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

Die biologische Stellung der abessinischen Baumlobelie.

(Lobelia Rhynchopetalum [Hochst.] Hemsl.).

Von **Felix Rosen.**

(Mit Tafel II und III).

Vor kurzem machte ich darauf aufmerksam[1]), daß in der obersten Region des abessinischen Hochgebirges Semien zwei sehr verschiedene Floren vereint vorkommen: eine eigentlich alpine, welche in ihrem Artenbestand nach dem mediterranen und selbst nach dem arktischen Gebiet hinweist, und eine charakteristische Hochsteppenflora; diese verrät in ihrer Physiognomie wie in ihrer Zusammensetzung enge Beziehungen zu der auf den niederen Plateaus verbreiteten Prärie, von welcher sie jedoch durch einen breiten Bergwaldgürtel scharf gesondert wird. Die Alpinen Semiens, — Arten von Ranunculus, Arabis, Silene, Saxifraga, Primula u. a. —, ganz vom Habitus unserer Alpenpflanzen, finden sich an der Nordseite der Steilhänge und namentlich an Quellen und Bächen, meist aber in unmittelbarer Nachbarschaft von typischen Steppenpflanzen, wie Hartgräsern, Helichrysum- und Echinops-Arten, und es ist ohne weiteres ersichtlich, daß für die Verteilung nicht die Höhenlage und, in ihrem Gefolge, Temperatur und Niederschlagsmenge maßgebend sind. Es herrscht vielmehr die Hochsteppe, wo der Boden durch die Sonne rasch erwärmt und natürlich auch ausgetrocknet wird, während die Alpinen streng an die Orte gebunden sind, die durch Quell- und Schmelzwasser oder durch Beschattung rascher Erwärmung und stärkerer Austrocknung entzogen bleiben. Da in dieser Beziehung auf kleinstem Raum erhebliche Verschiedenheiten möglich sind, so findet man in Semien manchmal auf einem Quadratmeter lockerstehende, dornige Xerophyten und zarte, zum Polster verwobene Alpenpflanzen vereint.

Nicht ohne weiteres klar ist aber die biologische Stellung der auffallendsten Pflanze dieser Region, der Lobelia Rhynchopetalum (Tafel II).

---

[1]) Charakterpflanzen des abessinischen Hochlandes, in Karsten u. Schenck, Vegetationsbilder, 7. Reihe, Heft 5.

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

Es ist dies ein Gewächs vom Habitus einer Yucca oder Dracaene mit stets unverzweigtem Säulenstamm, der einen Schopf großer, schwertförmiger Blätter und zuletzt eine riesige Infloreszenz trägt. Der schenkeldicke Stamm erreicht in 7—10 Jahren 4—5 m Höhe, dazu mißt der kolbenähnliche Blütenstand noch oft 3½ m. Nach der Samenreife stirbt die Pflanze ganz ab oder erhält sich in Stockausschlägen, von welchen einer oder wenige zur Blüte gelangen können. — Die Baumlobelie bildet in Semien, wo sie 1833 von Rüppell entdeckt wurde, weit oberhalb der Waldgrenze (ca. 3000 m) ausgedehnte, aber lockere Bestände auf dem hier vorherrschenden tiefgründigen torfigen Boden. Sie erreicht die höchsten Erhebungen dieses Gebirges — über 4600 m —, scheint in Semien aber tiefer als 3550 m nirgends vorzukommen. Auch von den übrigen höheren Gipfeln des Landes, Guna, Kollo und Tschok, ist unsre Lobelie, deren abessinischer Name Djibarra lautet, bekannt, dagegen fehlt sie dem Semien unmittelbar vorgelagerten Bergstock des Abier, dessen höhere Lagen vorwiegend felsig sind.[1])

Man wird zunächst nicht geneigt sein, eine so sehr vom gewohnten Habitus der Alpinen abweichende Pflanze zu diesen in biologische Beziehungen zu setzen: mit ihrer großen, völlig ungeschützten Laubmasse, welche zu keiner Jahreszeit wesentlich reduziert werden kann, scheint die Djibarra schon ganz ungeeignet, der Kälte, den Stürmen und der Schneebedeckung des Hochgebirges zu trotzen. Andererseits fügt sich unsere Pflanze aber auch dem xerophytischen Typus nicht ohne weiteres ein, denn von den Dracaenen, denen sie im Habitus ähnelt, und den Cyadeen, an die besonders der mit Blattnarben bedeckte Stamm erinnert, weicht sie dadurch recht merklich ab, daß ihr Laub vollständig krautig ist. Es finden sich in den handbreiten und bis 60 cm langen Blättern nicht einmal an den Gefäßbündeln Sclerenchymbeläge. Wollte man endlich unsere Lobelie ihres an saftigem Parenchym reichen Stammes wegen zu den Succulenten in nähere Beziehungen setzen, so stände auch dem die Beschaffenheit des Laubes hindernd im Wege.

Nun ist eine kleine Anzahl ähnlicher Lobelien bekannt, und es liegt nahe, aus ihrem Vorkommen Schlüsse auf die biologische Stellung unserer Art zu ziehen. Baumlobelien (Lobelia, subsectio Rhynchopetalum) finden sich auf dem Kamerungebirge, am Ruwenzori und am Kilimandscharo und Kenia, also Gebirgen von bedeutender Höhe und

---

[1]) Am Abier sammelte Schimper eine andere, kleinere Art, die Lobelia Gibberoa Hemsl. Sie fand sich zwischen den Flecken Mai-Tsahlo (2920 m) und Adis-Alem (2600 m), vermutlich am Rande der Schlucht, welche diese beiden Orte trennt, bei 8000—8300 Fuß Seehöhe. Jedenfalls liegt dieser, wie es scheint, einzige Fundort bereits in der Zone der Hartlaubgehölze (Woyna-Dega der Abessinier). Vgl. E. Baker, African species of Lobelia § Rhynchopetalum; Journal of Botany, Bd. 32; 1894.

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

meist alpinem Charakter, doch gehören diese Lobelien ihrer Mehrzahl nach nicht eigentlich der Gipfelregion, sondern dem tiefer gelegenen Bergwaldgürtel an[1]). Die übrigen näheren Verwandten unserer Lobelie, die Sektion Tylomium, bewohnen niedere Gebirge Indiens, des pazifischen Gebietes und des tropischen Amerika, durchweg innerhalb der Waldzone.

Ich selbst fand im Wachholderwald nahe dem Südrand des abessinischen Hochlandes bei etwa 2700 m wenige Exemplare einer kleineren Lobelie, die in ihrer Tracht an die Djibarra erinnerte. Sie wuchs in einer schattigen Waldschlucht unter hohen Bäumen; die bedeutendsten Erhebungen dieser Gegend erreichen noch nicht die obere Waldgrenze. Leider blühte sie nicht; vielleicht handelte es sich um die oben erwähnte Lobelia Gibberoa.

Doch fehlen den Hochgebirgen der ostafrikanischen Seenregion auch oberhalb der Baumgrenze lebende Lobelien nicht ganz. Zu erwähnen ist namentlich die stattliche Lobelia Telekii, die am Kilimandscharo, am Kenia und am Runssoro etwa zwischen 3200 und 4600 m vorkommt, und Lobelia Gregoriana am Kenia (zwischen 4000 und 4900 m)[2]). Sie sind Begleiter einer nicht minder auffallenden Riesenstaude, des weit häufigeren Senecio Johnstonii, der gleichfalls mehrere Mannshöhen erreicht und mit seinen in der Jugend einfachen, später wiederholt gegabelten Säulenstämmen und den stattlichen Blätterschöpfen, die jene krönen, stark an gewisse Dracaenen erinnert. Schon Schimper[3]) wies nun darauf hin, daß dieser fremdartigste Vertreter der vielgestaltigen Gattung Senecio durchaus nicht alpine Tracht trage. „Bemerkenswert ist aber, daß habituell ähnliche Gewächse noch anderwärts das tropische Hochgebirge bewohnen. Denn ähnlich sind namentlich die Vellozien Brasiliens, einigermaßen auch die Espeletia-Arten der Cordilleren Venezuelas . . .“

Da es sich hier also anscheinend um ein biologisches Problem von gewissem weiteren Interesse handelt, so schien mir ein genaueres Eindringen wünschenswert. Dazu gab auch noch die Beobachtung Anlaß, daß die Säulenstämme der Lobelia Rhynchopetalum abnormen Bau aufweisen: sie führen einen doppelten Holzzylinder. Besonders schön sieht man an den nach der Samenreife abgestorbenen und von Wind und Wetter skelettierten Stämmen, daß unter der lederig-derben Korkschicht der Blattnarben, welche den Stamm lückenlos bekleideten, ein regelmäßig netzig-durchbrochener Holzzylinder und erst in größerer

---

[1]) Genaueres darüber unten.

[2]) Vgl. A. Engler in Deutsch-Ostafrika, Bd. V, Teil C, S. 401 und a. O.

[3]) A. F. W. Schimper, Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage, Jena 1898, S. 779.

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

Tiefe normales Holz folgt. Vielleicht würde die anatomische Untersuchung Aufschlüsse über die Biologie unserer Pflanze geben[1]).

Die großen Transportschwierigkeiten verboten mir, von dem in Semien so massenhaft vorhandenen Objekt Proben mitzunehmen, dafür erwuchsen mir aus den eingesammelten Samen in der Heimat in Menge junge Pflanzen, von welchen es einzelne zu Stämmen von etwa 50 cm Höhe und 33 cm Umfang brachten. Freilich mußten auch meine stärksten Exemplare lange vor der Blütezeit zur Verarbeitung konserviert werden, und es erscheint bei den großen Schwierigkeiten, die der Kultur der Baumlobelien entgegenstehen, zweifelhaft, ob unsere wenigen überlebenden Exemplare bis zur Blüte gelangen werden. Meine Bemühungen um fremdes Material von Lobelia Rhynchopetalum blieben leider erfolglos.

Wuchsweise der Lobelia Rhynchopetalum. In Semien war es mir trotz eifrigen Suchens nicht gelungen, Keimpflanzen der Baumlobelie zu finden; aller Nachwuchs bestand aus Stockausschlägen. Der mitgebrachte Samen erwies sich aber sechs Wochen nach dem Einsammeln als vorzüglich keimfähig. Die sich entwickelnden Pflänzchen haben deutlich gestielte, verkehrt-eilanzettliche, vorn rundlich-stumpfe Blätter mit dichter, weicher Behaarung und erinnern zunächst weit mehr an gewisse Campanula-Arten als an die ausgewachsene Pflanze. Erst viel später werden die sitzenden, schwertförmigen, langzugespitzten und fast kahlen Blätter gebildet, die so wesentlich dazu beitragen, unserer Pflanze monokotylischen Habitus zu geben.

Die Blätterproduktion ist, einmal eingeleitet, nicht nur eine sehr ergiebige, sondern erfährt nun überhaupt normal keine Unterbrechung mehr, bis sie mit der Blütenbildung definitiv abgeschlossen wird. Der Wechsel der Jahreszeiten hat auf sie nur eine geringe Einwirkung. An gut gewachsenen Stämmen konnte ich in Semien leicht angedeutete Einschnürungen erkennen, die unzweifelhaft die Grenzen der Jahreszuwachse darstellten und einen Schluß auf das Alter der Exemplare zuließen; die Wachtumseinschränkung fällt anscheinend mit dem Ende der Trockenzeit, dem April, zusammen. Bei uns ist die Blattbildung im Spätherbst am lebhaftesten, wenn Verhältnisse herrschen, wie in Semien zur Regenzeit, kühle Witterung bei leidlicher Besonnung, reichliche Niederschläge und etwas Schnee. Leichten Frost verträgt

---

[1]) Über den Stammbau der Djibarra scheint nur eine kurze und wenig bekannt gewordene Arbeit von F. O. Bower (Journal of the Linnean Society, Botany, Bd. 20, S. 440, 1883) vorzuliegen. Soweit hier — an sehr jugendlichem Material von Stockausschlägen — die Entwicklungsgeschichte behandelt ist, habe ich wenig hinzuzufügen, dagegen bedarf die verdienstvolle Arbeit nach der biologischen Seite hin Ergänzungen und Erweiterungen, die sich wesentlich auf ausgewachsene Stücke stützen mußten.

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

die Pflanze, wobei ihre Blätter steif gefrieren können, aber Temperaturen unter —4° töten sie. Unsere Sommerwärme sagt der Lobelie weniger zu; am meisten leidet sie gegen Anfang unseres Frühlings, anscheinend wegen des allzulange andauernden Lichtmangels. Chronische Ernährungsstörungen müssen es wohl sein, welche um diese Zeit fast bei jedem kultivierten Exemplar eine eigentümliche Krankheit, den Milchfluß, verursachen. Während die gesunde Pflanze einen spärlichen, wässerigen Milchsaft führt, haben die kranken einen solchen Überfluß an dicker, rahmweißer Milch, daß die Milchgefäße platzen und große Ergüsse in das Parenchym erfolgen. Besonders reichlich finden sich solche Laesionen an der Spitze der noch nicht entfalteten Blätter, welche dann verkleben und verjauchen, was in schweren Fällen den Tod der Pflanze zur Folge hat. Ich möchte diese Erscheinung mit der krankhaften Überfüllung mit Assimilaten, die man an im Zimmer gehaltenen Algen im Winter beobachtet, in Vergleich bringen; denn es ist ja mindestens sehr wahrscheinlich, daß die Milchröhren der Pflanzen neben ihrer bekannten Schutzfunktion auch im Dienst des Stoffwechsels stehen.

