

spielen, über deren Wirkungsweise wir nur noch Ahnungen haben können.

Wie ich sagte, kann uns die Übereinstimmung der Resultate mit den vier Versuchstierarten keineswegs wundern; alle vier lernen sie auf kinästhetischem Wege, das Gesicht spielt bei allen vier nur eine geringe Rolle; nur kann man bei den Krabben eine etwas geringere Lernfähigkeit feststellen, deren Gründe ich oben schon auseinandergesetzt habe.

Das auffallende ist aber, daß Tiere in verschiedener Höhe der phylogenetischen Reihenfolge dennoch nicht ein schnelleres oder „höheres“ Lernvermögen haben. Die einfache Darwinistische Erklärung der Tierseele reicht hier also nicht aus.

Vergleicht man aber diese Resultate mit denjenigen, die mit Menschen erreicht wurden<sup>38)</sup>, so fällt unmittelbar der große Unterschied auf. Der Mensch (wenigstens der erwachsene Mensch) lernt durch Abstraktion, sein Lernen beweist die Anwesenheit einer analysierenden und einsichtlichen Intelligenz, wiewohl auch die tierische Weise des Lernens natürlich dem Menschen nicht fehlt. Die Lernfähigkeit der Tiere muß man betrachten als ein zweckmäßiges Adaptationsbestreben an den wechselnden Bedingungen der Außenwelt, das mit dem Instinkte in intimem Zusammenhang steht. Inwieweit eine Kluft zwischen dem Lernen von Tier und Mensch besteht, und ob vielleicht die Anthropoiden ein Übergangsstadium bilden<sup>39)</sup>, werden künftige Untersuchungen aufweisen müssen, bis jetzt ist auch diese Frage noch keineswegs gelöst.

Amsterdam, den 26. März 1920. Physiol. Labor. der freien Universität.

## Wie erfolgt die Bestäubung der Mistel; scheiden ihre Blüten wirklich Nektar ab?

Mit 1 Abbildung.

Von E. Heinricher.

Mit diesen Fragen beschäftigte sich schon meine im Vorjahr in der Flora<sup>1)</sup> erschienene Abhandlung „Ist die Mistel (*Viscum album* L.) wirklich nur Insektenblütler?“ Ich kam auf Grund des zweimal durch-

38) Siehe z. B. Vinnie C. Hicks and H. A. Carr, Human reactions in a maze. Journ. of animal behaviour. Vol. 2, p. 98. 1912.

39) Siehe z. B. W. Köhler, Intelligenzprüfungen an Anthropoiden. I. Abhandl. Königl. Preuß. Akad. d. Wissensch. 1917. Phys.-math. Klasse. Nr. I.

R. M. Yerkes, The mental life of monkeys and apes. A study of- ideational behaviour. Behav. Monogr. III, I. 1916.

Karl Bühler, Die geistige Entwicklung des Kindes. Jena. Fischer. 1918.

1) Neue Folge, Bd. XI, 1919, S. 155. Man vergleiche auch: E. Heinricher, „Ein Versuch Samen, allenfalls Pflanzen, aus der Kreuzung einer Laubholzmistel mit der Tannenmistel zu gewinnen.“ (Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 37, 1919, S. 392.)

gefährten Versuches, daß auch in einem Beutel aus Stramingaze<sup>2)</sup> während der Blütenperiode eingebunden gewesene weibliche Mistelbüschle doch in beträchtlicher Zahl Beeren entwickelten, zur Schlusfolgerung: es finde neben Insektenbestäubung auch Windbestäubung statt. Die Folge dieser Feststellung war, daß ich auch die Einrichtungen, die der Mistelblüte als im Dienste der Bestäubung durch Insekten stehend zugeschrieben wurden, einer neuerlichen Prüfung unterzog. Ich konnte als eine solche den mit Stacheln besetzten, nicht stäubenden und wenigstens in kleinen Ballen zusammenhaftenden Pollen bestätigen, gab auch zu, daß vielleicht den männlichen Blüten ein eigentümlicher Duft zukomme, den ich allerdings nicht wahrzunehmen vermochte, lehnte das Vorhandensein eines extrafloralen Schauapparates, den Lindmann<sup>3)</sup> angenommen hatte, rundweg ab und negierte auf Grund meiner Beobachtungen die Bildung von Nektar in den Mistelblüten. Eine solche war schon von Koelreuter<sup>4)</sup> „beiderlei Blüten“ zugesprochen, ebenso seitens Löw's<sup>5)</sup> behauptet worden und auch v. Kirchner<sup>6)</sup> glaubte „abgesonderten Nektar deutlich zu erkennen“. Hingegen erwähnte Lindmann, daß er „keine Honigtropfen“ in den Blumen finden konnte. Da es auch mir nicht gelingen wollte, flüssige Abscheidungen, die als Nektar angesprochen hätten werden können, nachzuweisen, unternahm ich es, die Blüten anatomisch nach Nektarien zu untersuchen. Der Befund war ein verneinender; ich fand weder in den männlichen noch in den weiblichen Blüten Bildungen, die als Nektariendrüsen hätten gedeutet werden dürfen und folgerte darum, daß die angeführten Beobachter einer Täuschung anheimgefallen sind. Am positivsten hatten in Bezug auf den Ort der Nektarbildung die Angaben Löw's gelautet. So schrieb er bezüglich der männlichen Blüte: „Die innere Aushöhlung im Basalteil des becherförmigen männlichen Perigons wird von einem Nektarium überzogen, dessen anatomischer Bau nicht näher studiert wurde (von mir gesperrt H.), die Honigabsonderung war jedoch an völlig frischen Blüten, die an einem sonnigen und warmen Tage gesammelt und kurz darauf untersucht wurden, vollkommen deutlich und veranlaßte wahrscheinlich auch den erwähnten

2) In ersterer Arbeit verwendete ich irrtümlich den Ausdruck „Pergaminhülle“ anstatt „Stramin.“. Darauf wurde ich freundlichst durch Prof. v. Kirchner aufmerksam gemacht. Die Maschenweite der verwendeten Stramingaze schwankt zwischen  $\frac{1}{2}$ —1 mm und genügt um die als Besucher der Mistel bekannten Insekten (Fliegen, Bienen) abzuhalten; wohl könnten Angehörige der Gattung *Thrips* durchschlüpfen, wie v. Kirchner mir gegenüber schriftlich erwähnt. Ich muß aber sagen, daß ich bei meinen im laufenden Frühjahr durch Wochen fortgesetzten Beobachtungen in den Mistelblüten nie einen Blasenfüßer zu sehen bekam.

