzelnen Untergruppen eines Anschlusses an Verwandte, minder reduzierte lebende Formen entbehren, so wird sich diese Frage auch wohl nicht so leicht lösen lassen. Die Unmöglichkeit oder Schwierigkeit des näheren Anschlusses an einen Formenkreis nicht reduzierter Typen scheint nun eigentlich auch das einzige zu sein, was wir als Unterschied gegenüber den meisten der bisher behandelten Reduktionsgruppen feststellen können. Es ist aber wohl selbstverständlich, daß eine Aszendentengruppe ausgestorben sein kann, ohne daß sich von ihr den ursprünglichen

1) Diese Frage ist inzwischen durch die Arbeiten von P. N. SCHÜRHOFF und von A. PISEK (diese Berichte 1922, S. 314 und S. 406) im Sinne einer normalen Befruchtung und Embryobildung gelöst worden.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft

Jahr/Year: 1923

Band/Volume: 41

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

Artikel/Article: Über die Bestäubung von Viscum und Loranthus und die Frage der Primitivität der Windblütigkeit wie der Pollenblumen bei den Angiospermen. I. 151-157