MISTILTEINN 2002/3

Sonderdruck

Jahrgang	3
Seite	32–41
Autor	Hartmut Ramm
Titel	**Zur Entwicklung der weissbeerigen Mistel (*Viscum album* L.): Bildeprozesse in Blüte, Frucht und Same**
Copyright	Verein für Krebsforschung, Arlesheim/Schweiz
ISSN	1660–1173
Verlag	Kooperative Dürnau

Hartmut Ramm

Zur Entwicklung der weissbeerigen Mistel (*Viscum album* L.): Bildeprozesse in Blüte, Frucht und Same

Die Mistelblüte

Die weissbeerige Mistel (*Viscum album*) ist eine zweihäusige Pflanze. Es gibt Mistelbüsche, die nur weibliche Blüten und später Früchte tragen, und Mistelbüsche mit männlichen Blüten, die den Pollen freisetzen. Mechelke (1976) hat die genetischen Grundlagen untersucht und festgestellt, dass die Zweihäusigkeit an die unterschiedliche Verteilung geschlechtsspezifischer Chromosomen gekoppelt ist. Die Entwicklung der meist dreizähligen Blütenstände erfolgt aus generativen Knospen, die bereits im Juli des Vorjahres zwischen den endständigen Blattanlagen gebildet wurden (Ramm 2001). Im Verlauf des nächsten Sommers entfalten sich daraus Kurztriebe mit je einer terminalen und zwei lateralen Blüten. Die drei Blütenknospen der männlichen Pflanzen werden von einem einzigen Hochblatt (Braktee) umschlossen, während im weiblichen Blütenstand eine Braktee die beiden lateralen Blüten und eine zweite die Terminalblüte umschliesst (Kuijt 1969, Rispens 1993).

Rosenblüte: Kelch-, Kron-, Staub- und Fruchtblätter sind einzeln durchgestaltet.

links: Männliche Mistelblüten: Kelch-, Kron- und Staubblätter sind miteinander verwachsen und bilden einen tiefen Trichter.

rechts: Staubblattpolster mit hervorquellenden Pollenkörnern

Verglichen mit den Blüten anderer Pflanzen, etwa der Rose, ist die Mistelblüte unscheinbar und ausgesprochen einfach gestaltet. Männliche Blüten sind deutlich grösser als weibliche und bestehen aus vier einfachen Perigonblättern. Die sonst übliche Gliederung in Kelch- und Kronblätter unterbleibt bei der Mistel. Auch die Staubblätter sind nicht besonders durchgestaltet, sondern an der morphologischen Oberseite, dem Innern der Blüte zugewandt, polsterartig miteinander und mit den Perigonblättern verwachsen. Der Pollen wird in Kammern im Innern dieser Polster gebildet.

Weibliche Mistelblüten

Die weibliche Mistelblüte besteht hauptsächlich aus der sphärischen Fruchtanlage, an deren Oberseite sich vier kleine, gelbliche Perigonblätter öffnen und die Narbe freigeben. Abweichend von der typischen Vierzahl lassen sich zuweilen auch Mistelblüten mit mehr oder weniger Perigonblättern finden.

Längsschnitt durch weibliche (links) und männliche (rechts) Mistelblütenstände im September (oben) und im Januar (unten)

Die Differenzierung der Blütenorgane erfolgt im Frühjahr und Sommer, während der junge Mistelzweig entfaltet wird und seine Orientierung im Mistelbusch einnimmt. Aus dem Meristem am Boden der weiblichen Blütenanlage wächst zunächst ein becherartiges Gebilde empor, an dessen oberem Rand die Perigonblätter ansetzen. Aus dem am Grund zurückbleibenden Urmeristem treiben sodann zwei Fruchtblätter hervor, die sowohl mit dem umgebenden Achsengewebe des Blütenbechers als auch miteinander verwachsen. Zwischen den beiden Fruchtblattanlagen verbleibt allerdings ein offener Spalt, in dem sich das Gewebe des sogenannten zentralen Flaschenkörpers bildet. An dessen Basis werden sieben bis neun Embryosackmutterzellen angelegt, woraus in weiteren Differenzierungsschritten ein bis fünf Embryosäcke hervorgehen. Ende September wächst der obere (distale) Teil des zentralen Flaschenkörpers schliesslich mit langgestreckten Papillen zur Narbe aus, womit alle Organe der weiblichen Blüte ausgestaltet sind (Pisek 1923, Steindl 1935, Zeller 1976, Dorka 1996).