3) Botan. Zentralbl. 1890, XLIV, S. 241.

4) Fortsetzung der vorläufigen Nachricht von einigen das Geschlecht der Pflanzen betreffenden Versuchen und Beobachtungen. Leipzig 1763, S. 71f.

5) Botan. Zentralbl. 1890, XLIII, S. 128.

6) Jahreshefte des Vereins für vaterl. Naturkunde in Württemberg 1893, 49. Jahrg., S. 96.

Orangengeruch.“ Es ist Tatsache, daß der Grund im Innern der männlichen Blüte äußerlich an ein Nektarium erinnert, in ganz ähnlicher Weise wie bei den männlichen Blüten der Zwergmistel (*Arceuthobium*); es ist dies die Folge einer starken Reflexion des Lichtes durch die warzig höckerige Beschaffenheit dieses Grundes, die ein Glitzern hervorbringt und meinen läßt, es berge der tiefgrüne Blütengrund eine Ausscheidung. Diese ist aber nicht vorhanden und die anatomische Untersuchung, die Löw unterließ, zeigt, daß die stark kutikularisierten Außenwandungen der den Blütengrund überziehenden Zellage keineswegs die Kennzeichen von sezernierenden Elementen darbieten.

Bezüglich der weiblichen Blüte sagte Löw: „Das Nektarium liegt hier als schwachdrüsiger Ring in der Aushöhlung zwischen der Basis des Perigons und dem halsförmig eingeschnürten Grunde des Narbenkopfes“; doch wird weder eine Abbildung von dem Nektarium gebracht, noch auf seinen anatomischen Bau eingegangen. Meine Nachuntersuchung ließ weder den „schwachdrüsigen Ring“ an besagter Stelle, noch Elemente, die man für eine sekretorische Tätigkeit hätte verantwortlich machen können, finden (vgl. Fig. 1, Taf. VI, a. a. O.). So kam ich aus den Befunden zu dem Schluß: daß es sich bei der Insektenblütigkeit der Mistel nur um „Pollenblumen“ handelt, womit die durch v. Kirchner mitgeteilte Beobachtung Erklärung findet, daß die Bienen nur die männlichen Stöcke besuchen (daher sie als Bestäuber eigentlich nicht in Betracht kommen, ihre Besuche für die Mistel also keineswegs Nutzen haben). Die weniger intelligenten eigentlichen Bestäuber, Fliegen, lassen sich aber auch das Absuchen der weiblichen Pflanzen nicht verdrießen.

Gleichzeitig ungefähr mit dem Erscheinen meiner Abhandlung in der Flora fiel aber das einer umfangreichen v. Tubeufs, betitelt „Überblick über die Arten der Gattung *Arceuthobium* (Razoumowskia) mit besonderer Berücksichtigung ihrer Biologie und praktischen Bedeutung“<sup>7)</sup>.

In dieser Abhandlung knüpft v. Tubeuf an die Besprechung der Blüte von *Arceuthobium*, die mit einigen unberechtigten und unrichtigen Darstellungen meiner Studien über die *Arceuthobium*-Blüte verknüpft wird<sup>8)</sup>, auch die der Blüte von *Viscum album* und widmet diesem Gegenstande  $2\frac{2}{3}$  Seiten, wovon fast eine Seite vier den Gegenstand betreffende Wiedergaben photographischer Aufnahmen füllen. v. Tubeuf war zur Zeit meine Abhandlung in der Flora noch unbekannt, er steht ganz auf dem Standpunkt, *Viscum* sei eine rein insektenblütige Pflanze. Er erwähnt kurz die Angaben von Koelreuter, Löw, Lindmann und Kirchner. Bezüglich der Bemerkung „Mikroskopisch hat sich

7) Naturwiss. Zeitschr. für Forst- und Landwirtschaft, 17. Jahrg. 1919, Heft 6—9.

8) Hierauf mag hier nicht eingegangen werden; man vergleiche meine Richtigstellung „Zur Biologie der Blüte von *Arceuthobium*“ (Naturwiss. Ztschr. f. Forst- u. Landwirtschaft 1920). Noch nicht erschienen, nur ein Korrekturabzug war in meinen Händen.

nur Löw die honigabsondernden Blütenteile betrachtet“ ist darauf hinzuweisen, daß Löw, wie aus dem oben gebrachten Zitat hervorgeht, selbst hervorhebt, daß er das angebliche Nektarium der männlichen Blüte im bezug auf den anatomischen Bau nicht näher untersuchte. Auch über das Nektarium der weiblichen Blüte bringt aber Löw nicht mehr als früher angeführt wurde, es fehlt gänzlich eine bildliche Darstellung und schließlich darf wohl bemerkt werden, daß der verdiente Blütenbiologe Löw als Anatom sich kaum betätigt hat.

Was v. Tubeuf selbst im Gegenstande berichtet, ist nun Folgendes: „Ich fand bei *Viscum album* im Grunde der männlichen Blüte Spaltöffnungen und kleine, höckerförmige Auswühse, deren Membran offenbar verschleimt, ähnlich wie auf der Narbenoberfläche (Fig. 42). Ich fand aber keine Tropfenausscheidung bei den männlichen Blüten, welche vielmehr sich nur durch ihren intensiven Duft bemerkbar machen (von mir gesperrt H.).“

Bei den weiblichen Blüten fand ich weder diese Auswühse und nur einzelne Spaltöffnungen. Die Ausscheidung der Tropfen erfolgt offenbar nur von den verschleimenden Narbenzellmembranen, die vorher dickwandig waren. Die Innenfläche der Perigonblättchen ist zartwandig und bleibt so, die Außenfläche, welche bei geschlossener Blüte nach außen abschloß, bleibt dickwandig und kutikularisiert.

