

Über Pollenkitt und Bestäubungsart.

Ein Beitrag zur experimentellen Blütenökologie.

Von

Fr. Knoll.

Mit 32 Abbildungen im Text.

Inhaltsübersicht.

	Seite
Einleitung	610
A. Die Art und die ökologische Bedeutung der Pollenvermittlung	612
I. Die Klumpenbildung bei glatten Pollenkörnern	613
II. Die Klumpenbildung bei skulpturierten Pollenkörnern	622
B. Die experimentelle Untersuchung der Pollenvermittlung	631
I. Die Fallvorrichtung und ihre Teile	633
II. Über die Durchführung der Versuche mit der Fallvorrichtung	640
1. Das Abschütteln des Pollens	640
2. Das Abkippen des Pollens	643
3. Das Abblasen des Pollens	644
III. Das Ergebnis der Fallversuche mit verschiedenen Pollenarten	645
1. Typischer Windpollen	645
a) <i>Corylus avellana</i>	645
b) <i>Taxus canadensis</i>	650
2. Typischer Tierpollen	652
a) <i>Lilium speciosum</i>	652
b) <i>Dahlia variabilis</i>	653
c) <i>Onopordon illyricum</i>	654
d) <i>Nicotiana affinis</i>	654
3. Leicht verstreubarer Tierpollen. Der Übergang zum Windpollen	655
a) <i>Arum maculatum</i>	655
b) <i>Sarothamnus scoparius</i> und <i>Lathyrus latifolius</i>	658
c) <i>Galanthus nivalis</i> und <i>Leucojum vernum</i>	660
d) <i>Plantago media</i> und <i>Plantago lanceolata</i>	663
4. Fallversuche unter Mitwirkung stark bewegter Luft	666
C. Einige weitere Gedanken zur Ökologie des Pollenkitts	669
Zusammenfassung	672

Die vergleichende Bestäubungsökologie wird in vielen Fällen genötigt sein, etwas über den Zusammenhalt der Pollenmassen auszusagen, die von den reifen Antheren einer Blütenart freigegeben werden. Dieser Zusammenhalt bildet eine der wesentlichen Grundlagen für die Bestäubungsform, welche bei einer solchen Blüte möglich ist. Wenn wir die vorhandene Mannigfaltigkeit nach dieser Richtung überblicken, dann finden wir alle Übergänge zwischen einem Pollen, der in verstreutem Zustande aus völlig frei nebeneinanderliegenden Körnern besteht, und einem solchen, dessen Körner auch außerhalb der Antheren zu größeren oder kleineren Klumpen verschieden stark verbunden bleiben. Wir sehen an dem einen Ende der Mannigfaltigkeitsreihe den losen («mehligem» oder «stäubendem») Pollen einer typischen Nadelholzblüte, der so recht den Namen Blüten-«Staub» verdient, am anderen Ende den Pollen der meisten Orchideenblüten, der zu festen Paketen (Pollinien) vereinigt ist. Zwischen diesen äußersten Grenzfällen liegt z. B. der Pollen von *Cypripedium*, der als zäher klebriger Brei in den offenstehenden Antheren dargeboten wird. Gewöhnlich sind aber die Pollenkörner in kurzem Abstand durch eine klebrige, ölähnliche Substanz miteinander leicht beweglich verbunden. In den meisten Fällen ist der Klebstoff derart flüssig, daß der verbindende Tropfen sogleich durchreißt, wenn die zusammenhaftenden Pollenkörner auch nur um die Dicke ihrer leblosen Haut voneinander entfernt werden. In anderen Fällen ist dagegen der Klebstoff fadenziehend, so daß er sich oft in langen klebrigen Fäden zwischen zwei Pollenkörnern ausspannt, die wir künstlich voneinander trennen wollen. *Oenothera* ist dafür ein Beispiel. Aber auch innerhalb der zuletztgenannten Grenzfälle gibt es alle möglichen Übergänge, für deren Stufen verschiedene Blütenarten als Beispiel dienen könnten. Dieser auffallende fadenziehende Klebstoff ist überdies oft mit «Öl»-Tröpfchen vermengt. Er wird «Viscin» genannt und ist uns in chemischer Hinsicht ebenso unbekannt wie die meisten anderen Pollenklebstoffe. Mit der Aufzählung solcher Fälle ist aber die ganze Mannigfaltigkeit der vorkommenden Zustände nicht erschöpft.

Alle jene Substanzen, welche eine Verbindung der Pollen-

körner zu Klumpen bewirken, will ich im folgenden als »Pollenkitt« bezeichnen. Ich tue dies ohne Rücksicht darauf, ob solche Stoffe während der Anthese flüssig bleiben oder bald erstarren, oder ob sie beim Austreten des Pollens aus dem Antherenfach bereits fest sind. Ich gebrauche also hier den Ausdruck »Kitt« in einem weiteren Sinne, als es sonst im gewöhnlichen Sprachgebrauche üblich ist.

Über die Menge des Pollenkitts kann uns bei bestimmten Pollenarten ein sorgfältig hergestelltes Abklatschpräparat auf einer Glasplatte unterrichten. Dieser Methode hat sich Fr. Pohl bei der vergleichenden Untersuchung des Blütenstaubes windblütiger Pflanzen bedient¹. Da die Körner des Windpollens auf ihrer Oberfläche meist keine nennenswerten Vertiefungen besitzen, die beim Abklatsch einen Teil oder die ganze Menge des vorhandenen Öls zurückhalten, konnte diese Methode hier mit Erfolg verwendet werden. Auch läßt die Abklatschmethode eine bessere physikalische und chemische Prüfung des abgeklatschten Öls zu, als es am Pollenkorn selbst möglich ist. Für die Untersuchung der Kittmenge stark skulpturierter (z. B. langstacheliger) Pollenkörner, wie sie so häufig bei insektenblütigen Pflanzen vorkommen, ist aber diese Methode unbrauchbar, da sich von dem Öl, das in den Vertiefungen der Kornoberfläche vorhanden ist, nichts oder zu wenig durch Abklatschen auf Glas übertragen läßt.

Häufig kommt es vor, daß wir uns ein Urteil darüber bilden müssen, ob wir einen Pollen als «stäubend» oder «klebend» bezeichnen sollen. Das scheint im allgemeinen leicht zu sein. Größere Schwierigkeit bereitet uns dagegen die oft nötige Feststellung, ob ein bestimmter schwach klebender Pollen stärker oder schwächer klebrig ist als ein anderer Pollen von ebenfalls geringem Zusammenhalt. Wir finden, daß wir in einem solchen Falle recht willkürlich vorgehen müssen, wenn wir gezwungen sind, ein Urteil zu fällen. Es gibt vor allem kein Maß für

¹) Pohl, Fr., Kittstoffreste auf der Pollenoberfläche windblütiger Pflanzen. (Beih. z. Bot. Zentralbl., 1929, 46, Abt. I, Heft 2, S. 286 bis 305.) In dieser Arbeit befindet sich ein Verzeichnis der wichtigsten hierhergehörigen Literatur, auf das hiermit (auch für meine eigenen Ausführungen) verwiesen sei.

das Aneinanderhaften von Pollenkörnern. Ich habe mich aus diesem Grunde bereits vor vier Jahren mit derlei Fragen beschäftigt und schon damals eine Vorrichtung erdacht, die uns genaueren Aufschluß über die Stärke des Zusammenhalts bei locker verkitteten Pollenarten zu geben vermag. Doch hatte ich bisher nichts darüber veröffentlicht. Mittlerweile hat sich W. Troll bei seinen Untersuchungen über die Blüte von *Galanthus* solchen Fragen zugewendet, getrieben von dem Streben nach einem anschaulichen Ausdruck für die Größe des Zusammenhalts der Pollenmassen¹. Troll suchte dies dadurch zu erreichen, daß er geringe Mengen des Pollens einer Pflanzenart mit einem feinen Pinsel aus der Blüte nahm und hierauf den mit Blütenstaub bedeckten Pinselschopf über einer reinen Glasplatte ausklopfte. Er erhielt in jedem solchen Falle auf der Platte ein »Streubild«, das er mit dem auf gleiche Weise von dem Pollen einer anderen Blütenart gewonnenen vergleichen konnte. Daß die Verwendung derartiger Bilder von Wert ist, zeigen Trolls Ausführungen über die Blüten von *Galanthus nivalis*. Er verglich (a. a. O., S. 339 f.) das Streubild der eben genannten insektenblütigen Art mit dem der windblütigen *Corylus avellana* und stellte eine Übereinstimmung beider Bilder fest. Weiteres konnte er durch Versuche mit dem Pollen von *Hippastrum* zeigen, daß das »Öl«, welches man auf der Oberfläche der einzelnen Pollenkörner findet, tatsächlich als Kittsubstanz für das Zusammenhaften der Körner zu Klumpen dient.

A. Die Art und die ökologische Bedeutung der Pollenverkittung.

Bevor ich auf meine vergleichend-experimentelle Methode zur Untersuchung des Zusammenhaltens der Pollenmassen eingehe, möchte ich noch erörtern, in welcher Weise die verbindende Wirkung des Pollenkittes sich bei verschiedenen Arten im Aussehen der Pollenverbände bemerkbar macht und welche Bedeutung sie für die Bestäubungsökologie haben kann. Dies soll vor allem an der Hand von Beispielen gezeigt werden, welche ich den Ergebnissen meiner eigenen Pollenstudien entnehmen will, da diese einige neue Betrachtungsmöglichkeiten bieten.

¹) Troll, W., Über Antherenbau, Pollen und Pollination von *Galanthus* L. (Flora, N. F., 1928. 23), S. 339 ff.

Bei den typisch tierblütigen Pflanzen verbindet die Kittsubstanz schon innerhalb des offenen Antherenfaches die Pollenkörner zu größeren Klumpen, und dies auch dann, wenn der Fachinhalt der Antheren nicht nach Art der Pollinien zu bestimmt geformten Pollenpaketen fest vereinigt ist. Solcher Pollen verbleibt bei der Entnahme meist ebenfalls in Klumpen an den Körperteilen des Tieres, das die Blüte gerade besucht. Klumpenweise kann dieser Pollen dann auch auf die Narbe derselben oder einer anderen gleichartigen Blüte übertragen werden. Ist der Bestäuber, wie gewöhnlich, ein fliegendes Tier, dann müssen die Pollenklumpen auch auf seiner Körperoberfläche so fest kleben, daß sie bei der raschen Flugbewegung nicht durch die Schubkräfte des Luftwiderstandes von dem Tierkörper heruntergefegt werden und so für die Bestäubung verlorengehen.

Troll hat (a. a. O., S. 327 f.) mit Recht darauf hingewiesen, daß man die ökologische Bedeutung der Klebrigkeit des Pollens vielleicht zu einseitig darin gesehen hat, daß die Pollenkörner mit ihrer Hilfe an der Oberfläche der Insekten leichter hängen bleiben. In vielen Fällen dürfte nach Troll das ausreichende Haften des Pollens an der geöffneten Anthere noch wichtiger sein, besonders bei hängenden (nickenden) Blüten, wie z. B. bei *Lilium martagon* oder *Fritillaria*. Bei derartigen Blüten würde der Pollen, wenn er nicht genug klebrig wäre, nach dem Öffnen der Antheren aus diesen herausfallen, oder er könnte vom Winde weggeblasen werden, bevor ihn die besuchenden Tiere übernommen haben. Das Zurückbleiben des Pollens in den Rissen der »aufgesprungenen« Antherenfächer wird auch schon durch A. Kerner von Marilaun als eine der wichtigen Funktionen des Pollenklebstoffes angeführt¹.

I. Die Klumpenbildung bei glatten Pollenkörnern.

Wenn wir uns über die Erscheinung der Klumpenbildung unterrichten wollen, gehen wir am besten von gut klebenden,

¹) Kerner v. Marilaun, A., Pflanzenleben. 2. Aufl. (Leipzig und Wien 1898), 2, S. 93.

aber glatten Pollenkörnern aus. Wir werden dabei ganz erstaunliche Leistungen bemerken, deren Ausmaß nicht allgemein bekannt sein dürfte.

Um die feineren Einzelheiten beim Zustandekommen von Pollenklumpen zu ermitteln, muß man den aus geöffneten Antheren hervortretenden Pollen unmittelbar in Luft und ohne irgendwelche Zusätze bei genügend starker Vergrößerung betrachten. Wenn man den Pollen in der sonst üblichen Weise untersucht, indem man ihn in Wasser oder Alkohol unter ein Deckglas bringt, dann geht das, was wir hier sehen wollen, verloren.

Die in unseren Gärten häufig angepflanzte *Nicotiana affinis*¹⁾, deren Blüte eine Abend schwärmer blume ist, besitzt einen Pollen, dessen glatte Körner sehr gut aneinander und am Chitinpanzer der bestäubenden Tiere haften. Bei der eben empfohlenen Art der Untersuchung stellen wir fest, daß von den großen unregelmäßigen Pollenklumpen häufig schmale Fortsätze ausgehen, die ebenfalls aus Pollenkörnern bestehen. Diese Körner sind oft kettenförmig aneinandergefügt, wobei sie eine Strecke weit frei in die Luft hineinragen, in einer geraden oder mehrfach geknickten Reihe. Wir finden unter diesen Pollenketten auch solche, die von einem größeren Klumpen horizontal abstehen, ohne in ihrem Verlaufe noch irgendwo unterstützt zu sein. Abb. 1a gibt solche Pollenketten, die in horizontaler Stellung sich durch den Luftraum erstreckten, in der Ansicht von oben wieder. Das den Abbildungen zugrunde liegende Objekt wurde dadurch erhalten, daß ich eines der behaarten Vorderbeine eines präparierten Windenschwärmers (*Protoparce convolvuli*) an eine frisch geöffnete pollenbedeckte Anthere von *Nicotiana* sanft andrückte und wieder emporhob. Ich wollte auf diese Weise nicht nur das Aneinanderkleben der einzelnen Pollenkörner zu größeren Verbänden, sondern auch ihr Anhaften an den verschieden ge-

¹⁾ Die in den Gärten als *Nicotiana affinis* bezeichneten Pflanzen gehören nach dem Index Kewensis (Bd. 3, S. 311) zu *N. alata* Link et Otto, als deren Heimat Brasilien angegeben wird. Ich will hier den bekannteren Namen *N. affinis* verwenden, zumal mir die Synonymie nicht ganz sicher gestellt erscheint.

formten Chitinteilen des Schwärmers prüfen. Die an einzelnen Chitinborsten hängengebliebenen Körner bildeten häufig solche frei in die Luft abstehende Ketten, wie in Abb. 1a. In manchen

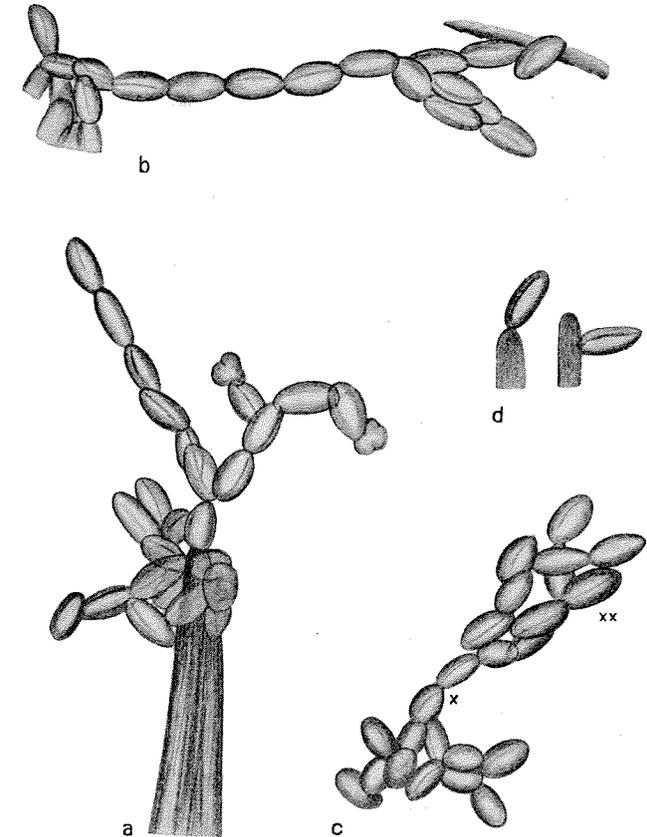


Abb. 1. *Nicotiana affinis*. a, b, c = Pollenketten, an Chitinteilen von *Protoparce convolvuli* haftend, in der Ansicht von oben, bei a und c frei in die Luft abstehend, bei b eine Brücke bildend; d = einzelne Pollenkörner an Chitinschuppen desselben Tieres. (Vergrößerung 190/1.)

Fällen (Abb. 1b) zeigten sich zwischen benachbarten Chitinborsten oder zwischen einzelnen Pollenklumpen gerade oder verzweigte Ketten ausgespannt. In einem anderen Falle (Abb. 1c) ragte ein Pollenklumpen (××), der durch zwei einzelne Körner (×) mit der übrigen größeren Pollenmasse in Verbindung

stand, von dieser horizontal in die Luft hinaus. Die seitliche Berührungsfläche zwischen den beiden Pollenkörnern bei \times war somit trotz ihrer Kleinheit imstande, das Gewicht von zwölf vollwertigen anderen Körnern frei zu tragen! Dabei sei hervorgehoben, daß an dieser Stelle (und auch sonst bei den Ketten) die Menge des wirksamen Kittstoffes so gering ist, daß man nirgends Tropfen oder Menisken bemerken kann, auch nicht bei sorgfältigster Untersuchung. Ich vermute, daß es sich in diesem Falle und auch sonst vielfach bei der Klumpenbildung um die Wirkung einer sehr dünnen Flüssigkeitshaut handelt, welche die feste Oberfläche des Pollenkorns gleichmäßig überzieht und wohl auch die äußersten festen Teile durchtränkt. Diese flüssige Haut kann so dünn und dabei so innig mit der festen Unterlage verbunden sein, daß sich die als Klebstoff wirkende Flüssigkeit auch dann nicht in einzelne scharf umgrenzte Tropfen zerlegen und dadurch sichtbar machen läßt, wenn man die frischen Pollenkörner in Wasser oder in geeigneten wässrigen Lösungen für einige Zeit untertaucht und allenfalls das Ganze erwärmt. Das Aneinanderhaften solcher Pollenkörner wäre dann eine Folge der Oberflächenspannung der winzigen Flüssigkeitsmenge, welche die einzelnen kettenbildenden Körner verbindet. Dabei können infolge der kleinen Abmessungen, in welchen sich diese Vorgänge abspielen, an den verbindenden flüssigen Teilen sehr kleine Krümmungsradien zur Geltung kommen, die eine außerordentlich große Oberflächenspannung und damit eine hochwertige Verbindung der Pollenkörner zu kleinen oder großen Klumpen ermöglichen.

Wenn ich bisher hauptsächlich und mit besonderem Nachdruck von der Kettenbildung sprach, so ist damit nicht gemeint, daß diese Kettenbildung eine für bestimmte Pollenarten charakteristische Verbindungsform darstellt. Solche Ketten treten bei allen zur Klumpenbildung gut befähigten Pollenarten auf, wenn größere Klumpen in kleinere auseinandergezerrt werden oder wenn man sie von einer Unterlage, an der sie bereits angeheftet waren, durch geeignete Zugbewegungen ablöst. Daß ich mein Augenmerk besonders auf diese Kettenbildung lenkte, geschah deshalb, weil die Pollenkette der einfachste, klarste und bei mikroskopischer Untersuchung am besten zu erfassende Sonderfall der Klumpenbildungen ist.

Bei allen derartigen Pollenklumpen sind und bleiben innerhalb der für die Bestäubung in Betracht kommenden Zeitspanne die einzelnen Körner des Klumpens in einer leicht beweglichen flüssigen Verbindung, die es gestattet, daß die Körner beliebig aneinander verschoben werden können, ohne daß ihr gegenseitiger Zusammenhang dabei unterbrochen werden muß. Das kann man besonders gut an den Pollenketten sehen, wenn man sie unter dem Mikroskop mit einer genügend feinen Borste berührt und dabei ohne Schwierigkeit die bisherige Kettenform nach Wunsch verändert. Eine vorher gerade Kette kann dann eine Zickzackform annehmen, ohne zu zerbrechen, sie kann sich an verschiedenen Stellen mit anderen Pollenkörnern verkleben, und ihre Gestalt wird durch äußere mechanische Eingriffe immer wieder eine andere werden.

Auch sehr große Pollenkörner anderer Arten, z. B. solche mit einer Länge von 100 μ und einer Breite von 50 μ sind noch immer klein genug, um Kettenbildungen mit sehr geringem Aufwande ohne Schwierigkeit zu ermöglichen. Würden wir uns dagegen eine Anzahl von rundlichen Glasperlen von etwa 1 cm Länge herstellen, und nun versuchen, sie mit einem flüssig bleibenden Kitt zu einer kurzen, frei in die Luft ragenden Kette zu verbinden, so wären wir außerstande, solches zu erreichen. Wir würden nicht einmal zwei dieser Perlen so aneinander fügen können, daß eine die andere mit Hilfe einer flüssigen Verbindung frei nach der Seite hin festzuhalten vermag! Die Größenausmaße und dadurch die Herabsetzung der Kapillaritätswirkung der verbindenden Flüssigkeit machen bei dem verhältnismäßig großen Gewicht der Perlen — selbst wenn jede nur das spezifische Gewicht des Wassers hätte — die erfolgreiche Ausführung unmöglich. Auch mit Hilfe von dickflüssigeren, und dabei fadenziehenden Lösungen könnten wir kaum dem gewünschten Erfolg nahekommen. In diesem Bereich von Erscheinungen spielen eben die Größenverhältnisse eine entscheidende Rolle. In den kleinen Größenbereichen der Pollenkörner ist noch vieles leicht möglich, was bei zunehmenden Ausmaßen schließlich unmöglich wird.

Ich habe oben darauf hingewiesen, daß die mit einem flüssigen Kitt zusammengehaltenen Pollenklumpen eine in ihren

Teilen leicht verschiebbare und trotzdem nicht leicht zerbrechende oder zerfallende Masse darstellen. Diese Eigenschaft der Pollenklumpen bewährt sich sehr beim Blütenbesuch der bestäubenden Tiere. Berührt ein Körperteil eines Insektes oder eines Blumenvogels irgendwie den an den Antheren dargebotenen Pollen, dann schmiegte sich dieser infolge der leichten Verschiebbarkeit seiner Körner rasch und innig der berührenden Körperfläche an. Es haften dadurch sehr viele Pollenkörner an ihr fest und es wird der ganze Pollenklumpen, dem diese Körner angehören, auf dem

bestäubenden Tier so gut angeklebt, daß er bei den oft ungestümen Bewegungen nicht von ihm herunterfallen kann. Auch vermag der Pollen durch Verschiebung seiner Teile dem Luftwiderstand bei der Beförderung durch ein fliegendes Tier sich anzupassen und dem starken Luftzug standzuhalten. Hierzu ist natürlich erforderlich, daß der flüssige Kitt des Pollens sowohl an dem Chitin des Insektenkörpers, als auch an

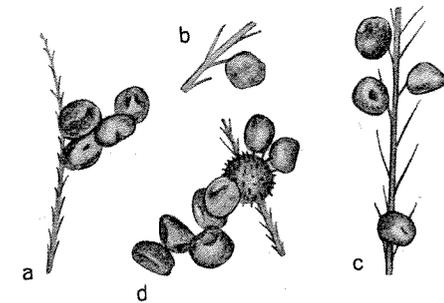


Abb. 2. *Plantago media*. Haftvermögen des Pollens. a, b, c = Pollenkörner an Chitinhaaren der Honigbiene haftend, d = an den Stacheln eines Pollenkorns von *Dahlia variabilis* hängend. Bei a und d Kettenbildung. (Vergr. 190/1.)

der Hornsubstanz des Vogelschnabels und der Vogelfeder sehr gut haftet. Diese Voraussetzung ist erfüllt.