Übereinstimmend weisen die Beobachtungen an den natürlichen Standorten wie in der Kultur darauf hin, daß Lobelia Rhynchopetalum eine Pflanze von hohem Lichtbedürfnis und niedrigen Temperaturansprüchen ist.

Während sich Blatt auf Blatt bildet und bald ein hoher kompakter Knospenkegel entsteht, der über hundert junge Blätter einschließen kann, bleibt die Achse gestaucht und wächst fast ausschließlich kuchenförmig in die Breite. Erst 18 Monate alte Pflanzen lassen den Anfang einer Stammbildung erkennen: die Narben abgefallener Blätter sind nicht mehr unterirdisch. Aber es vergeht noch ein ganzes Jahr oder mehr, bis anstelle des überwiegenden Dickenwachstums endlich ein regelmäßiges Emporwachsen eintritt und jedes abfallende Blatt die freie Stammoberfläche vergrößert. Das Dickenwachstum ist freilich auch jetzt noch nicht definitiv abgeschlossen, bleibt aber auf sehr geringe Beträge beschränkt; an spät erstarkten Pflanzen findet man dauernd den Stamm unten dünner als oben, und ebenso bleiben an älteren Stämmen, ähnlich wie bei manchen Palmen (z. B. Livistona sinensis), Perioden schlechten Gedeihens als Einschnürungen kenntlich.

Die Blattstellung. Die Blattnarben, die, wie schon erwähnt, die Außenfläche des Stammes lückenlos bekleiden, sind zu rhombenähnlichem Umriß querverzogene Sechsecke. Ihre Breite beträgt 25 bis 30 mm, ihre Höhe schwankt zwischen 4 und 18 bis 20 mm; sie nimmt im allgemeinen mit dem Alter und mit dem Gedeihen der Pflanze zu. Die Orthostichen sind niemals deutlich, unter den Parastichen treten bei verschiedenen Individuen mehr die rechtsansteigenden, bei anderen

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

die linksansteigenden hervor. Die flachsten Parastichen, oft wenig markiert, verlaufen an den meisten Pflanzen gegen die Gangrichtung des Uhrzeigers; ihre Zahl ist 5 auf den Umfang des Stammes (vgl. Figur 1;

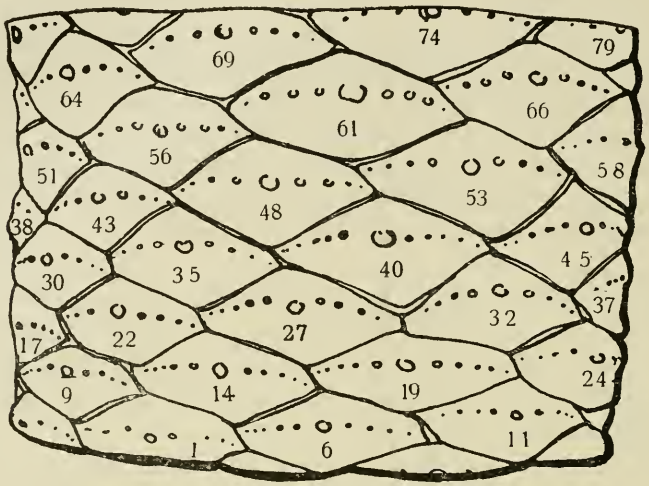


Fig. 1.
Lobelia Rhynchopetalum, Anordnung der Blattnarben an einem dreijährigen Stamm; 1 : 1.

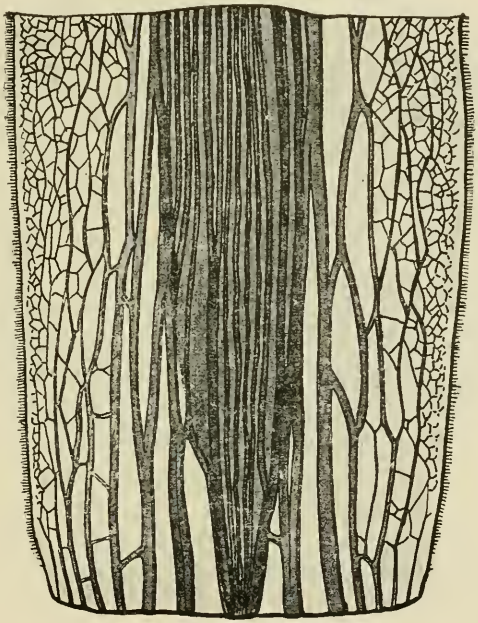
die Blattnarben 1, 6, 11 etc. oder 9, 14, 19, 24 bilden solche Parastichen). Bezeichnet man die Anfangsglieder dieser 5 Parastichen als Angehörige eines Turnus mit den Zahlen 1 bis 5, so kommt Blatt 6 rechts (seltener links) neben 1, um ein weniges erhöht zu stehen; der seitliche Abstand beider Blätter ist $\frac{1}{11}$ des Stammumfanges. Die Parastiche hat also 11 Blätter auf jedem Spiralumgang, und da 5 solcher Parastichen vorhanden sind, kommt erst das 56. Blatt ($5 \times 11 + 1$) über das erste zu stehen. Nun lehrt aber die Betrachtung junger Keimpflanzen oder des Vegetationsscheitels älterer (Tafel III, Figur 1), daß die 5 Blätter eines Turnus nicht auf einen, sondern zwei Spiralumgänge entfallen; wir erhielten also auf 11×5 Blätter 22 Spiralumgänge, wenn diese Zahl nicht durch das successive Vorrücken der Blattansatzstellen um 1 vermindert würde. Die Blattstellung ist also $\frac{21}{55}$, bekanntlich ein Glied der Hauptreihe.

Innervation der Blätter. Wenn Lobelia Rhynchopetalum von weitem gesehen namentlich auch durch ihre schwertförmigen Blätter an die Dracaenen erinnert, so verrät sie ihre Dicotylennatur bei genauerer Betrachtung sofort durch die Berippung dieser Blätter. Eine sehr starke, weißliche Mittelrippe durchzieht, am Grunde über 1 cm breit, das 40—60 cm lange Blatt; von ihr zweigen sich nach rechts

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

und links etwa unter 30° zahlreiche Fiederrippen ab. Diese spalten sich in der Mitte der Spreitenhälfte in zwei ungleiche Äste und lösen sich sodann unfern des Blattrandes in ein polygonales Maschenwerk ohne freie Bündelendigungen in den Feldern auf. Querbrücken stellen Anastomosen zwischen den stärkeren Rippen her; die Träger der letzten Randbögen sind durch weiße Gewebeschwielen geschützt, die wesentlich zur Verstärkung des Randes mit beitragen.

Am Blattgrund ändert sich das Bild. Die Mittelrippe verjüngt sich hier auffallend, indem sie nach beiden Seiten ein paar starke Stränge entläßt, die selbständig in die Stammrinde eintreten (Figur 2, a, Auxiliarstränge); seitlich von diesen verlaufen ein paar schwächere Rippen (Figur 2, s, Seitenstränge), die mit dem System des Mittel-



s a m a s

Fig. 2.

Bündelverlauf im Blattgrund, nach Ablösung des Parenchympolsters von der Außen-(Unter-)Seite gesehen, 3 : 1; m Mittelstrang, a Auxiliarstränge, s Seitenstränge.

stranges (m) nur durch Brücken verbunden sind und die Flügel des Blattgrundes innervieren. Ein Querschnitt durch den untersten Teil des Blattgrundes (Figur 3, a) zeigt neben der Mittelrippe, die hier nur mäßige Stärke hat, jederseits etwa sieben schwächere Bündel[1]),

[1]) Nicht bloß 2, wie Bower (l. c.) irrtümlich angibt.

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

von welchen die proximalen als Auxiliarstränge höher oben in die Mittelrippe einmünden, während die distalen freie Seitenstränge darstellen. Etwa 1 cm höher (Figur 3, b) sieht man die Mittelrippe nach Aufnahme der Auxiliarstränge zu bedeutendem Umfang herangewachsen; in den Flügeln, die hier allmählich in die Spreite übergehen, findet man immer noch etwa sieben Bündel jederseits, da sich inzwischen die Seitenstränge gegabelt haben. Die Querschnitte zeigen ferner

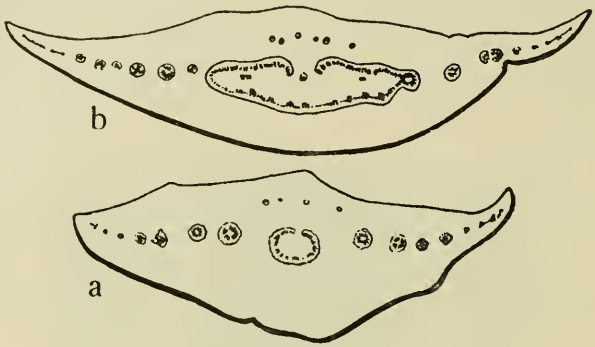


Fig. 3.
Gefäßbündelverteilung am Blattgrund (a) und 1 cm darüber (b); 3 : 1.

oberhalb der Mittelrippe eine kleine Zahl sehr schwacher Gefäßbündel, welche sich höher hinauf hin und wieder gabeln oder auch zusammenlegen; sie mögen als Supracostalbündel bezeichnet werden (Figur 3, a und b). Endlich erscheint erwähnenswert, daß die auf dem Querschnitt hufeisenförmige Mittelrippe einen starken Parenchymkörper wie ein Mark umschließt, in welchem häufig aberrante Stränge beobachtet werden, besonders in der Öffnung des Hufeisenringes (Figur 3, b).

Die Entwicklungsgeschichte lehrt, daß die Mittelrippe außerordentlich früh im Blatthöcker entsteht und schon als Procambiumstrang relativ stark ist (Tafel III, Fig. 1). Sodann werden die Auxiliarstränge in zentrifugaler Folge angelegt; sie entstehen gesondert und spalten sich nicht etwa von der Anlage der Mittelrippe ab. Während nun die Partien um die erstgebildeten Gefäßbündel ihren meristematischen Charakter verlieren, bleibt dieser in den Flügeln der Blattanlage sowie in einem Streifen über der Mittelrippe noch eine Weile erhalten; hier treten die Seitenrippen und die Supracostalstränge wiederum als eigene Bildungen auf. — Mit fortschreitendem Längenwachstum des jungen Blattes verlängern sich auch die angelegten Gefäßbündel; es vereinigen sich die Auxiliarstränge mit der Mittelrippe, und diese entsendet als Auszweigungen die Fiederrippen. Der definitive Zustand wird jedoch in der Blattspitze zuerst erreicht, und

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

so ist nur die Anlage der Blattnervatur akropetal, ihre Ausbildung aber, wie üblich, basipetal.

Der Blattspurverlauf. Es ist wohl ohne weiteres klar, daß eine Pflanze mit so komplizierter Blattstellung und so zahlreichen Einzelsträngen, die aus jedem Blatt in den Stamm treten, keinen sehr einfachen Blattspurverlauf besitzen kann. In der Tat wird die fleischige Rinde der Lobelia Rhynchopetalum in allen Richtungen von einer sehr großen Zahl sehr verschieden gestalteter Gefäßbündel durchzogen. Unsere Figur 4, welche den Stammquerschnitt noch

Fig. 4.

Querschnitt eines jungen Stammes mit noch anhaftenden Blättern. Die schwächeren Gefäßbündel und die Phloëmteile der stärkeren sind, der Übersichtlichkeit wegen, fortgelassen. 1,5 : 1.

innerhalb der beblätterten Zone darstellt, gibt eine Vorstellung von der Komplikation des Baues, und dabei sind in dieser Figur die schwächeren Gefäßbündel ganz und von den stärkeren die Phloëmteile fortgelassen worden. Man erkennt wohl, daß der innere geschlossene Holzzylinder die Mittelstränge der Blattspuren aufnimmt, wie dies aber erfolgt und welches der Verlauf der übrigen Stränge ist, die in ihrer Gesamtheit den offenen Bündelzylinder der Rinde bilden, ist recht schwer zu verfolgen. Wie man die Schnitte auch orientiert, man trifft immer nur ein Gewirr von Strängen, die, in jeder Richtung des Raumes verlaufend, bald mit anderen verschmelzen, bald

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

die unerwartetsten Biegungen machen, hier stark anschwellen, dort sich in feinste Äderchen verlieren.