Die mikrochemische Untersuchung der ausgeschiedenen Tropfen (es ist zu bemerken, daß in Fig. 39 die photographische Aufnahme „einer weiblichen Gipfelblüte mit großem hängenden Tropfen“ vorgenommen wird, H.), die ich nach den Reaktionen, welche Fujii anwandte, und jenen, welche bei Molisch und Trommer angegeben sind, von Herrn Dr. Wolpert ausführen ließ, ergab Folgendes: Am 15. bis 18. Februar 1919 wurden mit der Nektarausscheidung der weiblichen Blüten von *Viscum album* (Fichtenmistel auf Kiefer), welche durch Aufsaugen mit Glaskapillaren gesammelt wurde, folgende Reaktionen ausgeführt.“

Die Reaktionen werden dann eingehend mitgeteilt; es genügt zu sagen, daß sie positiv auf Zucker hinwiesen. Noch sei der dann folgende Nachsatz wörtlich wiedergegeben. „Die Nektarflüssigkeit wird nicht nur einmal ausgeschieden, nach einigen Tagen konnte den Blüten von neuem diese Flüssigkeit entnommen werden.“

Diese Angaben standen in großem Gegensatz zu meinen Beobachtungen, die nie etwas von einer Tropfenausscheidung festzustellen vermochten. Zwar gelang es auch v. Tubeuf nicht ein eigentliches Nektarium nachzuweisen, denn weder bestätigt er den als Nektariumring in der weiblichen Blüte von Löw angegebenen, noch wird man die höckerförmigen Auswühse, von denen v. T. in Fig. 42 einen abbildet, als Nektarien bezeichnen können. v. Tubeuf vermeidet auch selbst diesen Namen anzuwenden und gibt überdies zu, in den männlichen Blüten keine Tropfenausscheidung gefunden zu haben. Als Ausscheidungsorgan kommt wesentlich nur die Narbe der

weiblichen Blüte in Betracht; daß an dieser eine Ausscheidung erfolgt, war bei der anerkannten Insektenblütigkeit kaum anzuzweifeln. Wenigstens mußte durch sie ein Klebrigwerden der Narbenoberfläche zum Festhalten des Blütenstaubes zustande kommen, ein Vorgang, der in der Regel nicht als Nektarbildung bezeichnet wird, so wenig als eine derartig beschaffene Narbe als Nektarium. v. Tubeuf's Abbildung und Mitteilung nach sollte nun diese Ausscheidung ein weit höheres Maß erreichen, zur Tropfenbildung führen, die Tropfen durch eine Kapillare abnehmbar, und darauf ein neuerliches Entstehen eines Tropfens verfolgbar sein.

Diese Angaben lauteten so bestimmt, daß ich es für möglich hielt, es sei mir die Tropfenausscheidung trotz vieler Beobachtungen entgangen. Den Schwerpunkt habe ich bei meinen Untersuchungen 1919 auf die Suche nach den Nektarien und die anatomische Prüfung der Blüten gelegt; darum erschien es mir vor allem möglich, daß ich die erste Blüteperiode nicht genau genug verfolgt hätte und deshalb wollte ich dies 1920 in einwandfreier Weise wiederholen.

Ich muß nun allerdings vorwegnehmen, daß auch 1920 kein anderes Ergebnis erzielt wurde als 1919 und daß ich mich für unbedingt berechtigt fühle, eine Nektarausscheidung in Tropfenform bei der Mistel zu verneinen. Wie etwa v. Tubeuf's Befunde eine Erklärung finden könnten, soll später erörtert werden.

Und nun zu den Beobachtungen ex 1920, die ich selbst vornahm, die mit zu verfolgen, ich aber auch die Herren Assistenten Dr. Löffler und Dr. Cammerloher ersuchte. Während letzterer durch Ereignisse zeitweilig daran verhindert war, hat sie Dr. Löffler, der schon im vorigen Jahre bei meiner Untersuchung mitwirkte, durch die ganze Beobachtungszeit mitgemacht. Die vielen in unserm Garten vorhandenen Misteln, die zudem größtenteils in bequemster Form beobachtbar sind, boten ein überaus günstiges Material, so daß die Feststellungen an Hunderten von Blüten stattfanden. Auch konnten nach dem Standorte der Wirtbäume die Beobachtungen insofern wiederholt vorgenommen werden, als an den einzelnen das Blühen nicht gleichzeitig eintrat. Speziell wurde an folgenden Orten beobachtet:

I. In den Biologischen Gruppen, südlich des Institutsgebäudes, wo infolge größter Erwärmung das Blühen am frühesten einsetzte. Hier wurde das Blühen der Misteln auf *Syringa vulgaris*, *Abies pectinata* und *A. Nordmanniana* ständig, gelegentlich auch auf *Pinus sylvestris* (Lage unbequem) verfolgt.

II. Mehrere Büsche im System auf *Crataegus oxyacantha*. Der Baum wurde Mitte Februar mit einem auf 4 Pfählen ruhenden, nach vorne abfallenden Holzdach gedeckt, um Störungen und Irrtümer, die durch Niederschläge herbeigeführt werden könnten, hintanzuhalten. Das Holzdach bewirkte bei Besonnung eine stärkere Erwärmung der darunter befindlichen Luft und dadurch, daß die Misteln hier bald nach denen auf Standort I in Blüte traten.

III. Mistelbüschle auf *Betula papyracea* im System; der Standort mitten zwischen I und II, luftiger; hier trat das Blühen recht ver- spätet ein, erst als es bei I und II schon abgelaufen war.

Man wird schon aus einer obigen Bemerkung entnommen haben, daß ich Täuschungen, hervorgerufen durch Niederschläge, nicht für ausgeschlossen hielt. Das Frühjahr ist ja häufig an Niederschlägen reich, oft herrscht sogenanntes „Aprilwetter“, Wechsel sonniger Stunden mit kurzen Regenperioden, „Spritzern“, die eine vorübereilende Wolke entleert. Auch nebelreiche feuchte Perioden kommen vor. Es sei aber gleich bemerkt, daß das Wetter im laufenden Frühjahr für meine Beobachtungen geradezu ideal günstig war. Indessen sei noch auf einen Umstand, der Irrungen herbeiführen könnte, hingewiesen, auf den, daß bei schönem Wetter häufig morgens Reif herrscht. Ich war auf diesen Umstand aufmerksam geworden, als ich Ende Februar auf das Eintreten des Blühens achtgab. Da gab es morgens Temperaturen von einigen Graden unter 0, die Mistelbüschle waren  $\pm$  steif gefroren und mit Reif bedeckt. Kam dann die Sonne, war der Reif verflüssigt und hätte sich wohl auch als Pseudo-Nektar besonders in den weiblichen Blüten sammeln und erhalten können, während bald darauf im übrigen die Büsche vollkommen trocken erscheinen konnten. Wer morgens den Reif nicht beachtet hat, würde leicht einer Täuschung anheimgefallen sein.