Wir haben anlässlich der Erörterung der Kettenbildung gesehen, daß bei den glatten Pollenkörnern von *Nicotiana* schon eine sehr geringe Berührungsfläche für einen ausreichenden Zusammenhalt genügt. Das gleiche gilt auch für das Haften des Pollens an Chitinteilen. Dies zeigt Abb. 1 d. In diesem Falle hält sich das links abgebildete Pollenkorn von *Nicotiana* durch Vermittlung des Klebstoffes mit einem sehr kleinen Teil seiner Oberfläche an der Spitze einer Chitinschuppe fest. Es genügen aber noch viel kleinere Berührungsflächen. Darüber gibt Abb. 2 Aufschluß. Die dort abgebildeten Pollen-

körner von *Plantago media* hängen teilweise (Abb. 2 b und c) an den feinsten Spitzen verzweigter Bienenhaare! Auch an den Stacheln eines Pollenkorns von *Dahlia variabilis* vermögen sie noch so gut zu haften, daß von ihnen eine frei abstehende Pollenkette getragen werden kann (Abb. 2 d).

Solche Fälle, wo das Pollenkorn an einer einzigen winzigen Stelle haftet, entsprechen nicht dem gewöhnlichen Verhalten. Sie wurden von mir ausgesucht und hier eigens vorgebracht, um die Leistungsfähigkeit des Pollenkittes in vollem Maße zu zeigen. Die Pollenkörner sitzen ja meistens nicht einzeln und mit einer einzigen Berührungsfläche einer Körperstelle des Bestäubers auf, sondern in größeren oder kleineren Klumpen, welche an verschiedenen Seiten mit der Oberfläche des Tieres verbunden sind. Dadurch wird die Festigkeit des Pollenverbandes sehr erhöht. In der Übernahme und im Befördern größerer Pollenmengen ist eine mit zahlreichen Unebenheiten bestimmter Größe ausgestattete Körperfläche des Bestäubers einer gleich großen glatten Fläche oft weit überlegen. Auf diese Weise eignen sich die fein verzweigten, aus Hornsubstanz gebildeten Vogelfedern ebensogut zur Übertragung von größeren Pollenmassen, wie das aus Chitin bestehende Haarkleid bestimmter Insekten. Besonders günstig für das Anhaften locker verkitteten Pollens sind entsprechend eng gestellte verzweigte dünne Chitinhaare, vor allem für den Pollentransport im Fluge. Insekten, deren Körper an passenden Stellen mit einem solchen Haarpelz ausgestattet ist, werden dadurch zu besonders leistungsfähigen Blütenbesuchern. Dieser Umstand hat dazu beigetragen, daß in Mitteleuropa die verschiedenen Bienen (Apidae) eine besondere Stellung unter den Bestäubern erreichten. In Zusammenhang mit dem bei verschiedenen Insekten stark ausgeprägten »Putztrieb« hat sich im Laufe der Zeit der »Sammeltrieb« dieser Tiere entwickelt, wodurch sich ihre Eignung zur Bestäubungstätigkeit noch vergrößerte.

Wenn auch die Bilder der Abb. 1 und 2 einander im wesentlichen sehr ähneln, so darf man daraus doch nicht auf die gleiche Leistungsfähigkeit der Verkittung schließen. Während man Pollenklumpen von *Plantago* durch schwaches Anblasen sofort

zerstören kann, leisten die Pollenverbände von *Nicotiana affinis* einem solchen Angriff einen so starken Widerstand, daß sie auch bei kräftigerem Blasen sich nicht viel verändern. Auch läßt sich der Pollen von *Plantago* von einer glatten Chitinoberfläche viel leichter wegblasen als der *Nicotiana*-Pollen. Der Pollen von *Nicotiana* kann daher auch an glatten Chitinteilen des besuchenden Insektes, z. B. an der Oberfläche des Rüssels eines Windenschwärmers ohne Verlust durch die Luft befördert werden, während der *Plantago*-Pollen von der glatten Oberfläche eines Käfers, der gerade solche Blüten besuchte, im Fluge bald wieder abfällt und dadurch für die Bestäubung verloren geht. Nur im dichten Haarkleid mancher Bienen, z. B. an den wolligen Teilen des Körpers der Honigbiene, vermag sich der Pollen von *Plantago* auch an dem fliegenden Tier dauernd zu halten. Überdies pflegen die Honigbienen den Pollen von *Plantago* (und auch anderen Pollen) beim Einsammeln mit ausgespieenem Nektar zu befeuchten und dadurch für den Transport auf den Hinterbeinen klebriger zu machen.

Der Pollen von *Plantago* stellt, wie wir später sehen werden, eine Übergangsstufe zwischen Insektenpollen und Windpollen dar. Die Kettenbildungen erreichen bei *Plantago media* nicht die Häufigkeit und das Ausmaß wie bei dem vorhin besprochenen Beispiel der schwärmerblütigen *Nicotiana affinis*. Wir wollen des Vergleiches willen nun auch einen typischen Windpollen betrachten und nachsehen, ob wir auch hier noch Kettenbildungen finden. Hierzu eignet sich der Pollen von *Alnus cordata*, der mir aus unserem botanischen Garten zur Verfügung stand. Streut man aus einem frischen Kätzchen solchen Blütenstaub auf eine reine Glasplatte und betrachtet dann die auf ihr befindlichen Pollenkörner mit dem Mikroskop, so sehen wir im Streubilde diese Körner entweder einzeln oder nur zu Klümpchen aus einigen wenigen Körnern vereinigt. Kehrt man den auf der Glasplatte befindlichen Blütenstaub mit einem weichen Pinsel zu einem Häufchen zusammen, und taucht man nun den geschliffenen Rand eines reinen Objektträgers in den Pollen ein, so bleiben beim vorsichtigen Herausziehen der Glaskante die Pollenkörner teilweise an ihr in kurzen Ketten haften, so wie dies Abb. 3a

darstellt. Doch sind die Körner solcher Ketten so schwach miteinander verbunden, daß diese bei Erschütterungen leicht zerfallen. Drückt man eine behaarte Stelle des Bienenkörpers in einen solchen frischen Pollenvorrat, so findet man nach dem Herausziehen an den Haaren zahlreiche einzelne Pollenkörner und auch manchmal kurze Ketten (Abb. 3 b c d), die wenig haltbar sind und schon bei schwachem Anblasen vom Haar wegfiegen, ebenso wie die einzelnen Körner. Dreht man die Fläche einer Glasplatte, auf welche man solchen Pollen aufstreute, mit diesem nach unten, so läßt sich der Pollen schon durch leichtes Klopfen abschütteln. Bei einem Vergleichs-

versuche mit *Plantago* gelingt dies schon etwas schwerer und weniger vollständig. Um vieles besser haftet dagegen der Pollen von *Nicotiana* auf der Glasfläche. Wir sehen also in der Reihe *Nicotiana-Plantago-Alnuseine* stufenweise sich

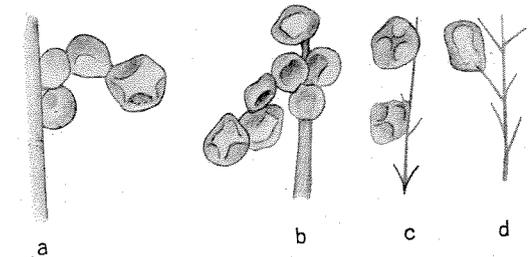


Abb. 3. *Alnus cordata*. a = Kettenbildung an einer Glaskante, b = an einem unverzweigten Bienenhaar; c, d = Haften einzelner Körner an feinen Enden verzweigter Bienenhaare. (Vergr. 330/1.)

vermindernde Kettenbildung und damit gleichlaufend eine Verschlechterung des Haftens auf Glas. Im Zusammenhang mit dieser Feststellung müssen wir wohl auch bei dem Pollenkorn von *Alnus* eine wenn auch sehr dünne Klebschicht an seiner Außenseite erwarten, da selbst eine geringfügige Kettenbildung ohne eine feuchte Oberfläche nicht denkbar ist. Die Angabe von Pohl (a. a. O., S. 292), daß auf der Oberfläche der Pollenkörner von *Alnus cordata* »ölige« (oder harzartige) Stoffe vollständig fehlen, geht wohl zu weit. Pohl konnte zwar mit den von ihm angewendeten Methoden solche Kittstoffe hier nicht nachweisen. Es können aber diese Stoffe trotzdem an der Oberfläche des Pollenkorns vorhanden sein, jedoch in einer so geringen Menge und mit der festen Außenschichte der Pollenhaut so innig verbunden, daß mit keiner der verfügbaren Methoden der Nachweis möglich war.

II. Die Klumpenbildung bei skulpturierten Pollenkörnern.

Nun gibt es aber auch zahlreiche Pflanzen, deren Pollenkörner im Gegensatz zu den eben besprochenen Arten die als Kitt wirkende Substanz nicht auf einer glatten, sondern auf einer mit »Skulpturen« versehenen Oberfläche tragen. Solche Unebenheiten der Kornoberfläche können so schwach sein, daß sie ganz oder teilweise vom Pollenkitt überzogen sind, sie können aber auch eine solche Größe erreichen, daß die ölige Masse sich am Grunde von Höckern, Stacheln u. dgl. befindet, wobei die Kuppen oder Spitzen davon frei bleiben. So zeigen die Pollenkörner einiger sehr artenreicher Familien (Malvaceae, Cucurbitaceae, Compositae) an ihrer Oberfläche sehr zahlreiche spitze Fortsätze (Stacheln), deren Basis von großen Kittstoffmengen umgeben ist. Bringt man solchen Pollen auf eine reine Glasfläche (Objektträger) oder auf eine glatte Stelle eines Insektenpanzers, so bleibt er darauf nicht kleben, auch wenn er längere Zeit sich auf ihr befindet. Selbst typischer Windpollen kann auf einer solchen glatten Unterlage noch besser haften als derartig stacheliger Tierpollen! Dies erklärt sich daraus, daß die spitzen Fortsätze des Pollens an ihren Enden meist frei von Kitt sind, so daß keine Berührung zwischen dem Kitt und der glatten Unterlage möglich wird. Aus diesem Grunde ist der stachelige Pollen zum Transport durch glatte, unbehaarte Käfer meist nicht geeignet. Nur besondere Einrichtungen, wie z. B. lange »Viscin«-Fäden, welche solche Pollenkörner locker verbinden, würden auch bei diesen Tieren eine Übertragung stacheliger Pollenkörner auf ihrer Körperoberfläche ermöglichen. Wesentlich anders verhält es sich aber mit Insekten, welche zahlreiche fein zugespitzte und dazu noch verzweigte Haare besitzen. Gerät eines der dünnen Haarenden mit seinen sehr feinen Spitzen so weit zwischen die Stacheln hinein, daß es die klebrige Kittschicht berührt, so bleibt das Pollenkorn sofort daran hängen. Eine solche schmale Berührungsfläche zwischen Chitinhaar und Pollenkitt kann genügen, um das Korn so gut am Insektenkörper zu befestigen, daß es vom Tier im Fluge zu einer anderen Blüte mitgenommen wird, ohne daß die Schubkräfte des Luftwiderstandes es

unterwegs wieder vom Haar herunterfegen. Um so sicherer vermag sich ein stacheliges Pollenkorn an den Insektenleib anzuhängen, wenn an zwei oder mehreren Stellen die Klebmasse von Haarästen berührt wird oder wenn mit ihm Gruppen von Pollenkörnern sich zwischen den Haaren verklemmen und ankitten. Auf diese Weise bleiben z. B. einzelne und Gruppen der stacheligen Körner von *Dahlia variabilis* leicht an den Haaren der Honigbiene hängen (Abb. 4ab). Das gleiche gilt von dem Pollen der Kürbispflanze (*Cucurbita pepo*), deren wichtigster Bestäuber gerade die Honigbiene ist.

Die Stacheln, welche an solchen Pollenkörnern vorkommen, hindern keineswegs, daß sich diese zu größeren Verbänden (Klumpen) zusammenschließen. Kommen zwei stachelige Körner einander sehr nahe, was schon innerhalb des Antherenfaches, aber auch außerhalb unter der Einwirkung der Insekten geschehen kann, dann vermögen die Stacheln, die an allen Pollenkörnern derselben Art die gleiche Länge haben, zwischen den Stacheln des unmittelbar daran grenzenden anderen Pollenkorns bis zur Kittsubstanz vorzudringen und an der gegenüberliegenden Stelle festzukleben (vgl. das Schema der Abb. 4e). Die Verkittung wird noch besser sein, wenn, was ebenfalls vorkommt, die Kittsubstanz auch noch die Längsseiten der Stacheln teilweise überzieht. Dann können sich die

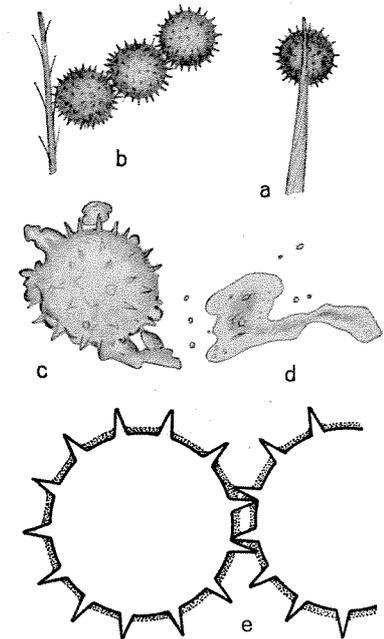


Abb. 4. *Dahlia variabilis*. a, b = Haften der Pollenkörner an Bienenhaaren, bei b eine frei in die Luft abstehende Kette, c = Kittstoff, beim Erhitzen in Chloralhydratlösung abschmelzend, d = ein losgelöster Kittfladen, e = Schema der Verkittung bei der Kettenbildung, der Kitt punktiert gezeichnet. (Vergr. bei a, b 200/1, bei c, d 400/1, bei e 650/1.)

aneinander geratenden Stacheln benachbarter Pollenkörner auch ihrer Länge nach verkleben. Dazu kommt ferner, daß an jeder Berührungsstelle mehrere benachbarte Stacheln des Pollenkorns sich mit den gegenüberliegenden Kittflächen des anderen Pollenkorns vereinigen, weil die Stacheln verhältnismäßig dicht beisammenstehen. Wenn die Körner, wie es meist der Fall ist, zu mehreren eng aneinander liegen, dann entstehen durch derartige Verhängung leicht Ketten (Abb. 4b) und verschieden große Klumpen, welche sehr widerstandsfähige Verbände bilden. Abb. 5 zeigt einen großen Pollenklumpen von *Cucurbita pepo*, den ich (bei einem der später

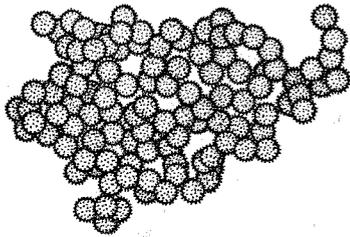


Abb. 5. *Cucurbita pepo*. Ein Pollenklumpen, der einen Fall von 160 cm Tiefe und den darauffolgenden Anprall auf einer ebenen Glasplatte ohne Verlust des Zusammenhanges überstanden hat. (Vergr. 27/1.)

zu schildernden Fallversuche) 160 cm tief fallen ließ und hernach auf einer Glasplatte aufgefangen habe. Weder die Schubkräfte des Luftwiderstandes beim freien Fall noch das Aufschlagen auf der Platte vermochten den Zusammenhang des Pollenverbandes zu lösen. (Die einzelnen Körner sind hier häufig durch so große Kitttropfen miteinander verbunden, daß sich oft mehrere Stacheln innerhalb eines derartigen Verbindungstropfens befinden können.)

Wenn die Stacheln sich auch vielfach recht gut in den Vorgang des Anheftens der Pollenkörner einfügen, so können wir das Vorhandensein dieser Stacheln auf der Oberfläche des Pollenkorns doch nicht als eine Anpassung an die Insektenbestäubung auffassen. Wenn wir uns z. B. an den Pollenkörnern von *Dahlia* die Stacheln wegdenken, ohne daß die übrigen Eigenschaften sich verändern, so müßten solche nunmehr stachellose Pollenkörner sich infolge des reichlich vorhandenen Klebstoffes ebensogut miteinander zu Klumpen verbinden und ebenso sicher am Chitin des Insektenkörpers haften können wie zuvor. Ja, diese Pollenkörner würden sich in stachellosem Zustande auch noch für die Übertragung durch Insekten mit glatten Körper-

teilen eignen, wozu sie in ihrem gegenwärtigen Zustande ungeeignet sind. Ich verweise in diesem Zusammenhange nochmals auf das, was ich früher über die Pollenkörner von *Nicotiana affinis* sagte. Auch die Beschaffenheit des Pollens von *Cypripedium* (und *Paphiopedilum*) kann in diesem Zusammenhange noch besonders erwähnt werden. Die glatten Körner dieses Pollens sind durch außerordentlich große Mengen eines schmierigen zähen Klebstoffes beweglich miteinander verbunden. Dieser Klebstoff haftet sehr gut auf Chitin, was sich auch bewährt, weil die Bestäubung von verschiedenen kleineren Hautflüglern besorgt wird, deren Körperoberfläche teils kahl und teils behaart ist.

Unter bestimmten Umständen wäre es möglich, daß die vorhin beschriebenen Verschiedenheiten beim Anheften glatter und skulpturierter Pollenkörner dazu beitragen könnten, bei vielseitigem Blütenbesuch eines Insekts eine Auslese des Pollens zugunsten einer bestimmten Blütenart durchzuführen oder anzubahnen.

Da die Pollenkörner einen Sonderfall der Mikrospore darstellen, so verlohnt es sich, die Außenstruktur des Pollens auch mit jener Mannigfaltigkeit zu vergleichen, die wir bei den Sporen der Pteridophyten finden. Dabei zeigt sich deutlich, daß die Unebenheiten der Sporenaußenseite das Ergebnis bestimmter Entwicklungsrichtungen sind, wobei nachträglich im Zusammenhang mit der Möglichkeit der Sporenbeförderung (Sporenverbreitung) eine natürliche Auslese des Passenden zur Geltung kam. Finden wir doch bei den verschiedensten landbewohnenden Farngewächsen (Pteridophyten) Sporen mit stark skulpturierter Oberfläche, ohne daß eine Verbreitung der Sporen durch Tiere in Betracht käme! Ich möchte besonders an die Ausbildung zahlreicher verhältnismäßig spitzer Höcker und Netzleisten erinnern, welche wir an der Oberfläche der Sporen von *Selaginella* finden. Auch sei auf die wabenähnliche Außenseite der Sporen bestimmter Arten von *Lycopodium* hingewiesen. Man hat diese oft starken Unebenheiten der verschiedenen Sporen damit in Zusammenhang gebracht, daß in den Vertiefungen zwischen den Höckern oder Leisten bei der Benetzung mit dem

Regenwasser größere Luftmengen zurückbleiben, die dann als »Schwimmblasen« die Sporen umhüllen, so daß sie mit geringerer Reibung und dadurch leichter und tiefer mit dem Regenwasser in den Spalten zwischen den Bodenteilchen weiter befördert werden können¹. Ob eine solche Auffassung berechtigt ist oder nicht, kann ich nicht entscheiden, da ich mich mit ihr noch nicht eingehender beschäftigt habe. Falls sie bestätigt würde, könnte sie sich in unsere Gedankengänge nur so einfügen, daß sich in dieser Hinsicht die aus »inneren« Gründen entstandenen Skulpturen der Farnsporen in der angegebenen Weise bis heute bewährt haben. Es würde also auch hier eine *Ausnutzung* vielfach leicht entbehrlicher aber doch brauchbarer Eigenschaften der Sporen vorliegen.

Bei den Sporen der *wasserbewohnenden* Pteridophyten erreicht die Skulpturierung das größte Ausmaß. Sowohl die Mikrosporen, als auch die Makrosporen von *Isoëtes* besitzen je nach der Art, zu der sie gehören, flache Höcker, Warzen oder Stacheln. Unter ihnen hat *Isoëtes echinospora* von der auffallenden Bestachelung der Sporen ihren Artnamen erhalten. Ob sich diese Stacheln irgendwie ökologisch besonders bewähren, ist mir nicht bekannt. Am weitesten ist die Wandausgliederung bei den Sporen der Gattung *Azolla* gediehen. Hier entstehen durch eine besondere Tätigkeit des Tapetenplasmodiums an der Außenseite der Makrospore eigenartige Bildungen, die ebenso wie jene, welche an der Oberfläche der Mikrosporenballen (*Masulae*) hervorgebracht werden, mehr oder weniger an jenen Vorgängen beteiligt sind, welche bei den Blütenpflanzen der Bestäubung entsprechen.

Die Eigentümlichkeiten der Pollenoberfläche stellen demnach im Vergleich zu den eben besprochenen Ausgliederungen der Sporenwände nichts Neues dar. Dies gilt daher auch für die auffallenden Stacheln verschiedener Pollenkörner. Leider ist uns nichts darüber bekannt, ob und wie weit bei den Pteridophyten an der Sporenoberfläche Andeutungen von Kittstoffen

¹) Auseinandersetzungen über die hier vorliegenden Probleme finden wir in der Arbeit von *Ella Fleischer*, Zur Biologie feilspanförmiger Samen (Botan. Archiv. 1929. 26, 92 ff. u. 108 ff.). — In dieser Arbeit ist auch die vorhandene Literatur berücksichtigt.

vorkommen. Ebenso fehlt uns heute auch noch ein ausreichender Überblick über die Pollenstrukturen und die allenfalls vorhandenen Kittstoffe der Cycadeen. Gerade aus diesem Formenbereich würden wir im Zusammenhang mit den Befunden bei Pteridophyten und Coniferen manche wertvolle Anregung für das Verständnis der mannigfaltigen Eigentümlichkeiten des Angiospermenpollens erhalten können.

Nun gibt es aber auch noch netzförmige Strukturen an der Außenseite der Pollenkörner. Sie bestehen aus Verdickungsleisten, welche der Oberfläche des Kornes aufgesetzt und untereinander netzartig verbunden sind. Sind diese Leisten so niedrig, daß der vorhandene Pollenkitt wenigstens stellenweise über sie hinausragt, dann verhindern sie weder das Aneinanderkleben der Pollenkörner zu Klumpen, noch das Anheften an einen glatten Chitinpanzer. Solcher Pollen ist also für die Übertragung durch Insekten oder Vögel geeignet, besonders dann, wenn feine verzweigte Haare oder Federn passende Berührungstellen in großer Zahl schaffen. Als Beispiel für einen derartig gebauten Pollen möge der von *Lilium speciosum* dienen. Zum Verständnis der Außenstruktur verweise ich auf die Abbildung, welche *W. Schönichen* von dem Pollen der nahe verwandten Feuerlilie (*Lilium bulbiferum*) veröffentlicht hat¹. Das abgebildete Pollenkorn stimmt mit dem annähernd ebenso großen von *Lilium speciosum* in allem Wesentlichen überein. Der stark klebrige Kitt, der am Grunde einer jeden Wabengrube einen etwa 2 μ dicken Fladen (flachen Tropfen) bildet, ist in der etwas schematisierten Abbildung als gleichmäßig schwarze Fläche wiedergegeben. Der Rand des Bildes zeigt deutlich, wie an einigen Stellen der Pollenkitt etwas über den Grubenrand emporragt. Dieser Pollen verbindet sich leicht zu sehr widerstandsfähigen Klumpen. Davon wird später noch die Rede sein.