Am einfachsten liegen die Verhältnisse natürlich nahe dem Stammscheitel, da, wie wir wissen, hier zunächst nur die Mittelrippen in Betracht kommen, — alle übrigen Stränge der Blattspur entstehen ja erst später. An Serienquerschnitten des Vegetationskegels, die das Mikrotom aus Paraffinmaterial lieferte, sieht man aus jeder Blattanlage einen Strang — eben die Mittelrippe — in geradem Verlauf in den Stamm treten und sich hier in einer kuppelförmig gewölbten Gewebeplatte auflösen. Diese Platte, in welche keine anderen Bündel einmünden, ist nichts anderes als der jüngste Teil des inneren Holzzylinders, den Figur 4 zeigte. Die Wölbung ist am Scheitel geschlossen, allerdings nur durch meristematische Zellen. Unsere Figur 2 auf Tafel III gibt eine körperliche Rekonstruktion der Kuppelwölbung mit den Ansätzen der Blattspuren, aus dem überlagernden Rindenparenchym (resp. dem Meristem, aus welchem jenes entsteht) befreit; sie ist aus 72 Serienschnitten von 20 μ Dicke gewonnen und zur Erhöhung der plastischen Wirkung in schräger Seitenansicht dargestellt. Man erkennt, daß die Wölbung nicht ganz regelmäßig ist, weil jeder Blattspureintritt eine gewisse Deformierung seiner Umgebung mit sich bringt. Die Spuren stehen, wie die Blätter, auf fünf gegen den Vegetationspunkt konvergierenden Schneckenlinien; es sind dies die uns bereits bekannten flachsten Parastichen (z. B. 1, 6, 11, 16 . . . der Textfigur 1). In der Scheitelregion findet man den Winkel, den benachbarte Blattanlagen einer Parastiche zwischen sich einschließen, im Mittel zu 145°; die Divergenz ist hier also schon offenbar die gleiche, wie später, nach dem Herumrücken der Blätter von dem ungefähr horizontalen Scheitel auf die vertikalen Stammseiten. Denn da 11 Blätter einen Spiralumgang bilden, so berechnet sich der Winkel, den die Tangenten ihrer Ansatzstellen einschließen, auf 147° 31′ 55″.

Die jüngsten der in die gewölbte Platte einmündenden Stränge enthalten noch keine Gefäße, haben vielmehr noch durchaus Procambiumnatur; ebenso ist die Platte selbst am Scheitel noch meristematisch. Sie besteht hier aus einer einfachen, aber ununterbrochenen Lage kleiner isodiametrischer Zellen, die sich, in größerer Entfernung vom Pol, in der Richtung der Meridiane strecken. Dieser Schicht setzen sich die Blattspuren mit verbreitertem Fuß an, treten dann halb durch sie hindurch und bilden nun nach innen, gegen das Mark zu, vorspringende Längswülste, die sich allmählich verflachen. Bald ist das Gefäßbündel als solches nicht mehr kenntlich; man sieht nur radialgestellte Xylemplatten, denen nach außen ebensolche Phloëmplatten entsprechen, und neben ihnen schmale Parenchymstreifen, welche aus

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

den Zellen der Gewölbeschicht, vorwiegend durch tangentiale Teilungen, entstanden sind; Markstrahlen der üblichen Art fehlen[1]). Nach Bildung eines normalen Cambium beginnt dann das Dickenwachstum, über das unten noch einige Worte zu sagen sind.

Etwas genauer mag noch der Spureintritt in den Ring geschildert werden. Die Einzelradien des Bündelzylinders, die leicht geschlängelten Verlauf haben (Figur 5) und durch Gabelungen oder kurze Querbrücken seitlich miteinander in Verbindungen stehen, weichen zur Aufnahme einer Blattspur weiter auseinander. Diese besteht aus etwa zwölf nach außen divergierenden Xylem-Phloëmplatten. Von ihnen legen sich die äußersten sofort an die benachbarten Bögen des Bündelzylinders an, die inneren dagegen verlaufen, sich untereinander vereinigend, eine Strecke selbständig, um endlich ebenfalls von den Strängen des Zylinders aufgenommen zu werden. Seitlich und unterhalb eines jeden Spureintrittes erhebt sich das Bündelrohr zu zwei lippenartigen Erhöhungen, die nach außen vorgewölbt sind, während die Spur selbst nach innen einspringt. Oberhalb des Spureintrittes bleibt ein dreieckiges Parenchymfeld frei.

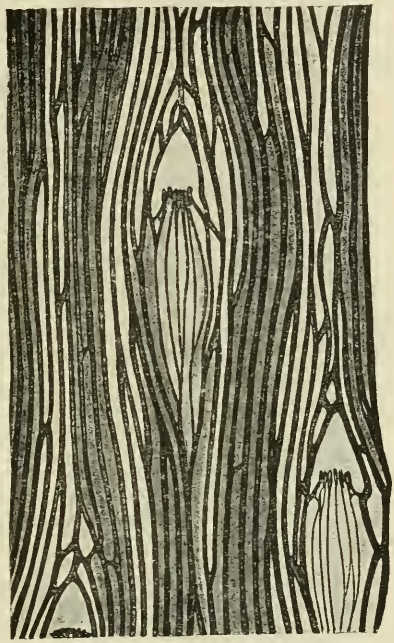


Fig. 5.
Außenansicht des geschlossenen Holzzylinders mit Eintrittsstellen von Blattspursträngen; 4 : 1.

Weit komplizierter ist das Verhalten der seitlichen Stränge der Blattspur nach ihrem Übertritt in den Stamm. An jüngeren Teilen, wo diese Stränge sich untereinander noch kaum unterscheiden, war es mir unmöglich, klare

---

[1]) Der Mangel an echten Markstrahlen und die Bildung eines nur aus Xylemplatten mit alternierenden Parenchymstreifen bestehenden Holzringes, der in seiner Gesamtheit als ein einziges, hohlzylindrisches Gefäßbündel betrachtet werden könnte, ist schon den älteren Pflanzenanatomen von zahlreichen krautigen Pflanzen bekannt gewesen. In der Liste, die de Bary [Vgl. Anatomie der Vegetationsorgane, 1877, S. 472] gibt, finden wir auch die verwandte Lobelia syphilitica und eine andere Campanulacee, Campanula Vidalii. Hier ist auch die Entstehungsweise zutreffend geschildert.

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

Vorstellungen von ihrem Verlauf zu gewinnen. An älteren Stücken findet man die Stränge dadurch differenziert, daß die einen ein starkes, andere ein schwächeres Dickenwachstum erfahren haben, während wieder andere anscheinend unverändert geblieben sind. Zerlegt man solche Stücke in Serien ziemlich dicker Schnitte, die man nach Bedarf mit Glycerin aufhellen kann, und zeichnet man die in jedem Schnitt getroffenen Bündel auf durchsichtiges Papier, so erhält man durch Aufeinanderlegen der Blätter ein leidlich klares Bild.

Ein durch zwei Radialschnitte begrenztes Keilstück (außen 5 mm dick) aus einem dreijährigen Stammteil zeigt unter der starken Korklage (Figur 6, k) hin und wieder einen Blattspurmittelstrang (Fig. 6, m), der die ganze Rinde in gleichförmigem Bogen durchsetzt und in den geschlossenen Holzring (c) eintritt. Unterwegs nimmt er an zwei Stellen Seitenstränge auf, zunächst einige sehr schwache, weiterhin einige stärkere. Die ersteren stehen mit den dünnen, durch die äußeren Rindenlagen vagabundierenden Bündeln in Verbindung, die letzteren verlaufen, wiederholt gegabelt, durch die Mitte der Rinde und legen sich endlich an sehr starke Stränge an, welche durch gewellten Längsverlauf und knorrige Verzweigung auffallen. Nur von den mittelstarken und den schwachen Strängen gehen direkte Bögen nach außen zu den Blättern; es sind dies die uns bekannten Auxiliarstränge (Fig. 2 u. 6, a) und die Seitenstränge (Fig. 2 u. 6, s) der Blattspuren.

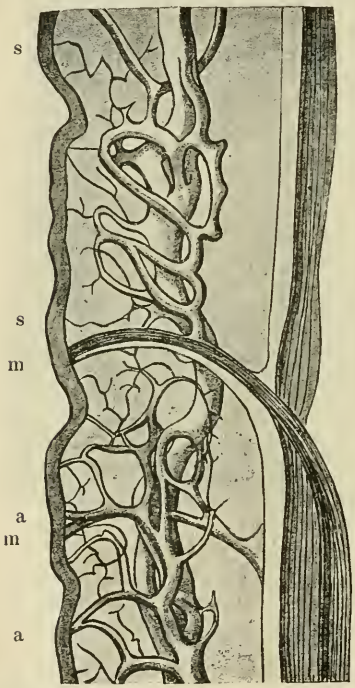


Fig. 6.
Gefäßbündelverlauf in einem keilförmigen Stück eines dreijährigen Stammes; 1,5 : 1.
(Buchstabenerklärung im Text.)

Mit den Radialschnitten vergleichen wir die tangentialen. Hier erscheint das Stranggewirr weit schwerer zu analysieren; es wurden deshalb die äußeren und die inneren Lagen gesondert dargestellt (Tafel III, Fig. 3 und 4). Nahe unter der abgehobenen Korkschicht erkennt man die Blattspur noch wieder: den hufeisenförmigen Querschnitt des Mittelstranges und zu seinen Seiten, weniger deutlich, die Auxiliar- und Seitenstränge. Was zunächst diese letzteren angeht, so verzweigen sie sich, als ganz dünne Bündel, auch in der Außenrinde,

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

wie im Blattgrund; sie vereinigen sich aber stets irgendwo mit den Auxiliarsträngen benachbarter Blattspuren. Über jedem Mittelstrang findet man nahe der Peripherie auch die Supracostalbündelchen wieder; sie treten untereinander und mit den nächstgelegenen Auxiliarsträngen in Verbindung und entsenden einen aufsteigenden Ast, welcher bis in die Basis des nächst höher gestellten Blattes eindringen kann. Auf seiner Unterseite nimmt das Mittelbündel 2—4 ganz schwache Stränge auf, Auszweigungen der benachbarten Auxiliarstränge; sonst beteiligt es sich nicht an der Netzbildung in den äußeren Rindenlagen (Tafel III, Fig. 3).

Am interessantesten, aber auch am schwersten zu verfolgen ist das Verhalten der Auxiliarrippen. Nach ihrem Eintritt in den Stamm gabeln sie sich sofort, zum Teil mehrmals (Fig. 6, a unten und Tafel III Fig. 3, rechts und links der Mittelstränge). Die Gabeläste verlaufen bogig, teils gegen das Innere des Stammes zu, teils als Quergürtel etwa parallel der Oberfläche; diese letzteren Strangstücke bilden reichliche Verbindungen zwischen den Auxiliarsträngen sowohl innerhalb des gleichen Blattspursystems, wie auch benachbarter. Die in die Tiefe dringenden Äste dagegen münden in ein sehr weitmaschiges Bündelnetz ein, von dem man in Figur 3, Tafel III, ein Stück als unterste Lage sieht. Während die weiter außerhalb gelegenen Teile des gesamten Strangnetzes keine bevorzugte Streckungsrichtung zeigen und auch die einzelnen Bündelkomplexe an korrespondierenden Orten nur ganz ungefähr ähnliche Konfigurationen bilden — selbst rechts und links der gleichen Mittelrippe findet man keine Spiegelbildgleichheit, wie ja auch beide Blattseiten zu den Nachbarblättern verschiedene Beziehungen haben —, so erkennt man an dem eben genannten weitmaschigen Netz eine wenigstens teilweise deutliche Streckung in der Richtung einer von links nach rechts ansteigenden Spirale, welche in ihrer Lage etwa der steilsten gleichgerichteten Blattparastiche entspricht (vgl. Fig. 1, Blatt 6, 40, 74 . . .).

Etwas tiefer in der Rinde liegen die schon erwähnten stärksten Stränge. Das Flächenbild lehrt, daß sie zu zweien nebeneinander und, durch zahlreiche kurze Brücken verbunden, von rechts unten nach links oben verlaufen (Tafel III, Fig. 4). Offenbar ist ihre Richtung durch die steilste der gleichsinnigen Blattparastichen bestimmt — es ist dies die Parastiche 6, 27, 48, 69 unserer Figur 1 —, denn die Mittelstränge eben dieser Blätter treten in dem Zwischenraum zwischen je zwei Strangpaaren durch die Rinde. Ja sie setzen sich mit den benachbarten Doppelsträngen durch breite Querbrücken in Verbindung, so daß leidlich regelmäßige Parallelogramme entstehen. Von den Kurzseiten derselben, also von den hier durchlaufenden Mittelsträngen aus, gehen nach oben einige stärkere, nach unten eine schwache

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

Rippe aus, die sich mit anderen Teilen des Strangsystems vereinigen. Als innerste Lage des Gesamtnetzes folgt endlich eine Serie von Strängen, die wieder nach rechts ansteigen und zu den Parallelogrammen die kürzeren Diagonalen bilden (Abbild. 4 auf Tafel III).

