

Phyton (Austria)	Vol. 18	Fasc. 1—2	57—69	10. 6. 1977
------------------	---------	-----------	-------	-------------

## Morphologische Beobachtungen an Sämlingen von *Sambucus nigra*

Von

Hans F. NEUBAUER \*)

Mit 2 Abbildungen

Eingegangen am 13. September 1976

### Zusammenfassung

1. Die ersten Laubblätter von Sämlingen des Schwarzen Holunders (*Sambucus nigra* L.) entbehren stets der Nebenblätter; das gilt auch zu meist für die beiden ersten Blattpaare an Neuaustrieben aus den überwinterten Knospen älterer Büsche. Auch die Blätter dicht unterhalb von Blütenständen sowie die letzten, im Spätsommer vor dem Stillstand des Wachstums entstehenden Blätter sind meistens nebenblattlos.

2. Der Keimblattstiel enthält (distal) nur ein (erkennbares) Leitbündel, die Stiele der Erstlingsblätter drei, die Stiele der weiteren (Übergangs-) Blätter fünf und die der Folgeblätter bis zu neun Bündel, zuzüglich der kleinen Nebenbündel.

3. Die Knoten sind (insgesamt) 8- bis 10-lakunig. Da die Blätter gegenständig sind, wird jedes einzelne Blatt durch ein Bündel aus der Mittellakune und ein oder zwei Bündelpaar(e) aus (einem) lateralen Lakunenpaar(en) versorgt; es bezieht überdies noch ein Bündelpaar, welches aus einem in der Flankenmitte gelegenen lateralen Lakunenpaar her stammt. Aus diesem, den beiden Blättern gemeinsamen Lakunenpaar entstammt ein Bündelpaar, welches sich sofort gabelt und in jedes Blatt einen Gabelast entsendet. Dadurch treten in jeden Blattgrund fünf Hauptleitbündel ein, welche durch Anastomosen und neue Abzweigungen einige zusätzliche Nebenbündel liefern können, deren Anzahl der Zweig- bzw. der Blatt(stiel)-stärke entspricht.

---

\*) Prof. Dr. H. F. NEUBAUER, Botanisches Institut der Justus Liebig-Universität, Senckenbergstraße 17—21, D-63 Gießen (Privat: Schillerstraße 7, D-63 Gießen)

4. Jedes Nebenblatt wird durch ein von einem der Gabeläste des (gemeinsamen) Flankenlakunenbündels abzweigendes, relativ schwaches Leitbündel versorgt.

5. Den ersten Blattpaaren des Sämlings fehlt das „untere (= Blattgrund-) Bündelgeflecht“ („primary nerving center“).

6. Dicht unterhalb der Rachisknoten bilden die Leitbündel des Blattstieles ein „oberes Bündelgeflecht“ („Rachisknotengeflecht“), an welchem der Dorsalmedianus zunächst unbeteiligt bleibt; er anastomosiert erst in der Basis des nächsten Rachisgliedes mit seinen Nachbarbündeln. Aus dem Rachisknotengeflecht ordnen sich drei Gruppen von Leitbündeln in V- bis U-Form an, welche das nächste distale Rachisglied und die beiden Stielchen des hier abzweigenden Fiederpaares versorgen. Ein solches Rachisknotengeflecht tritt an der Basis eines jeden Fiederpaares auf.

### Summary

1. Stipules are missing in primary leaves of seedlings of *Sambucus nigra* L. The first two pairs of leaves which develop from hibernated buds on shoots of old elder shrubs in spring are exstipulate, too. In similar way, "late"-developed leaves on long shoots at the end of summer just before growth stops as well as leaves closely below inflorescences, also lack the stipules.

2. The vascular supply of cotyledonar petioles apparently consists of a single strand only. Primary leaves receive three, later leaves five, and fully developed consecutive leaves receive, in addition to few smaller accessory strands, not more than nine bundles.

3. The nodium of elder is 8- (to 10-) lacunary. Since the leaves are opposite, each leaf is supplied by one median trace which derives from the median lacune, one (two) pair(s) of leaf traces originating from one (two) pair(s) of lateral lacunes, and in addition, by one more pair of traces deriving from a pair of "common gaps" situated in the middle of the nodal flanks. When leaving the "common gap" this bundle bifurcates immediately, in this way supplying one branch to either leaf as its outermost lateral petiolar bundle. Thus each leaf base receives five (seven) main traces in addition to few accessory bundles in stronger leaves on rather vigorous twigs.

4. Each stipule is supplied by a single relatively weak vascular strand which departs from branches of the "common gap" lateral lacunary bundle just after its bifurcation.