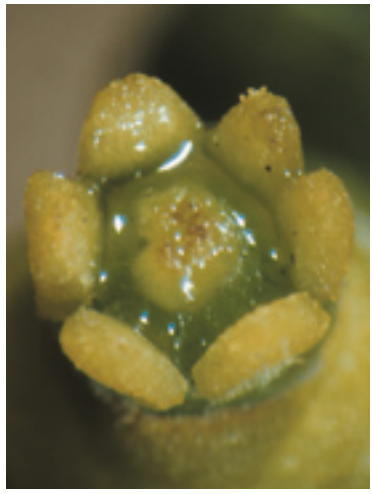
Anfang Oktober fertig ausgebildet sind auch die männlichen Blüten. In ihrem Innern haben die Pollenkörner im Verlauf des Sommers die entsprechenden Reifeteilungen durchgemacht. Sie liegen nun im Zweikernstadium mit einem vegetativen und einem generativen Kern vor (Pisek 1923, Steindl 1935, Zeller 1976, Dorka 1996). Männliche und weibliche Blüten ruhen in den folgenden Monaten, bis die eigentliche Blüte eingeleitet wird.

Je nach geographischer Lage und Witterung fällt die Hauptblütezeit von *Viscum album* in die Monate Februar und März. In wärmeren Jahren und Gegenden kann das erste Öffnen der Blüten jedoch auch schon im Januar beobachtet werden. Neben genügend hohen Temperaturen scheint auch das nach der Wintersonnenwende wieder zunehmende Licht Einfluss auf den Blühtermin zu haben.

Blühender Mistelzweig

Ameise in männlicher Mistelblüte

Der Jahreszeit entsprechend wird die Mistel durch Insekten bestäubt, die auch im Winter aktiv sind. Mistelbesucher sind Ameisen (*Formica*), Fliegen (*Muscidae, Drosophilidae*), Schwebfliegen (*Syrphidae*), Hummeln (*Bombus*) und Mücken (*Nematocera*). Die Honigbiene (*Apis mellifica*) fliegt nur männliche Mistelblüten an, um Pollen zu sammeln (Walldén 1961). Ein intensiver Duft nach überreifen Früchten, der Nektarien am Boden der trichterförmigen Pollenblüten entströmt, sowie der Nektar, den Fruchtblüten zwischen Perigonblättern und Narbe absondern, locken die Insekten an. Wenn sie in die männlichen Blütentrichter kriechen, bleiben Pollenkörner an ihrem Haarkleid haften. Sie finden dort allerdings nur Duft, also keine Nahrung, und eilen deshalb zur nächsten Blüte. Nach vielen erfolglosen Versuchen wechseln die Tiere hungrig den Mistelbusch und treffen mit grosser Wahrscheinlichkeit auf weibliche Misteln, da diese in der Natur viermal häufiger sind. Hier fliesst an sonnigen Wintertagen der Honig an der Oberfläche der Blüte. Ohne sich vom Beobachter bedroht zu fühlen, verweilen die Insekten oft minutenlang an diesem paradiesischen Ort.



links: Mücke auf weiblicher Mistelblüte

rechts: Weibliche Mistelblüte: zwischen Narbe und Kronblättern strömt Nektar hervor. Die Blüte hat ausnahmsweise 6 Blütenblätter.