Wir können uns vorstellen, daß bei irgendwelchen Pflanzen sich ein Pollen ausbildet, dessen einzelne Körner durch hohe, miteinander netzartig verbundene Leisten eine wabenförmige Oberfläche erhielten, ohne daß der vorhandene Klebstoff über den freien Rand der Wabenräume emporragt. Solche Pollen-

¹) Schönichen, W., Mikroskopisches Praktikum der Blütenbiologie. Leipzig 1922. S. 50, Abb. 93.

körner wären dann nicht imstande, Klumpen zu bilden, und sie könnten sich auch nur an solche Tierkörper anheften, die mit einer hierzu besonders geeigneten Behaarung versehen sind. Seitlich anliegende Haare könnten nie mit dem Pollenkorn verkleben, sondern nur die Spitzen der Haare, wenn sie dünn genug sind und möglichst genau in der Achse der einzelnen Wabenträume bis zu deren klebrigen Grund vordringen. Es ist klar, daß für so beschaffene Pollenkörner eine Verbreitung durch Tiere kaum möglich wäre. Dementsprechend finden wir auch keinen derartigen Pollen bei tierblütigen Pflanzen. Wenn er einmal in einem tierblütigen Pflanzenkreis durch allmählichen Schwund des Pollenkittes oder durch eine Übertreibung der Leistenbildung entstand, mußte er die Ausschaltung der Pflanze aus der Bestäubung bewirken. Denken wir uns weiter, daß bei einem solchen Pollen mit tiefen Wabenzellen und verhältnismäßig geringer Kittmenge die Seitenwände der Wabenzellen nicht mehr ganz ausgebildet würden, wohl aber ihre radiär stehenden Kanten, mit denen sie aneinanderstießen, dann hätten wir einen stacheligen Pollen vor uns, an welchem auch seitlich sich anlegende feine Tierhaare (nach der Art von Abb. 4a, S. 623) leicht mit dem am Grunde der Stacheln vorhandenen Kitt in Berührung kommen und sich mit ihm verbinden könnten. Diese Überlegungen machen es verständlich, daß die Weiterentwicklung kleiner Pollenskulpturen zu verhältnismäßig langen an ihrer Basis klebrigen Stacheln in Verbindung mit der Bauart der Staubblätter und bestimmten für die Bestäubung geeigneten Tieren erfolgreich war, während die Weiterentwicklung zu tiefen Wabenträumen mit Rücksicht auf die zur Verfügung stehende Kittstoffmenge wohl bald ihre ökologisch zulässige obere Grenze erreicht haben dürfte.

Wir kennen aber Pflanzen, bei denen selbst im Zusammenhang mit gut behaarten Tieren stacheliger Pollen für den vorhandenen Bestäubungsmechanismus der Blüte völlig ungeeignet wäre. Es sind dies solche, deren hängende (nickende) Blüten ihr *Androceum* als »Streukegel« ausgebildet haben. Jede der Antheren, welche einen solchen Streukegel zusammensetzen, zeigt an jenem Ende, das dem Erdboden zugewendet ist, eine verhältnismäßig eng begrenzte Öffnung. Soll der Blütenstaub

auf ein von unten her die Blüte besuchendes Tier gestreut werden können, dann muß auch dafür gesorgt sein, daß schon bei einer leichten Berührung der Antheren (oder irgendwelcher mit ihnen mechanisch verbundener Blütenteile) der vorrätige Blütenstaub sogleich aus der Öffnung des Staubbeutels hervorrieselt und locker auf den gerade darunter befindlichen Körperteil des Besuchers fällt. Selbst kittfreier stacheliger Pollen wäre hierzu nicht geeignet, da sich die langen Vorsprünge der einzelnen Körner immer wieder untereinander und mit der größtenteils rohrartig geschlossen bleibenden Antherenwand verspreizen und so die ganze Pollenmasse am Hervorrieseln hindern würden. Dementsprechend besitzen auch die Pollenkörner solcher Streukegelblumen immer eine glatte oder nur ganz wenig skulpturierte Oberfläche¹. Wir können uns das Zusammenpassen der Pollenkörner mit dem Antherenbau nur so erklären, daß aus den sich immer aufs neue bildenden Kombinationen innerhalb eines vorgezeichneten Entwicklungsganges nur die für die Streuwirkung geeigneten hier erhalten bleiben konnten.

Es drängt sich uns nun noch die Frage auf, weshalb es bei den windblütigen Pflanzen keinen Pollen gibt, dessen Körner eine stachelige Oberfläche besitzen. Eine stachelige und dabei kittfreie Ausbildung der Pollenkörner würde an sich die Möglichkeit der Windverbreitung keineswegs ausschließen, wenn nur die Antherenfächer sich in der Weise öffnen, daß die Körner ohne sich untereinander und an der Antherenwand zu verspreizen ins Freie gelangen können. Stachelige Pollenkörner dürften also z. B. nicht in Antheren zur Entwicklung kommen, die sich nur mit einer eng begrenzten Pforte (Porus) öffnen. Nun wissen wir aber, daß mit der Ausbildung von Pollenstacheln immer auch die reichliche Entwicklung von Pollenkitt verbunden ist. Der Pollenkitt überzieht in einem solchen Falle aber nicht nur die Pollenkörner, sondern auch die Innenflächen des Antherenfaches. Die stacheligen Pollen-

¹) Über Blüten mit Streukegeln und ähnlichen Einrichtungen, sowie über den in ihnen ausgebildeten Pollen vgl. die Ausführungen von Schoenichen (a. a. O., S. 36 ff.).

körner verkleben also nicht nur untereinander zu Klumpen, sondern auch mit der Wand der sich öffnenden Anthere. Selbst wenn das Antherenfach sich seiner ganzen Länge nach wie die beiden Flügel einer Türe öffnen würde, könnte der Wind die gut befestigten Körner nicht verwehen. Aus der Tatsache, daß die Stacheln bei den Angiospermen immer mit größeren Kittmengen zusammen vorkommen, ergibt sich allein schon die Unmöglichkeit, daß wir in diesem Verwandtschaftskreise einen stacheligen Windpollen erwarten können. Es konnten nur solche Pflanzen zur Windblütigkeit übergehen, die an den Pollenkörnern entweder Stacheln und reichen Klebstoff noch nicht erworben oder beides zusammen wieder verloren haben¹. Diese Gedankengänge gelten natürlich nicht nur für die Stacheln, sondern auch für andere weit ausladende Skulpturen der Pollenkörner².

¹) Nach unseren heutigen Kenntnissen müssen wir wohl annehmen, daß nur unter den *Gymnospermen* solche Arten vorkommen, welche seit der Zeit, die sie im Zustande von Pteridophyten verbracht haben, sich ununterbrochen des Windes zur Verbreitung der Mikrosporen (Pollenkörner) bedient haben (primäre Windblütigkeit). Dagegen sind die unter den *Angiospermen* vorhandenen windblütigen Arten aller Wahrscheinlichkeit nach bereits einmal insektenblütig gewesen, haben aber diese Bestäubungsform, welche einer primären Windblütigkeit folgte, unter weitgehenden Rückbildungen innerhalb der Blütenregion später wieder mit einer neuen Windblütigkeit (sekundäre Windblütigkeit) vertauscht. — Auf die phylogenetische Seite der primären und sekundären Windblütigkeit will ich hier nicht näher eingehen, wiewohl sich auch aus einer solchen Erörterung noch eine weitere Vertiefung meiner obigen Ausführungen ergeben würde. Hinsichtlich der sekundären Windblütigkeit, die heute ein besonderes Interesse beansprucht, sei auf die Arbeit von Fr. Pohl, *Beziehungen zwischen Pollenbeschaffenheit, Bestäubungsart und Fruchtknotenbau* (Beih. z. Bot. Zentralbl. 1929. 46, Abt. I, 248 bis 285) und auf die schon früher (S. 611) erwähnte Arbeit desselben Verf. verwiesen.

²) Eine Ausnahme bilden in diesem Zusammenhange nur die sehr weit ausladenden Luftsäcke („Flugblasen“) am Pollenkorn bestimmter Koniferen-Arten, z. B. der Gattung *Pinus*, die auf eine besondere Weise und ohne geichzeitige Anlagerung von Pollenkitt entstehen. Dieser Fall ist aber für uns hier noch insofern bemerkenswert, als er uns zeigt, daß selbst sehr große Skulpturen der Pollenkörner bei mangelndem Klebstoff und geeigneter Art der Antherenöffnung eine ausgeprägte Windblütigkeit nicht nur gestatten, sondern sie im vorliegenden Falle vielleicht noch fördern.

B. Die experimentelle Untersuchung der Pollenverkittung.

Schon Chr. K. Sprengel hat das »Stäuben« des Windpollens im Gegensatz zu den Eigenschaften des Insektenpollens als dessen ökologisch wichtigste Eigenschaft erkannt und hervorgehoben. Erst W. Troll hat sich bemüht, dieses »Stäuben« irgendwie methodisch zu erfassen und ein Mittel in die Hand zu bekommen, um den der Erscheinung zugrunde liegenden Zustand des Pollens ausreichend anschaulich zu machen. Das Ergebnis dieses Bemühens waren die »Streubilder«, von denen ich bereits (auf S. 612) gesprochen habe. Wenn auch die von Troll erdachte Methode für die beabsichtigte Darstellung seiner Auffassung vollkommen ausreichte, so genügt sie aber doch nicht, um mit ihrer Hilfe genauere vergleichende Untersuchungen über die Festigkeit der Verkittung verschiedener Pollenarten anzustellen. Man kann leicht durch Versuche zeigen, daß es für das Aussehen des Streubildes nicht gleichgültig ist, ob man viel oder wenig Pollen auf den Pinsel nimmt, ob man den Pollen aus größerer oder geringerer Höhe auf die Glasplatte streut und ob man dabei schwächer oder stärker auf den Pinsel klopft. Auch hat man im einzelnen Falle keine Gewähr dafür, wieweit Luftströmungen, die durch eine Handbewegung oder sonstwie zustande kamen, einen Einfluß auf das Aussehen des Streubildes hatten.

Um die Stärke der Verkittung bei verschiedenen Pollenarten besser miteinander vergleichen zu können, habe ich mir eine Vorrichtung erdacht, welche zugleich die eben angegebenen Mängel des einfachen Ausstreuens möglichst vermeidet. Bei der Ausarbeitung meiner Methode leitete mich folgende Absicht. Ich wollte für das Zerlegen des zu prüfenden Pollens nur jene Schubkräfte (Scherkräfte) des Luftwiderstandes verwenden, welche auf die Pollenklumpen einwirken, wenn sie in einem windstillen Raume fallen und dabei eine bestimmte Strecke weit abwärts sinken. Dieser Weg durch die Luft sollte nicht zu kurz sein, damit die trennenden Kräfte lange genug auf die Pollenmassen einwirken können. Ich war mir dessen bewußt, daß es dabei nicht genügt, wenn man nur den Endzustand des herunterfallen-

den Pollens untersucht. Ich richtete deshalb meine Fallversuche so ein, daß ich imstande war, bei jedem Versuch die herunterfallenden Teile der verwendeten Pollenmasse in einzelnen gleich langen Abschnitten der Versuchszeit aufzufangen und miteinander zu vergleichen. Allen diesen Anforderungen entspricht in ausreichendem Maße meine »Fallvorrichtung«. Der Pollen, den ich in einem jeden Versuchsabschnitte auffing, stellt ein »Fallbild« dar. Zu einem jeden Versuch gehört demnach eine bestimmte Anzahl solcher Fallbilder. Sie sind das unmittelbare Versuchsergebnis. Aus ihrer Verarbeitung wird dann das eigentliche Ergebnis des Versuches abgeleitet.

Es war vorauszusehen, daß der Windpollen als »Luftplankton« beim Sinken die gleichen Zusammenhänge zwischen Oberfläche, Volumen und Sinkgeschwindigkeit zeigen wird, wie die Organismen (und deren Verbände) im Wasserplankton. Es war also zu erwarten, daß größere Pollenverbände unter sonst gleichen Umständen rascher sinken als kleinere, und diese wiederum rascher als einzelne Pollenkörner derselben Art im gleichen Zustande. Diese Erwartung wurde, wie wir später sehen werden, durch die Versuchsergebnisse bestätigt. Nun befinden sich aber die Pollenmassen verschiedener Pflanzenarten, wie wir bereits auseinandersetzen, in einem verschieden leicht löslichen gegenseitigen Verbände. Wenn die Versuchsanordnung eine passende war, mußten sich solche Pollenverbände während des Fallens und bei der Ankunft am unteren Ende des Fallraumes verschieden verhalten. Besonders mußte sich die Stärke des Zusammenhaltens der Pollenklumpen dann zeigen, wenn diese bei ihrer Ankunft an der unteren Grenze des Fallraumes auf einer harten ebenen Platte aufprallen. Bei genügend festem Zusammenhang der Pollenverbände konnten die Körner der Klumpen beim Aufschlagen an der Platte beisammenbleiben, bei schwächerer Verkittung mußten sie aber auseinanderfallen, wobei natürlich entsprechende Übergänge zwischen diesen beiden Grenzfällen zu erwarten waren. Tatsächlich ergaben die Fallversuche, daß die einzelnen Pollenarten sich in dieser Hinsicht nicht gleich verhielten. Das Wichtigste aber ist, daß die mit Hilfe der Fallvorrichtung erzielten Versuchsergebnisse sich wirklich einwandfrei miteinander vergleichen lassen, weil bei

allen Versuchen unter denselben Bedingungen die gleichen Kräfte in gleicher räumlicher und zeitlicher Einwirkung zur Zerlegung des Pollens angewendet wurden.

Da ich meine Versuche hauptsächlich mit dem Pollen solcher Blüten anstellte, deren Bestäubungsökologie sicher bekannt war, konnte ich aus den Ergebnissen brauchbare Anhaltspunkte gewinnen, um mit Hilfe meiner Fallvorrichtung auch die physikalische Grundlage der Pollenökologie von Blüten unbekannter oder unsicherer Bestäubungsart zu prüfen.

I. Die Fallvorrichtung und ihre Teile.

Die im Folgenden beschriebene Fallvorrichtung stellt den ersten Versuch einer solchen Vorrichtung dar. Sie hat sich bei meinen Bemühungen, einen Überblick über die beim Pollenfall auftretenden Erscheinungen zu gewinnen, sehr gut bewährt. Es wären an ihr noch manche Verbesserungen möglich, auch könnte sie durch einen entsprechenden Umbau anderen Fragen dienstbar gemacht werden. Doch will ich mich hier nur mit ihrem gegenwärtigen Zustand beschäftigen.

Abb. 6 stellt die Pollen-Fallvorrichtung von der Seite, Abb. 7 von vorne dar. Der Hauptbestandteil der Vorrichtung ist das 159 cm lange und 2,5 cm weite gläserne Fallrohr (F der Abbildung), welches mittels zweier durchbohrter hölzerner Träger (oT, uT) an einer 191 cm langen Latte (L) befestigt ist. Dieses Fallrohr wird mit Hilfe der Latte an einer Wand angebracht. Ein Loch am oberen Ende dieser Latte dient zum Aufhängen der Vorrichtung an einem Nagel, wobei darauf gesehen werden muß, daß der Kopf des Nagels leicht ein häufiges Aufhängen und Wiederabnehmen der Latte gestattet.

Der Pollen soll bei den Versuchen durch die ganze Länge des Rohres herunterfallen und dann auf einer Glasplatte (Auffangplatte) aufgefangen werden, welche unmittelbar unter dem Fallrohr auf einer Konsole (Ko der Abbildungen) hingelegt wird. Das technische Problem bestand nun vor allem darin, den Blütenstaub in das obere Ende der Röhre fallen zu lassen und von diesem Augenblicke an den herunterfallenden Pollen in bestimmten Zeitabschnitten seines Falles auf der Glasplatte auf-

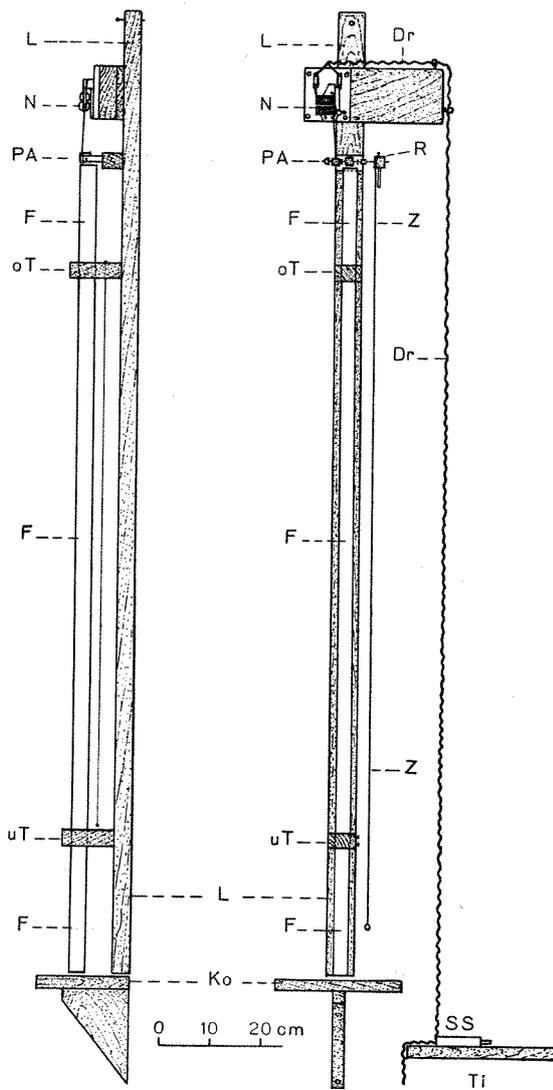


Abb. 6.

Abb. 7.

Abb. 6. Die Fallvorrichtung, von der Seite gesehen.

Abb. 7. Diese Vorrichtung von vorn. — Die Holzteile sind durch Andeutung der Fladerung als solche kenntlich gemacht. Erklärung der Buchstaben im Text). ($\frac{1}{15}$ d. nat. Größe).

zufangen. Infolge der beträchtlichen Länge des Fallrohres konnte der Abwurf des Pollens nur mit Hilfe einer eigenen Abwurfvorrichtung durchgeführt werden, welche von dem benachbarten Arbeitstische aus bedient wird. Nach verschiedenen Vorversuchen ergab sich, daß Windpollen und anderer lockerer Pollen am besten mit Hilfe einer Schüttelvorrichtung (PA) abgeworfen werden kann, die auf elektrischem Wege (Zuleitungsdraht Dr) betätigt wird. Um beim Abschütteln des Pollens eine bestimmte Dauer der Schüttelbewegung (1 Sekunde) einzuhalten, wurde der elektrische Schalter (SS) so konstruiert, daß beim Schließen des Kontaktes eine mit ihm verbundene Stoppuhr in

Gang gesetzt wird. Mit Hilfe dieser Stoppuhr war es dann auch möglich, in Zeiträumen von 5 zu 5 Sekunden durch entsprechendes Verschieben der Auffangplatte von dem herunterfallenden Pollen mehrere Proben auf derselben Glasplatte aufzufangen und so für die spätere Untersuchung festzuhalten. Wenn ich als Auffangplatte eine Glasplatte in Format von 9×12 cm verwendete, konnten bei jedem Versuche in acht aufeinanderfolgenden Zeitabschnitten von je 5 Sekunden Blütenstaubproben entnommen werden. Um das Verschieben der Platte im richtigen Ausmaß zu gewährleisten, habe ich sie

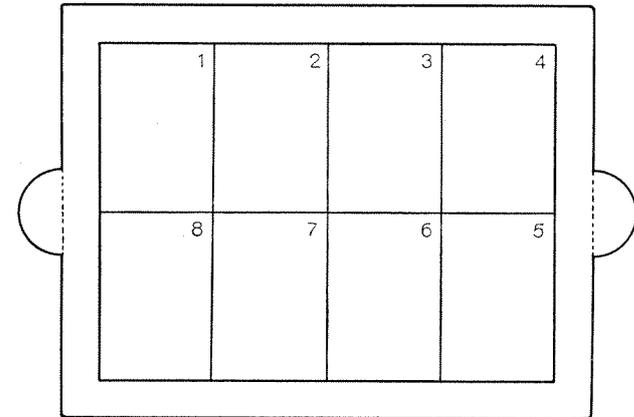


Abb. 8. Gefelderte Auffangplatte samt Unterlage. ($\frac{1}{2}$ d. nat. Größe.)

mit Tuschelinien in acht Felder eingeteilt und diese in der unten abgebildeten Reihenfolge beziffert (Abb. 8). Es war vorteilhaft, die Auffangplatte auf ein etwas größeres Stück Karton (Pappe) zu legen, so daß beim Verschieben mit den Fingern nicht der Rand der Glasplatte, sondern nur jener des Kartons angefaßt wurde. Dadurch wird der auf der Platte aufgefangene Pollen leichter vor dem Abgewischtwerden bewahrt. Die Reihenfolge des Verschiebens von Feld zu Feld ist durch die Bezifferung der Abbildung gegeben. Nach Ablauf der ersten fünf Sekunden wurde die Auffangplatte, deren Feld 1 sich gerade unter der Röhrenöffnung befand, mit einer raschen Bewegung so verschoben, daß nun Feld 2 unter der Öffnung lag. Nach weiteren fünf

Sekunden kam Feld 3 unter die Öffnung, und so fort, bis nach 35 Sekunden (vom Beginn des Versuches an gerechnet) das Feld 8 als letztes Feld für fünf Sekunden unter die Röhrenöffnung geschoben wurde. Nach 40 Sekunden wurde die Auffangplatte rasch weggenommen und damit der Versuch beendet.

Es ist von größter Wichtigkeit, die Fallvorrichtung während des Versuches so aufzuhängen, daß die Achse des Fallrohres genau lotrecht steht. Um die ganze Vorrichtung für diese einwandfreie Aufhängung zu rektifizieren, ging ich folgendermaßen vor. Ich machte mir einen sorgfältig gearbeiteten kreisrunden Deckel (Pfropfen) aus Holz, welcher genau in die obere Öffnung des Fallrohres hineinpaßte. Durch die Mitte dieses Deckels wurde ein feines Loch gebohrt. Dieses war gerade groß genug, um einen dünnen Zwirnsfaden hindurchzulassen. Ich zog nun durch das Loch des Deckels einen solchen Faden von etwa 170 cm Länge, befestigte an sein unteres Ende eine kleine Bleikugel und hängte die ganze Vorrichtung an den Nagel. Dann ließ ich den Faden mit der Bleikugel so weit in das Fallrohr hinab, bis sich die Kugel in der Höhe der unteren Öffnung befand. Sobald dies erreicht war, wurde der Faden am Deckel festgemacht und das untere Ende der Latte, während sie am Nagel hing, so lange hin und her geschoben und in verschiedener Weise unterlegt, bis die Bleikugel genau in der Mitte der unteren Röhrenöffnung sich befand. Hierauf wurde das andere Senkblei, welches bereits vorher auf dem oberen Träger (Abb. 6, oT) befestigt war, zur Ruhe gebracht und die dabei festgestellte Ruhelage seiner Bleikugel durch eine auf der Oberseite des unteren Trägers (uT) angebrachte kreisrunde Marke bezeichnet. Jetzt konnte das nicht mehr weiter benötigte Lot aus dem Fallrohr herausgenommen werden. Ich war nun imstande, künftighin mit Hilfe jenes Lotes, das schon vorher vom oberen Träger herunterhing, jedesmal beim Versuch die richtige Einstellung der Fallvorrichtung zu ermitteln.