5. There is no anastomosing of bundles in petiolar bases of primary leaves.

6. Just below the insertion of leaflets heavy anastomosing of the vascular bundles takes place within the rachis nodium. Out of this network three groups of bundles, arranged in V- or U-shape, will result: the middle

group is supplying the next distal rachis member, whereas both lateral groups will supply the leaflets. The dorsal-median bundle is not now involved in this anastomosing; it will, however, connect by a pair of smaller strands to either of both neighbouring lateral bundles in the base of the next distal rachis member. This kind of "pulvinary anastomosing" of the rachis bundles is to be observed in every rachidal yoke where leaflets are inserted.

### Einleitung und Fragestellung

Studien über den Verlauf der Leitbündel im Knoten und im Blattgrund von Pelargonien (NEUBAUER 1971, 1972, 1974) haben gezeigt, daß alle untersuchten Arten dieser Gattung dreilakunige Knoten besitzen und daß ihre Nebenblätter stets durch Leitstränge versorgt werden, welche von den aus den seitlichen Lakunen stammenden Bündeln abzweigen. Es ergab sich ferner, daß sich das mittlere Lakunenbündel sofort nach seinem Eintritt in den Blatt(stiel)grund in drei Äste teilt, von denen die beiden seitlich abzweigenden Äste alsbald mit den von den seitlichen Lakunenbündeln heranführenden Reststrängen verschmelzen. Aus diesem als „unteres Bündelgeflecht“ („primary nerving center“ im Sinne von CROIZAT 1940) bezeichneten Teilungs- und Verschmelzungsprodukt der drei Lakunenbündel entspringen nun fast unvermittelt insgesamt sieben Bündel zur weiteren Versorgung des Blattstieles, wobei die beiden äußeren Lateralenpaare alsbald verschmelzen. Daraus ergibt sich das für die Pelargonienblattstiele typische Querschnittsbild mit fünf Hauptleitbündeln. Es wurde ferner beobachtet (NEUBAUER 1974), daß die Erstlingsblätter der Pelargonien sämlinge keine Nebenblätter besitzen; demgemäß werden auch keine zu ihrer Versorgung von den seitlichen Lakunenbündeln abzweigenden Stränge angelegt. Selbst wenn an einem der nächsten Übergangsblätter kleine Nebenblätter erscheinen, so kann deren Versorgung mit Leitbündeln bisweilen noch überhaupt fehlen oder nur sehr einfach sein; in solchen Fällen durchzieht nur ein einziges unverzweigtes, nur aus wenigen leitenden Elementen bestehendes Bündel die Mitte des Nebenblattes und erreicht oft nicht die Spitze.

Im folgenden werden ähnliche Beobachtungen am Schwarzen Holunder, *Sambucus nigra* L., mitgeteilt.

### Material und Methode

Der Holunderstrauch ist in Mitteleuropa gemein; da im späteren Sommer die reifen Früchte von Vögeln angenommen und überallhin vertragen werden, sind Sämlinge zu jeder Jahreszeit in allen gewünschten Entwicklungsstadien zur Verfügung. Wie in den früheren Untersuchungen an Pelargonien, lassen sich auch beim Holunder die Beobachtungen am bequemsten an Mikrotomschnitten von 50 oder 100  $\mu\text{m}$  Dicke durch-



führen, die serienweise von frischem Materiale hergestellt werden. Dazu sind aber nur junge Knoten dicht unterhalb der noch wachsenden Triebspitze geeignet; ältere, bereits verholzte Teile sind unbrauchbar, da die Schnitte nur allzu leicht zerreißen. Anfärben der bereits verholzten Elemente der Leitbündel (am besten mit Phlorogluzin/Salzsäure) oder die Verwendung eines Polarisationsmikroskopes beschleunigt die Durchsicht der Schnittserien ganz wesentlich. Es genügt zumeist, die Beobachtungen zu notieren; besonders auffallende Schnitte werden (mit Aristophot) rasch aufgenommen.

### Anmerkungen zur Morphologie

Die Blätter sind ausnahmslos gegenständig. Auf das Paar der Keimblätter des Sämlings folgen zwei Paare ungeteilter Erstlingsblätter; die des unteren Paares sind schwächer und haben eine viel kleinere Fläche als die des zweiten Paares. Auf diese folgen wieder zwei Paare nunmehr trifoliolater Blätter, von denen die des unteren Paares auch wieder viel schwächer sind als die des höher stehenden Paares, deren unpaare Endfieder bei kräftigen Exemplaren auch schon zweigeteilt sein kann, was die Ausgliederung eines zweiten Fiederpaares andeutet (vgl. NEUBAUER 1959). Darüber trägt der Holundersämling zwei weitere Paare jetzt aber quinquefoliater Blätter, welche in Form und Symmetrie nur noch selten Unregelmäßigkeiten aufweisen.