Die Beobachtungen werden nun tagebuchartig mitgeteilt. Häufig wurden sie dreimal im Tage vorgenommen: zirka 9 Uhr früh,  $11\frac{1}{2}$  und nachmittags zwischen 4 und 5. Wegen des Insektenbesuches, auf den auch geachtet wurde, war vor allem die Beobachtung um Mittag günstig. Ich halte es für wichtig, auch meine diesfälligen Ergebnisse mitzuteilen.

24. u. 25. Februar: Früh herrscht starker Reif, die Mistelbüschle mit Reif bedeckt.

26. Februar ebenso; die Misteln blühen noch nicht, nur auf der weiblichen Pflanze auf *Syringa* beginnt das Auseinanderweichen der Perianthblättchen. In der Sonne schimmert die Narbe feucht durch.

27. u. 28. Februar: In der Nacht leichter Schneefall, der am 28. früh noch anhält; gegen Mittag erfolgt Ausheiterung.

29. Februar und 1. März schöne, sonnige Tage.

2. März: Sonniges Wetter. Die weiblichen Pflanzen auf *Syringa* mit offenen Blüten. Von Nektartropfen keine Spur, höchstens glitzert in der Sonne die Narbe einer oder der andern Blüte. Die männlichen Blüten auf *Abies pectinata* sind offen, der Pollen verschwindet sehr rasch aus ihnen, von Nektar ist nichts zu sehen. Die gleichen Verhältnisse werden bei den Misteln, ♂ und ♀, auf *Crataegus* gefunden, jedoch von den weiblichen Blüten die Mehrzahl noch geschlossen. Ebenso ♂ und ♀ Bl. der Misteln auf *Betula papyracea*. Während der Beobachtung an *Syringa* flog eine größere Fliege, einer Fleischfliege ähnlich, die weibliche Pflanze an. Blütenbesuch wurde nicht beobachtet.

Nachmittag  $5\frac{1}{2}$  die Revision wiederholt, von Tropfenausscheidung keine Spur.

3. März: Herrliches Wetter, um  $8\frac{3}{4}$ , 12 u.  $1\frac{1}{2}$  (p. m.) die in bester Blüte befindliche weibliche Mistel auf *Syringa* geprüft. Kein Nektar. Auf dem riesigen, weiblichen Mistelbusch, der den Gipfel der Nordmannstanne<sup>9)</sup> vertritt, habe ich schon vormittags und auch nachmittags sehr zahlreich kleine Fliegen festgestellt; die Mehrzahl fand ich dem Laube aufsitzend, einzelne auf den Blüten. Einige Gefangene wurden als 2 Arten der Gattung *Sepsis* bestimmt: *S. cynipsea* L. und *S. flavimana* Meig.<sup>10)</sup>. Sie mögen gelegentlich Bestäubung bewirken, größere Tätigkeit in der Richtung scheint zu fehlen.

4. März: Prachtwetter. Keine Ausscheidungen an den Blüten, höchstens glitzern die Narben in der Sonne. Die kleinen Fliegen wieder vorhanden, doch fast nur auf der Nordmannstannenmistel. Auf der dahinter stehenden Hasel arbeiten an den Kätzchen massenhaft Bienen, die Misteln beachten sie nicht. An der Kiefer nebenan steht eine ♂ Mistel in voller Blüte, von der ich einen Moment einen orangenartigen Duft wahrzunehmen vermeinte, ohne darüber Sicherheit zu haben; keineswegs aber bei der ebenfalls in voller Blüte stehenden Weißdornmistel.

5. März: Wetter wie an den Vortagen. Die ♀ Mistel auf *Syringa* steht erst jetzt im Höhepunkt des Blühens, die Narben sind hervortretender, feuchtes Schimmern in der Sonne allgemeiner, doch von einer Tropfensekretion kann keine Rede sein. Die *Sepsis*-Mücken sind an Zahl zurückgegangen; die Mistel auf der Nordmannstanne hat um  $10\frac{1}{2}$  noch Schatten.

6. März: Noch Sonnenschein, jedoch Trübung und Wetteränderung bevorstehend. Die *Sepsis*-Fliegen an Zahl nicht reich, Bestäubungstätigkeit nicht bemerkbar. Tropfenausscheidung nirgends. Eine ♂ Mistel auf der Nordmannstanne öffnet ihre Blüten, auf dem Weißdorn sind solche schon über den Höhepunkt hinaus, die Pollenfächer sind entleert, von Insekten keine Spur. Die Entleerung muß sehr rasch und wohl hauptsächlich durch Luftströmungen erfolgen, da von Insektentätigkeit sozusagen nichts wahrzunehmen ist. Auch muß dazu ganz bescheidene Luftbewegung genügen, da an den vergangenen Tagen ab 29. Februar ruhiges Wetter herrschte.

7. März: Starker Föhn, keine Ausscheidungen, keine Insekten.

8. März: Regen, Wasser in ♂ und ♀ Blüten. Nachmittags tritt starker Schneefall ein, der nachtsüber anhält.

9) Es ist die Tanne, die ich in der Abhandlung „Bei der Kultur von Misteln beobachtete Korrelationserscheinungen“ (Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. in Wien. Mathem.-naturw. Kl., Bd. CXXII. 1913) beschrieb und auf Tafel II bildlich vorführte. Ihr Gipfel war abgestorben und durch eine dort aufgegangene Mistel ersetzt. Sie hat heute noch keinen Gipfersatz, ist nur 1,2 m hoch, hat aber einen Breitendurchmesser von 2,5 m. Der zentrale Mistelbusch ist sehr mächtig herangewachsen.

10) Für die gütige Bestimmung spreche ich Herrn Dr. Pöll, Professor am Pädagogium in Innsbruck, meinen besten Dank aus.