Die zum Abwerfen des Pollens dienende Vorrichtung besteht aus einem zur Übernahme des Blütenstaubes eingerichteten zylindrischen Pollenträger (P der Abb. 9 und 10), welcher durch eine besondere Kippvorrichtung

(R) verkehrt gestellt und mit einem Neef'schen Hammer (N) so stark geschüttelt werden kann, daß der daran hängende Pollen in das darunter befindliche Fallrohr (F) befördert wird. Die Einzelheiten dieser Abwurfvorrichtung sind, so weit es nötig erscheint, in den Abb. 9 und 10 dargestellt. Am besten wird die Einrichtung durch Betrachtung der Abb. 10 I klar werden. An einem der Latte (L) aufgesetzten Querholz (Q) ist links der (von einer elektrischen Hausklingel stammende) Neef'sche Hammer angebracht. In dem Anker des Elektromagnetes ist ein langer fester Draht eingesetzt, der als Stiel (S) für den Hammerkopf (K) der Schüttelvorrichtung dient. Dieser Hammerkopf besteht aus Kork und ist quer durchbohrt. Durch die weite Bohrung des Korkes geht, ohne daß sie ihn selbst berührt, eine polierte stählerne Achse (A), die von einem zweiarmigen Messingbügel (M der Abb. 9, 10 I u. III) leicht drehbar gehalten wird. Zwischen seinen beiden Armen ist der ebenfalls aus einem Korkstück bestehende Pollenträger (P) auf die Achse aufgeschoben. Er ist auf der Achse nicht festgekittet, wird aber durch das Federn und die Reibung der Korkteilchen, welche an die Achse anstehen, in jeder gewünschten Lage festgehalten. Der Pollenträger hat eine zylindrische Gestalt. Die eine seiner beiden kreisförmigen Endflächen ist mit Sammet bekleidet (in der Abbildung schraffiert dargestellt), auf die andere ist eine kleine Glasplatte aufgekittet. Die eine oder andere dieser beiden Endflächen wird bei den später zu beschreibenden Fallversuchen zur Aufnahme des Blütenstaubes verwendet. Die stählerne Achse (A) der Abwurfvorrichtung geht quer durch den zylindrischen Pollenträger und steht auf ihr senkrecht. Dies wird auch durch die Abb. 10 III veranschaulicht. Ist der Neef'sche Hammer in Tätigkeit, dann schlägt der Hammerkopf immer wieder an ein Begrenzungsstück (B 1) an, welches mit der Achse (A) fest verkittet ist. Dadurch wird die Erschütterung auf die ganze Achse und den an ihr befindlichen Pollenträger weitergegeben. Durch ein zweites Begrenzungsstück (B 2), das an der Achse schwer verschiebbar angebracht ist, kann die seitliche Bewegung der Achse während des Schüttelns so eingeschränkt werden, daß ein gleichmäßiges Anschlagen des Hammerkopfes (K) auf das linke Begrenzungsstück (B 1) und dadurch ein gleichmäßiges

kräftiges Schütteln des Pollenträgers (P) gewährleistet wird. Auf das rechte Ende der Achse ist schließlich noch ein größerer zylindrischer Kork (R) gut federnd aufgeschoben. Er dient als Rolle beim Umkippen des Pollenträgers. In diesen Korkzylinder ist eine Schraube eingesetzt, an welcher der Zugfaden (Z, vgl. auch Abb. 7, Z) befestigt ist, sowie ein dicker Eisenstift (D), der als Drehgewicht sich betätigt. Zieht man an dem Zugfaden, dann dreht sich der zylindrische Kork und mit ihm die Achse (A) samt dem an ihr befindlichen Pollenträger um etwa 160 Grad. Hört der Zug auf, dann kehrt das Ganze infolge der Wirkung des Drehgewichtes wieder in die ursprüngliche Stellung zurück. Dies wird durch den Vergleich der Abb. 10, IV mit den übrigen Abbildungen leicht verständlich. Daß alle auf der Achse A befindlichen Teile ebenso wie der Hammerkopf aus Kork hergestellt wurden, war nötig, um ihnen das für das Schütteln notwendige geringe Gewicht zu verschaffen. Wie diese Abwurfvorrichtung

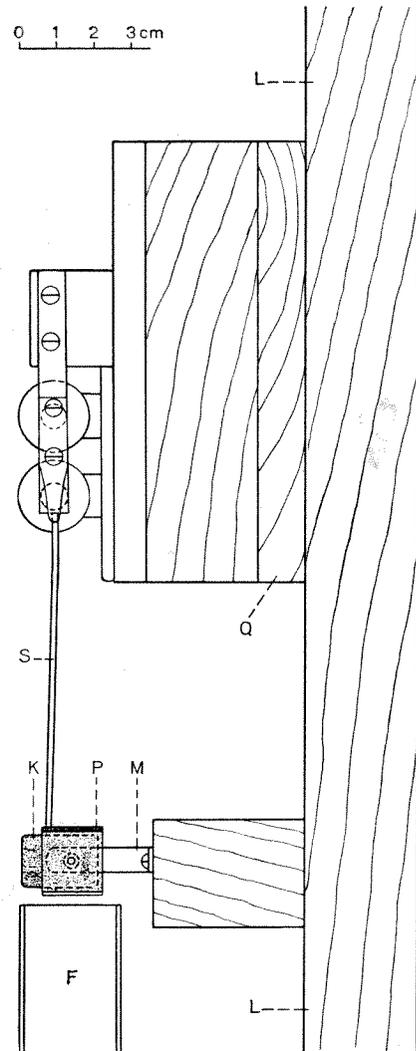


Abb. 9. Oberteil der Fallvorrichtung, von der Seite gesehen.

beim Versuche betätigt wird, soll im nächsten Abschnitte beschrieben werden.

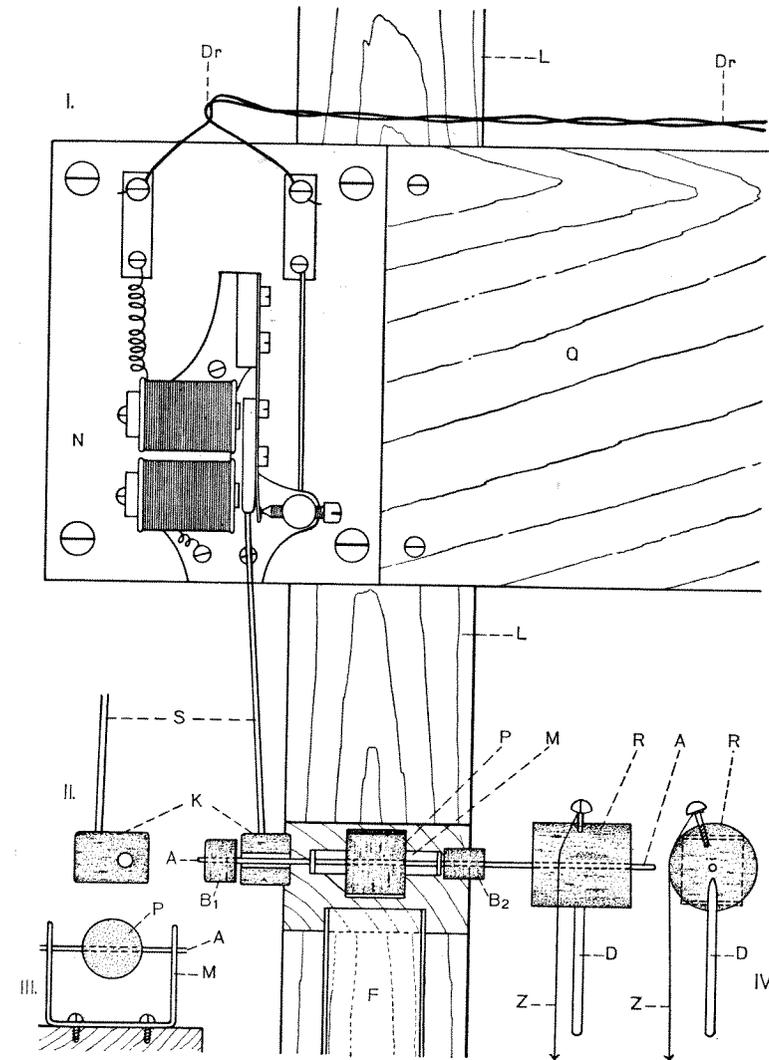


Abb. 10. Derselbe Oberteil von vorne. — In den Abb. 9 und 10 ist die Einrichtung zum Abschütteln des Pollens dargestellt. Die Holzteile sind durch Fläderrung angedeutet, die Korkteile durch schichtenartige Punktierung. Erklärung der Buchstaben im Text. ($\frac{1}{2}$ d. nat. Größe.)

II. Die Durchführung der Versuche mit der Fallvorrichtung.

1. Das Abschütteln des Pollens.

Wenn man einen Versuch vorbereiten will, legt man zunächst die ganze Vorrichtung so auf einen Tisch, daß die Hinterseite der Latte (rechte Kante der Abb. 6) der Tischplatte aufliegt. Dabei dreht sich von selbst die Kippvorrichtung so, daß das Drehgewicht (D der Abb. 10) zur Erde zeigt. Man hält jetzt mit der rechten Hand das Drehgewicht in dieser Stellung fest und dreht gleichzeitig mit der linken den Pollenträger (P der Abb. 10) so auf seiner Querachse (A), daß die zur Aufnahme mehligem (pulverigen) Blütenstaubes bestimmte Sammetfläche nach oben gerichtet ist. Nun schaltet man den elektrischen Strom ein, faßt mit der linken Hand das Begrenzungsstück B 1 und schiebt so lange mit der Rechten den Kork B 2 auf der Achse (A) hin und her, bis der Hammerkopf (K) gerade stark genug auf der ihm zugewendeten Seite von B 1 trommelt, um den Pollenträger (P) andauernd und gleichmäßig hin- und her-zustoßen. Ist auf diese Weise die richtige Einstellung des Grenzstückes B 2 erreicht worden, dann schaltet man den elektrischen Strom wieder aus, bürstet die Sammetfläche mit einem weichen kleinen Bürstchen ab und bringt auf ihr so viel des zu prüfenden Blütenstaubes an, als zur Ausführung des Versuches notwendig ist.

Welche Menge Blütenstaub man hierzu benötigt, kann nur durch Vorversuche ermittelt werden. Im allgemeinen wird es genügen, wenn in der Mitte der kreisrunden Sammetfläche ein niedriger Pollenhaufen von etwa 3 mm Durchmesser und 0,5 mm Höhe (Dicke) aufgeschüttet wird. Der pulverige Pollen muß locker aufgestreut sein und darf nicht in den Sammet hineingedrückt werden. Überhaupt soll man den Pollen nach dem Aufstreuen nicht mehr berühren. Nun hebt man die ganze Vorrichtung mit beiden Händen, indem man die Latte entsprechend erfaßt, wieder in die Höhe und stellt sie langsam senkrecht, worauf sie vorsichtig mit dem am oberen Ende der Latte befindlichen Loch über den dafür vorgesehenen Nagel gehängt wird (vgl. Abb. 6 u. 7 oben). Das Aufstellen muß dabei so erfolgen, daß während der ganzen Bewegung die Vorderseite des Fallrohres (linke Seite der Abb. 6) vorangeht. Wenn die Vorrichtung in

dieser Weise aufgehängt ist, verändert man durch seitliches Verschieben und Unterlegen der Latte so lange ihre Stellung, bis das Lot, welches vom oberen Träger (oT) herunterhängt, anzeigt, daß die Achse des Fallrohres mit der Schwerkraftrichtung zusammenfällt. Sobald dies erreicht ist, befestigt man in geeigneter Weise die Latte mit einer Klammer auf ihrer Unterlage, damit sie während der Durchführung des Versuches nicht mehr aus der richtigen Stellung herausgelangen kann. Nun wird auf die kleine Konsole (Ko), welche sich unterhalb des Fallrohres befindet, eine beliebige Glasplatte (im Ausmaße von 9×12 cm) gelegt. Bis jetzt stand der Pollenträger noch immer so, daß die Sammetfläche mit dem mehligem Pollen nach oben gerichtet war. Die nächste Aufgabe besteht nun darin, diesen Pollenträger vorsichtig so umzuwenden, daß die Sammetfläche mit dem Pollen nach unten schaut, ohne daß dieser bei der Drehung herunterfällt. Um dies zu bewerkstelligen, zieht man langsam und vorsichtig an dem Zugfaden (Z), bis er schwach gespannt ist. Infolge des Längszuges hat sich nun der als Rolle wirkende Korkzylinder (R) der Kippvorrichtung so lange gedreht, bis die den Faden tragende Schraube sich unten befindet und das Drehgewicht nach oben gerichtet ist. Den leicht gespannten Zugfaden befestigt man dann in diesem Zustande dadurch an der Latte, daß man ihn um die beiden Nagelköpfe, welche an dem unteren Träger (uT in Abb. 7) herausragen, einige Male achterförmig herumwickelt. Dann läßt man den Faden los, wartet noch etwa eine halbe Minute und gibt die Glasplatte von der Konsole weg, wodurch der allenfalls beim Umkippen heruntergefallene Blütenstaub entfernt wird. Bei vorsichtigem Handtieren wird meistens kein Blütenstaub oder nur wenig herunterkommen, da sich auch die Körner des Windpollens so weit aneinander- und an dem Sammet festhalten, daß sie beim langsamen Umdrehen des Pollenträgers nicht herunterfallen. Nun gibt man an die Stelle der eben weggenommenen Glasplatte eine frische gefelderte Auffangplatte (Abb. 8, S. 635) auf die Konsole und schiebt das erste Feld dieser Platte genau unter die Röhrenöffnung. Nach diesen Vorbereitungen kann der eigentliche Versuch beginnen.

Zunächst wird eine Sekunde lang der elektrische Kontakt geschlossen. Der Zeiger der mit ihm verbundenen Stoppuhr

beginnt zu laufen, während eine Sekunde lang der Pollen von der Sammetfläche auf das erste Feld der Platte heruntergeschüttelt wird. Man wartet noch vier Sekunden und verschiebt dann mit einem raschen Ruck die Auffangplatte so, daß nun ihr zweites Feld unter die Röhrenöffnung kommt. Nach weiteren fünf Sekunden wird die Platte abermals um ein Feld verschoben und immer wieder nach weiteren fünf Sekunden um ein Feld. Nach 40 Sekunden hat sich jedes der acht Felder der Auffangplatte fünf Sekunden lang unter der Rohröffnung befunden, worauf die Glasplatte sofort von der Konsole weggeschoben und der Versuch dadurch beendet wird. In der angegebenen Zeit ist der Pollen nach und nach heruntergekommen und befindet sich jetzt in entsprechender Menge auf den einzelnen Feldern der Auffangplatte. Der Pollen dieser Platte wird entweder sogleich untersucht oder man bewahrt die Platte in geeigneter Weise vor Luftzug geschützt trocken und staubsicher für eine spätere Prüfung auf.

Will man solche Versuche anstellen, so muß man sich zunächst an einem geeigneten Pollen einüben, um die notwendigen Handgriffe rasch und sicher auszuführen. Ich wählte hierzu den Blütenstaub der Haselnuß (*Corylus avellana*), der im Frühjahr leicht in beliebiger Menge zu beschaffen ist. Bald bekommt man die erforderliche Übung und dann bieten die Versuche keine Schwierigkeiten mehr. Man kann die Versuche bei einiger Geschicklichkeit und Gemütsruhe ganz allein durchführen, doch ist es viel bequemer und auch sicherer, wenn man eine Hilfsperson zuzieht, welche den Kontakt schließt, die Stoppuhr beobachtet und die Zeitsignale für das Verschieben der Auffangplatte gibt, während man selbst diese bedient.

Es ist sehr wichtig, daß man den Nagel, an welchen die Fallvorrichtung aufgehängt wird, in der richtigen Höhe anbringt. Man geht am besten in der Weise vor, daß man zuerst die Konsole an einer leicht zugänglichen Stelle so an der Wand befestigt, daß ihre obere Fläche sich in bequemer Höhe befindet, wenn man daneben stehend die Auffangplatte verschiebt. Bei meinen Versuchen befand sich die obere Konsolenfläche 110 cm über dem Fußboden. Der Nagel für das Aufhängen der Fallvorrichtung mußte dann so hoch angebracht werden, daß nach

dem Aufhängen das untere Ende der Latte sich (ebenso wie das des Fallrohrs) etwa 3 mm über der Auffangplatte befindet, wenn sie auf der Konsole liegt. Dieser Anforderung war entsprochen, wenn der Nagel 3 m über dem Fußboden in die Wand eingeschlagen wurde. Unmittelbar neben die Konsole stellte ich einen Tisch (Ti der Abb. 7) von ausreichender Größe, welcher als Unterlage beim Umlegen der Vorrichtung diente und auch den elektrischen Kontakt mit der Stoppuhr (SS) zu tragen hatte.

2. Das Abkippen des Pollens.

Bei Versuchen mit Pollen, dessen Körner untereinander stark verkleben, aber nicht auf Glas haften, benützte ich die Schütteleinrichtung nicht. Ich tat dies deshalb, weil ich die Beobachtung gemacht hatte, daß solcher Pollen so stark an den Haaren der Sammetfläche anklebt, daß er sich nicht mehr von ihr herunterschütteln läßt. Wenn ich Versuche mit solchem Pollen (z. B. mit dem stacheligen Pollen von *Dahlia*) machte, ging ich in folgender Weise vor. Während bei den Versuchen mit Windpollen sich in jeder Stellung der Fallvorrichtung die Sammetfläche des Pollenträgers oben befand, ehe der Pollenträger mit Hilfe der Kippvorrichtung umgewendet wurde, drehte ich den Pollenträger bei den nun geplanten Versuchen um 180 Grad, so daß die kleine Glasplatte des Pollenträgers nach oben schaute. Auf diese Glasplatte, die nun auch beim Aufheben der Vorrichtung nach oben gerichtet bleibt, streute ich einige größere Pollenflocken. Dann hängte ich die Fallvorrichtung sorgfältig auf, nachdem ich die elektrische Leitung (Dr der Abb. 7) weggenommen hatte, da sie bei dieser Versuchsart nicht benötigt wurde. Der Abwurf geschah in diesem Falle nur mit der Kippvorrichtung. Wenn ich den Zugfaden langsam anzog, fiel der Pollen von der Tragplatte in die Öffnung des Fallrohres hinein, sobald die Glasfläche annähernd vertikal stand. In diesem Zeitpunkt wurde die Stoppuhr eingeschaltet und dann wie beim gewöhnlichen Versuch von fünf zu fünf Sekunden die Auffangplatte um ein Feld weitergeschoben. Auch zu dieser Betätigung der Fallvorrichtung gehört eine gewisse Übung, die ebenfalls leicht bei Vorversuchen zu erreichen ist.

3. Das Abblasen des Pollens.

Wenn man untersuchen will, ob eine Pollenart durch eine stärkere Luftbewegung zerteilt werden kann, so kann man die Fallvorrichtung leicht entsprechend abändern, damit sie auch dafür verwendbar wird. Zu diesem Zweck nahm ich die Einrichtung für das Abwerfen des Blütenstaubes ganz weg, was sehr einfach und rasch geschehen konnte, da die Korkbestandteile mit Ausnahme des einen Endstückes (B I der Abb. 10) ohnedies nur federnd auf die Stahlachse (A) aufgeschoben sind. Hierauf befestigte ich an der linken Kante (von vorn gesehen)

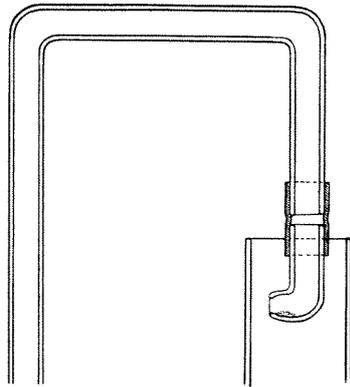


Abb. 11. Einrichtung zum Abblasen des Pollens. Rechts unten das obere Ende des Fallrohrs. ($\frac{1}{2}$ d. nat. Größe.)

der Latte ein 1,5 m langes dünnes Glasrohr, das am oberen Ende zweimal rechtwinkelig gebogen war, so daß seine obere Öffnung annähernd in der Mitte über der oberen Öffnung des Fallrohrs (F) zu stehen kam (Abb. 11). Mit einem kurzen (1 cm langen) Stückchen Kautschukschlauch wurde ein passendes Endstück angesetzt, dessen Längsschnitt in der Abb. 11 zu sehen ist. Diese Abbildung zeigt auch, wie weit das Ansatzstück in die Mündung des Fallrohres hineintragt. In die seitlich gelegene

Öffnung des Endstückes habe ich vor jedem Versuche eine ausreichende Menge des zu prüfenden Pollens gegeben, aber nur so viel, daß noch die Luft frei über ihn hinwegstreichen konnte, wenn ein Luftstrom durch das Glasrohr hindurchgeschickt wurde. Am unteren Ende des dünnen Glasrohres befestigte ich schließlich einen Kautschukschlauch von passender Länge, der mit einem Gummiballon abschloß. Drückte man auf diesen Ballon, dann wurde die in ihm enthaltene Luft durch das Glasrohr emporbewegt und durch die seitliche Öffnung des Mundstückes in den oberen Teil des Fallrohres quer hineingeblasen. Die ausströmende Luft nahm den Blütenstaub mit, der pollenführende Luftstrom stieß gegen die Innenfläche der Röhre, es bildete

sich ein Wirbel, der den Blütenstaub (soweit dies möglich war) zerteilte, worauf dieser sich im freien Falle allmählich als ein feiner Regen durch die ganze Röhrenlänge bis zur Auffangplatte heruntersenkte.

III. Die Ergebnisse der Fallversuche mit verschiedenen Pollenarten.

Um das Verhalten des Pollens beim freien Fall in einem windstillen Raume kennenzulernen, machte ich zunächst eine Reihe von Versuchen mit typischem Windpollen. Als Gegensatz zu diesem Verhalten wählte ich für die nächsten Versuche den Pollen einiger Pflanzen, die ausschließlich von Tieren bestäubt zu werden pflegen. Dabei berücksichtigte ich nur solchen Pollen, dessen Körner durch flüssigen Pollenkitt in einer leicht beweglichen aber doch ausreichend festen Verbindung gehalten wurden, so daß »schmieriger« Pollen (wie bei *Cypripedium*) ebenso wie die Pollinien und der Pollen mit langen Viszinfäden für meine Untersuchungen nicht in Betracht kamen. Leicht verstreubarer Pollen, wie er z. B. bei der Gattung *Arum*, bei explodierenden Leguminosenblüten und bei Blüten mit »Streukegeln« vorkommt, schien mir besonders der Untersuchung bedürftig. Ferner untersuchte ich auch den Pollen solcher Blüten, die in ihrer Bestäubung den Übergang zwischen Insektenblüten und Windblüten darstellen. Schließlich prüfte ich mit der Fallvorrichtung auch noch das Verhalten von Pollen, der mit einem Luftstoß in das Fallrohr befördert wurde. Dadurch konnte ich den Einfluß stärker bewegter Luft auf den Zusammenhalt des Pollens ermitteln.

1. Typischer Windpollen.

a) *Corylus avellana*.

Die Pollenkörner von *Corylus avellana* besitzen eine glatte Oberfläche, sind aber in lufttrockenem Zustande unregelmäßig eingedrückt (Abb. 12). Ihr größter Durchmesser beträgt im Mittel 30 μ . Fr. Pohl hat (a. a. O., S. 292) ebenso wie W. Troll (a. a. O., S. 340 f.) und andere den Haselnuß-Pollen als frei von Ölüberzügen bezeichnet. Doch hat Troll festgestellt, daß Blütenstaub, den er noch geschlossenen Antheren entnahm, bei längerem Liegen auf einer Glasplatte sich teilweise an ihr festkittet. Da er (ebenso wie Pohl) keine Kittstofftröpfchen nachweisen konnte, vermutete er, daß die Oberfläche des Pollenkorns in frischem Zustande etwas schleimig ist und stützte diese seine Ansicht mit dem Hinweis darauf, daß nach seinen Beobachtungen der Pollen aus geöffneten Antheren nicht mehr klebrig war.