Diese Erstlings- und Übergangsblätter einschließlich des unteren Paares der quinquefoliolaten Blätter entbehren zumeist der Nebenblätter. Nur selten trägt eines der letzteren schon ein einziges, noch seltener bereits ein Paar von Nebenblättern, während sein Partner noch nebenblattlos ist. Auch das höher stehende zweite Paar der quinquefoliolaten Blätter kann noch nebenblattlos sein; es kann aber auch bald der eine Partner nur an der einen oder an beiden Flanken ein Nebenblatt aufweisen und nur bei kräftigen Sämlingen tragen diese beiden Blätter jedes ein Paar Nebenblätter.

Das 7. und die weiteren Blattpaare des Sämlings entsprechen der Folgeform; es sind unpaarig-dreijochige (also septemfoliolate) Fiederblätter mit Nebenblättern. Diese sind bei *Sambucus nigra* verhältnismäßig kleine, schmale oder walzliche, drüsige Gebilde, denen an feuchten Morgenstunden ein süß schmeckender und daher wohl Zucker enthaltender Flüssigkeitstropfen entquillt, was vielleicht mit ein Grund ist, weshalb Holunderbüsche so oft von zahlreichen Läusen und von Ameisen besetzt sind.

Die im Frühjahr aus den überwinterten Knospen alter Büsche hervorgehenden Seitentriebe tragen an der Basis drei bis fünf Paare von Schuppen, von denen sich die unteren kaum vergrößern, während die der oberen Paare auf ein Mehrfaches ihrer ursprünglichen Länge und Breite heranwachsen. Darüber steht bisweilen ein Paar von Übergangssphyllomen mit

kleiner Fläche und angedeuteter Fiederung, bis zu fünf kleinen und oft stark verbildeten Fiederchen. Ihr Stiel ist ähnlich wie bei den obersten Schuppen verbreitert und sie sind wie diese oft schokolade- bis lilabräunlich gefärbt. Zumeist aber stehen über den Schuppen sogleich zwei Paare von 5-fiedrigen Laubblättern ohne Nebenblätter. Erst das dritte Laubblattpaar weist die drüsig-walzlischen Nebenblätter auf, bisweilen nur eines an einem dieser Blätter oder auch an beiden, bisweilen bleibt eines dieser Blätter nebenblattlos oder entwickelt nur ein Nebenblatt, während das andere dieses Paares zwei Nebenblätter aufweist. Mitunter haben auch schon beide Blätter des 3. Paares je ein Paar Nebenblätter und entsprechen damit so wie die im weiteren Verlauf des Sommers erscheinenden Blätter der voll entwickelten Folgeform. Knospentriebe, welche Infloreszenzen tragen, entwickeln bei schwächeren Ruten oft nur zwei Paare von Laubblättern, die nebenblattlos bleiben. Wird noch ein drittes und eventuell sogar noch ein viertes Blattpaar entwickelt, so können diese, wenn auch bisweilen nur an der einen Blattgrundseite mit Nebenblättern ausgestattet sein.

Bei kräftigen Sämlingen können an einzelnen Blättern an der Basis der Fiederstielchen sog. Zwischenfiedern auftreten, welche äußerlich oft den drüsigen Nebenblättern vollkommen gleichen und unter entsprechenden Umständen auch Flüssigkeitströpfchen abgeben können. Obgleich solche relativ selten vorkommen, können solche Gebilde bei starken Trieben bisweilen an jedem Blatt beobachtet werden, ja gelegentlich auch an der Basis aller Fiederstielchen eines Blattes. Auch an den Jochen von Folgeblättern alter Büsche kommen sie keineswegs selten vor.

Gegen den Spätsommer zu, wenn sich das Wachstum verlangsamt, fehlen den Laubblättern wieder die Nebenblätter. Bei einen „verspäteten“ Sämling z. B. hatte schon das achte (d. i. das zweite der 7-fiedrigen Blätter) und das neunte Blattpaar keine Nebenblätter mehr gehabt.

Das gleiche läßt sich auch an den Zweigen alter Holunderbüsche beobachten, wenn gegen den Herbst zu das Wachstum zum Stillstand kommt.

### Blattstiele

An Sämlingen, welche im Freien gesammelt werden, sind die Keimblätter nur selten noch erhalten. Ihre Stiele zeigen im Querschnitt einen etwa halbkreisförmigen Umriss; sie besitzen nur ein einziges Leitbündel, in welchem allein die Elemente des Xylems schwach verholzt sind; es tritt erst nach einer längeren Wartezeit eine schwache rosa Färbung ein.