9. März: Alles verschneit.

10. März: Früh — 1° C., Wetter noch trübe, hier und da fallen einzelne Schneeflocken.

11. u. 12. März: Morgens — 2 bis — 3° C.; Sonnenblitze wechseln mit leichtem Flockentanz. Die Mücken (*Sepsis*) verschwunden, überhaupt fehlt alles Insektenleben. Von Nektar keine Spur. Die Misteln auf *Betula papyracea* kommen erst in Blüte, während die auf Standort I, zum Teil auch jene auf *Crataegus* (II) schon abgeblüht haben.

13. März: Morgens leichter Schneefall, dann sonnig.

14. März: Nach Bericht Dr. Löffler's konnte er aus einer weiblichen Blüte (Mistle auf der Nordmannstanne) mittels Filtrierpapier etwas Flüssigkeit aufnehmen, die aber nicht als Tropfen in der Blüte wahrzunehmen war. Die Erklärung ist dadurch gegeben, daß der Morgen sehr kalt, der Boden gefroren war und Reif lag. Kommander Föhn kündigte sich dadurch an.

15. u. 16. März waren Föhntage, deren Wärme das Insektenleben hob. Am 16. traten zahlreicher größere Fliegen (*Pollenia rufa* Mg.)<sup>11)</sup> auf der ♀ Mistel an der Nordmannstanne, einzelne auch auf anderen Mistelbüschchen auf; auch *Sepsis* sind wieder vertreten und einzelne Bienen wurden gesehen, die Pollen sammelten. Die Narben in den weiblichen Blüten (auf *Syringa* und Nordmannstanne) glitzern in der Sonne noch immer. Auf *Betula papyracea* sind noch nicht alle Blüten offen, vorwiegend männliche.

17. März: Morgens Regen. Pseudo-Nektar in den Blüten! Übrigens fängt sich in auffällig wenigen Blüten Wasser und sitzt auch nicht leicht in Tropfenform auf. Es verteilt sich vielmehr rasch und füllt den Grund der Blüten. Das wird mit der papillösen Beschaffenheit der Oberfläche, in der ♂ Blüte mit der Höckerchenbildung in ihrem Grunde, zusammenhängen; kurz es sind dieselben Verhältnisse, wie bei „Sammetblättern“ mehr oder minder gegeben<sup>12)</sup>. Insektenleben keines beobachtbar.

18. März: In der Früh — 1° C., der Tag schön und sonnig, mit reicherem Insektenleben. *Sepsis*-Mücken reichlicher vertreten. Eine Hummel (*Bombus lapidarius*) besucht eine ♂ Mistelblüte, fliegt aber gleich weiter, ohne eine zweite zu beeilen. Auf einer der ♂ Misteln auf *Crataegus* fand ich gleichzeitig 4 Bienen Pollen sammelnd. In Übereinstimmung mit Kirchner sah ich nie eine Biene die weiblichen Blüten absuchen. Auch eine Fliege (*Pollenia rufa*) wurde auf der *Crataegus*-Mistle beobachtet.

19. März: Nachts und morgens Regen, daher Wasser (Pseudo-Nektar!) in einer größeren Zahl von Blüten vorhanden.

20. März: Ähnliche Verhältnisse wie am Vortage.

21.—23. März: Morgens Reif, dann sonnig und schön. Insekten-

11) Gleichfalls durch Dr. Pöll bestimmt.

12) E. Stahl, Regenfall und Blattgestalt, S. 114 (Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg, Vol. XI).

leben gering, einzelne *Sepsis* bei den Mistelbüschchen immer vorhanden. Die Blüte der Büsche auf den Standorten I und II kann übrigens als abgelaufen angesehen werden. Auf *Betula papyracea* und anderen Wirtbäumen sind sie jetzt in Blüte, doch wird fernere eingehende Beobachtung aufgelassen, da die bisherige klar genug blicken läßt.

Wende ich die gewonnenen Tatsachen und Erfahrungen an, um die im Titel aufgeworfenen Fragen zu beantworten, so habe ich bezüglich der ersten zu sagen, daß ich die in meiner vorjährigen Abhandlung vertretenen Anschauungen bestätigt finde, d. h. daß bei unserer Mistel (*Viscum album*) die Bestäubung sowohl durch den Wind (Luftströmungen), was ja durch meine Versuche sicher gestellt ist, als durch Insekten stattfindet. Nur bin ich auf Grund der diesjährigen Beobachtungen zur Überzeugung gekommen, daß die erstere Bestäubungsart die weit größere Rolle spielen muß als die letztere. Aus meinen Beobachtungen ergibt sich, daß die Mistel seitens der Insekten sehr wenig Beachtung findet. Bienen und wahrscheinlich auch Hummeln (es scheint, daß ich als Erster den Blütenbesuch durch eine solche feststellte), sind nur Besucher der ♂ Blüten, vermitteln also keine Bestäubung. Als Bestäuber treten nur Fliegen auf, ohne aber eine für die Bestäubung sehr wirksame Tätigkeit dabei zu entfalten. Die größeren, wozu die von v. Kirchner zunächst naimhaft gemachten Angehörigen der Gattungen *Pollenia* und *Spilogaster* gehören (ich habe nur *Pollenia rufa* Mg. mehrfach eingefangen), scheinen dabei etwas mehr zu leisten; wenn ich auch keinen systematischen Besuch der Blüten fand und sie überwiegend an beliebigen Stellen der Mistelbüsche saßen, so sah ich sie doch einigemal ihren Rüssel in die Blüte stecken und scheinbar in ihr etwas zu suchen. Äußerst selten war dies bei den Vertretern der Gattung *Sepsis* der Fall. Es machte mehr den Eindruck, daß sie zufällig einmal auch über die Blüten hinwegkrochen und, wenn ich auch eine oder die andere dieser Fliegen den Kopf in eine Blüte senken sah, so war dies einmal auch mit dem Hinterleib der Fall, als ob etwa eine Eiablage angestrebt gewesen wäre. Jedenfalls dürften aber tatsächlich Bestäubungen durch diese kleinen Mücken bei der Mistel, wenn auch mehr zufällig, erfolgen. Beachtet man nun diesen geringen Insektenbesuch, weiters die Tatsache, daß meine Versuche mit in Straminbeutel gesteckten weiblichen Büschchen an diesen doch Entwicklung von Beeren ergaben, obgleich die Insektenbestäubung ausgeschlossen war, und die von mir und andern festgestellte Tatsache, daß die Misteln wohl fast regelmäßig reichlich Beeren tragen, dann kann man die Windbestäubung wohl als Tatsache anerkennen<sup>13)</sup>. Was am meisten dagegen zu sprechen schien, sind die Einrichtungen der Blüten, die mehr Anpassung an Insektenbestäubung als an Windbestäubung zu besitzen scheinen. Das mindert sich aber, wie eine

13) Man beachte auch die Ausführungen in meiner vorjährigen Abhandlung (Flora 1919, S. 160), die ich hier nicht wiederholen will.

sorgfältige Beobachtung und Kritik ergibt, um einiges, was nach der Richtung angeführt wurde. Es bleibt der eigentlich nicht stäubende, mit zarten Stacheln versehene Pollen, der in kleinen Ballen zusammenhaftend entleert wird und gegenüber typischen Windblütlern verhältnismäßig großzellig ist<sup>14)</sup>.