Außer den genannten, gibt es nun noch weitere, meist schwache Stränge in der Rinde, welche in ihrer Richtung die größte Mannigfaltigkeit zeigen. In den Figuren konnten sie nicht alle eingezeichnet werden, da sie das Bild bis zu völliger Unübersichtlichkeit kompliziert haben würden.

Etwas anders stellt Bower (l. c. S. 443), vorwiegend nach sehr jungem Material, den Strangverlauf dar. Er bemerkt, daß innerhalb jeder Blattspur, kurz nach ihrem Übertritt in den Stamm der Mittelstrang zunächst mit dem benachbarten, sodann mit dem nächst äußeren Paar der Auxiliarstränge durch einen Quergürtel in Verbindung tritt, und daß dann die wieder in ein Bündel gesammelte Blattspur zum inneren Holzzylinder läuft. Unabhängig von diesen Strängen sollen dann später inmitten des Rindenparenchyms Rindenstränge entstehen, welche in steiler Spirale aufsteigend, die vereinigten Blattspuren durchtreten lassen, sich mit ihnen aber auch durch Brücken in Verbindung setzen.

„Das Ergebnis ist, daß in älteren Stämmen der Anschein entsteht, als ob die seitlichen Stränge der Blattspur ursprünglich von dem Netzwerk der Rindenstränge abgegeben wären, während in Wahrheit das Rindensystem später entstanden ist und die früher gebildeten Strangsysteme der successiven Blätter miteinander verbindet“.

In der Tat kann man die „Rindenstränge“ Bowers — es sind nur die von mir als „stärksten“ Stränge bezeichneten — nicht bis zum Vegetationsscheitel hinauf verfolgen; sie entstehen wirklich später als die Medianstränge der Blattspuren, wie ja auch im Text erwähnt wurde. Dagegen bilden sie sich, soweit ich feststellen konnte, gleichzeitig mit den Auxiliarsträngen, und ich halte sie auch für nichts anderes, als die im Stamm abwärts verlaufenden Fortsetzungen derjenigen Teile der Auxiliarstränge, welche nicht mit den Mittelsträngen fusionieren. Es scheint Bower entgangen zu sein, daß die Auxiliarstränge sich nach ihrem Übertritt in den Stamm ein- bis zweimal gabeln, und daß es nur die schwächeren Zweige sind, die sich dem Mittelstrang anlegen, während die stärkeren sich schließlich zu den erwähnten „stärksten“ Strängen sammeln. Da es mir, trotz besonders darauf gerichteter Aufmerksamkeit, nicht gelungen ist, unfern des Vegetationsscheitels freie Endigungen der präsumptiven Rindenstränge aufzufinden, so kann ich sie nur für Teile der Blattspur halten, die allerdings durch sekundäres Dickenwachstum zu großer Selbständigkeit gelangen und ihrer Funktion nach sehr wohl als Rindenstränge be-

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

zeichnet werden können. Allzugroßer Wert ist übrigens der Unterscheidung von Spur- und Rindensträngen wohl nicht beizumessen, wenn auch die letzteren mit der Spur reichlich in leitender Verbindung stehen.

Die Stammbasis. Während junge Pflänzchen der Lobelia Rhynchopetalum eine anscheinend völlig normale Achse besitzen, die in der üblichen Weise in die Keimlingswurzel übergeht, findet man ältere Stämme unmittelbar über dem Wurzelhals schon so stark angeschwollen, daß sie nach unten eine fast horizontale Abschlußfläche aufweisen, welche in ihrer ganzen Ausdehnung mit rübenförmigen Wurzeln bedeckt ist; die ursprüngliche Hauptwurzel scheint zugrunde gegangen zu sein. Die so auffallend gestutzte Stammbasis weicht in ihrem inneren Bau von dem oben beschriebenen ab[1]). Der geschlossene Bündelzylinder ist hier relativ mächtiger und umschließt ein schwächeres Mark; er geht unten direkt in die Zentralzylinder der Wurzeln über, während die Rindenstränge sich nicht an die Wurzelbündel anlegen. Sie bilden sich, wie Bowers Figur sehr schön zeigt, aus den Auxiliarsträngen, entsenden Brücken gegen die benachbarten Mittelstränge und verlaufen zunächst in flachen, fast horizontalen Ringbögen, dicht unter der abschließenden Korkschicht. In dem Maße, wie sich die an der Stammbasis sehr niedrigen und sehr dicht gestellten Blattansätze allmählich erhöhen, steigen auch die Rindenstränge steiler an, da sie ja zwischen sich die Mittelstränge der Blattspuren durchlassen müssen. So werden sie zu den uns bereits bekannten, linksansteigenden, stärksten Strängen des Rindenbündelsystems. Sie biegen allmählich mehr in die Tiefe des Rindengewebes und schaffen so den Platz für die schwächeren Stränge, welche sich, in immer steigender Mannigfaltigkeit, von ihnen abspalten.

Es ergibt sich somit, daß die Rindenbündel als nicht in den Zentralzylinder tretende Spurstränge zu deuten sind, die mit den Wurzeln nur durch Vermittelung anderer Teile der Blattspur und des Zentralzylinders selbst in Verbindung stehen.

Sekundäre Veränderungen am Stamm. Wie bereits erwähnt, beginnt das Längenwachstum der Stämme erst, nachdem die bis dahin gestauchte Achse erhebliche Dicke erreicht hat. Da dieselbe dann zudem schon von einer mächtigen und wenig dehnbaren Korkschicht umgeben ist und Borkenbildung fehlt, so ist ein beträchtlicher Dickenzuwachs kaum mehr ohne Laesionen möglich. An einigen Stämmen fand ich Längsrisse in der Korkhülle, die eine nachträgliche Verdickung des Stammes verrieten[2]); häufiger ist nichts derart

---

[1]) Das Bild eines Querschnittes aus der Stammbasis gab Bower (l. c. Tafel 38, Fig. 4).

[2]) Einen extremen Fall dieser Art hat Bower (l. c. Tafel 37) abgebildet.

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

zu erkennen. Gleichwohl finden im Innern des Stammes stets sekundäre Veränderungen statt, welche vorwiegend statische Bedeutung haben.

Wenn man auch eine erwachsene Lobelie trotz ihres schenkeldicken Stammes mit den Händen umzubrechen vermag, so kann sie als Hochgebirgspflanze von stattlicher Größe und erheblicher Belastung durch den Blätterschopf und die riesige Infloreszenz gewiß nicht ohne gewisse Einrichtungen zur Verstärkung ihrer Standfestigkeit auskommen. Am meisten mag in dieser Richtung das Hohlwerden der Stämme von Nutzen sein, weil es den Schwerpunkt des ganzen oberirdischen Systems herabrückt. Die Stammhöhle beginnt erst 1—2 Dezimeter über dem Grunde, als zunächst enger Kanal, der sich nach oben allmählich erweitert. Die Inflorenszenzachse, die von außen einem gewaltigen Kolben gleicht, — man möchte glauben, daß sie einige Zentner wiegen müßte, — ist verhältnismäßig sehr leicht, da ihre kaum 1 cm dicken Wände eine große Höhle umschließen, weit genug, daß man bequem den Arm im Ärmel hinein führen kann. Auch daß zur Blütezeit der Blätterschopf bereits zu vertrocknen beginnt um vor der Samenreife abzufallen, entlastet den Stamm.

Innerlich wird die Achse, der ja anderes mechanisches Gewebe fehlt, nur durch sekundäre Holzbildung verstärkt, für welche der Platz größtenteils durch Zusammenpressung des Rindenparenchyms geschaffen wird. Der innere, geschlossene Holzzylinder wächst, einmal angelegt, anscheinend kontinuierlich weiter, wenigstens sind Grenzen weder zwischen primärem und sekundärem Holz noch zwischen einzelnen Jahresproduktionen zu erkennen. Dieser Befund entspricht der das ganze Jahr hindurch ununterbrochenen Blattbildung. Der geschlossene Holzzylinder wächst aber so langsam in die Dicke, daß er, auch in den ältesten Stämmen, wohl eine Stärke von 1 cm nicht erreicht. Dafür treten in den äußeren Teilen der die Xylemplatten trennenden Parenchymstreifen verdickte und grobporig-getüpfelte Zellen, Bracheïden, auf, die, obwohl kaum verholzend, dem Holzkörper doch als Kittmasse dienen müssen.

Die stärkeren Rindenstränge haben ein etwas ausgiebigeres Dickenwachstum. In ihnen ordnen sich die einzelnen Xylem-Phloëmplatten radial um eine Mittelachse; sodann tritt ein normales Cambium auf, überbrückt die trennenden Parenchymradien, und nun wächst solch ein Bündel genau so, wie sonst im Dicotylenstamm das Bündelrohr. Bald aber wird die Produktion des Cambiums exzentrisch, an der der Stammoberfläche genäherten Seite gefördert; später wachsen die Stränge vorwiegend tangential aus. Zuletzt finden wir sie bandförmig und seitlich vielfach anastomosierend; in ihrer Gesamtheit bilden sie nun ein derbes und ganz regelmäßiges Netzmaschengeflecht, durch

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

das in engen Lacunen die Mittelstränge der Blattspuren hindurchtreten. Unzweifelhaft trägt dieses holzreiche System bei seiner peripherischen Lage wesentlich zur Festigung der Stämme bei.

Die schwächeren Rindenstränge beteiligen sich, wie schon erwähnt, teils sehr wenig, teils garnicht an der Holzvermehrung, aber sie obliterieren auch nicht; ihre Funktion dürfte also keine statische sein.

Die Wurzeln. Das Wurzelsystem unserer Lobelie bietet wenig Bemerkenswertes. Es besteht ganz oder überwiegend aus Adventivwurzeln, die fleischig und zum Teil an ihren oberen Enden rübenartig angeschwollen sind. Je nach der Stärke schwankt die Zahl der primären Xylemradien zwischen 3 und 7. Die zarte Endodermis verkorkt anfangs nur auf ihren Radialwänden und vermag dem sekundären Dickenwachstum des Zentralzylinders lange Zeit durch tangentiale Zellstreckung zu folgen; endlich verkorkt sie vollständig. In der Wurzelrinde fallen schon frühzeitig tangential gestreckte Spalten auf, Interzellularen, gegen welche die benachbarten Zellen dornartige Fortsätze — einen Ersatz für innere Wehrhaare — treiben. Inmitten des Rindenparenchyms sieht man an den oberen Teilen stärkerer Wurzeln Inseln kleinzelligen Gewebes auftreten, aus dem sich in noch näher zu ermittelnder Weise Wurzelknospen bilden. Sie liegen oft in großer Zahl in der Wurzelrinde zwischen den beiden stark verkorkten Schichten der Endodermis und des Periderms und sind selbst durch eine sehr resistente Cuticula geschützt. Zu den Strangsystemen des benachbarten Zentralzylinders zeigen sie keine Lagebeziehungen; Rindenstränge fehlen den Wurzeln durchaus. Auffallend erscheint, daß die Achse dieser Knospen allgemein der Tangente statt dem Radius der Tragwurzel gleichgerichtet ist. (Tafel III, Fig. 5.) Normal scheinen die Wurzelknospen nach Ausbildung von 3—8 Blättern zu ruhen, bis die Achse nach der Samenreife oder einer Beschädigung abstirbt; in den Kulturen findet man aber, vielleicht als Folge schlechter Vegetationsbedingungen, ein reichliches Auswachsen der Knospen, aus welchen man die Lobelie leicht gärtnerisch vermehren kann.

In Parenthese mag hier erwähnt werden, daß die Achselknospenbildung am Stamm sehr reduziert ist. Nur wenige Male sah ich an der Stammbasis einzelne, schlecht ausgebildete Augen. Wenn sie noch von der Erde bedeckt werden, so vermögen sie auszuwachsen; in der oberen Region meiner Stämme fand ich aber nicht einmal die Anlagen von Achselknospen. Man möchte daher vermuten, daß die Lobelia Rhynchopetalum das Vermögen der Wurzelknospenbildung gewissermaßen als Ersatz für den fast vollständigen Verlust ihrer normalen Dicotyledonenverzweigung ausgebildet habe.

Das Blatt. Wenn aus dem anatomischen Bau einer Pflanze Rückschlüsse auf ihre biologische Stellung gezogen werden sollen, so

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

ist natürlich auch das Blatt zu berücksichtigen. Bisher ist aber nur von dem Leit- und Stützgewebe des Blattes die Rede gewesen.