Die Stiele des ersten Blattpaares sind im Querschnitt etwa dreieckig und zeigen oben eine flache Rinne. Sie weisen wie auch die Stiele des 2. Blattpaares drei Leitbündel auf. Da die Bündel etwas kräftiger sind, er-



scheinen die seitlichen Konturen des Querschnittsbildes zwischen den Bündeln leicht eingedellt.

Diese Merkmale zeigen sich bei den Stielen des dritten Blattpaares noch etwas deutlicher; die Ränder vergrößern sich flügelartig. Erst die Stiele des vierten und des fünften Blattpaares werden von fünf Leitbündeln durchzogen. Es tritt noch ein Paar sehr kleiner Bündel hinzu, welche an den Kanten der Blattstiele dicht unter den Randflügeln verlaufen. Die Bündel sind nun deutlich in V-Form angeordnet und die seitlichen Kanten der Blattstiele weisen schon ein wohlausgebildetes Eckenkollenchym auf. In den Stielen des 5. Blattpaares wird das oberste Bündelpaar noch etwas kräftiger und die Blattstiele gewinnen an Höhe.

Die Stiele erwachsener Folgeblätter weisen stets diese fünf Hauptleitbündel auf. Zusätzlich können zwischen dem dorsalmedianen und den ihm benachbarten lateralen, sowie zwischen diesen und den oberen Randflügelbündeln kleine Leitstränge vorkommen, die wohl zumeist Anastomosenstränge sind. Auch in den Stielen sehr kräftiger Blätter sind selten mehr als neun Leitbündel vorhanden.

### Knoten und Blattgrundversorgung

Die Hypokotyle der untersuchten Sämlinge sind meist schon stark verholzt und durch sekundäres Dickenwachstum verändert. Über der Abzweigung des die Keimblätter versorgenden Spurenpaares ist der Holzkörper eingedellt und hinter den Dellen sind die Achselknospen der Keimblätter angelegt, die aber nur dann austreiben, wenn das Epikotyl verletzt ist. Eine „Bestockung“ der Holundersämlinge erfolgt zumeist, wenn überhaupt, durch Austreiben der Knospen aus den Achseln des ersten oder weniger anderer der untersten Laubblattpaare (vgl. BARNOLA 1972). An der Basis des Epikotyls zeigt sich dicht über den Keimblättern an den Flanken, also quer zur Keimblattmedianen, je ein verhältnismäßig großer, breiter Flügelwulst, der sich nach oben zu vergrößert und zur Aufnahme des Mittellakunenbündels beider Blätter des ersten Paares bestimmt ist, nach dessen Auszweigen in der Lakune dahinter die primordiale Achselknospe angelegt wird. Etwa auf gleicher Höhe treten zwei Paare seitlicher Lakunenbündel in die Kortex hinaus, die sich im Bogen den beiden Mittellakunenbündeln zuwenden, ohne aber Stränge zur Versorgung von Nebenblättern abzugeben. Auf diese Weise wird jeder Blattgrund durch drei Bündel versorgt, die hier noch keine Verflechtung bilden.

Der Knoten des zweiten Laubblattpaares zeigt im Querschnitt vier Flügelwülste. Ein Paar größerer Flügel verläuft quer zu jenen des ersten Blattpaares, also genau über den Keimblättern und ist zur Aufnahme der Mittellakunenbündel des zweiten Blattpaares bestimmt, während das andere Paar kleinerer Flügel an den Flanken des Knotens über den Blättern des ersten Paares verläuft. Diese Anordnung hängt mit der kreuz-

gegenständigen Stellung der Laubblätter zusammen. Auch in diesem Knoten verlassen außer den beiden Mittellakunenbündeln nur zwei Paare seitlicher Lakunenbündel den Stammbüdelzylinder, sodaß der Blattgrund auch dieser beiden Blätter je aus drei Lakunen versorgt wird und nur drei Bündel aufweist, welche keine Nebenblattspuren abgeben und kein Geflecht bilden.

Das darüber liegende Internodium weist im Querschnitt ein Paar größerer Flügelkanten zur Aufnahme der Mittellakunenbündel des dritten Blattpaares auf, jedoch sieht man an den Flanken, also über den Blättern des zweiten Paares, je drei kleine Flügelkanten, die eine Gruppe bildend nahe nebeneinander verlaufen. An jeder Flanke rücken hier drei Bündelpaare in die Kortex in Richtung auf diese drei Flügelkanten hinaus. Je ein Paar dieser seitlichen Lakunenbündel wendet sich dem zugehörigen Mittellakunenbündel zu und tritt im weiteren Verlauf in den Blattstielgrund ein. Das mittlere dieser drei seitlichen Paare von Lakunenbündel — wir wollen es kurz das Flankenbündel nennen — aber ist beiden Blättern dieses Knotens