Ich habe zu meinen Fallversuchen Blütenstaub von *Corylus* verwendet, der aus den stäubenden Kätzchen auf eine Glasplatte herausgebeutelt, dann mit einem weichen Pinsel zusammengekehrt und auf die Sammetfläche des Pollenträgers übertragen worden war. Es handelte sich also um Pollen aus bereits geöffneten Antheren, wie er in der freien Natur vom Wind verbreitet zu werden pflegt. Ich verfüge über eine größere Anzahl von Versuchsergebnissen, da ich auch die Vorversuche mit solchem Pollen anstellte. Alle Versuchsergebnisse stimmten darin überein, daß die dabei erzielten Fallbilder durchaus den hier in Abb. 13 abgebildeten entsprachen. Bevor ich auf die Einzelheiten der Bilder eingehe, sei noch darauf hingewiesen, daß jedes der kreisrunden Fallbilder an der Auffangplatte einen der Fallrohrweite entsprechenden Durchmesser von 25 mm hatte. Zur Wiedergabe für die Abbildungen verwendete ich aber von jedem einzelnen Fallbild nur einen kleinen und dabei charakteristischen kreisförmigen Ausschnitt, dessen Durchmesser 3,2 mm betrug. Die Abbildungen dieser Ausschnitte wurden mit Hilfe des Zeichenspiegels nach dem mikroskopischen Bilde als möglichst genaue Federzeichnungen ausgeführt. Die kreisförmige Umrahmung entspricht jedesmal dem Umriß des

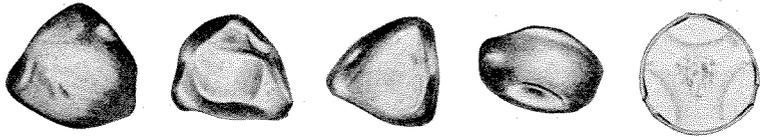


Abb. 12. *Corylus avellana*. Vier lufttrockene Pollenkörner (in Luft betrachtet), ganz rechts ein (in Chloralhydratglyzerin) gequollenes Korn. (Vergr. 520/1.)

mikroskopischen Gesichtsfeldes. In Abb. 13 sind nur die Fallbilder der ersten 6 Felder der (8 teiligen) Auffangplatte wiedergegeben, da die Fallbilder des 7. und 8. Feldes nur mehr geringfügige Mengen vereinzelter Pollenkörner enthielten und im wesentlichen kein anderes Verhalten zeigten als das Fallbild des 6. Feldes. Die einzelnen Fallbilder geben den Zustand des Pollens in den unmittelbar aufeinanderfolgenden Zeitabschnitten von je 5 Sekunden wieder.

Das Fallbild des ersten Feldes zeigt uns, daß in den ersten 5 Sekunden des Versuches nur solche Pollenkörner herunterkommen, die zu größeren Klumpen vereinigt sind. Sie gelangen noch zusammenhängend auf die Auffangplatte und zerschellen dort beim Aufschlagen sogleich in ihre einzelnen Körner, die dann meistens nahe beisammen liegen bleiben. Abb. 13 a zeigt dieses Verhalten. Zwischen den Pollenhäufchen liegen nur selten einzelne Pollenkörner, die sich von dem fallenden Klumpen erst im letzten Teil seines Luftweges abgelöst und schließlich doch noch im ersten Zeitabschnitt auf der Platte ankamen. Im Felde 13 b bemerkt man auch noch weitere zerschellte Klumpen, doch sind diese im Mittel beträchtlich kleiner als die des ersten Fallabschnittes. Es sind schon zahlreiche kleinere Pollenketten und auch einzelne Pollenkörner zwischen den zerschellten größeren Klumpen zu sehen. Im Fall-

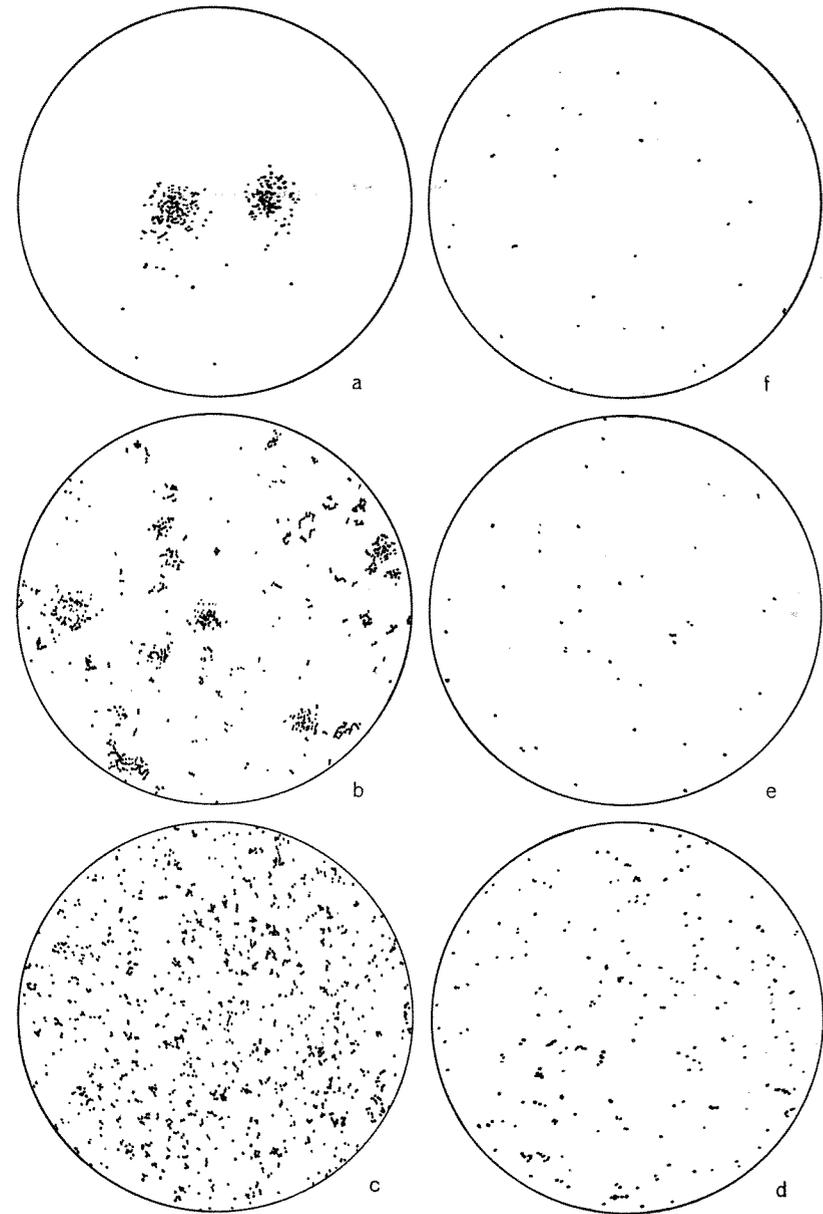


Abb. 13. *Corylus avellana*. Ausschnitte (mikroskopische Gesichtsfelder von 3,2 mm Durchmesser) aus sechs in Zeiträumen von 5 zu 5 Sekunden aufeinanderfolgenden Fallbildern. a = 1. Fallbild, f = 6. Fallbild. (Vergr. 16/1.)

bild 13 c sind nur mehr wenige kleine Klümpchen und kurze Ketten, dafür aber desto zahlreicher vereinzelte Pollenkörner zu sehen. In den Fallbildern 13 c bis e treffen wir in abnehmender Zahl immer kleinere Klumpen und dazwischen immer mehr einzelne Körner.

Bei diesen Versuchen wurde der Pollen in der Mitte der Sammetscheibe des Pollenträgers als ein scharfbegrenztes rundes Häufchen aufgeschüttet. Wenn alle Pollenkörner im windstillen Raume der Röhre geradlinig und annähernd lotrecht herunterfallen würden, müßte bei jedem vollständigen Fallbild (nicht bei den von mir gezeichneten Ausschnitten) in der Mitte die stärkste Ansammlung von Pollenkörnern sichtbar werden, während der Rand des Fallbildes von Pollen frei sein sollte. Diese zu erwartende Häufung des Pollens in der Mitte ist wohl im 1., 2. und allenfalls auch noch im 3. Fallbilde zu sehen, doch sind in diesen Bildern die Pollenklümpchen und die einzelnen Körner bis zum Rand der Röhrenöffnung verstreut. Im 4. Felde und den weiteren Feldern bemerkte ich aber, daß die Mitte des Fallbildes immer mehr von Pollen frei wird, so daß die Pollenansammlung nach und nach ein mehr ringförmiges Aussehen bekommt¹. Aus diesem Verhalten ergibt sich, daß die langsamer herunterfallenden kleineren Pollenklümpchen und die einzelnen Pollenkörner vielfach keine lotrechten Wege einschlagen, sondern schiefe. Wenn dies so ist, dann müssen sie aber während ihres schrägen Fallens immer wieder gegen die Innenfläche des Fallrohres anschlagen, wodurch ihre Geschwindigkeit gebremst und ihre Bewegungsrichtung stets von neuem verändert wird. Daß die kleinsten Pollenklümpchen und die Einzelkörner des lufttrockenen *Corylus*-Pollens während des langsamen Fallens oft schiefe Wege einschlagen, rührt daher, daß die Oberfläche eines jeden fallenden Stückes von unregelmäßigen Flächen begrenzt wird, welche durch ihre Steuerwirkung ein schräges Abtreiben des sinkenden Gebildes bewirken. Infolge der starken Verlangsamung, welche die schräg sinkenden Teilchen beim Anschlagen an die Röhrenwände erleiden, bleiben die häufig anschlagenden Teilchen gegenüber den freier fallenden Teilchen in der Nähe der Röhrenwand so sehr zurück, daß sich am Rande des Fallbildes nach und nach eine ringförmige Ansammlung des Pollens zeigt. Nur die größten Pollenklumpen fallen meistens annähernd geradlinig und dabei entsprechend rasch, so daß sie als erste an der Auffangplatte eintreffen.

Da alle Versuche mit dem *Corylus*-Pollen übereinstimmende Fallbildreihen zeigten, können wir aus ihnen also folgendes entnehmen:

1. Die Pollenkörner der Haselnuß, welche wir aus den reifen Kätzchen ausbeuteln, verkleben untereinander zu Klumpen, die beim Fallen auf dem 159 cm langen, windstillen Luftwege sich nur allmählich in ihre Bestandteile zerlegen. Wir können dies daraus schließen, daß im ersten Zeitabschnitte des Versuches immer eine größere Menge besonders umfangreicher Klumpen an der Auffangfläche eintrifft und zerschellt.

¹) Dieses ringförmige Aussehen kommt in meinen Zeichnungen der Fallbilder nicht zum Ausdruck, da die ihnen zugrunde liegenden kleinen Flächenstücke des Fallbildes einer charakteristischen Stelle der Mitte oder des Randes entnommen wurden.

2. Je größer der Pollenklumpen ist, desto rascher fällt er.
3. Die großen Pollenklumpen fallen annähernd lotrecht und geradlinig durch das Fallrohr herunter.
4. Die kleinen Klümpchen, ebenso wie die einzelnen Pollenkörner, schlagen beim Falle vielfach Zickzackwege ein. Infolge des dadurch entstehenden verlängerten Weges kommen sie, wenn sie die ganze Strecke innerhalb des Fallrohres zurückgelegt haben, verhältnismäßig spät an der Auffangplatte an. Sie würden aber auch, wenn sie den ganzen Weg geradlinig herunterfallen könnten, infolge der Reibung an ihrer relativ großen Oberfläche viel später am unteren Rohrende ankommen als die umfangreicheren Klumpen.

Aus den mitgeteilten Ergebnissen sei besonders hervorgehoben, daß bei diesem typischen Windpollen auch nach dem Verlassen der Antheren eine lockere Klumpenbildung zustande kommt. Die Tatsache, daß beim freien Fall durch ein so langes Rohr die Klumpen noch im zusammenhängenden Zustande an der Auffangplatte eintreffen, zeigt, daß auch derartige lange einwirkende Schubkräfte des Luftwiderstandes bei ungestörtem Fall nicht imstande sind, den Zusammenhang der Pollenklumpen ganz aufzulösen. Andererseits sind aber die Pollenkörner in den Klumpen doch nicht so fest miteinander verbunden, daß sie nach dem Aufprallen an der Auffangplatte ihren ursprünglichen Zusammenhang beibehalten können: die Klumpen zerschellen beim Aufschlagen in ihre Bestandteile. Es muß also trotz allen gegenteiligen Angaben (vgl. S. 645) ein Kitt vorhanden sein, der die Oberfläche des *Corylus*-Pollenkorns, wenn auch in geringer Menge, überzieht. Die fettähnliche Substanz, welche bei den Pollenkörnern die Außenhaut »durchtränkt«, ist wohl identisch mit dem Kitt, der auf der Außenseite anderer Pollenkörner (wenigstens beim Einlegen in bestimmten Flüssigkeiten) deutliche Tröpfchen bildet. Es ist sehr gut denkbar, daß die Exine so stark mit Öl durchtränkt ist, daß ein Pollenkorn am anderen gerade noch durch Meniskenbildung haftet, ohne daß ein sichtbarer Abklatsch der Flüssigkeit oder ein festes Ankleben der Körner auf Glas erzielt werden kann. Man muß dabei auch bedenken, daß zwei Pollenkörner leichter aneinanderhaften müssen, als ein Pollenkorn derselben Art auf Glas, da beim Zusammentreffen zweier Pollenkörner an ihrer Berührungsstelle die doppelte Menge der Kittsubstanz vorhanden ist. Auf diese Weise wird doch noch eher eine, wenn auch nur schwache, Meniskenbildung und damit ein kapillares Aneinanderhaften zu Ketten und Klumpen möglich.

Im Anschluß an das Verhalten des Pollens von *Corylus* seien meine Beobachtungen über den Blütenstaub von *Alnus cordata* (vgl. S. 620f.) hier noch etwas ausgeführt. Der Durchmesser dieser Pollenkörner beträgt etwa 20 bis 25 μ . Ihre Gestalt ist im lufttrockenen Zustande denen von *Corylus* ähnlich, da jene ebenfalls infolge von Wasserverlust unregelmäßig eingedrückt erscheinen. Ich habe auch mit dieser Pollenart Fallversuche angestellt, wobei die Fallbilder sich nicht wesentlich von jenen bei *Corylus* unterscheiden. Die oben angegebenen vier Haupttatsachen habe ich auch bei *Alnus* feststellen können. Das reichliche Auftreten von Pollenklumpen, die an der Auffangplatte zerschellen, zeigt auch hier das Vorhandensein einer locker verbindenden Kittsubstanz an, ebenso wie die schon früher (auf S. 620f.) erwähnten und abgebildeten kurzen Ketten.

b) *Taxus canadensis*.

Der zu meinen Versuchen verwendete Blütenstaub stammt von einem Strauch, der im botanischen Garten der Deutschen Universität angepflanzt ist. Die einzelnen Pollenkörner sind etwas kleiner als die von *Corylus avellana*. Ihr größter Durchmesser beträgt an den unregelmäßig eingedrückten, lufttrockenen Pollenkörnern durchschnittlich $22\ \mu$. Die Kornoberfläche ist nicht deutlich skulpturiert, so daß man sie als glatt bezeichnen kann. Öltröpfchen sind auf ihr nicht zu sehen (Abb. 14).

In Abbildung 15 ist ein Fallversuch mit dieser Art von Blütenstaub wiedergegeben. Die Fallbilder stimmen im wesentlichen mit denen von *Corylus* überein. Der Abwurf des Pollens wurde durch Abschütteln erzielt. Im ersten Zeitabschnitte (Abb. 15a) fielen nur einige wenige Pollenklumpen herunter, welche nicht zerschellten. Wahrscheinlich handelt es sich hier um Teile des Anthereninhalts, die sich überhaupt nicht vollständig in ihre Körner aufzulösen vermögen. Ob es sich in diesem Falle um ein bei *Taxus* allgemein



Abb. 14. *Taxus canadensis*. Drei unregelmäßig geschrumpfte lufttrockene Pollenkörner (in Luft betrachtet) und ein (in Chloralhydrat-Glyzerin) gequollenes Pollenkorn. (Vergr. $520/1$.)

vorkommendes oder nur um ein ausnahmsweises Verhalten handelt, vermag ich nicht anzugeben. Im zweiten Zeitabschnitte (6. bis 10. Sekunde) kamen zahlreiche Pollenklumpen am unteren Ende des Fallrohres an und zerschellten an der Auffangplatte. Auf ihr liegen auch noch einige wenige der früher erwähnten Klumpen, welche nicht in ihre Bestandteile zerfielen. Zahlreiche einzeln liegende Pollenkörner sind zwischen den zerschellten Klumpen verstreut. Dieser Umstand zeigt ebenso wie bei *Corylus*, daß sich die vom Pollenträger ablösenden Klumpen schon während des freien Falles teilweise in ihre Bestandteile zerlegen. Im 3. Fallbilde (Abb. 15c) sehen wir zahlreiche zerschellte kleinere Klumpen. Im 4. Fallbilde (Abb. 15d) finden wir noch Klumpen und Ketten aus einigen wenigen Körnern, dazwischen aber eine große Menge einzelner Pollenkörner. In den nächsten Zeiträumen (Abb. 15e, f) nimmt die Anzahl der herunterkommenden Pollenkörner fortwährend ab. Wir stellen an den späteren Fallbildern eine immer feinere Verteilung des Pollens in Einzelkörner fest. Dieser Umstand zeigt, daß sich der Pollen sehr zur Verbreitung im Winde eignet. Es verdient auch hier noch eigens hervorgehoben zu werden, daß der Blütenstaub zunächst in zahlreichen Klumpen herunter kommt, woraus man auf das Vorhandensein von geringen Mengen irgendeiner Kittsubstanz schließen muß, wenn sich diese auch mit den üblichen mikroskopischen Mitteln nicht nachweisen läßt.

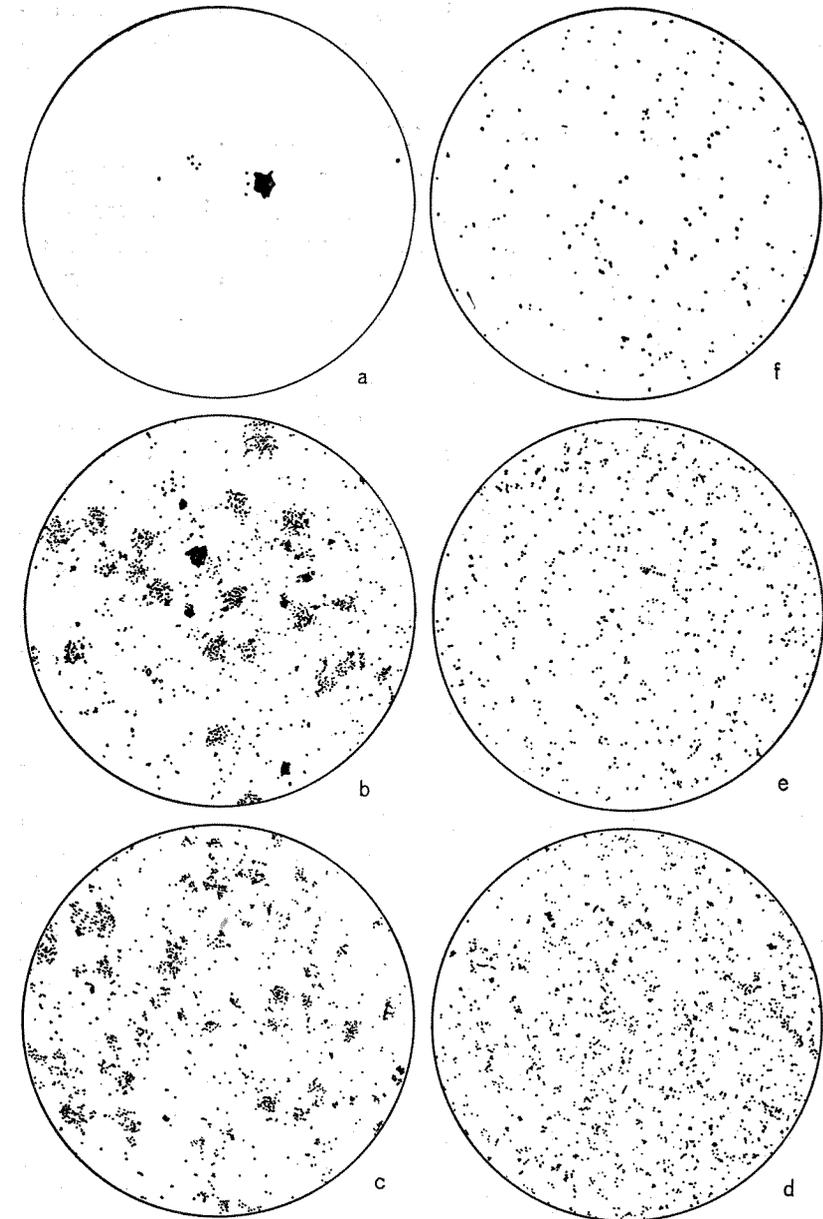


Abb. 15. *Taxus canadensis*. Ausschnitte aus sechs aufeinanderfolgenden Fallbildern. Darstellung und Wiedergabe wie bei Abb. 13. (Vergr. $16/1$.)

Ich habe als windblütigen Nadelholztypus absichtlich eine solche Art ausgewählt, welche am Pollenkorn keine Luftsäcke besitzt. Ein Pollen, der nach Art des *Pinus*-Pollens gebaut ist, würde eine eigene Untersuchung erfordern.

2. Typischer Tierpollen.

Von dem Pollen typisch tierblütiger Pflanzen will ich hier, wie ich schon oben erwähnte, nur solche Beispiele auswählen, wo die Pollenkörner mit einem beweglichen Kitt zu größeren Klumpen verbunden werden und als solche durch die bestäubenden Tiere von einem Staubblatt auf eine Narbe übertragen werden.

a) *Lilium speciosum*.

Die wabige Oberfläche dieser sehr großen länglichen Pollenkörner (s. S. 627) trägt in ihren Gruben flache (um 2μ dicke) rotbraune Öltropfen, welche teilweise über den Grubenrand emporstehen. Die Körner kleben schlecht auf Glas, da sich der Kittstoff vor allem am Grunde der Vertiefungen befindet, die an der Oberfläche des Pollenkornes vorhanden sind. Vorzüglich eignet sich dieser Pollen zur Übertragung durch behaarte Tiere. Die Pollenkörner haften auch sehr gut aneinander und bilden große Klumpen, wobei sich ihre zugespitzten Enden oft an den Breitseiten benachbarter Körner festkleben. Auf diese Weise entstehen häufig etwas durchbrochene, lockere Klumpen. Kommen die Pollenkörner in Wasser, dann löst sich bald der Pollenkitt ab und schwimmt in unregelmäßigen netzartigen Gebilden nach oben. Dabei bemerkt man, daß zwischen den Pollenkörnern klebrige Fäden (»Viscin«) auftreten. An diesen Fäden hängen zahlreiche kleine, braune Tröpfchen des öligen Bestandteils der Kittsubstanz. In konzentrierter Schwefelsäure färbt sich der Kitt rasch blaugrau (eisengrau) bis schwärzlich. Wässrige Jodjodkali-Lösung färbt die Kittmassen bald graugrün, olivgrün bis grünlichschwarz. In Xylol löst sich das rotbraune Öl sofort, es löst sich aber auch in Alkohol.