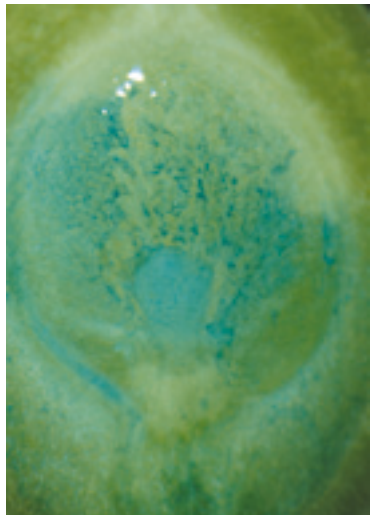
Die Entwicklung von Frucht und Embryo

Fruchtstand im April

Nach erfolgreicher Bestäubung beginnt im April die Entwicklung der Mistelfrucht. Auf der Narbe keimt der Pollen aus und wächst schlauchartig in das Zentralkörpergewebe hinab. Unmittelbar nach Beginn der Pollenkeimung teilt sich der generative Pollenkern. Gemeinsam mit dem vegetativen Kern wandern die beiden neuen generativen Kerne in den Pollenschlauch. Nach etwa 10 Tagen erreicht der Pollenschlauch einen der Embryosäcke, dringt mit seiner Spitze ein und entleert seinen Inhalt. Das Plasma breitet sich im Embryosack aus, der darin eingebettete vegetative Pollenkern löst sich auf (Pisek 1923, Steindl 1935). Die weitere Entwicklung wird durch die beiden generativen Pollenkerne angeregt: Der eine Kern verschmilzt mit der in den Embryosack eingebetteten Eizelle. Die daraus hervorgehende Zygote verharrt ohne weitere Zellteilungen und Differenzierungen rund zwei Monate in Ruhe. Der andere generative Pollenkern verbindet sich mit dem Endospermkern. Unmittelbar nach dieser Befruchtung setzen hier weitere Teilungsvorgänge ein. Gleichzeitig wird der langgestreckte Embryosack durch eine transversale Teilung zu einem zweizelligen Gebilde. Der befruchtete, nunmehr teilungsaktive Endospermkern wandert in die untere (basale), schmalere der beiden Zellen. Aus ihr wird in der Folgezeit durch laufende Zellverdopplungen das Endosperm (Nährgewebe) gebildet (Steindl 1935).

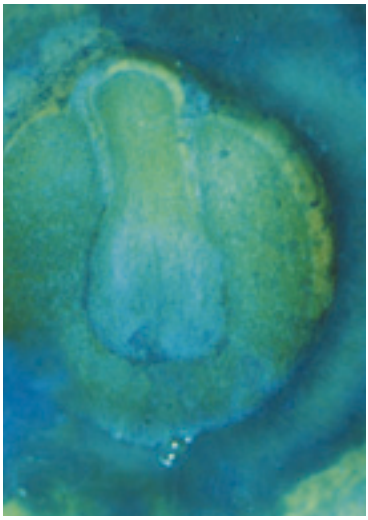
Die obere (apikale) Zelle des transversal geteilten Embryosackes trägt den befruchteten Eikern, der sich – wie oben erwähnt – zunächst nicht weiter teilt. Erst Mitte Mai erfolgt die erste Teilung der Zygote, die mittlerweile ganz von dem zellulär vermehrten Endosperm umwachsen ist. Nach einer erneuten, etwa zweiwöchigen Ruhephase des inzwischen zweizelligen Embryostadiums setzt Anfang Juni eine raschere Entwicklung ein. Aus der einen Zelle entwickelt sich der Träger des Embryos. Dieses auch als Suspensor bezeichnete Organ wird allerdings von dem sich weiter vermehrenden Endosperm zusammengedrängt und hat am weiteren Aufbau des Embryos keinen Anteil mehr (Pisek 1923, Steindl 1935).