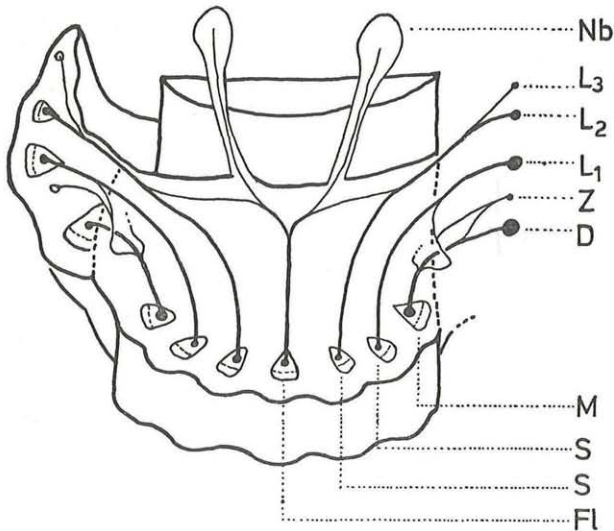


Abb. 1. Schematische Skizze des Leitbündelverlaufes in Knoten und Blattgrund bei *Sambucus nigra*. Flankenansicht. Der Knoten und die Ansätze der Stiele der beiden gegenständigen Blätter in der Medianebene halbiert und durchsichtig gedacht. Links: eine Blattstielhälfte angedeutet, rechts: nur die Leitbündel einer solchen; der Durchmesser der Punkte entspricht der Größe der Bündel. D = dorsalmedianes Blattstielbündel; Fl = das beiden Blättern gemeinsame Flankenlakunenbündel; L<sub>1</sub>, L<sub>2</sub>, L<sub>3</sub> = die drei (paarigen) lateralen Blattstielbündel; M = mittleres Lakunenbündel; Nb = Nebenblatt(bündel); S, S = die beiden (paarigen) seitlichen Lakunenbündel; Z = zusätzliches Bündel



gemeinsam. An jeder Flanke zieht dieses Bündel zuerst noch ein klein wenig senkrecht in die Höhe und gabelt sich dann (vgl. Abb. 1). Je ein Gabelast wendet sich nun dem einen bzw. den gegenüberliegenden Blattgrund zu. Auf diese Weise wird nun jeder Blattgrund durch fünf Bündel versorgt, welche eigentlich fünf Lakunen entstammen sollten. Hier aber entspringen die beiden kleinsten, im Blattstiel zu oberst und dicht unter den Randflügeln verlaufenden Bündel einem gemeinsamen Lakunenpaar. Auch bei diesen bereits trifoliolaten Blättern wird weder ein Blattgrundgeflecht noch eine Abzweigung für Nebenblätter angelegt.

Bau und Verlauf der Bündel im vierten, fünften und im sechsten Knoten findet in ganz der gleichen Weise statt.

Auch der siebente Knoten weist die gleiche Anordnung und den gleichen Verlauf der Leitbündel auf: Neben dem Mittellakunenbündel treten zwei Paare von Bündeln aus den seitlichen Lakunen in den Blattgrund über, von denen, wie zuvor, das obere (adaxiale) Bündelpaar einem beiden Blättern gemeinsamen Lakunenpaar (vgl. HOWARD 1970) entstammt. Hier aber teilt sich nun das Mittellakunenbündel gleich nach seinem Übertritt in den Blattgrund in drei Äste. Die beiden seitlichen Äste anastomosieren bald mit den aus dem ersten seitlichen Lakunenpaar heranführenden Strängen. Auch die Äste des gemeinsamen Flankenlakunenbündelpaares anastomosieren mit den Strängen des benachbarten ersten seitlichen Lakunenbündelpaares, nachdem sie nach außen zu einen kleinen Ast abgegeben haben, welcher in das nunmehr schon vorhandene kleine, walzliche Nebenblatt einzieht. Dieses Anastomosieren der Bündel entspricht bereits dem bei den Pelargonien beobachteten „unteren Bündelgeflecht“, wengleich dies hier weniger deutlich ausgeprägt erscheint.

Sofern bei stärkeren Sämlingen bereits die beiden Blätter des sechsten Paares Nebenblätter aufweisen, tritt das eben geschilderte Verhalten der Bündel schon am sechsten Knoten ein. Im Blattstielgrund finden sich dann fünf größere Hauptleitbündel und aus Abzweigungen und Anastomosen hervorgehende kleine Zwischenbündel.