Macht man mit diesem Pollen einen Fallversuch, indem man einige solche Pollenklumpen von der Glasplatte des Pollenträgers herunterkippt, dann kommen fast alle Klumpen schon innerhalb der ersten 5 Sekunden (Abb. 16a) an der Auffangplatte an, da diese Klumpen meist groß sind und sich während des Falles nicht zerteilen. Nur sehr selten kommt im zweiten Zeitabschnitt noch ein kleiner Pollenklumpen herunter (Abb. 16b). Dementsprechend fand ich auch keine einzelnen Pollenkörner in den Fallbildern. Besonders erwähnenswert ist die Tatsache, daß die Pollenklumpen bei ihrem Anprallen an der Auffangplatte nicht zerschellen: Dies ist, wie wir auch noch an einigen anderen Beispielen sehen werden, eine wesentliche Eigenschaft des typischen Tierpollens. Ein solcher Pollen würde sich nicht für die Verbreitung durch den Wind eignen, da die großen, fest zusammenhängenden Pollenklumpen, selbst wenn sie aus der Blüte herausgeweht werden könnten, infolge ihrer Größe zu rasch fallen und sich während des Fluges und Falles nicht zerlegen.

b) *Dahlia variabilis*.

Zu diesen Versuchen verwendete ich den Blütenstaub einer nicht gefüllten Gartenform von *Dahlia variabilis* mit roten Zungenblüten. Der Pollen war an den Mittelblüten sehr reichlich vorhanden und zeichnete sich dabei durch

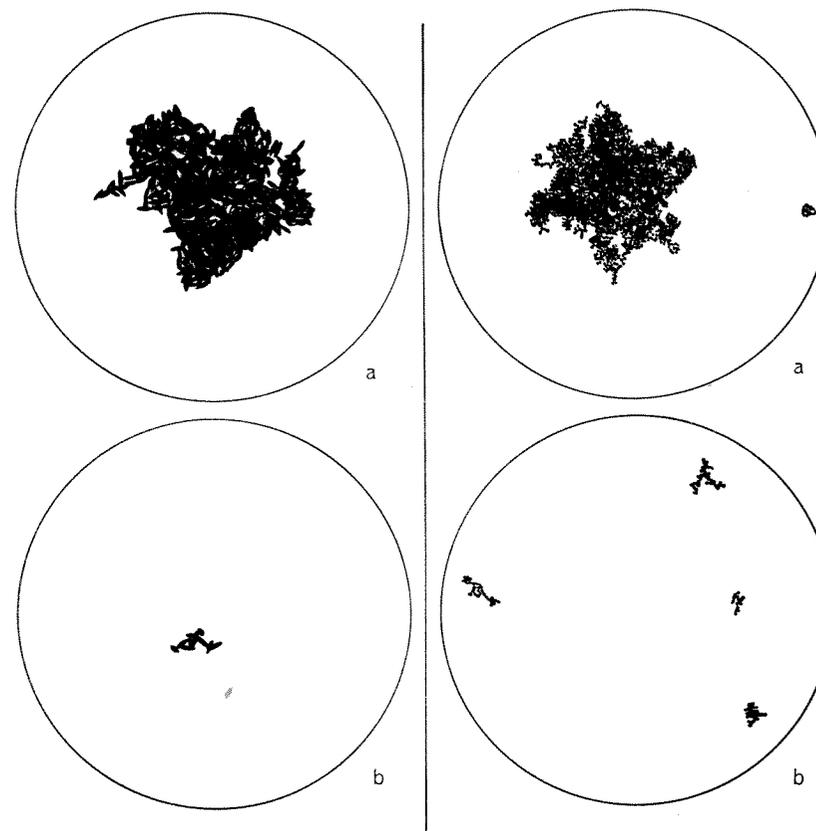


Abb. 16.

Abb. 16. *Lilium speciosum*. Ausschnitte des ersten (a) und zweiten (b) Fallbildes desselben Versuches. Je 5 Sekunden. (Vergr. 16/1.)

Abb. 17.

Abb. 17. *Dahlia variabilis*. Ausschnitte des ersten (a) und zweiten (b) Fallbildes desselben Versuches. Je 5 Sekunden. (Vergr. 16/1.)

eine gleichmäßige Beschaffenheit seiner Körner aus. Die einzelnen Pollenkörner waren kugelig und blieben es auch im lufttrockenen Zustande. Ihr Durchmesser betrug 40μ . Ihre Oberfläche war mit zahlreichen Stacheln besetzt (Abb. 4 ab, S. 623), zwischen welchen sich dicke gelbe Kittmassen ausbreiten. In Wasser löste sich der Kitt teilweise von der Kornoberfläche los. Noch rascher und deut-

licher geschah dies beim Erwärmen in Chloralhydrat (Abb. 4 cd). Durch Zusatz von Jodwasser wurde der Pollenkitt grau, in Schwefelsäure färbte er sich himmelblau. In Xylol löste sich der Kitt sofort, die Pollenkörner wurden glashell und ganz farblos, und das Xylol nahm unterdessen eine kräftig gelbe Färbung an. Da die Stachelspitzen frei von Kittstoff sind, haftete dieser Pollen nicht auf Glas. Doch hafteten die Körner sehr gut aneinander, indem die Spitzen eines Pollenkornes in der früher beschriebenen Weise zwischen die des benachbarten eindringen und dort am Kitt festkleben. Dadurch wurden sehr gut zusammenhaltende Klumpen erzielt. (Vgl. S. 623, Abb. 4 b, e.) Das Haften an fein verzweigten Chitinhaaren habe ich ebenfalls bereits auf S. 623 besprochen.

Zu meinen Fallversuchen brachte ich eine größere Anzahl von Pollenklumpen unmittelbar von der Blüte auf die Glasplatte des Pollenträgers. Von dort wurden sie durch Abkippen in das Fallrohr gebracht. Während des Fallens und beim Aufschlagen auf der Auffangplatte verhielten sich diese Pollenklumpen gerade so wie die vorhin beschriebenen von *Lilium speciosum*: sie zerteilten sich nicht beim Fallen und zerschellten auch nicht beim Aufprall. Die Abb. 17 a und 17 b geben die ersten beiden Fallbilder eines Versuches mit *Dahlia variabilis* wieder.



Abb. 18. *Onopordon illyricum*. Ein Pollenkorn, an einem Bienenhaar haftend. (Vergr. 190/1.)

c) *Onopordon illyricum*.

Der Pollen dieser im botanischen Garten der Deutschen Universität kultivierten Komposite besteht aus gut zusammenhängenden annähernd kugeligen Körnern von 60 bis 70 μ Durchmesser. Die Oberfläche dieser Pollenkörner ist kurz stachelig und mit großen Mengen von Kittsubstanz versehen. Wenn solche Pollenkörner zu Ketten verbunden sind, sieht man ohne weiteres die Tropfen der Kittsubstanz, welche den Zusammenhang zwischen den einzelnen Körnern herstellen. Dadurch, daß die Kittsubstanz auch auf Chitin sehr gut haftet, können sich die Pollenkörner an dem Haarkleid von Insekten, z. B. an jenem der Honigbiene, festhalten (Abb. 18). Dabei werden oft große Klumpen zwischen einigen wenigen Astspitzen der Chitinhaare ange kittet. Beim Fallversuch wurde der locker aufgelegte Pollen vom Pollenträger abgeschüttelt. Er verhielt sich wie der von *Lilium speciosum*, so daß die Wiedergabe des ersten Fallbildes (Abb. 19) hier genügt.

d) *Nicotiana affinis*.

Die glatten Pollenkörner dieser Abendschwärmerblume haben eine Länge von etwa 60 μ . Ihre Eigenschaften, besonders die Fähigkeit zur Kettenbildung, habe ich bereits eingangs (S. 614 ff.) beschrieben und abgebildet.

Der Pollen klebte auf der Glasplatte des Pollenträgers so gut, daß bei langsamem Umkippen kein Pollen herunterfiel, auch nicht die größten Klumpen, die locker darauf gelegt wurden. Ich habe deshalb die Schüttelvorrichtung

betätigen und auf diese Weise den Pollen in das Fallrohr befördern müssen. Nur in den ersten 5 Sekunden (Abb. 20) fielen die Pollenmassen herunter, in den späteren Zeitabschnitten des Fallversuches dagegen nichts mehr, auch keine einzelnen Körner, so daß die weiteren Felder der Auffangplatte leer blieben. Wenn die Klumpen an der Auffangfläche ankamen, zerschellten sie nicht, auch verloren sie unterwegs keine nennenswerten Mengen von Pollenkörnern, so daß der Zwischenraum zwischen den Pollenklumpen der Auffangplatte fast gänzlich pollenfrei blieb. In seinem Verhalten stimmt also der Pollen von *Nicotiana* als typischer Tierpollen vollkommen mit dem von *Lilium*, *Dahlia* und *Onopordon* überein. Aus diesem Grunde habe ich auch hier nur das erste Fallbild des *Nicotiana*-Versuches (in Abb. 20) wiedergegeben.

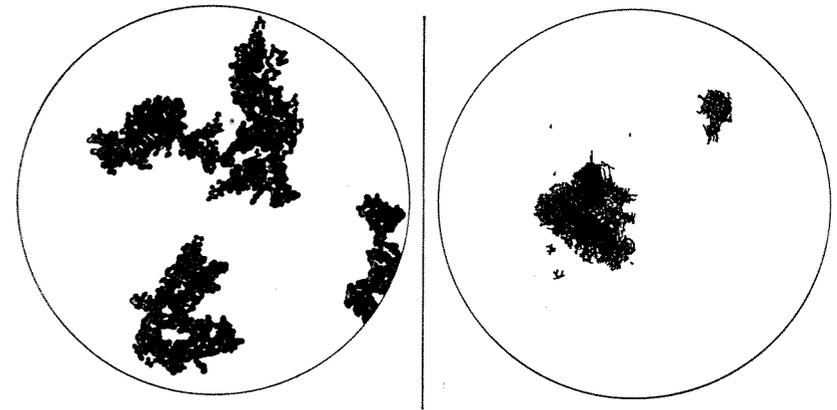


Abb. 19.

Abb. 19. *Onopordon illyricum*. Ausschnitt des ersten Fallbildes. 5 Sekunden. (Vergr. 16/1.)

Abb. 20.

Abb. 20. *Nicotiana affinis*. Ausschnitt des ersten Fallbildes. 5 Sekunden. (Vergr. 16/1.)

3. Leicht verstreubarer Tierpollen. Der Übergang zum Windpollen.

In diesem Abschnitte sollen einige ausgewählte Beispiele von Tierpollen besprochen werden, welche sich von dem eben beschriebenen Typus unterscheiden und sich in ihren Fallbildern dem Windpollen mehr oder weniger ähnlich zeigen.

a) *Arum maculatum*.

Wenn sich an den Blütenständen von *Arum maculatum* die reifen Antheren öffnen, dann pressen sie nach und nach aus ihren Öffnungsrissen den Pollen hervor. Dieser bleibt aber nicht, wie bei so vielen insektenblütigen Pflanzen,

so lange als zusammenhängende Klumpen an den Antheren hängen, bis ihn die Insekten abholen, sondern er fällt bald in kleineren Verbänden auf den Grund des Kessels hinab. Dadurch sammelt sich nach und nach eine große Menge von Blütenstaub auf dem Boden des Kessels an. Ein Teil des Blütenstaubes bleibt beim Herunterfallen auf den unteren Hin-

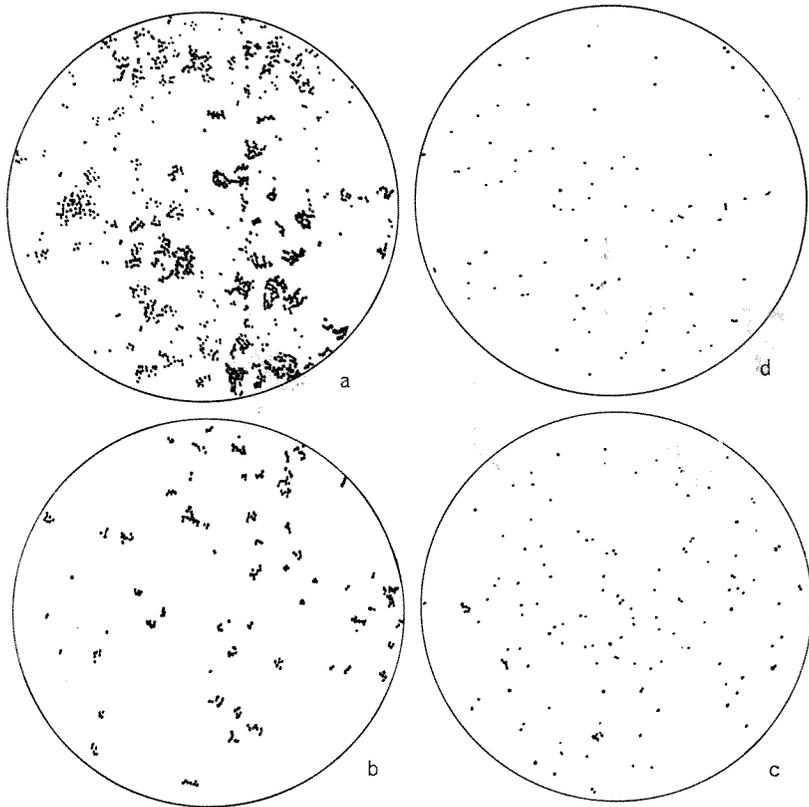


Abb. 21. *Arum maculatum*. Ausschnitte der ersten vier aufeinanderfolgenden Fallbilder eines Versuches. Je 10 Sekunden. a = erstes, d = viertes Fallbild. (Vergr. 16/1.)

dernissen und auf den Fruchtknoten liegen, doch ist dies eine verhältnismäßig geringe Menge. Beim Herumwandern im Kesselhohlraum bedecken sich die kleinen Fliegen, welche hier als Bestäuber eingeschlossen sind, an ihren verschiedenen Körperteilen, besonders an der Unterseite, mit dem reichlich herumliegenden sehr lockeren Blütenstaub. Schließlich befinden sich die Pollenkörner in kleineren Gruppen oder einzeln an den Körperteilen der winzigen Besucher,

so daß er von ihnen nach dem Verlassen des Blütenstandes in einen anderen übertragen werden kann.

Die Pollenkörner von *Arum maculatum* besitzen eine kugelige Gestalt, bei einem Durchmesser von 45μ . Ihre Oberfläche ist mit kurzen Stacheln (Warzen) versehen, die auf ihr regelmäßig verteilt sind. Tropfen von Pollenkitt sind nicht sichtbar. Eine Abbildung des Pollenkorns finden wir bei Schöenichen (a. a. O., S. 25, Abb. 44)¹.

Beim Abschütteln des Blütenstaubes in der Fallvorrichtung erhalten wir Fallbilder, welche denen von typischen Windblütlern vollständig gleichen. Bei den hier wiedergegebenen Fallversuchen wurden Zeitabschnitte von 10 zu 10 Sekunden gewählt². Man sieht, daß der in den ersten 10 Sekunden herunterkommende Pollen größtenteils aus Klumpen besteht, welche beim Auftreffen an der Auffangplatte zerschellen (Abb. 21 a). Weiter zeigen zahlreiche dazwischenliegende einzelne Pollenkörner, daß diese Klumpen auch während des Sturzes bereits einzelne Teile verlieren. Im zweiten Fallbild (Abb. 21 b), also im Zeitraum der 11. bis 20. Sekunde, finden wir nur mehr kleinere, ebenfalls zerschellte Klumpen, dazwischen einzelne losgelöste Körner, in den weiteren zwei Fallbildern (Abb. 21 c, d) fast nur mehr einzelne Pollenkörner.

Wir haben hier einen sehr bemerkenswerten Fall vor uns. Wären die an dem Blütenstande von *Arum maculatum* befindlichen Blüten von keinem Hüllblatt eingeschlossen und dadurch dem Winde frei zugänglich, so müßte ihr Pollen nach dem Verlassen des Pollenfaches infolge der eben beim Fallversuch zutage getretenen Eigenschaften verweht werden. Damit stimmt auch überein, daß sich solcher Pollen, der gerade am Grunde des Kessels frisch verstreut liegt, durch Anblasen leicht und vollständig zerteilen läßt. Die Pollenverbreitung durch den Wind würde sich aber mit Rücksicht auf die Standortsverhältnisse und die morphologisch-ökologischen Eigenschaften der Blütenstände kaum bewähren. Innerhalb des Kessels ist aber der Pollen gegen den Wind geschützt, so daß er nicht verweht und auf diese Weise vergeudet werden kann. Die lockere, leicht trennbare Beschaffenheit der aus den Staubbeuteln hervorkommenden Pollenmassen bewährt sich sehr bei der tatsächlich vorkommenden Art der Bestäubung, indem hier winzige Zweiflügler (*Psychoda*-Arten) die Übertragung des Blütenstaubes besorgen. Diese Tierchen sind wohl imstande, gut verteilte kleine Pollenmengen im Fluge zu befördern, nicht aber größere und deshalb zu schwere Klumpen.

¹) Eine neue Auffassung über die Bestäubungsvorgänge bei der Gattung *Arum* findet man in meinem Buche *Insekten und Blumen* (IV. Die *Arum*-Blütenstände und ihre Besucher), S. 383 ff. Auf S. 403 ist (in Fig. 68 k) das Pollenkorn von *Arum nigrum* abgebildet. Es stimmt mit jenem von *Arum maculatum* überein.

²) Bei meinen ersten Fallversuchen wählte ich noch Zeitabschnitte von 10 Sekunden, später nur mehr solche von 5 Sekunden, die sich im allgemeinen besser bewährten. Im vorliegenden Versuch waren auch die Zeitabschnitte von 10 Sekunden brauchbar.

b) *Sarothamnus scoparius* und *Lathyrus latifolius*.

Die Blüten von *Sarothamnus scoparius* sind (gleich denen von *Spartium junceum*) durch ihren Explosionsmechanismus bekannt. Sie enthalten einen Pollen, der aus glatten, mit drei Längsfurchen versehenen Körnern von 50 μ Länge besteht (Abb. 22). Obgleich diese Körner sehr gut auf Glas haften, sieht man an ihrer Oberfläche doch keine Öltröpfchen. Diese werden erst beim Aufkochen des Pollens, aber nur in geringer Menge, sichtbar. Sobald sich ein großer Hautflügler (Hummel oder Honigbiene) an einer noch nicht besuchten Blüte von *Sarothamnus* betätigt, schnellt der im Schiffchen verborgene federartig gespannte Griffel samt den ihn umgebenden Staubblättern mit solcher Wucht aus dem Schiffchen hervor, daß dadurch der aus den Antheren schon vorher ausgetretene Blütenstaub als gelbliche Wolke auf die Unterseite des Tierkörpers geschleudert wird. Ein stark klebriger Blütenstaub, der nach Art des *Dahlia*-Pollens zu nicht zerschellenden Klumpen vereinigt ist, wäre kaum imstande, in einem solchen Falle die Bestäubung sicherzustellen. Dagegen ist ein



Abb. 22. *Sarothamnus scoparius*. Zwei Pollenkörner in verschiedenen Ansichten, in Luft betrachtet. (Vergr. 390/1.)

mehr »mehlig« Blütenstaub, der sich in seiner Beschaffenheit dem Windpollen nähert, hierzu schon besser geeignet. An dem Chitinpanzer, sowohl an den glatten Teilen als auch an den Haaren, haftet, wie ich mich überzeugen konnte, der Pollen von *Sarothamnus scoparius* sehr gut. Er bildet dabei frei in die Luft abstehende kurze Ketten von 3 bis 4 Pollenkörnern und auch größere Klumpen. Untersucht man solchen Pollen mit der Fallvorrichtung, dann erhält man Bilder, die Mitteldingen zwischen dem typischen Insektenpollen und typischem Windpollen entsprechen. Zur Durchführung der Fallversuche brachte ich frischen Blütenstaub dieser Art auf die Glasplatte des Pollenträgers, nachdem ich ihn eben geöffneten aber noch nicht explodierten Blüten entnommen hatte. Dieser Pollen haftet so gut auf Glas, daß beim Umkippen des Pollenträgers auch die größeren Pollenklumpen nicht von der Glasplatte herunterfallen. Wenn ich nun den umgekippten Pollenträger samt dem Blütenstaub 1 Sekunde lang schüttelte, dann fielen wohl die umfangreichsten Klumpen von der nach unten gerichteten Trägerplatte ab, doch blieb der größte Teil des Blütenstaubes auf ihr zurück. Wenn die auf solche Weise losgelösten größeren Klumpen nach ihrem Sturze durch das Fallrohr an der Auffangplatte ankommen, zerschellen sie etwas (Abb. 23 a), aber nicht so vollkommen, wie die Klumpen von *Arum maculatum* (Abb. 21 a) oder die eines typischen Windpollens. Doch zeigen sich schon in den ersten Zeitabschnitten neben den großen Pollenklumpen auch kleine, sowie einzelne dazwischenliegende Pollenkörner, was darauf schließen läßt, daß die Klumpen während des Falles sich auflockern und zerteilen. In dieser Zeit (1. bis 5. Sekunde) kommt fast alles, was sich vom Pollenträger losgelöst hatte, an der Auffangplatte an. Im nächsten Zeitabschnitte (6. bis 10. Sekunde) kommen nur mehr geringfügige Mengen auf die Platte (Abb. 23 b).

Um den Pollen dieser Explosionsblüte mit dem einer nicht explodierenden Leguminosenblüte vergleichen zu können, untersuchte ich auch das Verhalten des Blütenstaubes von *Lathyrus latifolius* mit meiner Fallvorrichtung. Die Blüten dieser Art gehören nach Knuth¹ zu den

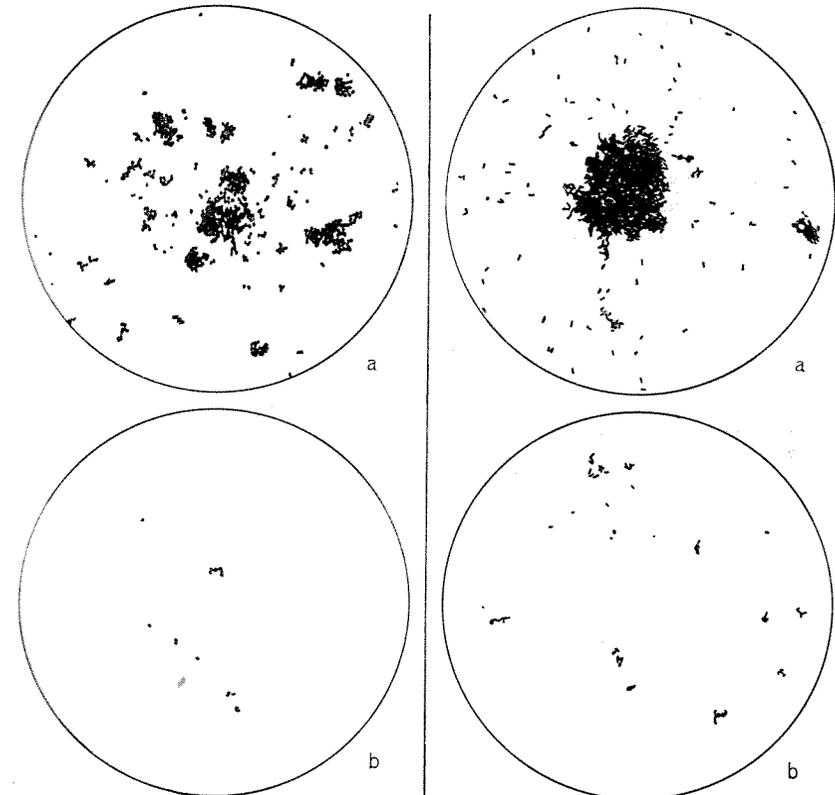


Abb. 23.

Abb. 23. *Sarothamnus scoparius*. Ausschnitte des ersten (a) und zweiten (b) Fallbildes eines Versuches. Je 5 Sekunden. (Vergr. 16/1.)