Unsere Lobelie hat beiderseits Palisadenparenchym, was damit zusammenhängen mag, daß die Pflanze stets freisteht, also allseitigen Lichtzustrom hat, und daß die Blätter erst geraume Zeit nach ihrer Entfaltung in horizontale oder noch stärkere Neigung kommen. Das Palisadenparenchym bildet aber innerhalb des Blattes (Figur 7) weite

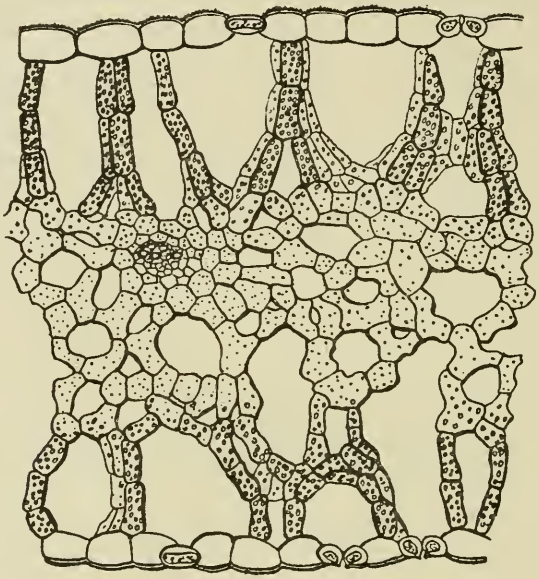


Fig. 7.
Blattquerschnitt (Fragment); 100 : 1.

Kammern, deren Wände aus drei, seltener vier Lagen superponierter Zellen bestehen. Beide Epidermen, besonders aber die der Unterseite, sind reich an nicht versenkten Spaltöffnungen, die natürlich über (resp. unter) den Palisadenkammern stehen. Die Cuticula ist dünn und auf der Oberseite durchweg, an der Unterseite nur stellenweise mit Rillen versehen. Diese Beschaffenheit deutet darauf hin, daß die Cuticula weniger als mechanische Stütze der Epidermis dient, denn als Schutz gegen Benetzung, welche bei der großen Laubmasse und dem statisch schlechten Stammbau der Baumlobelie im Regensturm gefährlich sein müßte. Die Benetzbarkeit wird ferner von einem allerdings nur schwachen Wachsüberzug herabgesetzt.

Von Interesse ist auch die Funktion der kurzen, derben Haare, welche an erwachsenen Blättern nur spärlich, an jungen aber in dichter Stellung gefunden werden. Wie man sich an Querschnitten durch den kompakten Knospenkegel leicht überzeugt, halten die querabstehenden

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

Haare die zahlreichen, in der Knospe vereinigten Blätter in gewisser Distanz voneinander und schaffen so die Möglichkeit eines geregelten Gasaustausches. Die Mehrzahl der Haare ist entsprechend dieser Sperrfunktion an der Spitze rechtwinklig umgebogen. Ähnliche Sperrhaare finden sich bekanntlich in Schließblättern, z. B. denjenigen der Stipa tenacissima.

Das Assimilat der Lobelien ist Inulin, doch führen die Gefäßbündel wohlgefüllte Stärkescheiden, und auch die Schließzellen der Spaltöffnungen enthalten Stärke. An diesen beiden Stellen kann also das Inulin keinen Ersatz für Amylum liefern. Die Stärkekörner in den Bündelscheiden dürften Statolithen sein. Die Chloroplasten der Palisadenzellen sind dauernd stärkefrei, ebenso die Milchsaftgefäße.

Die biologische Stellung der Lobelia Rhynchopetalum. Versuchen wir nun unserer Pflanze auf Grund ihrer Anatomie ihre biologische Stellung anzuweisen, so deutet zunächst die Beschaffenheit des Blattes an, daß wir es mit einer mäßig hygrophilen Art zu tun haben. Die zahlreichen und über beide Blattseiten verteilten Spaltöffnungen müssen, zumal sie jedes besonderen Schutzes entbehren, eine ausgiebige Transpiration vermitteln. Die lockere Stellung der Palisadenzellen, der unsere Pflanze ihr fahles Grün verdankt, wird gleichfalls die Verdunstung befördern, während sie andererseits doch wohl auch zu dem dichten Stand der Blätter und ihrem hohen Lichtgenuß in Beziehung steht. Da endlich die Haarbedeckung ihrer Ausbildung nach nicht als Transpirationsschutz angesprochen werden kann, so müssen wir annehmen, daß die Lobelia Rhynchopetalum an ihren natürlichen Standorten stets genügend Wasser zur Verfügung hat, um eine kräftige Transpiration zu unterhalten.

Sehr zweifelhaft aber muß es sein, ob es die direkte Wasserversorgung aus dem Boden ist, die hier vorherrscht. Über die Regenmengen und die noch wichtigere Frage ihrer zeitlichen Verteilung in den abessinischen Hochgebirgen stehen mir Angaben freilich nicht zur Seite — vielleicht fehlen sie noch ganz. Aber unsere Lobelie teilt, wie eingangs erwähnt, ihre Standorte mit einer ausgeprägt xerophytischen Vegetation. Sie verfügt zwar über zahlreiche und fast fleischige, nicht aber über tiefgehende Wurzeln; sie wird also aus dem torfigen Boden, in dem sie gedeiht, zur feuchten Zeit reichlich Wasser aufnehmen können, zur trockenen dagegen vorwiegend auf ihre eigenen Vorräte angewiesen sein.

Wie die rübenförmigen Wurzeln, so weist der Stamm mit seinem Parenchymreichtum auf das Vorhandensein eines Speicherbetriebes hin, doch bleibt zu untersuchen, ob es sich um eigentliche Wasserspeicherung handelt. Unsere Pflanze produziert ja als Abschluß ihrer Vegetation eine kolossale Infloreszenz, und ihr Reservematerial, das

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

sie zu dieser Leistung vielleicht schon lange vorher anzuhäufen beginnt, ist Inulin, das zu seiner Lösung bedeutender Wassermengen bedarf. So ist die Wasserspeicherung im Stamm vielleicht nur ein Mittel zum Zweck der Inulinansammlung.

Doch dieser Annahme stehen große Bedenken entgegen. Denn der Lobelienstamm ist nicht nur an saftigem Parenchym, sondern auch an Gefäßbündeln sehr reich. Diese aber weisen, da sie als statischer Apparat eine zu ihrer Massenentfaltung geringe Leistungsfähigkeit besitzen, auf desto ausgiebigere Leitungsvorgänge hin. Zur einmaligen Aussaugung des Parenchyms, das natürlich seinen Reservestoffgehalt an die Reproduktionsorgane abzugeben hat, müßte wohl ein weit einfacherer Apparat genügen, auch wäre nicht zu ersehen, warum alle Teile der Leitungsbahnen gerade an die Blättter angeschlossen sind.

Daß diese Überlegungen berechtigt sind, lehrt das unten zu besprechende Verhalten anderer Baumlobelien, welche gleichfalls Inulin führen, dabei aber recht arm an Parenchym sind. Wir haben in Lobelia Rhynchopetalum eine Art vor uns, die an Orten, welche sonst nur Xerophyten ihre Lebensbedingungen gewähren, eine große und lebhaft transspirierende Laubmasse tragen kann, weil sie für deren bedeutenden Wasserbedarf im eigenen Körper genügende Reserven führt, — eine Pflanze also, die in ihrem Laub hygrophil, in ihrem Stamm xerophil ist.

Wenn es ferner auffallend erscheinen mußte, daß unsere Lobelie eine immergrüne Laubmasse trägt, obwohl sie dem Gefrieren ausgesetzt und durch Schnee kaum geschützt ist, so gibt vielleicht der eigentümliche Bau der Pflanze auch hierfür die Erklärung. Denn beim Gefrieren verlieren die Zellen Wasser und brauchen, wenn sie beim Auftauen keinen Schaden haben sollen, raschen Ersatz. Es ist wohl wahrscheinlich, daß bei den geringen Kältegraden, die in unserem Fall allein in Frage kommen, und der Beschränkung der Frostperioden auf die kurzen tropischen Nächte, der durch dicken Kork isolierte Stamm nicht mitgefrieren wird, ja daß vielleicht schon die Blattmittelrippen, welche ja ungewöhnlich kompakt gebaut sind, vom Frost verschont bleiben. Unter diesen Voraussetzungen, deren Prüfung mir zurzeit leider unmöglich ist, könnte wohl der Wasservorrat des Stammes, da er den Blättern durch ein hochentwickeltes Leitsystem gut zugänglich ist, ein Mittel zur Abwehr von Frostschäden darstellen.

Betrachtet man die Anordnung der Leitelemente im Lobelienstamm unter dem Gesichtspunkt der Wasserversorgung des Blätterschopfes, so erscheint sie nicht mehr ungewöhnlich, sondern durchaus zweckmäßig. Von den Wurzeln gehen direkte Bahnen im geschlossenen Holzzylinder zu den Blättern. An die jedes einzelne Blatt versorgenden Mittelstränge sind aber Nebenleitungen angeschaltet, derart, daß wenn

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

das Blatt die zugeführte Wassermenge nicht ganz aufnimmt, der Überschuß in das Rindenparenchym abgegeben wird. Ebenso vermag auch der Holzzylinder mittels der stehengebliebenen Strangstücke abgefallener Blätter die Rinde in ihrer ganzen Ausdehnung mit Saft zu füllen. Alle Teile des Wasserspeichers, selbst die mehrere Meter entfernten, sind mit den funktionierenden Blättern in doppelter Verbindung, einmal der genannten durch den Zentralzylinder, und sodann noch unmittelbar durch das Rindenbündelnetz. Wie der gesammte Wasserspeicher von einer starken und nicht einmal durch Lenticellen unterbrochenen Korkhülle — dem Blattnarbengewebe — nach außen abgeschlossen ist, so fehlt ihm auch die Borkenbildung, welcher ja die peripherischen Teile des Bündelnetzes zum Opfer fallen müßten.

Nur scheinbar widerspricht dieser Auffassung des Lobelienstammes als Wasserspeicher die Tatsache, daß er hohl ist. Wir sahen schon, welche Bedeutung die sich nach oben erweiternde Stammhöhle für eine statisch so unvollkommen gebaute und an der Spitze belastete Achse haben muß, weil sie den Schwerpunkt tiefer legt. Weiter aber wird die Höhle der Pflanze als Gasreservoir dienen und den von der Außenwelt fast hermetisch abgeschlossenen Parenchymmassen des Stammes die Atmung erleichtern. Wenn Stammhöhlen bei den eigentlichen Succulenten selten sind, so erklärt sich das bekanntlich durch den besonderen Verlauf ihrer Atmung, welche nur bis zur Bildung organischer Säuren führt, sodaß für die Aufnahme voluminöser Gase keine Schutzräume nötig sind; nicht succulente Xerophyten haben wohl in großer Verbreitung innere Atemgashöhlen.

Vergleiche mit anderen Pflanzen. Die Frage liegt nahe, welchen Pflanzen die Djibarra in ihrem Stammbau ähnlich ist? Die Zusammensetzung ihres Holz- und Bastkörpers aus einzelnen Radien, die nur von Bündelparenchym, nicht von echten Markstrahlen getrennt werden, teilt unsre Lobelie mit vielen, wenn nicht allen Campanulaceen und den krautigen Angehörigen mehrerer anderer Familien. Das ist bereits oben erwähnt; wir dürfen uns also auf die Frage beschränken, welche anderen Pflanzen ähnliche Rindenstränge neben einem normalen Holzring besitzen? Dabei lassen wir es dahingestellt, ob die „Rindenstränge“ diese Bezeichnung wirklich und im strengen Sinne verdienen, oder ob es sich nur um relativ selbständige in der Rinde verbleibende Teile der Blattspur handelt.

Rindenstränge sind keine sehr häufige Erscheinung. Pflanzen mit mehrsträngiger Blattspur zeigen manchmal die Absonderlichkeit, daß ihre Stränge alle (gewisse Begonien) oder nur die lateralen (Calycanthaceen) durch 1—2 Internodien rindenläufig sind, und dann erst in den Bündelzylinder eintreten. Haben Pflanzen mit mehrsträngiger Spur zugleich gestauchte Achsen, so pflegt der Bündelverlauf kompliziert

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

und scheinbar unregelmäßig zu werden (z. B. bei Primula Auricula); ein Teil der Bündel ordnet sich eventuell zum Kreise und anastomosiert seitlich so reichlich, daß ein Hohlzylindernetz entsteht (Gunnera, Nymphaeaceen); die außerhalb des Ringes verlaufenden Bündel könnte man als Rindenstränge bezeichnen, aber es sind auch markständige Bündel vorhanden, die stammeigen sein können. Es resultiert eine Verteilung der Leitbündel und des Dickenzuwachses, die mit dem Rhizomcharakter der Objekte und ihrer Nährstoff-, nicht Wasserspeicherung, zusammenhängt; das System ist wesentlich anders als bei der Djibarra. Etwas bessere Vergleichspunkte geben die Stammsucculenten. Geflügelte Achsen führen bei den Rhipsalideen in den Flügeln rindenläufige oder gar rindeneigene Bündel, neben welchen ein geschlossener Holz-Bast-Zylinder vorhanden ist. Hier kämen wir also schon zu ähnlicheren Verhältnissen in der Bündelverteilung, es ist aber zu betonen, daß, wie morphologisch ein Unterschied besteht — das geschlossene Bündelrohr der Rhipsalideen ist stammeigen —, so auch funktionell, denn der Strangverlauf in der Rinde dieser geflügelten und anderer Succulentenstämme steht, da die Laubblätter stark reduziert sind, im Dienste des Assimilationsgeschäftes, das von der Djibarra lediglich von den Blättern besorgt wird. Am deutlichsten lehren wohl gewisse Kakteen (z. B. Phyllocactus-Arten) mit ihren in der Außenrinde flächenförmig aufgelösten Leitsträngen, in welcher bestimmenden Art die besonderen Lebensaufgaben auf den Bündelverlauf einwirken. Aus solcher Erkenntnis heraus möchte ich es motivieren, daß ich auf die morphologische Seite unseres Problems, d. h. auf die Homologien der Bündelarten, im Zusammenhang dieser Vergleiche nicht den Hauptwert lege.