Im achten Knoten der Sämlinge sowie in kaum veränderter Weise in den weiteren Knoten der Holunderzweige, die die Folgeblätter tragen, spielen sich dieselben Vorgänge ab. An den Knoten von kräftigen Trieben älterer Büsche, die durchwegs 5- oder 7-fiedrige Blätter tragen, beobachtet man an den Flanken zwischen den abzweigenden Blattstielen je ein Paar kleiner, niedriger Flügelkanten, zwischen denen sich anstelle der gemeinsamen dritten Kante ein verhältnismäßig breiter Rücken befindet. Zu jedem der beiden gegenständigen Blätter gehören hier nebst dem Mittellakunenbündel zwei Paare seitlicher Lakunenbündel und außerdem unter der Mitte des eben erwähnten Rückens das eine Paar gemeinsamer Flankenlakunenbündel, welche sich gabeln, um je einen Ast in jedes der beiden Blätter zu entsenden. Es kann bisweilen vorkommen, daß dieser gemein-



samen Flankenlakune, welche dann etwas weiter ist, zwei bereits getrennte Leitstränge entspringen, welche je ein Nebenblattbündel abgeben, wenn sie sich nach vorn dem zugehörigen Blattgrund zuwenden.

### Die Rachisknoten

Im Stiel dicht unterhalb des ersten Fiederpaares finden sich bei einem zweijochig-fünffiedrigen Holunderblatt folgende Bündel: unterseits das dorsalmediane Bündel, das von einem Paar sehr kleiner Zwischenbündel

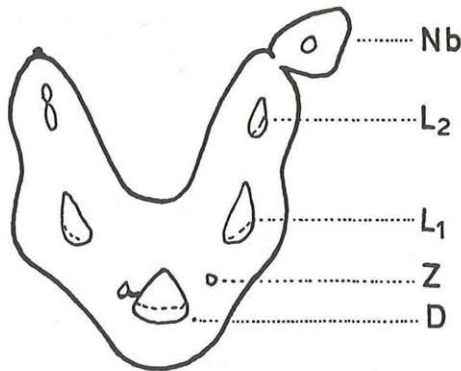


Abb. 2. Querschnitt durch den unteren Teil eines Blattstieles des Schwarzen Holunders auf der Höhe der Trennung der Nebenblätter vom Blattgrund  
Bezeichnungen wie in Abb. 1

flankiert wird. Darüber befinden sich drei Paare größerer Bündel, von denen die kleinsten zu äußerst oberseits verlaufen (Abb. 2). Nahe der Abzweigung der Fiederstielchen beginnen sich die obersten Bündel zu teilen, um allsogleich wieder Anastomosen mit den benachbarten Strängen zu bilden. Etwa 150  $\mu\text{m}$  weiter distal anastomosieren auf diese Weise alle jeweils benachbarten Bündel der einen und der anderen Seite miteinander, jedoch entstehen keine Anastomosen quer durch den „Markraum“ des Blattstieles, und nur das stärkste Bündel, der Dorsalmedianus, bleibt daran unbeteiligt. Aus diesem Geflecht bilden sich, anfänglich noch undeutlich, drei Gruppen von Bündeln heraus. In jeder der drei Gruppen beginnen sich nach dem Teilen und Wiederverschmelzen der Stränge wieder sieben Bündel in V- bis U-förmiger Anordnung herauszubilden, indem die einzelnen Bündel sich von unten d. i. vom Dorsalmedianus her aussondern. Danach treten die beiden oberen und etwas seitlich auf ungefähr gleicher Höhe gelegenen Gruppen in die Stielchen der beiden Fiedern ein, während

die untere Gruppe in die Forsetzung der Rachis eintritt. Oberhalb des Rachisknotens anstomosiert erst der Dorsalmedianus mittels nach einander abzweigender Stränge mit den beiden ihm benachbarten Bündeln. Dieser Vorgang wiederholt sich in allen Rachisknoten. Während die Zahl der Bündel unverändert sieben bleibt, sind besonders die beiden Bündel des obersten Lateralenpaares in den Fiederstielchen recht schwach. Im Stielchen der unpaaren Endfieder aber sind alle Bündel etwas stärker und besonders die beiden des obersten Paares sind deutlich kräftiger.

Besitzt ein Holunderblatt Zwischenfiedern, ganz gleich, ob diese als solche flächenförmige Gebilde darstellen, oder ob sie als drüsig-walzlische, den Nebenblattdrüsen dieser Art gleichende Strukturen entwickelt sind, dann werden dieselben durch einen Leitbündelstrang versorgt, welcher an der ventralen Oberseite aus dem Rachisknotengeflecht, häufig schon aus den beiden oberen seitlichen Gruppen, hervorgeht.