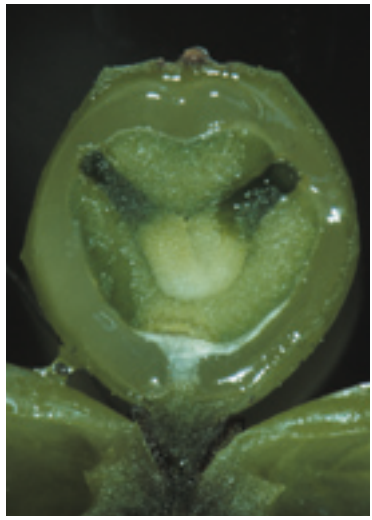
Der eigentliche Embryo mit den primordialen Organen der neuen Mistelpflanze entwickelt sich aus der zweiten Zelle. Bereits Mitte Juni ist im gallertigen Endosperm eine sphärische Gewebeansammlung mit einzelnen Fortsätzen zu bemerken. Anfang Juli zeichnen sich als helle Zonen im hellgrünen Endosperm die Anlagen der beiden Keimblätter (Kotyledonen) ab, und Ende Juli ist auch das an die Peripherie des Endosperms strebende Hypokotyl in voller Ausdehnung sichtbar. Es stösst schliesslich an das begrenzende Endokarp, wo sich der meristematische Hypokotylfuss keulenförmig weitet. Im August festigt sich das Endosperm, und es werden die Bildezentren für Haustorium und Spross weiter ausdifferenziert. Ende September ist in der noch grünen Mistelfrucht der Embryo ausgereift und lebensfähig (Tubeuf 1923).



links: Anfang Juni ist das Nährgewebe im Innern der längs geschnittenen Frucht noch gallertig und durchsichtig.

rechts: Ende Juni wird die wachsende Embryoanlage sichtbar (Färbung: Astralblau).