Abb. 24.

Abb. 24. *Lathyrus latifolius*. Ausschnitte des ersten (a) und zweiten (b) Fallbildes eines Versuches. Je 5 Sekunden. (Vergr. 16/1.)

»nektarhaltigen Bienenblumen mit Griffelbürsteneinrichtung«. Bei jedem Blütenbesuch wird hier infolge der Hebelwirkung des Schiffchens mit Hilfe der an dem Griffel büstenartig angebrachten Haare etwas Blütenstaub auf die

¹) Knuth, P., Handbuch der Blütenbiologie. 2, 1. Teil (Leipzig, 1898), S. 335 ff.

Unterseite des besuchenden Insektes befördert. Doch geschieht dies verhältnismäßig ruhig, ohne Explosion. Ich traf in den Blüten, welche ich unserem botanischen Garten entnommen hatte, wohlentwickelten Pollen an, der sehr gut auf Glas klebte. Auch an den Chitinteilchen der Honigbiene haftete er fest und sicher, so daß an den feinen Spitzen des Wollhaares dieser Insekten einzelne Körner mit einer winzigen Berührungsfläche sich zu halten vermochten. In größeren Massen zeigte er im Aussehen Anklänge an ein »teigiges« Verhalten, wengleich man bei mikroskopischer Betrachtung nicht viel vom Ölüberzug bemerken kann. Die einzelnen Pollenkörner sind im Vergleich zu *Sarothamnus* mehr länglich, ihre Oberfläche ist glatt.

Die Fallbilder dieses Pollens sind denen von *Sarothamnus* im wesentlichen ähnlich. Da die Pollenkörner von *Lathyrus* sehr gut auf Glas haften, fallen die auf der Glasplatte des Pollenträgers liegenden Pollenmassen beim langsamen Umkippen nicht herunter. Doch kann der Pollen durch Anwendung der Schüttelvorrichtung teilweise in das Fallrohr befördert werden. Innerhalb der ersten 5 Sekunden kommt der größte Teil des abgelösten Pollens an der Auffangplatte an, wobei die Klumpen etwas zerschellen. In Abb. 24 a sieht man dies am Rande des großen Klumpens. Um ihn herum bemerkt man aber noch in verschiedenen Entfernungen vereinzelte Pollenkörner, welche sich während des Falles von den größeren Klumpen abgelöst haben. In den späteren Fallbildern (Abb. 24 b, 2. Fallbild) sind nur mehr die letzten Nachzügler in einigen wenigen kleinen Klumpen und Einzelkörnern zu sehen.

Aus dem Vergleich des Pollens dieser beiden Leguminosenblüten mit ganz verschiedenen ökologischen Einrichtungen läßt sich schließen, daß die leichte Zerlegbarkeit des *Sarothamnus*-Pollens einen Sonderfall der auch sonst bei Leguminosen vorkommenden lockeren Pollenbeschaffenheit darstellt.

c) *Galanthus nivalis* und *Leucojum vernum*.

Die nickenden Blüten von *Galanthus nivalis* und *Leucojum vernum* besitzen ein Androeum, dessen Staubbeutel ihren lockeren Blütenstaub auf das Insekt streuen, wenn es im Fluge von unten her an die Blütenöffnung herankommt und dabei an bestimmte Blütenteile anstößt. In diesem Sinne bilden die Beutel der zusammenneigenden Staubblätter jenen »Streuengel«, mit dessen Eigenschaften sich in der letzten Zeit W. Troll eingehend beschäftigt hat. Die Pollenkörner sind bei beiden Arten länglich und glatt, doch sind die von *Galanthus nivalis* kleiner (nach meinen Messungen, in Luft untersucht, 30 μ lang) als die von *Leucojum vernum* (in Luft 35 bis 40 μ lang). Andere Autoren geben davon etwas abweichende Maße an. Im übrigen unterscheiden sich diese beiden Blütenarten in ökologischer Hinsicht hauptsächlich dadurch, daß *Galanthus* Nektar ausscheidet, während die Blüte von *Leucojum* nektarfrei ist. Der Pollen von *Galanthus nivalis* ist als mehlig oder pulverig bekannt. Troll hat ihn genauer untersucht und die Mehligkeit durch ein entsprechendes Streubild anschaulich gemacht (a. a. O., S. 339, Abb. 9). Er betonte dabei ausdrücklich, daß sich der Pollen von *Galanthus* ganz ebenso verhält, wie der von windblütigen Pflanzen, daß aber die einzelnen Körner einen deutlichen Ölüberzug besitzen,

der an typischen Windblütlern (*Corylus*) nicht zu sehen ist. Troll kommt deshalb zur Auffassung, daß das Öl auf den Pollenkörnern von *Galanthus* eine »nur sehr geringe Viskosität« (a. a. O., S. 343) besitzt.

Den Pollen von *Galanthus nivalis* habe auch ich genauer untersucht. Betrachtet man die Körner in Luft ohne irgendwelchen Zusatz von Flüssigkeit, dann zeigen sie uns eine glatte, glänzende Oberfläche ohne irgendwelche Andeutungen von Tropfen (Abb. 25 a). Sie bilden untereinander leicht Ketten (Abb. 25 c) und dementsprechend auch größere Klumpen. Betrachtet man dagegen die frischen Pollenkörner in Wasser, dann treten an ihrer Oberfläche nach einigen Minuten Öltröpfchen verschiedener Größe auf, deren Färbung mit Sudan III leicht gelingt. Die Tröpfchen runden sich immer mehr ab und erreichen teilweise auch eine kugelige Gestalt (Abb. 25 b). Aus den Angaben von Troll (a. a. O., S. 341) entnehme ich, daß er die Pollenkörner nicht in Luft, sondern nur in Wasser untersucht haben dürfte, da er sonst wohl das verschiedene Verhalten der Pollenkörner bei diesen beiden Betrachtungsweisen angeführt hätte. Wir müssen annehmen, daß die beim unbenetzten Pollenkorn zusammenhängende dünne Fettschicht sich erst nach dem Untertauchen in Wasser allmählich in einzelne Teile trennt, die sich schließlich tropfenförmig abrunden. Auch aus diesem Befunde ergibt sich wiederum, wie wichtig es ist, die Pollenkörner stets auch in Luft zu untersuchen, bevor man ihr Verhalten in Wasser oder anderen Flüssigkeiten prüft.

Untersucht man nun den Pollen von *Galanthus nivalis* mit Hilfe der Fallvorrichtung, dann bemerkt man sogleich, daß sich dieser Blütenstaub doch nicht genau so verhält, wie jener von typischen Windblütlern. Man vergleiche hierzu meine Abb. 13 (*Corylus*) und Abb. 15 (*Taxus*) mit den Pollenfallbildern von *Galanthus* (Abb. 26). Der *Galanthus*-Pollen verhält sich nur darin wie diese Windblütler, daß die Klumpen an der Auffangplatte zerschellen. Doch finden wir schon im Bilde des 2. Zeitabschnittes (6. bis 10. Sekunde) bei *Corylus* und *Taxus* zahlreiche einzelne Pollenkörner zwischen den zerschellten Pollenklumpen, während bei *Galanthus* das Fallbild des 2. Zeitabschnittes fast nur die mehr oder weniger zerschellten kleineren Klumpen zeigt. Daraus und aus dem Verhalten der weiteren Fallbilder

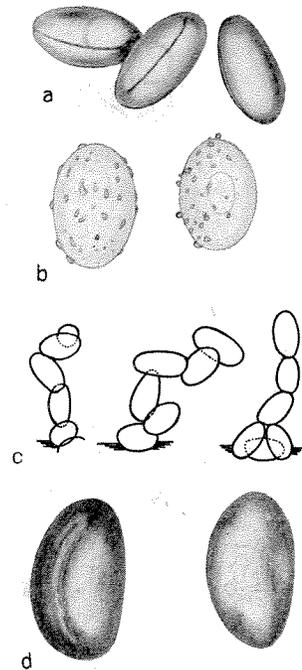


Abb. 25. *Galanthus nivalis* (a, b, c) und *Leucojum vernum* (d). a, d = Pollenkörner, in Luft betrachtet; b = Pollenkörner in Wasser, wobei sich der Ölüberzug in einzelne Tröpfchen sondert; c = Pollenketten. (Vergr. bei a, b, d 550/I, bei c 230/I.)

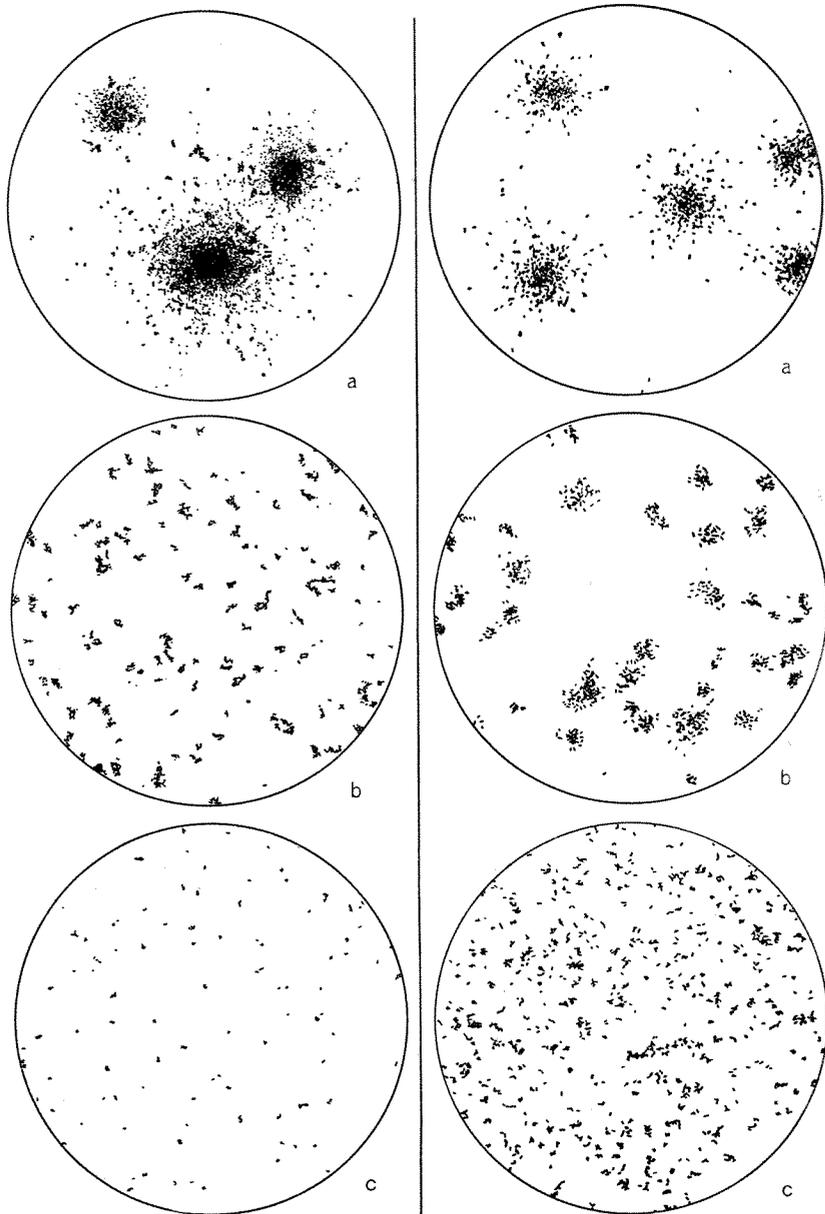


Abb. 26.

Abb. 26. *Galanthus nivalis*. Ausschnitte des ersten (a), zweiten (b) und dritten (c) Fallbildes desselben Versuches. Je 5 Sekunden. (Vergr. 16/1.)

Abb. 27.

Abb. 27. *Leucojum vernum*. Ausschnitte des ersten (a), zweiten (b) und dritten (c) Fallbildes desselben Versuches. Je 5 Sekunden. (Vergr. 16/1.)

sieht man recht deutlich, daß der Zusammenhalt der einzelnen Pollenkörner bei den genannten typischen Windblütlern doch viel loser ist, als bei *Galanthus*. Andererseits unterscheidet sich der Zusammenhalt des *Galanthus*-Pollens von dem typischen gut klebrigen Tierpollen ganz beträchtlich, wie ein Vergleich mit meinen Abb. 16, 17, 19 und 20 (*Lilium*, *Dahlia*, *Onopordon* und *Nicotiana*) sofort erkennen läßt. Man wird deshalb den Zustand des Pollens von *Galanthus* am besten als einen Übergangszustand zwischen dem des beweglich verkitteten Tierpollens und dem des Windpollens auffassen. Aus diesem Zustande des *Galanthus*-Pollens ergibt sich, daß er auch durch den Wind aus den Antheren herausbefördert werden kann und daß deshalb bei stark windigem Wetter sehr viel Pollen vergeudet werden muß, weil sich die Narbe dieser Pflanze infolge ihrer Kleinheit und ihres Mangels an größeren Vorsprüngen zum Auffangen zahlreicher Pollenkörner nicht gut eignet. Der Bestäubungserfolg durch angewehten Blütenstaub könnte im besten Falle nur sehr gering sein. Dagegen wird durch den Besuch größerer Hymenopteren (besonders durch den Besuch der Honigbiene) viel eher eine ausreichende Bestäubung gewährleistet. Da *Galanthus* in der Natur nach meinen eigenen Erfahrungen vielfach einen schlechten Fruchtansatz zeigt, so folgt daraus, daß tatsächlich nicht immer eine ausreichende Bestäubung zustande kommt. Doch kann sich *Galanthus* ohne weiteres solche Mißerfolge auch in mehreren aufeinanderfolgenden Jahren gestatten, da diese Pflanze infolge ihrer Mehrjährigkeit (Zwiebelpflanze) und ihrer vegetativen Vermehrung durch unterirdische Organe doch von Zeit zu Zeit zu irgendeiner Form der Vermehrung gelangen wird.

Bei der Untersuchung mit der Fallvorrichtung verhält sich der Pollen von *Leucojum vernum* (Abb. 27 a, b, c) ebenso wie der von *Galanthus nivalis* (Abb. 26 a, b, c). Er bildet nach seinem Verhalten beim Falle in gleicher Weise ein Mittelding zwischen dem typischen Windpollen und dem gut klebrigen Insektenpollen. Auch bei *Leucojum vernum* wird durch den Wind vielfach Pollen vergeudet, wobei auch diese Pflanzenart eine solche Vergeudung leicht vertragen kann. Hier eignet sich die Narbe ebenfalls nicht gut zum Auffangen des im Winde einherfliegenden Pollens, wenngleich das Griffelende breiter ist als bei *Galanthus*.

d) *Plantago media* und *Plantago lanceolata*.

Die Blüten von *Plantago media* und *lanceolata* werden im allgemeinen als Übergangsformen zwischen Insektenblüten und Windblüten aufgefaßt. Nach Knuth¹ ist die Windbestäubung vorherrschend, wenn auch *Plantago media* durch den starken Duft und durch die violette Färbung der Staubbeutel eher imstande ist, auf die Sinnesorgane der Blütenbesucher einzuwirken als *Plantago lanceolata*. Nicht zu schwacher Wind vermag den Blütenstaub leicht zu verwehen, zum mindesten kann er dazu beitragen, daß der Blütenstaub von den Staubbeuteln auf die empfängnisfähigen Narben desselben Blütenstandes her-

¹) Knuth, P., Handbuch der Blütenbiologie. 2, 2. Teil (Leipzig. 1899). S. 330 ff.

unterbefördert wird. Das Auffangen des verwehten Blütenstaubes wird durch die etwas federig verzweigten Narben gewiß erleichtert. Angeblich steht auch die Tatsache, daß die Antheren auf leicht beweglichen Stielen sitzen und an ihrem Rücken »schaukelförmig« befestigt sind, im Dienste der Windbestäubung. Bei beiden Arten wurden von den Blütenbiologen neben mehr insektenblütigen auch vorwiegend windblütige Formen unterschieden. Eine genauere Nachuntersuchung dieses Verhaltens wäre wünschenswert.

Die von mir untersuchten Exemplare wuchsen innerhalb des Rasens im botanischen Garten. Es waren die gleichen Pflanzen wie jene, deren Pollenkörner von Pohl (a. a. O., S. 301 f.) auf ihren Ölüberzug geprüft und als *Plantago media* f. *anemophila* bezeichnet wurden.

Die Pollenkörner von *Plantago media* sind glatt, bei einem größten Durchmesser von durchschnittlich 35μ in lufttrockenem Zustande. Ihre Oberfläche ist glänzend, was von dem auf ihr vorhandenen Öl herrührt (a. a. O., S. 302, Abb. 9 a). Dieses Öl konnte von Pohl auf Glas abgeklatscht werden. Infolge ihres Ölgehaltes haften die Pollenkörner gut aneinander und bilden Klumpen und auch kurze, frei in die Luft abstehende Ketten. Auch haften sie sehr gut an den Haaren der Honigbiene, selbst an den dünnen Enden der feinsten Verzweigungen (Abb. 2, S. 518). Die Pollenkörner von *Plantago lanceolata* sind von ähnlicher Beschaffenheit. Auch in der Größe sind sie nicht wesentlich von jenen der vorigen Art verschieden. Doch fehlt ihnen der angenehme Duft, den der Pollen von *Plantago media* verbreitet. Pohl fand bei seinen Versuchen, daß die von ihm abgeklatschten Pollenkörner von *Plantago lanceolata* viel weniger Öl auf dem Objektträger zurückließen, als die von *Plantago media*. Die Menge des vorhandenen Öles dürfte wohl bei den einzelnen Exemplaren (»Formen«) beider Arten sehr verschieden sein, so daß auch Pohl selbst diesem Befund keine große Bedeutung beimißt.

Ich habe mit dem Pollen beider *Plantago*-Arten Fallversuche angestellt. Ihr Ergebnis war das gleiche wie bei *Galanthus* und *Leucojum*. Abb. 28 zeigt die drei im Abstände von 5 Sekunden aufeinanderfolgenden Fallbilder von einem Versuche mit *Plantago media*, Abb. 29 die von *Plantago lanceolata*. In beiden Bildreihen sieht man, daß der Pollen in Klumpen herunterfällt und daß diese an der Auffangplatte in ihre Bestandteile zerschellen. Auch bemerkt man, daß während des freien Falles die Pollenklumpen sich nicht wesentlich zerteilen, so daß zwischen den Pollenklumpen aller drei Fallbilder keine nennenswerte Menge einzelner Körner zu finden ist. Man erkennt an diesen Fallbildern sehr schön das auch sonst festgestellte Verhalten: im ersten Zeitraum kommen die größten Klumpen herunter, im nächsten schon etwas kleinere, und so fort, bis in den letzten (hier nicht wiedergegebenen) Fallzeiten die Pollenkörner nur mehr vereinzelt oder in kleinsten Gruppen ankommen. Diese Tatsache kann man hier auch leicht durch Zahlen anschaulich machen. Wenn man bei schwacher Vergrößerung unter dem Mikroskop von der Auffangplatte aus jedem ihrer acht Felder, so gut dies möglich ist, die 10 größten Pollenklumpen herausucht, sie mit einer von Glycerin feuchten Nadel vorsichtig und vollständig herunternimmt und dann ihre Körnerzahl bestimmt, so zeigt sich, daß die Durchschnittszahl der Körner dieser größten

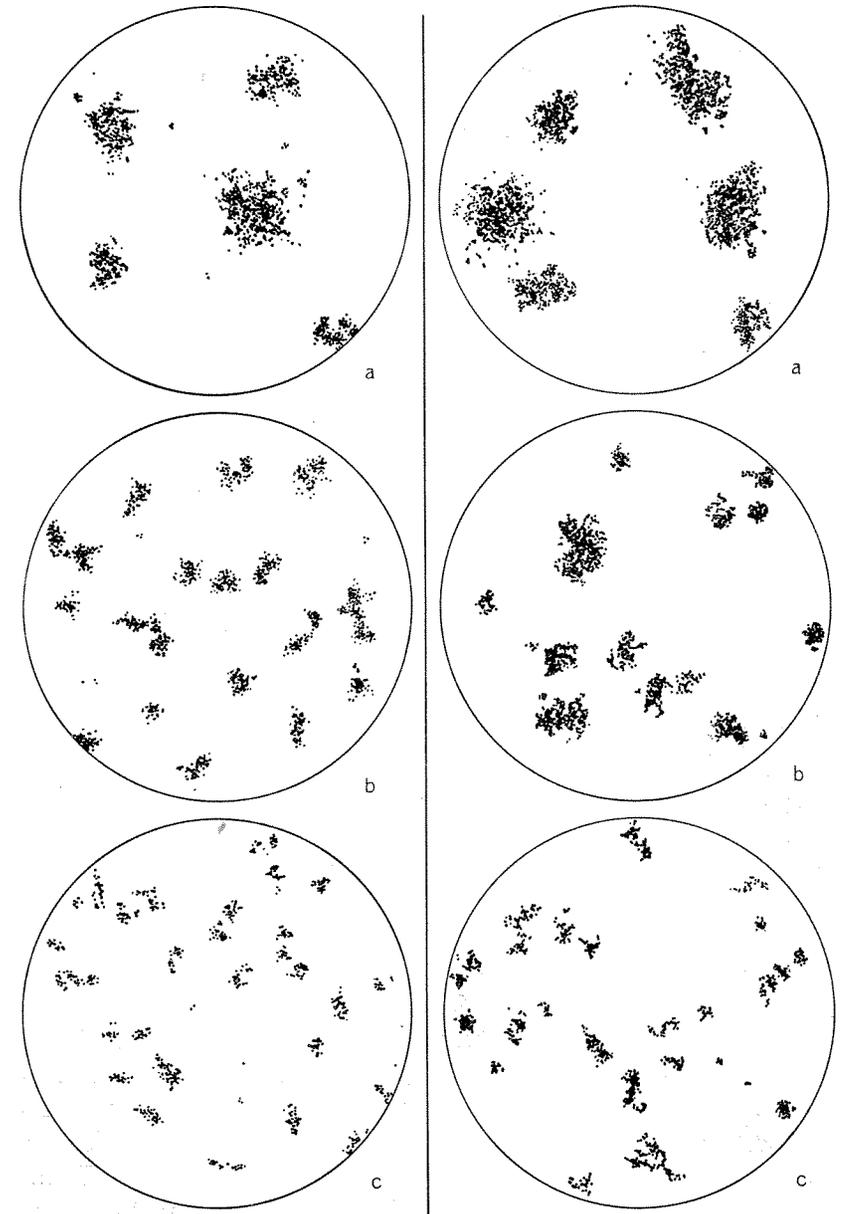


Abb. 28.

Abb. 29.

Abb. 28. *Plantago media*. Ausschnitte des ersten (a), zweiten (b) und dritten (c) Fallbildes desselben Versuches. Je 5 Sekunden. (Vergr. 16/1.)

Abb. 29. *Plantago lanceolata*. Ausschnitte des ersten (a), zweiten (b) und dritten (c) Fallbildes desselben Versuches. Je 5 Sekunden. (Vergr. 16/1.)

Klumpen mit jedem folgenden Felde abnimmt. Dies fand ich ebenso beim Durchzählen der Klumpen von *Plantago major*, wie von *P. lanceolata*. Die Einzelheiten einer solchen Zählung bei *Plantago lanceolata* gibt die folgende Tabelle wieder.

Körnerzahl der zehn größten Pollenklumpen.