### Diskussion

Wenn man annimmt, daß das in der Zoologie allgemein anerkannte Biogenetische Grundgesetz auch in der Botanik seine Gültigkeit haben solle und daß demgemäß die Sämlings- und Erstlingsstadien den stammesgeschichtlichen Ablauf wenigstens einiger oder einzelner Entwicklungsvorgänge widerspiegeln, dann führt uns die Tatsache, daß die Nebenblätter den Erstlingsblättern von Sämlingen fehlen, wie es hier für *Sambucus* und schon früher für *Pelargonium* (NEUBAUER 1974) beobachtet wird, zu dem Schluß, daß die Nebenblätter wohl phylogenetisch verhältnismäßig junge Organe der Angiospermen zu sein scheinen.

Aufgrund ähnlicher Erwägungen dürfte wohl auch der Schluß zulässig sein, daß die Versorgung des Blattgrundes mit Leitbündeln aus dem Knoten, das weitere Verhalten dieser Leitbündel im Blattstiel und die Versorgung der Blattspreite keineswegs so konstant seien, wie es wohl zumeist stillschweigend angenommen zu werden scheint, sondern daß vielmehr bestimmte, in den Einzelheiten noch nicht restlos aufgeklärte Evolutionsvorgänge auch in diesem Bereich zu recht verschiedenen Formen und Entwicklungshöhen bei den einzelnen Angiospermengruppen geführt haben dürften, welche die hier herrschende Mannigfalt verständlich machen. Vor allem scheint die Leitbündelverflechtung („nerving center“ im Sinne CROIZATS 1940), wenn sie konstant und nach bestimmtem Muster festgelegt auftritt, wie etwa bei *Pelargonium* (NEUBAUER 1972, 1974), einen hohen Spezialisationszustand anzuzeigen. Ein direkter Übertritt der Leitbündel (Blattspuren = leaf traces) aus dem Knoten in den Blattgrund und ihr weiterer Verlauf durch den Blattstiel ohne die Bündelverflechtung im Blattgrund und ohne Abzweigung eines Stranges zur Nebenblattversorgung scheint einem ursprünglichen Verhalten zu entsprechen. Ein solches be-



gnet uns an den Erstlingsblättern bei Sämlingen der bisher untersuchten Arten (*Pelargonium*, *Sambucus*), jenes in mehr oder weniger komplexer Ausbildung an Folgeblättern, wobei Blattgrund und Blattstiel der Folgeblätter von Pelargonien den höchst spezialisierten Typus darstellen, der bisher beobachtet wurde.

In diesem Zusammenhang soll auch das Fehlen der Nebenblätter an den ersten Blattpaaren von Neutrieben, die aus überwinterten Achselknospen an Ästen und Zweigen älterer Holunderbüsche hervorgehen, die gebührende Beachtung finden, da dieser Umstand wohl auch zugunsten des soeben geäußerten Gedankens spricht. Hingegen scheint das Fehlen der drüsigen Stipulargebilde bei den Blättern dicht unterhalb der Blütenstände sowie an den Triebspitzen im Spätsommer und im Herbst, subjektiv betrachtet, eher einem Rückfall zur einfacheren, oder wenn man so sagen will, zur weniger spezialisierten Jugendform zu bedeuten.

Die Frage, welcher Knotentypus als primitiv und welcher als abgeleitet gelten solle, wurde in der Literatur schon zu wiederholten Malen erörtert, so u. a. von CANRIGHT 1955, KATO 1966, MARSDEN & BAILEY 1955, um einige ältere Autoren zu erwähnen. Eine Übersicht über dieses Problem bieten KAPOOR 1967 sowie auch einige Arbeiten jüngerer Datums (DICKISON 1969, HOWARD 1970). Doch offensichtlich konnte diese Frage bisher noch nicht endgültig entschieden werden. Uns liegen nun verschiedene, noch nicht veröffentlichte Befunde vor, welche anzudeuten scheinen, daß der mehr- bzw. der viellakunige Knoten und dementsprechend auch die mehr- bzw. vielspurige Leitbündelversorgung des Blattgrundes als ursprünglich, der wenig- bzw. der einlakunige Knoten hingegen und dementsprechend die wenig- bzw. einspurige Versorgung von Blattgrund und Blattstiel als abgeleitet gelten dürften; dafür sprechen auch die Befunde von BAAS (1975) an *Ilex*-Arten. Diese Frage kann aber auch hier noch keiner endgültigen Klärung zugeführt werden. Soviel kann aber bereits gesagt werden, daß solche Betrachtungen ohne die Berücksichtigung des genauen Verlaufes der Leitbündel im Blattgrund nicht zum Ziele führen, schon gar nicht ohne die Beachtung der Bildung von Bündelverflechtungen.