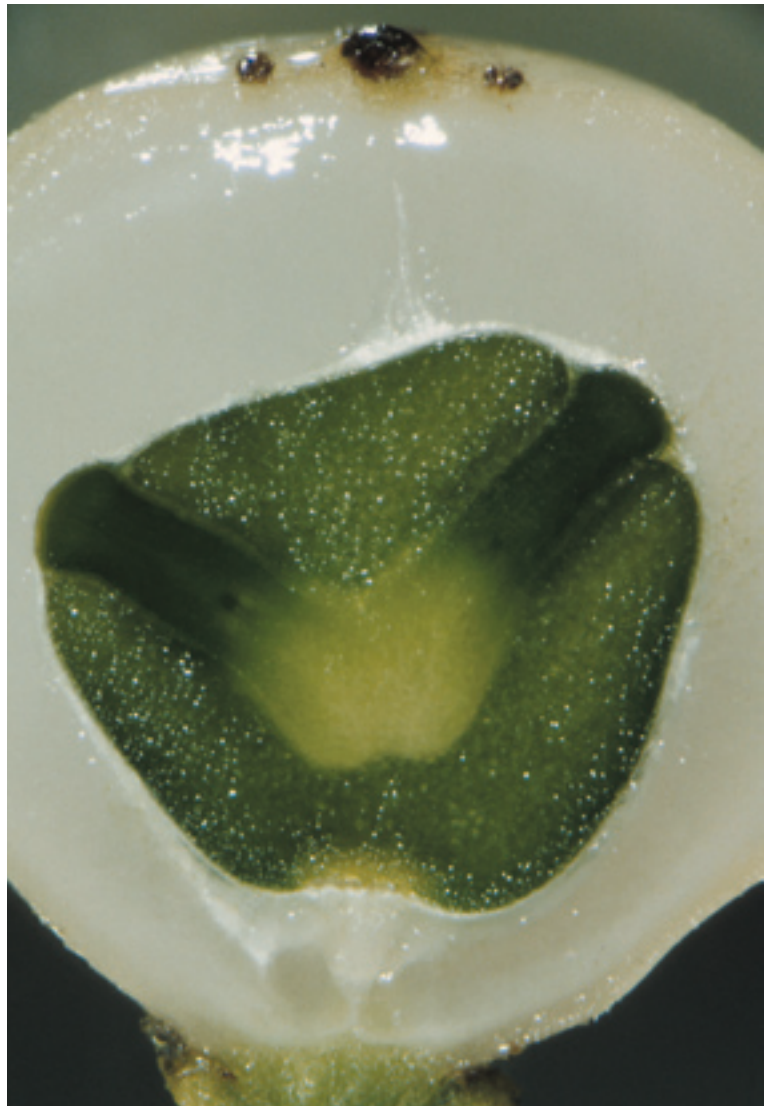




links: Ende Juli sind Keimblätter und Keimstengel des Embryos entwickelt.

rechts: Mistelfrucht mit zwei Embryonen im Oktober

Abhängig vom Klima und wahrscheinlich auch von noch nicht näher bekannten Faktoren in den einzelnen Mistelbüschen setzt Ende Oktober die Ausreifung der Früchte ein. Fruchthaut (Exokarp) und Fruchtfleisch (Mesokarp) verlieren die grüne Farbe und werden lichtdurchlässig. Winzige, ins Mesokarp eingebettete Lipidtröpfchen reflektieren das einfallende Licht, so dass die Frucht jetzt weiss erscheint.



Mistelfrucht mit zwei Embryonen im Dezember

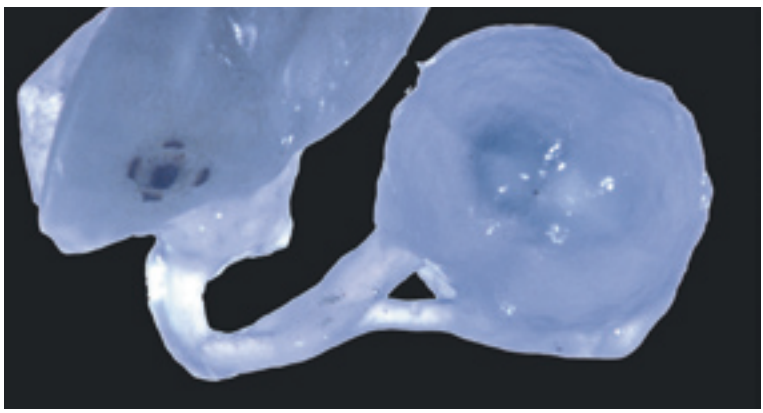
Im äusseren Mesokarp, das beim Herauslösen des Nährgewebekernes mit der Fruchthaut verbunden bleibt, werden Zucker gebildet, die ihm einen süsslichen Geschmack verleihen. Dadurch wird die Mistelfrucht zu einer bevorzugten Winternahrung für mistelverbreitende Vögel wie Misteldrosseln und Mönchsgrasmücken.

Das innere Mesokarp bleibt dagegen innig mit dem Endokarp, der festen Haut um das Endosperm, verbunden. Mit einem charakteristischen Gemisch aus Schleimzuckern und Leimsubstanzen (Urech 2002) sorgt es dafür, dass der Mistelkern auf dem Wirtszweig haften bleibt, wenn er den Darm der Misteldrossel passiert oder die Mönchsgrasmücke ihn vom äusseren Mesokarp und Exokarp abtrennt.

Das Mesokarp geht aus dem Gewebe des flaschenförmigen Zentralkörpers hervor, dessen Zellwände sich Ende Juni verschleimend auflösen. Beim Präparieren ist dieser Umschwung daran zu bemerken, dass sich vorher Schnitte durch die Mistelfrucht sauber durchführen lassen, ab Juli hingegen die beiden Fruchthälften an der Klinge kleben bleiben. Das Exokarp, die derbe Fruchthaut der Mistel, geht morphologisch aus den Wänden des Blütenbechers und dem damit verwachsenden Gewebe der beiden Fruchtblätter (Karpelle) hervor. Weil an dieser Art der Fruchtbildung auch das Achsengewebe des Blütenbechers beteiligt ist, wird die Mistelfrucht botanisch als Scheinbeere bezeichnet. Da ihre Embryonen ferner aus Embryosäcken hervorgehen, die ohne schützende Hüllen im Zentralkörpergewebe liegen, hat die Mistel im streng botanischen Sinn auch keine echten Samen (Steindl 1935).