In Bau und Funktion gleichzeitig zeigt unser Lobelienstamm eine wirkliche Übereinstimmung nur mit den Achsen der einfacher gebauten Cycadeen, z. B. Zamia, Dioon, Stangeria. Schon Bower hat betont, daß die Ähnlichkeit beider Stämme nicht nur äußerlich in dem Mangel einer Verzweigung und der völligen Bedeckung mit verkorkten Blattnarben, sondern auch anatomisch begründet ist; ja er meinte, daß ein fossil ohne Blätter oder Blüten gefundener Djibarrastamm, wenn sein Erhaltungszustand eine anatomische Untersuchung zuließe, als Cycadeenstamm gedeutet werden würde. Zwar fehlt der Blattspur der Zapfenfarne der Medianstrang, und die Lateralbündel, zwei an der Zahl, legen sich nach einem längeren Verlauf in der Rinde an den geschlossenen Bündelzylinder an; aber unterwegs bilden sie ein Netz gleicher Art, wie bei Lobelia Rhynchopetalum, zusammengesetzt aus rindenläufigen Teilen der Spur, die unter wiederholter Gabelung teils Quergürtel, teils Verbindungsstränge zwischen den Spursystemen benachbarter, speziell auch übereinanderstehender Blätter darstellen.

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

Der geschlossene Bündelzylinder hat, wie bei unserer Lobelie, ein kontinuierliches, aber sehr wenig ausgiebiges Dickenwachstum; auch die Rindenstränge wachsen sekundär, wenn auch mehr in die Länge als in die Dicke. Ein ausgiebiges Dickenwachstum müssen dagegen die Rindenstränge gewisser Cycadofilices besessen haben, so Medullosa stellata, Ptychoxylon u. a.; in manchen Einzelheiten gleichen sie der Lobelia Rhynchopetalum mehr, als die heutigen Cycadeen. Erwähnt mag noch sein, daß, wie die Djibarra, auch die Cycadeen und, soweit wir wissen, ebenso die Cycadofilices (Medullosa anglica) in ihren Wurzeln keine Komplikationen des Strangverlaufes, sondern normalen Bau mit relativ starkem sekundärem Dickenwachstum zeigen, sowie endlich, daß die zweisträngige Blattspur der Cycadeen durch Spaltung des Blattmittelbündels, ähnlich wie die Auxiliarstränge der Lobelie, zustande kommt.

Bis in alle Konsequenzen läßt sich die Analogie allerdings nicht ausspinnen. Denn die Cycadeen sind nicht nur in ihrem Stamm Xerophyten, sondern ganz besonders auch in ihren Blättern, die demnach in Bau und Charakter sehr weit von denen der Lobelia Rhynchopetalum abweichen.

So gelangen wir zu dem gewiß überraschenden Ergebnis, daß eine Pflanze, die ihre Stelle unter den höchststehenden Dicotyledonen hat, in ihrem Stammbau die größte Übereinstimmung mit einer Gruppe von Gewächsen zeigt, die sich kaum über das Niveau der Archegoniaten erheben, daß eine ganz moderne Art so nahe Beziehungen zu Pflanzen der Dyas-, Trias- und Juraperiode aufweist, die in die Gegenwart nur mit wenigen fremdartigen Species hineinragen. Zum Teil sind es gewiß ähnliche Lebensanforderungen, — die Nötigung das Parenchym des Stammes als Wasserspeicher zu benützen und entsprechend gegen Transspiration zu sichern, — welche die Übereinstimmung erklären, und in diesem Sinne dürfen wir wohl von einer Konvergenzerscheinung sprechen; es ist aber zu beachten, daß die Dicotyledonen sonst[1]), wie auch in abweichender Weise die Monocotyledonen-Bäume, den Speicherstamm nach anderen, ihnen eigenen Weisen ausgebildet haben. Und die Einführung des an sich wertvollen Begriffes der Konvergenz darf uns auch darüber nicht hinwegtäuschen, daß eine ganz moderne Pflanze auf ein System zurückgreift, das in der Gesamtentwickelung des Pflanzenreiches eine niedere, länger verlassene Stufe bedeutet. Denn wenn man auch die Reihen der Angiospermen kaum unmittelbar von den uns bekannten Gymnospermenfamilien herleiten wird, so bleiben diese doch die unerläßlichen Vermittler zwischen den ersten echten

---

[1]) Vgl. die Cacteen und besonders die säulenstämmige, gleichfalls wasserspeichernde Carica Papaya.

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

Landpflanzen, der Pteridophytenwelt, und denjenigen Pflanzen, die jetzt auf unserer Erde herrschen.

Andere Lobelienarten. Auf der Suche nach Zwischenstufen, welche den gewaltigen Abstand der Lobelia Rhynchopetalum von den anderen Dicotyledonen mit Stammbildung überbrücken könnten, wenden wir uns zunächst den Angehörigen der arten- und formenreichen Gattung Lobelia zu, an welche sich noch einige Gattungen eng anschließen.

Eine vergleichende anatomische Untersuchung der Lobelioideen gab Ydrac[1]). Leider war mir das Original nicht zugänglich; nach dem Referat im Just'schen Jahresbericht[2]) scheint der Verfasser Abweichungen vom normalen Bündelverlauf nicht gefunden zu haben. Ferner gab Bower in seiner mehrfach zitierten Arbeit an, daß er bei Lobelia macrostachya, L. splendens var. ignea und L. Erinus ebenso wie bei einem Siphocampylus vergebens nach Rindensträngen gesucht habe. Andere in Frage kommende Angaben habe ich nicht gefunden.

Nun sind seit Bowers verdienstvoller Arbeit über Lobelia Rhynchopetalum aus Zentralafrika eine ganze Anzahl habituell ähnlicher Riesenlobelien bekannt geworden. Es schien mir von höchstem Interesse genaueres über den Stammbau dieser nächstverwandten Arten aus der Sektion Tylomium (inkl. Rhynchopetalum) zu erfahren. Leider scheinen aber von ihnen Stammproben selten mitgebracht worden zu sein, und so gelang es mir schließlich nur von drei Tylomien Untersuchungsmaterial zu erhalten. Es sind zwei afrikanische und eine asiatische Art, von den amerikanischen habe ich keine untersuchen können.

Eine Baumlobelie vom Ruwenzori mag den Anfang machen. Ich erhielt von ihr ein Stammstück, das von der Expedition des Herzogs der Abruzzen Ludwig Amadeus von Savoyen gesammelt war, durch die Güte des Herrn Professor Oreste Mattirolo in Turin, dem ich auch an dieser Stelle bestens danken möchte. Bezeichnet war das Stück als „Lobelia Deckeni?"; nach den schönen Photographien, welche das Reisewerk des Herzogs schmücken, dürfte es sich wohl eher um die schlankere Lobelia Stuhlmannii Schweinf. handeln, welche mit L. Deckenii gemeinsam im Ericaceen- und Senecio-Johnstonii-Gürtel des Ruwenzori häufig vorkommt. Diese Formation ist an die feuchten Abhänge des Gebirges gebunden und erreicht nirgends die Gipfelregion oder auch nur die Nachbarschaft der Schneelinie. Lobelia Stuhlmannii unterscheidet sich habituell von L. Rhynchopetalum durch ihre zierlichere Gestalt, schmälere Blätter und längere Bracteen; der Stamm scheint nur Manneshöhe zu erreichen, während die Infloreszenz wieder sehr ansehnlich ist.

---

[1]) Recherches anatomiques sur les Lobeliacées, Paris 1905.

[2]) Bd. 33, II, S. 500.

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

Das untersuchte Stammstück stellt einen Ring von 5,5 cm Durchmesser dar. Die korkige Rinde ist nur 1—2 mm stark, der Holzkörper 4—5 mm; gegen die weite Stammhöhle springt eine schmale Leiste von Markgewebe etwa 2 mm weit vor. Die Stammoberfläche wird vollständig von den Blattnarben bedeckt, die mäßig in die Quere gezogene und ein wenig schiefe Sechsecke bilden (Figur 8).

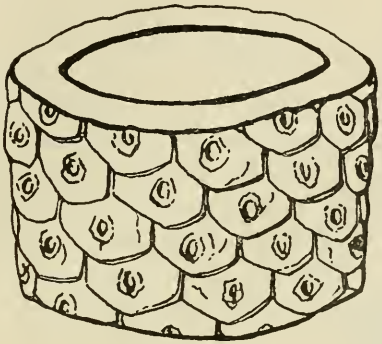


Fig. 8.
Lobeliastamm vom Ruwenzori (Lobelia Stuhlmannii?); 1 : 1.

Zur Bestimmung der Blattstellung reichte das Material nicht aus; vermutlich liegt auch hier ein hohes Glied der Hauptreihe vor.

Schon eine flüchtige Betrachtung lehrt, daß diese Lobelienart unmöglich größere Wasservorräte im Stamme speichern kann; dazu fehlt es ihr zu sehr an Parenchym. Das Mark ist bis auf wenige Lagen getüpfelter Zellen zerstört, die Rinde ist dünn, das Holz recht hart. Freilich sind die falschen Markstrahlen hier zum Teil weit mächtiger als bei der Djibarra, aber sie bestehen nur aus flachen, tafelförmigen Zellen mit dicken, derb getüpfelten Wänden; sie dürften also vorwiegend an der Festigung des Holzkörpers beteiligt sein. Im primären Xylem überwiegen Spiralgefäße, im sekundären Tüpfeltracheen verschiedener Ausbildung mit stets stark geneigten Diaphragmen; sonst erkennt man keinen Unterschied beider Holzarten, wie sich auch die Jahresproduktionen nicht gegeneinander absetzen. Die Rinde führt oxalsauren Kalk; ich erwähne dies nur, weil Ydrac in keiner der von ihm untersuchten Lobelioideen Oxalatkristalle gefunden hatte.

Der Spurverlauf ist ziemlich einfach. Etwa in der Mitte jeder Blattnarbe findet man eine kraterförmige Einsenkung mit gewulstetem Rande; dieser besteht aus einem ringförmigen Gefäßbündel, welches ein auswitterndes Parenchym umschließt. Die Xylem-Phloëm-Radien dieses Gefäßbündels sammeln sich am Grunde der Krateröffnung

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

(Figur 9), wobei diejenigen der Unterseite eine scharfe Knickung machen, und verlaufen dann vereint, geradlinig und etwas nach außen, durch die Rinde hinunter bis in das Areal der nächst tiefer stehenden Blattnarbe. Hier stößt die Spur auf einen kegelförmigen Auswuchs des sekundären Holzkörpers, der vorwiegend aus Zellen besteht, die in Bau und Anordnung denen der falschen Markstrahlen gleichen. Die Xylemelemente der Spur breiten sich über die Oberseite dieses Kegels aus und verlaufen schließlich in das Stammholz. In dem Winkel zwischen dem Holzkörper und dem Kegel findet man eine enge Öffnung, die in einen von lockerem Parenchym halberfüllten Kanal führt; dieser durchsetzt in bogigem Verlauf den ganzen Holzkörper und mündet in die Stammhöhle. Vor der äußeren Öffnung des Kanals liegen in der Rinde große Lacunen, die bis in die Nachbarschaft der trichterförmigen Aushöhlung der Blattnarbe führen. In der Krateröffnung selbst ist der Kork so locker, daß wir hier geradezu von einem Ersatz für die fehlenden Lenticellen sprechen dürfen. Offenbar dient auch der Stammholzkanal im Verein mit diesen Einrichtungen in der Rinde der Gaszirkulation. Im übrigen bestehen die Blattnarben aus sehr derbem Kork, in welchem die obliterierten Bündelelemente und Milchröhren Inseln und Knoten bilden.

Fig. 9.
Lobelienstamm vom Ruwenzori (Lobelia Stuhlmannii?), Radialschnitt durch den äußeren Teil des Holzes und die Rinde, median durch eine Blattnarbe, den Spurgang zeigend; 6 : 1.

Leider gestattete mein Material keine Entscheidung der Frage, wie die aus dem Holzkörper herausragenden Kegel entstehen. Aber der Vergleich mit dem uns bekannten Spureintritt der Lobelia Rhynchopetalum (vgl. Textfigur 5) macht es wahrscheinlich, daß auch hier die Xylemstrahlen der Spur von einem Gewebepolster aufgenommen werden, das dann nachträglich verholzt und wohl auch noch radial wächst. Der Kanal im Holz entspricht offenbar dem dreieckigen Parenchymfeld oberhalb des Spureintrittes der Djibarra.