Ebensowenig wie die aus dem Knoten in den Blattgrund eingetretenen (Lakunen-)Bündel in derselben Lage und Anordnung weiter den ganzen Blattstiel durchlaufen und unverändert in die Blattfläche einziehen, sondern sich vor allem bei größeren Folgeblättern im Blattgrund erst zu Teilsträngen verzweigen, die sich wieder verbinden, ehe aus einem solchen (bei den einzelnen Pflanzensippen verschieden ausgebildeten) Geflecht die den Blattstiel durchziehenden Stränge hervorgehen, ebensowenig treten oft auch bei Fiederblättern die Leitbündel nicht unverändert an den Rachisknoten aus der Rachis in die Fiederstielchen über. Auch hier anastomosieren, verzweigen und verflechten sich die Bündel erst auf verschiedene, artspezifische Weise, ehe wieder aus solchen Geflechten die

Bündel hervorgehen, welche neu geordnet in den Fiederstielen und im nächsten Rachisglied weiterführen. Dieses Verhalten ist, soweit bekannt, bisher noch nicht beschrieben worden; weitere Untersuchungen sind noch im Gange und dieser ersten Studie werden in Kürze weitere Berichte nachfolgen.

#### Literatur

- BAAS P. 1975. Vegetative anatomy and affinities of *Aquifoliaceae*, *Sphenostemon*, *Phelline* and *Oncothea*. — *Blumea*, Leiden, 22: 311—407.
- BAILEY I. W. 1956. Nodal anatomy in retrospect. — *J. Arnold Arbor.* 37: 269—287.
- & NAST C. G. 1944. The comparative anatomy of the *Winteraceae* IV. Anatomy of the node and vascularization of the leaf. — *J. Arnold Arbor.* 25: 215—221.
- BARNOLA P. 1972. *Ann. Sci. Nat., Bot., Paris, Sér. 12, 13*, 369—400, zit. in: W. HAGEMANN, 1974: *Morphologie und Anatomie der höheren Pflanzen. Vegetationsorgane. Fortschr. Bot.* 37: 37—48.
- CANRIGHT J. E. 1955. The comparative morphology and relationships of the *Magnoliaceae* IV. Wood and nodal anatomy. — *J. Arnold Arbor.* 36: 119—140.
- CONTI A. 1937. Sulla distribuzione dei fasci fibro-vascolari nei piccioli di foglie semplici e composte. — *Atenea parm.*, 2. ser. 9: 371—386. (Ref. *BwB.* 47, 155).
- CROIZAT L. 1940. A comment on current notions concerning the leaf and bud scale of Angiosperms. — *Lingnan Science* 19: 49—66.
- DICKISON W. C. 1969. Comparative morphological studies in *Dilleniaceae*. IV. Anatomy of the node and vascularization of the leaf. — *J. Arnold Arbor.* 50: 384—410.
- HOWARD R. A. 1970. Some observations on the node of woody plants with special reference to the problem of the "split-lateral" versus the "common gap". — *Suppl. 1, Bot. J. Linn. Soc.* 63: 195—214.
- KAPOOR P. S. 1967. Morphological studies in *Sapotaceae* I. Anatomy of the node. — *Proc. Indian Ac. Sci., B*, 65: 153—160.
- KATO N. 1966. On the variation of nodal types in the woody plants. A contribution to the nodal anatomy. — *J. Jap. Bot., Tokyo* 41: 101—107.
- MARSDEN M. P. F. & BAILEY I. W. 1955. A fourth type of nodal anatomy in Dicotyledons, illustrated by *Clerodendron trichotomum* THUNB. — *J. Arnold Arbor.* 36: 1—51.
- NAPP-ZINN K. 1974. Anatomie des Angiospermenblattes. In: ZIMMERMANN *et al.* (Hg.) *Handbuch der Pflanzenanatomie*, 2. Aufl. Bd. 8, T. II A, 1 u. 2. — Berlin—Stuttgart.
- NEUBAUER H. F. 1959. Morphologie und Entwicklung des Blattes von *Oroxylum indicum*. — *Phyton, Horn*, 8: 93—101.
- 1971. Über Blattgrund und Stammknoten von Pelargonien. — *Österr. bot. Z.* 119: 141—153.



- 1972. Über den Bau der Blattstiele von *Pelargonium*. — Österr. bot. Z. 120: 391—412.
  - 1974. Anatomische Studien an Blattstielen und Nebenblättern von Sämlingen einiger Arten von *Pelargonium*. — Bot. Jb. Syst. 94: 54—64.
- SINNOTT E. W. 1914. The anatomy of the node as an aid in classification of the Angiosperms. — Amer. J. Bot. 1: 303—322.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Phyton, Annales Rei Botanicae, Horn](#)

Jahr/Year: 1977

Band/Volume: [18\\_1\\_2](#)

Autor(en)/Author(s): Neubauer Hans Franz

Artikel/Article: [Morphologische Beobachtungen an Sämlingen von Sambucus nigra. 57-69](#)