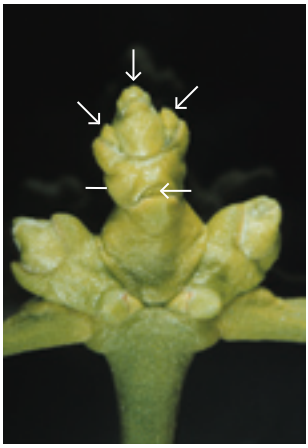
Charakteristisch für die Laubholzmistel (*Viscum album* ssp. *album*) ist, dass im Nährgewebe (Endosperm) mehr als ein Embryo heranwachsen kann; oft enthält mehr als die Hälfte aller Kerne zwei und manchmal sogar drei Embryonen. In Nadelholzmisteln dagegen findet sich überwiegend – wie bei der Tannenmistel (*Viscum album* ssp. *abietis*) – oder fast ausschliesslich – wie bei der Kiefernmistel (*Viscum album* ssp. *austriacum*) – nur ein Embryo (Grazi und Urech 1981).

Ein weiterer morphologischer Unterschied zwischen beiden Gruppen zeigt sich beim Zerdrücken der Beeren zur Freisetzung des Beerenkerns aus den Fruchthüllen. Der Kern von Laubholzmisteln ist durch einen schleimigen Doppelfaden mit dem äusseren Mesokarp verbunden. Kiefern- und Tannenmisteln dagegen lassen sich aus der fleischigen Fruchthülle lösen, ohne dass ein solcher Faden sichtbar wird.

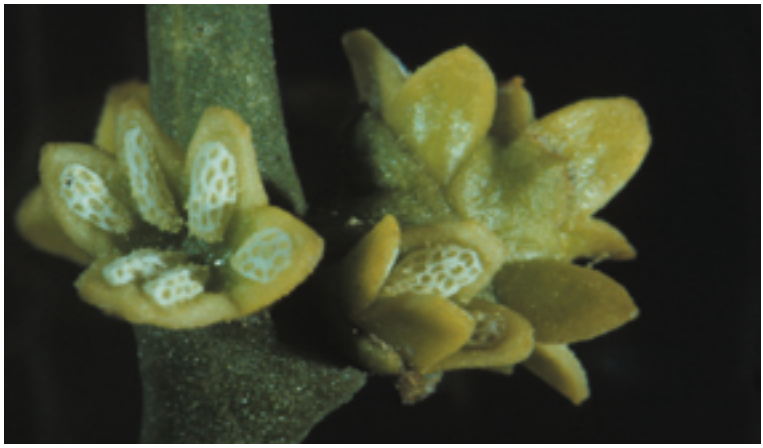


Zerdrückte Mistelfrucht: Zwei Leitbündelstränge verbinden das innere Mesokarp, welches den Endospermkern umschliesst (rechts), mit dem äusseren Mesokarp, das dem Exokarp anhaftet (links).

Von Mistel zu Mistel unterschiedlich fällt der Fruchtbehang aus. An bestimmten Büschen kann der normalerweise dreizählige Blütenstand durchgehend um ein weiteres gegenständiges Blütenpaar ergänzt sein; entsprechend vielfruchtig erscheint die Mistel im Winter mit solchen fünfzähligen Fruchtständen. Gesteigert wird der Eindruck überreich fruchtender Mistelbüsche oft auch dadurch, dass aus ruhenden Achselknospen älterer, bereits entblätterter Knoten weitere Blüten- und Fruchtstände hervorgehen. In der Regel geschieht dies dort, wo die Bildung akzessorischer Ergänzungssprosse unterblieben, die vegetative Entwicklung also zugunsten weiterer generativer Schübe unterdrückt ist.