Feld der Auffangplatte	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.
1. Klumpen	1140	186	58	24	11	10	8	6
2. „	795	160	43	21	11	9	8	5
3. „	702	134	36	19	10	9	7	5
4. „	642	118	34	18	10	8	7	5
5. „	545	112	33	18	10	8	7	5
6. „	540	94	31	16	10	8	7	5
7. „	492	88	31	16	9	8	6	5
8. „	409	68	29	15	9	7	6	5
9. „	409	64	21	15	9	7	6	4
10. „	385	64	18	14	8	7	6	4
Summe der Körner	6059	1088	334	176	97	81	68	49
Mittel	606	109	33	18	10	8	7	5

Man kann also auf Grund der Versuche auch von diesen *Plantago*-Arten ebenso wie von *Galanthus* und *Leucojum* sagen, daß ihr Pollen noch nicht vollkommen die Eigenschaften des Windpollens hat. Er kommt ihm schon so nahe wie der Pollen der eben genannten anderen Gattungen. Vergleichen wir den vorliegenden Befund mit dem bei *Arum maculatum*, so ergibt sich die bemerkenswerte Tatsache, daß der Pollen dieser Art, obgleich sie nur von Insekten bestäubt wird und nur von solchen Tieren bestäubt werden kann, die Eigenschaften des typischen Windpollens viel stärker zeigt als der Pollen der beiden *Plantago*-Arten, welche allem Anscheine nach tatsächlich auch teilweise vom Winde bestäubt zu werden pflegen.

4. Fallversuche unter der Mitwirkung stark bewegter Luft.

Da beim freien Fall bestimmter Pollenarten infolge des Luftwiderstandes bereits eine Zerlegung des Pollens in seine Bestandteile eintritt, so ist zu erwarten, daß durch stärkere Luftbewegungen die Zerlegung solchen Pollens noch erleichtert wird. Das kann man auch bei den Fallversuchen zeigen. Wenn man Windpollen oder solchen Pollen, der zu diesem überleitet, statt in die Röhre abzuschütteln, in diese mit einem quer gerichteten Luftstrom einbläst, dann findet sogleich eine weit-

gehende Zerlegung des Pollens statt. Wie dieses Einblasen geschieht, habe ich auf S. 644 f. beschrieben.

In Abb. 30 a bis c ist das Aussehen der ersten drei Fallbilder (Zeitabschnitte von fünf Sekunden) eines Versuches mit Pollen von *Corylus avellana* wiedergegeben. Vergleicht man diese drei Bilder mit den entsprechenden der Abb. 13 a, b, c, so bemerkt man sofort den Unterschied. Der zerblasene Pollen von *Corylus* kommt in feiner zerteiltem Zustande und in größerer Menge viel später zu der Auffangplatte, als der nicht zerblasene. Man sieht daraus, wie leicht der typische Windpollen durch stärkere Luftbewegungen zerlegt werden kann.

Ähnlich verhält sich der Pollen von *Leucojum vernum* beim Zerblasen. Abb. 31 a bis c zeigt das Ergebnis eines solchen Versuches. Im ersten Zeitabschnitt (erste bis fünfte Sekunde) sind nur einige wenige Pollenklumpen heruntergefallen, und zwar solche, die sich nicht zerblasen ließen, und auch beim Aufschlagen an der Auffangplatte nicht zerschellten. Vielleicht handelte es sich um abnorm entwickelte Teile des Anthereninhalts. Dazwischen waren einige wenige einzelne Pollenkörner, die ebenso wie die im ersten und zweiten Fallbild von *Corylus* nur eine Verunreinigung sein dürften. Im zweiten Zeitabschnitt (sechste bis zehnte Sekunde) sehen wir die einzelnen Pollenkörner in größerer Menge aber vereinzelt oder nur in kleinsten Verbänden, keineswegs aber in so großen Klumpen, wie im Versuch der Abb. 13 im zweiten und auch noch im dritten Zeitabschnitt. In Abb. 30 c ist der Pollen schon so fein zerteilt, wie er beim Abschüttelversuch der Abb. 13 erst im (nicht abgebildeten) dritten und vierten Zeitabschnitt erreicht wurde.

Diese beiden Versuchsbeispiele sollen nur soviel zeigen, daß durch eine stärkere Luftbewegung der Windpollen rascher und gründlicher in seine Einzelkörner aufgelöst wird, als durch die Schubkräfte des Luftwiderstandes beim freien Fall selbst auf großen Fallstrecken. Der Versuch mit *Leucojum vernum* zeigt überdies, daß auch ein Pollen, der noch nicht die Eigenschaften des typischen Windpollens in vollem Maße besitzt, durch starke Luftbewegungen ebenfalls

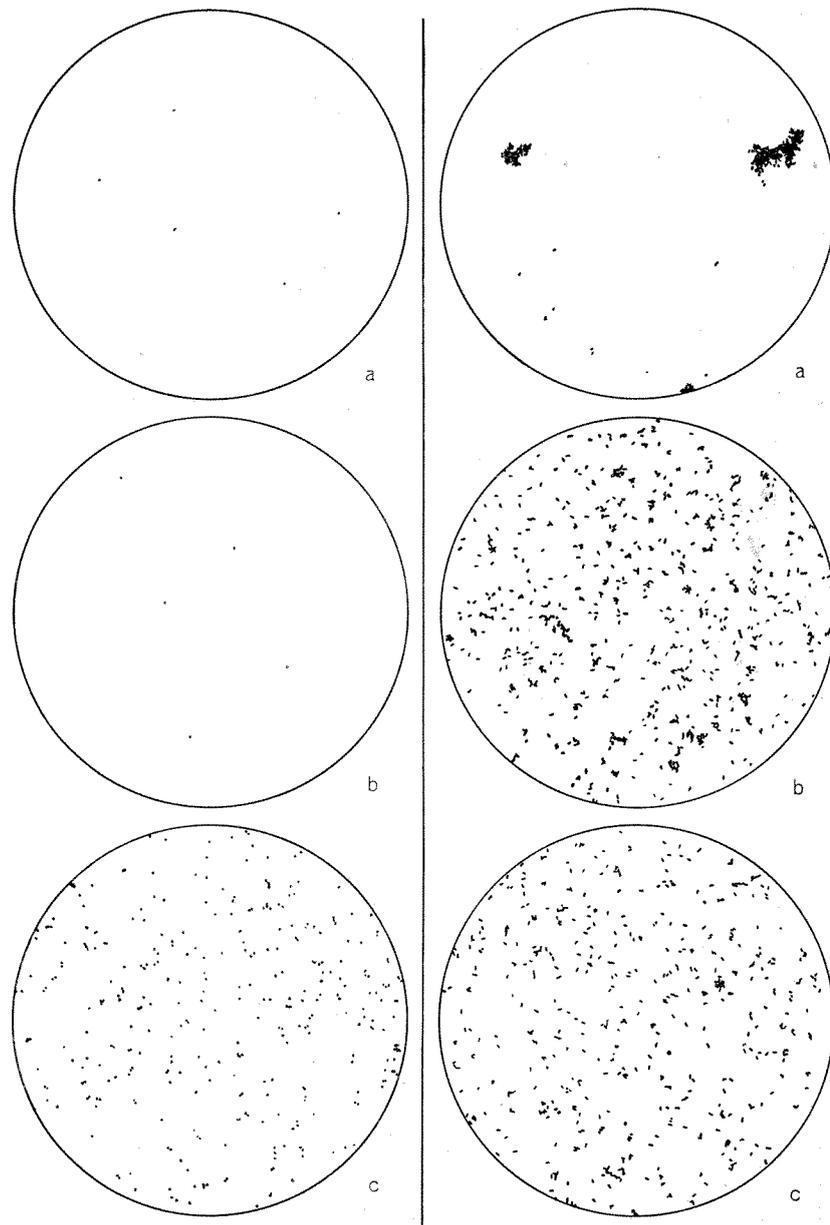


Abb. 30.

Abb. 31.

Abb. 30. *Corylus avellana*. Ausschnitte des ersten (a), zweiten (b) und dritten (c) Fallbildes desselben Versuches. Abgeblasener Pollen. Je 5 Sekunden. (Vergr. 16/1.)

Abb. 31. *Leucojum vernum*. Ausschnitte des ersten (a), zweiten (b) und dritten (c) Fallbildes desselben Versuches. Abgeblasener Pollen. Je 5 Sekunden. (Vergr. 16/1.)

so zerteilt werden kann, daß er eine dem Windpollen ähnliche Verbreitung findet.

Solche Versuche kommen nur für jenen Pollen in Betracht, bei welchem sich die Körner entsprechend leicht voneinander trennen lassen. Versuche mit Insektenpollen, dessen Körner zu beweglichen Klumpen gut verbunden sind, hätten hier keinen Sinn, da beim Abblasen einfach die ganzen Pollenverbände ungetrennt vom Luftstrom erfaßt und als solche ein kurzes Stück weit fortgeschleudert werden.

C. Einige weitere Gedanken zur Ökologie des Pollenkittes.

Wie sich die Kenntnisse und Anschauungen über die öligen Kittstoffe des Pollens im Laufe der Zeit geändert haben, wurde bereits in der Arbeit von Troll (a. a. O., S. 328 ff.) ausführlich auseinandergesetzt. Heute pflegt man drüber, soweit es sich um die ökologische Seite handelt, ganz allgemein folgende Ansicht vorzubringen: Die große Klebrigkeit (Viskosität) der öligen Überzüge der Pollenkörner bewirkt das Zusammenkleben zu größeren Pollenverbänden und das Anhaften der Pollenmassen am Tierkörper beim Blütenbesuch, so daß auf diese Weise eine sichere Übertragung ausreichender Pollenmengen gewährleistet wird. Ferner hebt man auch noch hervor, daß die Pollenkörner mit Hilfe ihrer Klebstoffe an der Innenseite der geöffneten Antherenfächer etwas angekittet werden, wodurch der dargebotene Blütenstaub so lange an Ort und Stelle verbleiben kann, bis ihn der Blütenbesucher übernimmt (vgl. S. 613). Es wird zwar nicht ausdrücklich gesagt, daß sonst keine Funktion neben den eben vorgebrachten möglich ist, doch wird auch keine andere angeführt. Wenigstens sind mir weitere Angaben darüber nicht bekannt, außer jener von Troll (a. a. O., S. 329), welche die Anschauungen von Meyen (aus dem Jahre 1839) wörtlich wiedergibt und hinzufügt, daß sie wert seien, der Vergessenheit entrissen und erneuter Prüfung zugeführt zu werden. Meyen spricht die Vermutung aus, daß die öligen Umkleidungen der Pollenkörner mit einer Regulierung der osmotischen Vorgänge bei der Pollenkeimung auf der Narbe zusammenhängen könnten, so daß ein Platzen der Körner verhindert würde. Ferner vermutet Meyen, daß sich die Klebrig-

keit der Pollenkörner auch beim Anheften auf der Narbenoberfläche bewähren könnte.

Man kann sich aber auch noch an der Möglichkeit einer ökologischen Auswirkung der öligen Pollenüberzüge ausdenken. Vor allem erscheint es mir sehr wahrscheinlich, daß die für das Auffinden und Aufsammeln des Pollens durch die Insekten so wichtigen Stoffe, welche die Grundlage des Pollenduftes bilden, entweder die Kittstoffe selbst sind, oder daß sich diese Duftstoffe im »Öl« gelöst oder mit ihm gemischt auf der Oberfläche der Pollenkörner befinden. Dafür würde auch die Tatsache sprechen, daß typischer Windpollen nach meiner bisherigen Erfahrung keinen uns auffallenden Duft besitzt und wohl aus diesem Grunde von den pollenfressenden und den pollensammelnden Insekten gewöhnlich nicht beachtet wird. Dagegen findet man stark duftenden Pollen bei verschiedenen Insektenblütlern, und es ist bekannt, daß z. B. die Honigbienen sich vielfach nach dem Pollenduft zurechtfinden, wenn sie in den Blüten sammeln¹. Die Tatsache, daß der Kittstoff des Pollens bei manchen Arten bald seine Klebrigkeit verliert, könnte damit zusammenhängen, daß bestimmte im Lösungszustand klebrige Stoffe des Pollenüberzuges in einem »ätherischen« Öl gelöst sein dürften. Und ein solches ätherisches Öl könnte beim Pollen auch die Ursache seines Duftes sein, geradeso wie es bei den duftenden Blumenblättern so häufig der Fall ist.

Da in den meisten Fällen die gelbe Farbe des Pollens von dem gelben Ölüberzug der Pollenkörner herrührt, so dürfte sich der gelbe Kittstoff auch infolge seiner optischen Wirkung, sowohl der Fernwirkung als auch der Nahwirkung, bei der optischen Anlockung und Bindung der Blütenbesucher bewähren.

Wenn der Kittstoff, wie es vielfach vorzukommen scheint, ganz oder teilweise aus einem fetten Öle besteht, dann könnte er wohl den pollenfressenden Insekten neben anderen im Pollen vorhandenen Substanzen als wertvoller Nährstoff dienen. Fette Öle sind ja auch sonst so häufig die Hauptnahrung

¹) Vgl. darüber K. v. Frisch, Über die »Sprache« der Bienen. (Zool. Jahrb., Abtlg. f. allg. Zool. u. Physiol. 1923. 40), S. 84 bis 89.

verschiedener Insekten, z. B. solcher, die ihre Jugendentwicklung in ölhaltigen Samen durchmachen. Es könnte sogar sein, daß der Pollen gerade um des fetten Öles willen gefressen wird, das sich auf der Oberfläche seiner Körner befindet. Um zu prüfen, ob dieser Gedanke zutreffend ist, habe ich ausgedehnte Versuche mit pollenfressenden Dipteren (Fliegen) angestellt. Diese Versuche, welche auch gleichzeitig anderen Zwecken dienen sollen, sind noch nicht abgeschlossen, doch haben sie bereits so viel ergeben, daß das sattgelbe »Öl«, welches sich in großen Mengen an der Oberfläche der stacheligen Pollenkörner von *Hypochaeris radicata* (Compositae) befindet, ebenso wie das gelbe »Öl«, welches die Pollenkörner von *Ranunculus acer* überzieht, von der Anthomyide *Paregle aestiva* Meig. und von der Syrphide *Syrphus ribesii* L. nicht in nachweisbaren Mengen verdaut wird. Das Öl erscheint, soweit man dies mit Sicherheit sagen kann, in gleicher Menge und in derselben Farbe wieder in den Exkrementen der genannten Tiere. Dabei sei noch besonders hervorgehoben, daß ich *Paregle aestiva* am natürlichen Standorte in Nordböhmen als häufigsten pollenfressenden Besucher von *Hypochaeris radicata* traf und daß daselbst auch verschiedene *Syrphus*-Arten sich ausgiebig den Pollen dieser Komposite aneigneten¹. Auch die Blüten von *Ranunculus acer* wurden dort sehr viel von *Paregle aestiva* besucht. Die genannten Tiere nahmen sowohl im Freien, als auch in der Gefangenschaft (bei geeigneter Behandlung) sehr große Mengen dieses Blütenstaubes in sich auf. Es scheint also der Pollenkitt der erwähnten Pflanzenarten doch kein Nährstoff zu sein, wenigstens nicht für die Fliegenarten, deren ich mich bei meinen Untersuchungen bediente. Die bisherigen Versuchsergebnisse könnten aber auch nach der Richtung gedeutet werden, daß die Kittsubstanz der beiden Pollenarten im wesentlichen nicht aus einem fetten Öl besteht, wengleich sie sich sonst als ölähnlich erweist. Nach diesen Richtungen müssen erst weitere Versuche Klarheit bringen.

¹) Diese Zweiflügler saugten aber auch eifrigst den im Kompositen-Köpfchen dargebotenen Nektar. Ich konnte sehr oft sehen, wie ein und dasselbe Tier in einem solchen Köpfchen umherwandernd bald Blütenstaub, bald Nektar verzehrte.

Zusammenfassung.

Die vorliegende Arbeit hat hauptsächlich methodischen Charakter. Sie soll mit einer neuen Versuchsmethode bekannt machen, welche bei verschiedenen Pollenarten ein besseres Vergleichen der Verkittung gestattet, als dies bisher möglich war. Das von mir hierfür erdachte und vielfach angewendete Gerät (»Pollen-Fallvorrichtung«) ist in der Arbeit ausführlich beschrieben. Ich hielt es nicht für meine Aufgabe, auf breitester Basis alle in Betracht kommenden Pollenarten mit der »Fallvorrichtung« zu untersuchen. Ich wollte vielmehr zunächst nur an einer Anzahl ausgewählter Beispiele die Verwendbarkeit der Methode zeigen. Da die Auswahl nicht planlos, sondern nach bestimmten ökologischen Gesichtspunkten erfolgte, so konnten bereits in den bisher ausgeführten Versuchen bestimmte Eigenschaften der Kittsubstanz verschiedener Pollenarten in einen klaren Zusammenhang mit der Bestäubungsökologie gebracht werden.

Den Ausgangspunkt dieser meiner Untersuchungen bildete der typische Windpollen. Es wurde geprüft, wie sich dieser Blütenstaub beim freien Fall in einem windstillen Raume (Fallrohr der Fallvorrichtung) verhält. Dabei zeigte es sich, daß die leicht zerfallenden Klümpchen solchen Pollens um so langsamer fallen, je kleiner sie sind. Am langsamsten fallen einzelne Pollenkörner. In diesem Verhalten stimmt der Windpollen als »Aëroplankton« mit dem des »Hydroplankton« überein. Es wurde weiter festgestellt, daß die Schubkräfte (Scherkräfte) des Luftwiderstandes das im windstillen Raume sinkende Klümpchen des Windpollens während des Fallens nach und nach in immer kleinere Teile zerlegen (Abb. 32 unten)¹. Trotzdem

¹ Ich gebe absichtlich im zusammenfassenden Schlußabschnitt meiner Arbeit in einem Übersichtsbild (Abb. 32) nebeneinander die Ausschnitte aus drei verschiedenen Fallbildern wieder, um nun die von mir beschriebenen drei Hauptzustände der Pollenverkittung noch eindringlicher vorzuführen, als dies bisher geschehen ist. (Die Pollenkörner erscheinen hier etwas stärker vergrößert als in den früher wiedergegebenen Fallbildern, welche mit Rücksicht auf den verfügbaren Raum des Druckspiegels leider allzusehr verkleinert werden mußten.)

gelangen aber von solchem Pollen bei einer Fallstrecke von rund 1,5 m noch zahlreiche Klümpchen als solche an die Auffangfläche der Fallvorrichtung, wo sie beim Aufprallen sogleich in

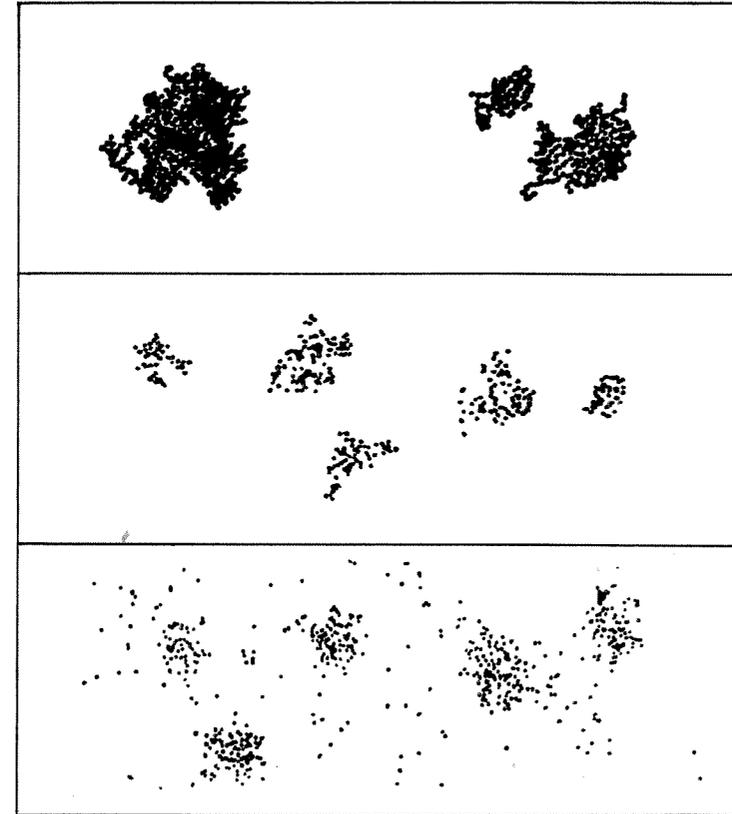


Abb. 32. Übersicht der drei Haupttypen der Pollenverkittung bei beweglich verbundenen Pollenmassen. Aussehen der Pollenklumpen nach der Ankunft an der Auffangplatte. Unten: typischer Windpollen (*Taxus canadensis*). Mitte: leicht verstreubarer Tierpollen (*Plantago lanceolata*). Oben: typischer Tierpollen (*Dahlia variabilis*). (Vergr. 35/1.)

die einzelnen Körner zerschellen (Abb. 32 unten). Aus der Tatsache, daß auch der Windpollen kleinere Klumpen bildet, welche beim Fallen in ruhiger Luft trotz den Schubwirkungen des Luftwiderstandes ihren Zusammenhang nicht ganz verlieren,

zeigt sich deutlich, daß hier geringe Mengen einer locker verbindenden Kittsubstanz vorhanden sein müssen, wenn auch der optische und chemische Nachweis bisher nicht sicher möglich war. Eine derartige Kittsubstanz ist beim typischen Tierpollen, dessen Körner zu leicht beweglichen größeren Verbänden vereinigt sind, oft in solcher Menge vorhanden, daß sie ohne weiteres bei mikroskopischer Betrachtung zu sehen ist. Versuche mit der Fallvorrichtung ergaben, daß bei diesem klumpenbildenden Tierpollen die Schubkräfte des Luftwiderstandes während des freien Falls in ruhiger Luft nicht imstande sind, den durch beweglichen Pollenkitt erzielten Zusammenhang der Pollenkörner so weit zu lockern, daß die Klumpen noch auf dem Luftwege zerlegt werden. Auch beim Aufprallen auf einer festen ebenen Platte zerschellen solche Pollenklumpen nicht (Abb. 32 oben). Dagegen wurde in einigen Fällen von leicht verstreubarem Insektenpollen mit Hilfe der Fallversuche festgestellt, daß sie sich hinsichtlich der Verkittung in einem Übergangszustande auf dem Wege zur Windblütigkeit befinden (Abb. 32, Mitte). Dies gilt auch von einigen »nickenden« Blüten, deren Staubblätter einen »Streukegel« bilden. Auch bei einer Explosionsblüte (*Sarothamnus*) habe ich solchen Übergangspollen festgestellt. Das gleiche Verhalten zeigten auch die Blüten von *Plantago media* und *P. lanceolata* (Abb. 32, Mitte), die sich bereits teilweise der Windbestäubung bedienen. Der Pollen des insektenblütigen *Arum maculatum* kam in der Geringfügigkeit seiner Verklebung dem typischen Windpollen (z. B. *Corylus*) sogar noch näher als der von *Plantago*, obgleich der Wind bei jener Kesselfallenblume auch nicht einmal ausnahmsweise sich an der Pollenbeförderung beteiligen kann! Schließlich wurde auch noch gezeigt, wie durch Anwendung stärkerer Luftbewegungen eine bessere und raschere Zerteilung des typischen Windpollens und des leicht verstreubaren Insektenpollens möglich ist.

Um die ökologische Auswirkung der in den Fallversuchen zutage tretenden Erscheinungen dem Verständnis des Lesers näher zu bringen, wurden verschiedene bereits bekannte Tatsachen der Pollenbiologie nach neuen Gesichtspunkten

eingehender besprochen und noch eine Anzahl neuer oder weniger bekannter Einzelheiten hinzugefügt. Es sind dies aber nur zu obigem Zwecke eigens ausgewählte Tatsachen, so daß die Auseinandersetzungen allgemeinen Charakters keinerlei Anspruch auf Vollständigkeit erheben.

Botanisches Institut der Deutschen Universität in Prag,
im Dezember 1929.