Die Pollenproduktion ist, wenn auch gering gegenüber der eines typischen Windblüters, immerhin sehr reich. In den durchschnittlich 20 Pollenfächer<sup>15)</sup> eines Staubblattes wird doch eine beträchtliche Pollenmenge erzeugt und wenn auch ein eigentliches Stäuben, wie bei echten Windblütlern, nicht stattfindet, Tatsache ist, daß der Pollen durch Luftströmungen sehr rasch entführt wird. Bald sind die Lokuli geöffneter männlicher Blüten größtenteils entleert, auch dann, wenn sozusagen kein Insektenbesuch nachweisbar war. Da wirkt offenbar fördernd mit, daß die Klebemasse zwischen den Pollenkörnern nur spärlich vorhanden ist. So entstehen nur kleine Flöckchen aus der Pollenmasse und diese zerfallen leicht in noch kleinere Gruppen von Pollenkörnern, bis auf Verbände von nur dreien oder zweien; ja selbst zur Vereinzelung kommt es.

Was die zweite Frage betrifft, ob Nektar von den Mistelblüten ausgeschieden wird, so ist schon im Vorausgegangenen die Verneinung scharf ausgesprochen worden. Es gibt, glaube ich, keine andere Erklärung als die, daß hier von Koelreuter bis auf v. Tubeuf Täuschungen vorliegen, deren Zustandekommen ja unschwer zu verstehen ist, zumal die mehr hervortretenden, für einen Insektenblütler sprechenden Blütenmerkmale zu einem gewissen Optimismus verlockt und die Unterlassung einer genügend systematisch betriebenen Untersuchung verschuldet haben mochten. Die Täuschung ist einmal möglich infolge des nektarienartigen Aussehens des Blütengrundes der männlichen Blüten; ich selbst habe sowohl bei der Zwergmistel (*Areeuthobium*) als bei *Viscum* an dieser Stelle zunächst ein Nektarium vermutet. Zweitens war bei ungenügender Beachtung der Wetterverhältnisse wohl aufgefangenes Niederschlagswasser geeignet, die Verwechslung mit Nektarsekretion zu veranlassen. So muß auch der v. Tubeuf in Fig. 39 der erwähnten Abhandlung an einer weiblichen Blüte haftend dargestellte Tropfen, als Pseudo-Nektar erklärt werden. Wenn es sich nicht um eine Beobachtung im Freilande handelt, sondern vielleicht um eine Gewächshauskultur<sup>16)</sup>, dann ist im Gewächshaus ge-

14) Übrigens gibt es, wie einige Stichproben erwiesen, auch Insektenblütler mit sehr kleinem Pollen. So war der einer *Salix* sp. sogar um die Hälfte kleiner als der von *Corylus*; ähnlich stand es mit dem Pollen der *Saxifraga sancta*. Darüber dürften ja in der Pollen-Literatur mehrfach Angaben zu finden sein.

15) Die Zahl schwankt stark mit der Größe der Blüten und mit jener des Perianths. Es kommen pro Anthere 24 Fächer und darüber vor, aber auch Herabsinken auf die Hälfte.

16) Auch für die rotbeereige Mistel (*Viscum cruciatum*) gibt v. Tubeuf an, daß von der weibl. Blüte Nektar in Tropfenform abgeschieden wird; auch soll ein abgesaugter Tropfen wieder ersetzt werden (Naturwiss. Ztschr. f. Forst- und Landwirt-

spritzt worden und der Tropfen ist dennoch nur Pseudo-Nektar gewesen. Und wenn es bei v. Tubeuf heißt: „Die Nektarflüssigkeit wird nicht nur einmal ausgeschieden, nach einigen Tagen konnte den Blüten von neuem die Flüssigkeit entnommen werden“, so erkläre ich auch diese zweite „Ausscheidung“ auf gleichem Wege zustande gekommen und als „Pseudo-Nektar“. Ich bitte nur meine eingehende Beobachtung während der Zeit vom 24. Februar bis 23. März zu beachten und speziell das prächtige Wetter, das vom 29. Februar bis 7. März dauerte, in welcher die ersten Mistelbüsche blühten, ohne daß eine Irrung, vorgetäuscht durch Niederschläge, möglich gewesen wäre. Hunderte von weiblichen Blüten wurden gemustert — nie eine Tropfenausscheidung wahrgenommen! Erst in den späteren Perioden kam mehrfach Flüssigkeit in den Blüten vor, dann aber stets im Zusammenhang mit Niederschlägen und auf diese rückführbar. Übrigens wurde schon in den Tagebuchnotizen hervorgehoben, daß auch unter solchen Umständen verhältnismäßig wenige Blüten Wasser enthielten. Noch sei bemerkt, daß in Form eines Tropfens das Niederschlagswasser nie anhaftete; ich sah nur einmal einen Tropfen an einer weiblichen Blüte haften, den Assistent Dr. Cammerloher künstlich aufgesetzt hatte, was aber erst nach wiederholten Versuchen gelang.