Fünfzählige Blütenstände



Männliche Blüten an einem blattlosen älteren Knoten

Weiss und Grün – Licht und Leben

Eine weitere für *Viscum album* typische Eigenart ist das Grün, das Embryo und Endosperm auch im Winter beibehalten. Fineran (1995) hat die Grünfärbung einer anderen Viscaceae auf das Vorhandensein von Chlorophyll zurückgeführt. Die in der anhaltend grünen Färbung zum Ausdruck kommende Fähigkeit, permanent Licht in Lebensenergie umzuwandeln, ist für die Mistel überlebensnotwendig. Tubeuf (1923) konnte zeigen, dass die Keimfähigkeit von Mistelembryonen stark reduziert ist, wenn fruchttragende Mistelbüsche verdunkelt werden. Nach wenigen Wochen ohne Licht hatte über die Hälfte der Mistelembryonen ihre Keimfähigkeit verloren. Die weissbeerige Mistel ist also nicht nur eine dauergrüne Pflanze, die das ganze Jahr hindurch grüne Blätter trägt. Sie ist tatsächlich im wahrsten Sinne des Wortes „eine durch und durch grüne Pflanze“ (Tubeuf 1923): Vom Embryo im Innern der Frucht bis in den Senker, der sich im jungen Holz dem Saftstrom des Mutterbaumes zuwendet, lebt die Mistel durch ihr Grün in einer immerwährenden und zugleich existentiellen Beziehung zum Licht.

Literatur

Dorka R. (1996) Zur Chronobiologie der Mistel. In Scheer R., Becker H., und Berg P.A. (Hrsg.), *Grundlagen der Misteltherapie*, Hippokrates, Stuttgart, S. 28–45.

Fineran B. A. (1995) Green tissue within the haustorium of the dwarf mistletoe *Korthalsella* (Viscaceae). An ultrastructural comparison between chloroplasts of sucker and aerial stem tissues. *Protoplasma* **189**, S. 216–228.

Grazi G., Urech K. (1981) Einige morphologische Merkmale der Mistelbeere (*Viscum album* L.) und deren taxonomische Bedeutung. *Beiträge zur Biologie der Pflanzen* **56**, S. 293–306.

Kuijt J. (1969) *The biology of parasitic flowering plants*. University of California Press, Los Angeles.

Mechelke F. (1976) Sexcorrelated complex heterozygosity in *Viscum album* L. *Naturwissenschaften* **63**, S. 390–391.

Pisek A. (1923) Chromosomenverhältnisse, Reduktionsteilung und Revision der Keimentwicklung der Mistel (*Viscum album* L.). *Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik* **62**, S. 2–20.

Ramm H. (2001) Zur Entwicklung der weissbeerigen Mistel (*Viscum album* L.): Bildeprozesse im Mistelspross. *Mistilteinn* **2**, S. 2–11.

Rispens J.A. (1993) Die Zweihäusigkeit der weissbeerigen Mistel (*Viscum album* L.). *Elemente der Naturwissenschaft* **5** (2), S. 22–39.

Steindl F. (1935) Pollen- und Embryosackentwicklung bei *Viscum album* L. und *Viscum articulatum* Burm. *Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft* **44**, S. 343–386 (und Tafeln).

Steiner R. (1920) *Geisteswissenschaft und Medizin*. GA 312, Rudolf Steiner Verlag, Dornach 1999.

Tubeuf K. (1923) *Monographie der Mistel*. Oldenbourg, München.

Urech K. (2002) Polarität von Leim und Schleim in der Mistel. *Merkurstab* **55**, Heft 1, S. 22–28.

Walldén B. (1961) Die Mistel an ihrer Nordgrenze. *Svensk botanisk Tidskrift* **55**, S. 526–543.

Zeller O. (1976) Die Jahresrhythmik der Laubholzmistel *Viscum album* ssp. *album. Beiträge zur Erweiterung der Heilkunst* **6**, S. 3–20.