Lobelia Stuhlmannii (?) hat also keine Rindenbündel; ihre Spur verläuft nur auf kurze Strecke in der Rinde, ohne sich hier zu teilen. Aus dem Dichtstand der Blätter, welcher, wie wir oben sahen, für die Komplikation des Spurverlaufes von Bedeutung hätte sein können,

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

ergibt sich hier nur, daß der Eintritt der Spur in den Holzkörper im Areal einer tieferstehenden Blattnarbe erfolgt.

Lobelia Volkensii Engl. var. ulugurensis Engl., von welcher ich ein schönes Stammstück von den Uluguru-Bergen bei Mrogoro (Deutsch-Ost-Afrika) durch die Liebenswürdigkeit des Herrn Dr. Hubert Winkler erhielt, gehört vorwiegend der unteren Bergwaldzone an, erreicht aber nach Engler am Kilimandscharo noch die obere Baumgrenze[1]). Diese Art hat einen schlankeren, holzreicheren Stamm als Lobelia Rhynchopetalum und mißt mit der Infloreszenz 3—5 m. Das untersuchte Stammstück hat 6 cm Durchmesser, davon entfallen 2 cm auf das erhaltenbleibende Mark, etwa ebensoviel beträgt die Dicke des Holzes, während die Rinde im trockenen Zustande nur $\frac{1}{2}$ mm mißt; in warmem Wasser gequellt, kam sie auf etwas über 1 mm Dicke. Die Blattnarben sind sehr groß (2,5—2,8 cm breit, 2—3 cm hoch), schildförmig und in solchem Abstand gestellt, daß sie nur etwa $\frac{1}{3}$ der Stammoberfläche bedecken (Figur 10). In jedem Blattwinkel steht eine Achselsproßanlage, die aber wohl nie zur Entwickelung kommt. Die Blattstellung ist $\frac{5}{13}$. Die Kutikula bleibt über dem sehr schwachen Kork erhalten, runzelt sich aber stark und bricht unregelmäßig über den höchsten Längsrunzeln auf. An jede Blattnarbe schließt rechts und links eine große spaltenförmige Lenticelle (ca. 7 mm lang, bis 4 mm breit) an.

Fig. 10.
Lobelia Volkensii var. ulugurensis, Stammstück mit Blattnarben; 0,66 : 1.

Das Mark bildet im erwachsenen Stamm pergamentartige Blätter, die im Abstand von einigen Millimetern durch die Stammhöhle gespannt sind; sie bestehen aus zusammengefallenen, scheinbar zusammengedrückten Lagen von Parenchymzellen. Das Holz ist trotz völligen Mangels an Fasern und anderen Sclereiden recht fest und zeigt keine Jahresringe. Entfernt man die Rinde, so sieht man unter der Mitte jeder Blattnarbe den Eingang eines weiten Kanals, der den Holz-

---

[1]) Vgl. Deutsch-Ost-Afrika, Bd. V, A. Engler, Pflanzenwelt Ost-Afrikas und der Nachbargebiete, S. 131 a. a. O.

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

körper quer durchsetzt. Aus der Mündung (Figur 11) ragt, hier oben, ein Holzzäpfchen heraus, an das sich ein Teil der Blattspur anlegt; die Mehrzahl der Spurradien wird aber von zwei lippenartigen Wülsten aufgenommen, welche die untere Hälfte der Öffnung begrenzen; die Spurverbindungen der Achselknospen sind vollständig obliteriert. Legt man die abgezogene Rinde wieder auf, so erkennt man, daß die Spur auf dem kürzesten Wege zu der Kanalmündung gelangt, hier also garnicht mehr rindenläufig ist. Aus den Kanälen selbst kann man leicht einige Schläuche aus dünnwandigen Parenchymzellen ziehen; gegen die Stammhöhlen öffnen sich die Gänge mittels eines Spaltes, der von zwei schmalen, vorspringenden Leisten flankiert wird. Führt man eine Präpariernadel in den Kanal ein, so sieht man die Spitze stets zwischen je zwei der oben erwähnten Markdiaphragmen hervorkommen. — Auch hier scheinen die das Holz durchbohrenden Gänge im Dienst der Gasverteilung zu stehen, da sie sich ja gegen das Blattnarbengewebe öffnen, das aus lockerem Kork besteht und an zwei große Lenticellen anstößt. Es ließe sich denken, daß Lobelia Volkensii solche Gasbahnen wegen der dichten Beschaffenheit ihres Holzkörpers brauchte.

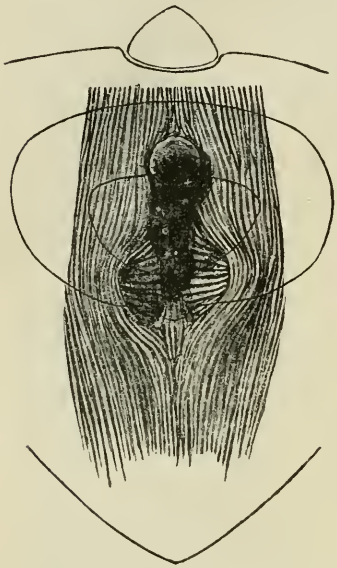


Fig. 11.
Lobelia Volkensii var. ulugurensis; Holzkörper unterhalb einer durch Umrißlinien angedeuteten Blattnarbe; aus dem Kanal sind die Parenchymlamellen herausgezogen; 4 : 1.

Von den großen asiatischen Tylomium-Arten konnte ich eine der stattlichsten untersuchen, Lobelia nicotianaefolia Heyne von Ceylon, die auch auf Mittelgebirgen Indiens vorkommt. Von dieser Art erhielt ich von Herrn Professor Penzig in Genua, der mich hierdurch wieder zu großem Dank verpflichtete, prächtige Proben, in Alkohol gut konserviert. Auch diese Spezies lebt im Walde, wenn auch wohl nur im lichten Buschwald, und in regenreichen Gebieten.

Lobelia nicotianaefolia hat einen hohlen Stamm, dessen Durchmesser an dem untersuchten Stück 4,5 cm beträgt. Die Stammhöhle ist etwa 2 cm weit und wird zunächst von einem 2—3 mm dicken Markmantel umgeben; das Holz ist 4—5 mm dick, die Rinde wieder

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

2—3 mm. Der Stamm dieser Lobelie ist also erheblich parenchymreicher, als der der vorgenannten Spezies. Die stark cuticularisierte Epidermis bleibt erhalten, der Kork ist so dünn, daß er dem Blick das grüne Rindenparenchym kaum verdeckt; selbst die Blattnarben schimmern grünlich. Seitlich an ihnen laufen zwei spaltenförmige Lenticellen herab (Figur 12). Die Blattstellung ließ sich an meiner

Fig. 12.
Lobelia nicotianaefolia, Stammstück mit Blattnarben; 1 : 1.

Probe nicht ganz sicher ermitteln; wahrscheinlich ist sie $\frac{13}{34}$; die Blattnarben stehen in solchem Abstand, daß etwa $^3/_4$ der Stammoberfläche frei bleibt.

Das Holz dieser Spezies läßt wieder keine Jahresringe erkennen und zeigt denselben kompakten Bau, wie das der letztgenannten afrikanischen Arten, ist aber viel weicher, da die Zellwände dünner und zugleich schwächer verholzt sind. Mark und Rinde bieten in anatomischer Hinsicht nichts bemerkenswertes, höchstens wäre ein schwach entwickeltes Kollenchym in der Außenrinde zu erwähnen.

Die wulstigen Blattnarben springen um 3—4 mm nach außen vor. Sie haben rundlich-nierenförmigen Umriß und enthalten nur ein sehr großes Bündel von ähnlichem Querschnitt; darüber steht eine Achsel-

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

knospe, die von mehreren Niederblättern lose umgeben wird. Löst man die Rinde vom Holzkörper stumpf ab, so zeigt sich, daß letzterer in jedes Narbenpolster einen konsolenartigen Vorsprung von etwa 4 mm Höhe treibt, der sich nach außen und oben verbreitert und mit gezacktem Rande die Xylemstreifen der Spur aufnimmt. Oberhalb der Konsole steht noch ein kleinerer, dornartiger Holzvorsprung, an den sich die Leitstränge der Achselknospe anlegen; zwischen ihm und der Konsole findet man auch hier den Eingang eines von Parenchym erfüllten Holzkanales, welcher jedoch so eng ist, daß die Einführung einer Sonde nicht gelang.

Lobelia nicotianaefolia stellt in Rücksicht des Spurverlaufes das extreme Gegenteil der Lobelia Rhynchopetalum dar. Denn das Xylem der Blattmittelrippe durchläuft nicht einmal die fleischige Rinde als freier Strang, sondern wird unmittelbar unter der Korkschicht der Blattnarbe von holzigen Vorsprüngen des Stammholzes aufgenommen.

Keine der drei der Djibarra nächst verwandten und habituell ähnlichen Tylomium-Arten besitzt also Rindenbündel. Lobelia Rhynchopetalum steht somit in ihrem Stammbau selbst ihren Sektionsgenossen gegenüber ganz unvermittelt da.

Andere Campanulaceen. Einige Angehörige dieser Familie — einzelne Arten der Gattungen Campanula, Specularia, Phyteuma u. a. — zeigen in ihrem Stammbau gewisse Anomalien, die hier zu erwähnen sind. Zunächst kommen bei einigen Arten Xylemstränge im Mark vor, bei anderen vollständige Gefäßbündel, doch meist mit abnormer Anordnung der Komponenten. Diese markläufigen Bündel — es sind, wie Weiß[1]) nachgewiesen hat, Teile der Blattspuren — können mittels eigenen Cambiums in die Dicke wachsen. Bei Campanula pyramidalis bilden sie einen geschlossenen, inneren Holzzylinder mit sekundärem Dickenzuwachs. Diese Pflanze Dalmatiens, die wohl von allen Campanula-Arten die größte habituelle Ähnlichkeit mit den Lobelien der Sektion Tylomium hat und bis 4 m hoch wird, hat auch, neben normalem und accessorischem Holzring rindenläufige Bündel, aber in geringer und schwankender Zahl (3—5). Sie gehen hervor aus Lateralsträngen der Blattspuren, durchlaufen die Rinde in radialschiefer Richtung und legen sich erst tiefer an das peripherische Gefäßbündelsystem an. Was aber an ihnen besonders bemerkenswert ist, das ist der Umstand, daß sie, wie die Rindenbündel der Lobelia, allseitig gebaut und von Cambium umgeben sind, durch dessen Produktion sie in die Dicke wachsen.

Noch etwas anderes ist an diesen Glockenblumen sehr merkwürdig: nächstverwandte Spezies zeigen im Bündelverlauf große

---

[1]) Das markständige Gefäßbündelsystem einiger Dicotyledonen in seiner Beziehung zu den Blattspuren, Botan. Zentralblatt Bd. 15, 1883.

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

Differenzen, ja, nicht einmal die Individuen der gleichen Art stimmen in dieser Beziehung überein. Daraus erklären sich viele der Widersprüche, welche sich in den Angaben der Autoren über den Spurverlauf der Campanula-Arten finden[1]). Im allgemeinen kann man sagen, daß die Komplikationen im Stammbau der Glockenblumen mit der Größe und dem Blütenreichtum der einzelnen Individuen, wie auch der ganzen Arten steigen; freilich gibt es auch große und vielblütige Arten mit normalem Stammbau, so Campanula rapunculoides und Medium.

Phylogenetische Betrachtungen. Ein ähnliches Variieren im Stammbau, wie es heute noch die nahe verwandten Glockenblumen zeigen, müssen wohl auch die Lobelien besessen haben, als aus ihnen ihr jetziger Formenreichtum entstand. Dabei mag auch, wiederum wie bei den Glockenblumen, die allgemeine Vergrößerung der Gestalt und im besonderen der Infloreszenz auf die Variation eingewirkt haben. Denn offenbar sind die ausdauernden Arten der Gattung Lobelia, die einen holzigen Stamm von stattlicher Höhe bilden, aus Kräutern entstanden zu denken, die in der näheren wie in der ferneren Verwandtschaft durchaus vorherrschen. Es müssen wohl besonders in tropischen Gebirgen herrschende Faktoren bei dieser Umwandlung von Kräutern in fast baumartige Gestalten mitgewirkt haben. So sagt A. Engler[2]) von den Riesenlobelien und Senecionen: „Sie entsprechen in ihrem Habitus den auf den kanarischen Inseln so reichlich vertretenen Gewächsen verschiedener Familien, bei denen unter dem Einfluß einer flachen Temperaturkurve eine nur wenig unterbrochene Entwickelung der Blätter am Vegetationspunkt erfolgt, die zur Schopfbildung führt, bei denen erst nach vollkommener Erstarkung der Sprosse ein reichblütiger Blütenstand auf einmal die durch lange Assimilationstätigkeit angesammelten Baustoffe aufbraucht". Weiter betont Engler die Feuchtigkeit der Standorte, die die Wuchsüppigkeit der ostafrikanischen Baumlobelien erkläre. Wie nun aber auch diese Größenzunahme zustande gekommen sein mag, sicher wurde von ihr der Stammbau in erster Linie betroffen. Eine einfache Vermehrung der leitenden und mechanischen Einheiten konnte vielleicht nicht genügen; die wesentlich erhöhte Inanspruchnahme, die veränderte Ökonomie konnten zu tiefergreifenden Änderungen Anregung geben, auf eine etwa vorhandene Varibilität richtend wirken.