Ich möchte noch darauf aufmerksam machen, wie ganz anders es sich mit der Tropfenausscheidung durch die weiblichen Blüten der Zwergmistel, *Arceuthobium*, verhält. Hier hat die Ausscheidung v. Tubeuf<sup>17)</sup> zuerst festgestellt, später ich an den von mir in künstlicher Aufzucht aus Samen erzogenen Pflanzen. Zur Zeit des Blühens wird der Sitz der überaus kleinen Blüten nur durch die von ihnen ausgeschiedenen Tropfen verraten. An allen Sproßspitzen der weiblichen Pflanzen bemerkte man diese glitzernden Tröpfchen. Fig. 2 auf Taf. I meiner Abhandlung<sup>18)</sup> bringt rechts unten die Aufnahme einer solchen Pflanze in natürlicher Größe. Leider ist die Wiedergabe dem Original — die Aufnahme verdanke ich Herrn Kollegen Prof. Ad. Wagner — keineswegs gleichwertig<sup>19)</sup>. An diesem treten die Spitzen als weiße Flecken scharf hervor. Daß es sich um Flüssigkeitstropfen handelt, ist allerdings dabei nicht zu entnehmen. Darum wurde in Fig. 7, Taf. I ein einzelnes Sprößchen noch vierfach vergrößert wiedergegeben, aber auch da steht die Reproduktion hinter der Originalkopie weit zurück. Auch ist das Verstehen des Bildes für den mit der Sache

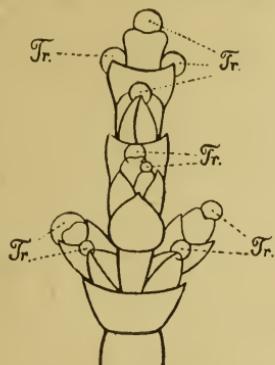
schaft, Bd. 17, 1919, S. 237). Über diese Angabe enthalte ich mich eines Urteils. Ich habe zwar *Viscum cruciatum* auf *Olea europaea* auch in Kultur, doch ist es auf diesem Wirte von sehr langsamer Entwicklung und sind die Pflanzen ob Vernachlässigung während des Krieges nicht üppig. Die ersten Blüten erschienen 1920.

17) Über Biologie unserer Loranthaceen (Natur und Kultur, V. Jahrgang, 1907).

18) Über Bau und Biologie der Blüten von *Arceuthobium oxycedri* (DC) MB. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. in Wien, mathem.-naturw. Kl., Abt. I, Bd. 124, 1915.

19) Bei derartigen Aufnahmen fällt der Mangel am stofflichen Verstehen des Dargestellten seitens des die Wiedergabe Besorgenden schwer ins Gewicht. Sind auch die Originalplatten zur Verfügung gestellt, so genügt doch ein geringer Fehler bei der Einstellung das Bild mangelhaft zu machen und das Verschwinden wichtiger Details zu bewirken. Raster erhöhen solche Mängel noch bedeutend.

nicht völlig Vertrauten nicht ganz leicht<sup>20)</sup>. Darum gebe ich in Fig. 1 diese vierfach vergrößerte Aufnahme in etwas schematischer Weise hier in verdoppelter (somit achtfacher) Größe wieder und seien noch einige Erläuterungen beigegeben<sup>21)</sup>. Die zu Schuppen reduzierten Blätter von *Arcythobium* haben eine dekussierte Stellung; so finden sich dann auch die Blüten oder Blütengruppen angeordnet. Den Gipfel der Sprosse nimmt eine terminale Blüte ein, wozu aus einem unteren Schuppenpaar laterale zu einer Dreiergruppe zusammentreten. So krönt eine solche Gruppe den Gipfel des dargestellten Sprosses.



Nur ist zu bemerken, daß die Blüte ganz verborgen ist in einer sackartigen Umhüllung, die aus einem sterilen Schuppenpaar besteht. Bei den lateralen Blüten ist auch dieses Schuppenpaar samt der Blüte in den Achseln der Tragblätter geborgen. Fertile Blattpaare wechseln eventuell mit sterilen. Unter der Gipfelgruppe unserer Skizze folgt ein medianes Schuppenpaar mit achselständigen Sprossen, ein folgendes, queres Schuppenpaar blieb steril, das nächste mediane entwickelte wieder ein Sproßsystem und ebenso recht kräftige Sprosse das basal gegebene, transversale Schuppenpaar des Hauptspusses. Die Seitenachsen, die ihm entstammen, weisen wieder Dreiergruppen von Blüten auf; eine gipfelständige und zwei laterale, von denen natürlich in der Skizze nur die nach vorn gelegenen zur Geltung kommen, d. h. nur der Ort, wo die Blüten sitzen, infolge der von ihnen hervorgebrachten Tropfen (Tr.). An der in meiner Abhandlung in Fig. 7, Taf. I gegebenen, vierfach vergrößerten Originalaufnahme bewirken diese Sekrettropfen die starke Abrundung der Sproßkuppen und wird auch jeder Tropfen als Folge des Spiegelns durch einen hellen Fleck verraten.

Die Tropfen wurden seitens v. Tubeuf als Nektar angesprochen, während ich nachwies, daß sie fettes Öl sind. v. Tubeuf glaubt sich berechtigt, die Tropfen noch jetzt als Nektar zu bezeichnen, ohne daß er einen Gegenbeweis durch eine Nachuntersuchung vorgenommen hätte. Ich

20) Die Bemerkung Harders gelegentlich der Besprechung meiner Abhandlung in der Zeitschrift für Botanik, daß es wünschenswert gewesen wäre, die Photogramme durch Zeichnungen zu ergänzen, muß ich als berechtigt anerkennen. Besonders gilt dies für Fig. 7, Taf. I.

21) Die Anfertigung der Skizze verdanke ich Herrn Dr. Löffler

hebe nur hervor, daß bei *Arceuthobium* jede weibliche Blüte diesen Tropfen ausscheidet und die Tropfen tagelang erhalten bleiben. Ich fand ferner, daß ein am 20. August 5 Uhr nachmittags mit Filtrierpapier abgesaugter Tropfen am 22. August 10 $\frac{1}{2}$  Uhr morgens durch einen neuen ersetzt war und stellte fest, daß die Tropfen schließlich von der Pflanze wieder eingezogen werden. Um ein Eintrocknen kann es sich dabei nicht handeln, da ein am 20. August um 5 Uhr nachmittags von einer Blüte auf einen Objektträger abgestreifter Tropfen, im trockenen Zimmer frei an der Luft liegend, am 25. September noch vollkommen unverändert erhalten war. Das mikrochemisch ermittelte Ergebnis, daß die Tropfen fettes Öl sind, wurde ja eben dadurch dahin erweitert, daß das abgeschiedene Öl zu den nicht trocknenden gehöre.