Die erste Heimat der afrikanischen Baumlobelien werden wir in den Bergwäldern im weiten Umkreis des Victoria-Nyanza zu suchen haben, in dem Gebiet zwischen Ruwenzori, Kenia, Kilimandscharo und den Uluguru-Bergen. Unsere Lobelien müssen Waldpflanzen ge-

---

[1]) cfr. Weiß, l, c. [2]) l. c. S. 128.

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

wesen sein, wie mehrere Arten, z. B. die untersuchte Lobelia Volkensii, es heute noch ist, — das verraten die großen, ungeschützten Blätter; sie müssen auch ein nicht ganz geringes Lichtbedürfnis gehabt haben, denn sie erheben ihren Blätterschopf auf schlankem, bald blattlosem Schaft zum Licht empor nnd bevorzugen die Ränder oder lichtere Stellen der Wälder. Daß sie kontinuierliches Wachstum ohne Jahresperioden aufweisen, deutet nicht nur auf ein gleichmäßig warmes Klima, sondern auch auf eine leidlich gleichmäßige Verteilung der Niederschläge oder doch auf nicht versiegende Bodenfeuchtigkeit, alles Faktoren, die im östlichen Zentralafrika nur in den Gebirgen gewährleistet sind.

Von diesen großen Waldpflanzen, als deren Typus Lobelia Volkensii gelten kann, sind nun einige in höhere Regionen gelangt und jetzt zum Teil nur hier heimisch. Was sie dort hinauftrieb, läßt sich nur vermuten. So könnte eine geringe Steigerung ihres Lichtbedürfnisses die Baumlobelien aus dem dichten Nebelwald des Kilimandscharo oder Ruwenzori an die obere Waldgrenze emporgeführt haben, wo sie wesentlich günstigere Beleuchtungsverhältnisse fanden. Diese Ursache scheint denn auch für die beiden Tylomien des Ruwenzori, Lobelia Deckenii und Lobelia Stuhlmannii, zuzutreffen, die im lichten Erica arborea- und Senecionen-Wald zuhause sind. Auf den an Niederschlägen schon wesentlich ärmeren Gebirgen weiter östlich dürfte auch die gleichmäßigere Regenverteilung und namentlich das Vorkommen feuchter, offener Stellen in den höheren Regionen die Lobelien in der Wahl ihrer Standorte beeinflußt haben. Ich denke hier besonders an zwei Arten des Kenia, Lobelia Gregoriana und Lobelia Telekii, die zwischen 3000 und 5000 m zuhause sind; die erste dieser beiden Arten, von welcher E. G. Baker[1]) ein Habitusbild gegeben hat, läßt in ihrem gedrungenen Wuchs und der Haarbekleidung ihrer Blätter deutlich den Einfluß des Höhenklimas erkennen.

Da die Mehrzahl der Baumlobelien trotz ihrer kleinen, leicht transportfähigen Samen auf ein enges Gebiet, meist nur einen Gebirgsstock beschränkt ist, so darf man wohl annehmen, daß sie erst hier die für sie jetzt charakteristische Gestalt angenommen haben.

Eine dieser großen Lobelien gelangte auf das weit nach Norden vorgeschobene abessinische Hochland. Sie fand hier nur auf den bedeutendsten Erhebungen eine einigermaßen günstige Verteilung der Niederschläge vor; die tieferen Lagen, die vom September bis zum April außer seltenen unregelmäßigen Gewitterschauern überhaupt keinen Regen erhalten, waren unserer Lobelie unzugänglich, da sie keine

---

[1]) The journal of Botany, Bd. 32, Taf. 340.

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

Trockenruhe kannte. Ihr großes Lichtbedürfnis verhinderte sie ebenso feuchte Schluchten oder die Bachufer auf den niederen Plateaus zu besiedeln, wo eine dichte Vegetation ihr das Licht streitig gemacht hätte; aus den gleichen Gründen blieb ihr der immergrüne Wald und die trockene Savanne verschlossen.

An ihren Standorten auf den höchsten Schollen Abessinens, wo sie noch den ihr zusagenden humösen Boden vorfand, vermochte die Djibarra aber nur auszuhalten, wenn sie für die auch hier noch recht ungleichmäßige Regenverteilung, ja verhältnismäßige Regenarmut durch Anlage eigener Wasserspeicher Abhilfe zu schaffen und sich zugleich an den Frost und seine wasserentziehende Wirkung zu gewöhnen lernte. Im Prinzip muß die Lobelia Rhynchopetalum diesen Anforderungen schon gewachsen gewesen sein, als sie ihnen zuerst begegnete. Aber es erscheint undenkbar, daß sie ihren heutigen, von dem ihrer nächsten Verwandten so stark abweichenden Stammbau in voller Ausbildung schon besessen habe, als sie grade dorthin verschlagen wurde, wo ihr eben dieser Bau so wertvoll werden sollte. Will man aber nicht ein so unwahrscheinliches Zusammentreffen annehmen, so wird man, gestützt auf die bei Campanula noch herrschenden Verhältnisse, vermuten, daß auch die Lobelia im Stammbau variierte, als sie Abessinien besiedelte. Mag nun unter erschwerten Lebensbedingungen eine besonders strenge Auslese stattgefunden haben, oder mag die starke Inanspruchnahme des Speicherparenchyms und des Rindenbündelsystems auf deren Ausbildung fördernd gewirkt haben — wir nehmen hier den Lamarckischen Gedanken auf —, jedenfalls erscheint logisch befriedigend nur die Annahme, daß die Lobelia Rhynchopetalum ihre Bauabweichungen in Berührung mit den herrschenden Bedingungen der Umgebung zu solcher Eigenart ausgebildet habe.

Breslau, Pflanzenphysiologisches Institut der Kgl. Universität, Dezember 1910.

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

Tafelerklärung.

Tafel II.

Gruppe von Lobelia Rhynchopetalum oberhalb von Temirk (3600 m), Semiengebirge, Abessinien.

Tafel III.

Figur 1. Stammscheitel einer schwachen, dreijährigen Pflanze; 80:1.

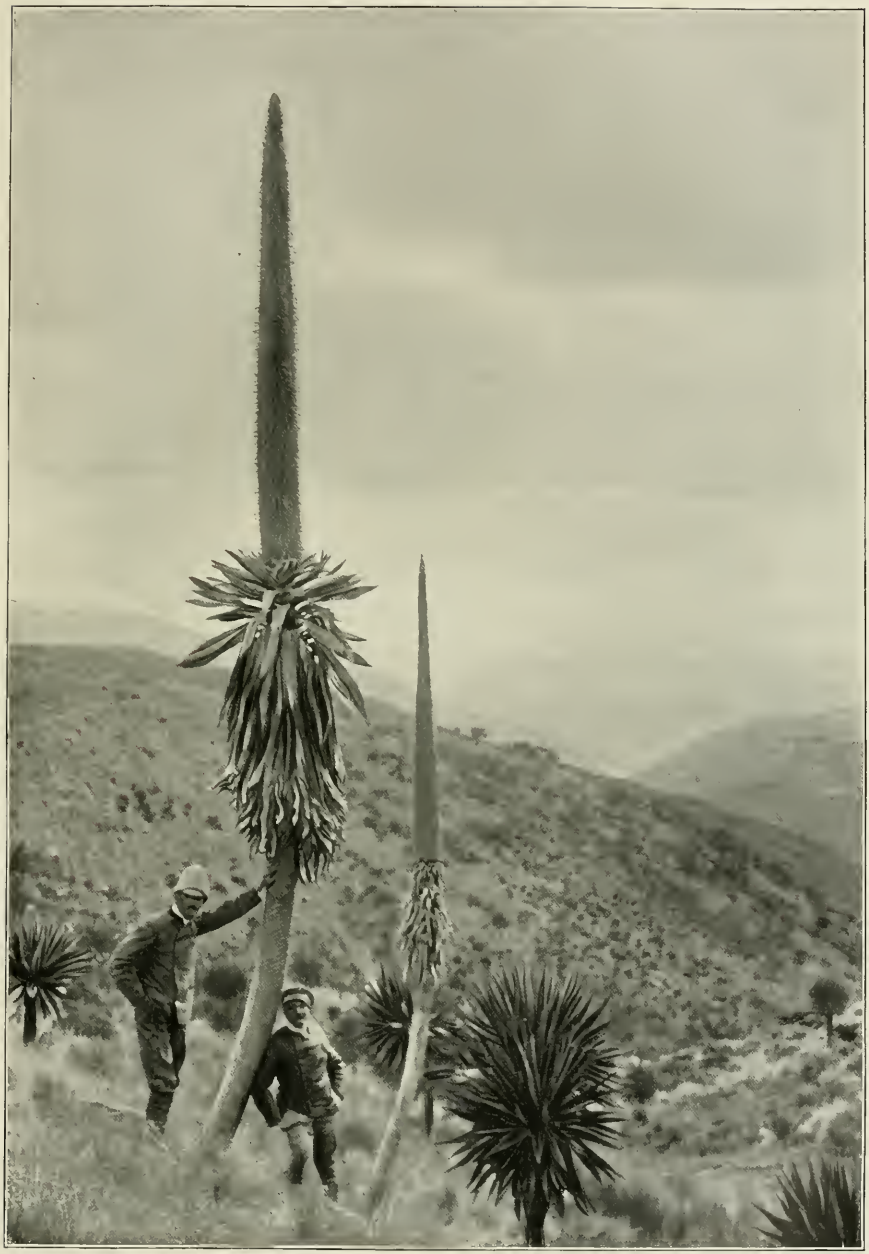
Figur 2. Die Scheitelwölbung des geschlossenen Bündelzylinders mit den Ansätzen der Blattmittelspuren, von der Rinde befreit, etwas schematisiert; 30:1.

Figur 3. und 4. Die äußeren und die inneren Lagen des rindenläufigen Bündelnetzes aus einem starken, fünfjährigen Stamm; 3:1.

Figur 5. Wurzelknospe in der Außenrinde einer rübenförmigen Wurzel, tangentiale Außenansicht; 60:1. An dem ersten Blatt ist das Zellnetz eingezeichnet.

Druck von R. Nischkowsky in Breslau.

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



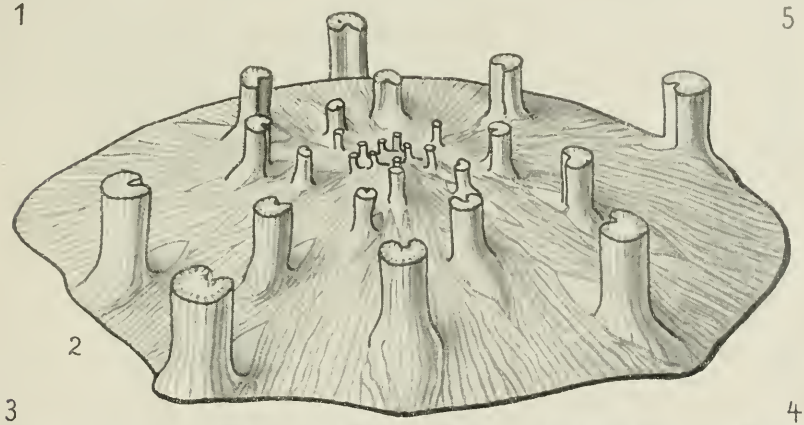
F. Rosen phot. *Louis Gerstner, Kunstanstalt, Leipzig*

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

Digitized by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA); www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

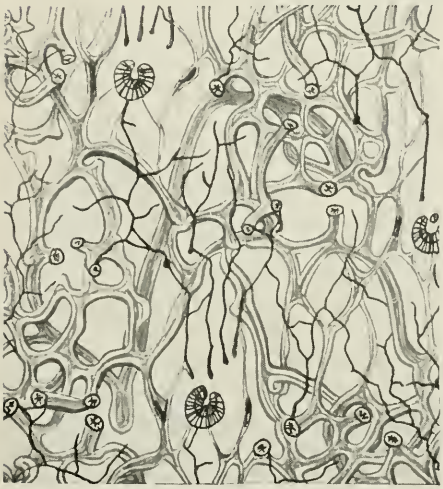
1

5



2

3



4

Louis Gerstner, Kunstanstalt, Leipzig

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Beiträge zur Biologie der Pflanzen

Jahr/Year: 1911

Band/Volume: 10_2

Autor(en)/Author(s): Rosen Felix

Artikel/Article: Die biologische Stellung der abessinischen Baumlobelie 265-298