Nun erwarte ich aber noch den Einwurf, daß v. Tubeuf durch Dr. Wolpert das in der weiblichen *Viscumblüte* vorgefundene „Sekret“ ja mikrochemisch prüfen ließ und diese Prüfung Zucker in ihm nachwies. Darauf erwidere ich, daß ich den Zuckernachweis keinesfalls anzweifle; der Zucker kann aus der Membranmetamorphose, die das klebrige Narbensekret liefert, stammen und hat im aufgefangenen Niederschlagswasser eben einen „Pseudonektar“ ergeben. Daß die Narben durch Sekretion klebrig und feucht werden, haben wir ja gesehen, nur führt diese Sekretion nie zur Tropfenbildung. An die Möglichkeit, daß in ähnlicher Weise an den Perigonblättern vorhandene, zartwandige Partien der Epidermis (Innenseite bei weiblichen Blüten, an den männlichen im Umkreis der Pollenfächer) durch Membranmetamorphose etwa „Nektarbildung“ herbeiführen könnten, erwog ich selbst (vgl. die Ausführungen a. a. O. S. 162 u. 163), allein ich vermochte weder Sekretzellen noch eine Sekretion an diesen Orten nachzuweisen<sup>22)</sup>. Wieder aber könnte es sich nur um die Entstehung eines „Pseudonektars“, bewirkt durch Niederschlagswasser, handeln.

Kurz will ich nur noch die Duftfrage streifen, der gegenüber ich mich ja, unter Hinweis auf die individuell verschiedene Feinheit des menschlichen Riechorgans, weniger ablehnend verhalten habe. Der Duft wird hauptsächlich den männlichen Blüten zugeschrieben und dürfte nur in einer sehr kurze Zeit andauernden Periode vorhanden sein. Ihn als „intensiv“ zu bezeichnen, was v. Tubeuf tat, scheint mir doch entschieden zu weitgehend zu sein, wenn ich meine Erfahrungen berücksichtige. Ein einmaliges, zweifelhaftes Wahrnehmen eines solchen meinerseits habe ich in den Tagebuchangaben vermerkt; über eine ähnliche Wahrnehmung berichtete mir Dr. Löffler. Entschiedener glaubte sie Dr. Cammerloher vertreten zu dürfen, ohne aber eine genauere Kennzeichnung zu geben, als die, er habe einen „säuerlichen“ Duft empfunden. Andere, einmalig Befragte verneinten.

Überblickte ich das, was meine neuerliche Prüfung der erörterten

22) An den Höckerchen im Grunde der männlichen Blüten habe ich nie etwas mit Verschleimung der Epidermiszellen wahrgenommen, vielmehr fand ich sie stets mit derber kutikularisierter Außenwand ausgestattet. (Im Gegensatz zu der S. 517 angeführten Angabe v. Tubeufs.)

Fragen ergab, so scheint mir alles wesentlich im Zusammenklang mit der in der „Flora“ 1919 veröffentlichten Abhandlung zu stehen, so auch mein Ausspruch, daß, soweit die Insektenblütigkeit der Mistel in Frage steht, sie den „Pollenblumen“ zuzurechnen wäre. Wohl aber dürften die in der genannten Abhandlung ausgesprochenen Sätze durch die erneute Untersuchung wesentlich an Beweiskraft gewonnen haben. Ich fasse das Wesentliche nochmals in folgende Sätze zusammen. Die vom Beginn des Blühens durch einen Monat fortgesetzte Beobachtung zahlreicher Mistelbüsche und vieler Hunderte von Mistelblüten ergab:

1. Eine Nektarabsonderung erfolgt weder von den männlichen noch von den weiblichen Blüten. Alle diesbezüglichen Angaben beruhen auf Täuschungen; speziell ist der von v. Tubeuf an einer weiblichen Blüte photographisch aufgenommene und als Nektar aufgefaßte Tropfen sicher auf Niederschlagswasser zurückzuführen.

2. Der Insektenbesuch der Mistelblüten ist ein außerordentlich geringer. Außer den bekannten Besuchern: Bienen, Fliegen (Angehörige der Gattungen *Pollenia*, *Spilogaster*) wurde einmal eine Hummel (*Bombus lapidarius*) beobachtet und öfters zwei Arten der Fliegengattung *Sepsis* auf Mistelbüschchen angetroffen; letztere kommen als gelegentliche Bestäuber gewiß in Betracht, wenn auch den früher genannten größeren Fliegen mehr Bedeutung zukommt. Bienen und Hummel besuchten nur die männlichen Blüten, vermitteln daher keine Bestäubung.

3. Der Windbestäubung, deren Vorkommen durch eine vorausgegangene Untersuchung sicher gestellt war, muß, wenn der ganz auffällig geringe Insektenbesuch berücksichtigt wird, eine beträchtlich höhere Bedeutung zugeschrieben werden als der Bestäubung durch Insekten.

Innsbruck, Botanisches Institut, im April 1920.

### Nachschrift.

Ich möchte doch nicht unterlassen, noch einen Gedanken zu äußern, der sich während der heurigen Untersuchungen aufdrängte. Der so ungewöhnliche Insektenbesuch kann in keine Beziehung zu dem reichen Fruchten der Mistel gebracht werden, daher als nächste Erklärung auf die Bestäubung durch den Wind (partielle Anemophilie) gewiesen wurde. Streng nachgewiesen ist diese noch nicht, sondern nur in hohem Maße wahrscheinlich. Es bleibt aber noch eine Möglichkeit zur Erklärung des bisher Festgestellten: Die Mistel könnte zu den Pflanzen mit somatischer Parthenogenese gehören. (Daß das Fruchten weiblicher, vor Insektenbesuch geschützter, gesackter Stöcke nicht auf Parthenokarpie beruht, wurde von mir schon nachgewiesen.) Die Entscheidung muß durch neue Untersuchungen erbracht werden, welche entweder die Anemophilie oder somatische Parthenogenese eindeutig erweisen.

# ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1920

Band/Volume: [40](#)

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

Artikel/Article: [Wie erfolgt die Bestäubung der Mistel; scheiden ihre Blǖten wirklich Nektar ab? 514-527](#)