©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Morphologie und Entwicklung des Blattes von *Oroxylum indicum*

Von

Hans F. Neubauer (Bandung)

Mit 1 Abbildung

Eingelangt am 10. September 1958

Es scheint so, daß *Oroxylum indicum* (L.) Vent. unter den Angiospermen wohl eines der größten und dabei auch eines der im höchsten Grade zusammengesetzten Laubblätter besitzt, das in seiner Art wohl nur von den Wedeln tropischer Baumfarne übertroffen wird. Das Aufbauschema eines solchen voll erwachsenen Blattes ist in Fig. 15 wiedergegeben. Nach den Angaben von Backer 1949 kann das Blatt von *Oroxylum* bis zu 2 m lang werden. Ich schätze aber, daß dieses Maß verhältnismäßig nur selten erreicht werden dürfte. Das in der oben erwähnten Fig. 15 dargestellte Blatt stammt aus dem eigenen Hausgarten von einem nicht ganz vier Jahre alten Baume; es hatte von der Ansatzstelle bis zur Spitze der obersten Fieder eine Länge von 173 cm und eine Breite („Spannweite") von Spitze zu Spitze über die untersten Seitenarme von 145 cm. Da der Garten mitunter gedüngt und in längeren Trockenzeiten auch bewässert wird, sind die Kulturbedingungen hier sicher besser als an anderen Standorten und wir können daher kaum wesentlich größere Blätter oft erwarten. Dieses Blatt war aus insgesamt 431 Teilblättern aufgebaut. Zur Stunde trägt dieser Baum zwölf Paare kreuzgegenständiger Blätter, was etwa 10500 Teilblättern gleichkommt, jedes von der durchschnittlichen Größe eines Apfelblattes.

Der Stamm dieses Jungbaumes von 6½ m Höhe ist vorderhand noch unverzweigt; an ihm sind die Narben der abgefallenen Blätter, durch das Dickenwachstum des Stammes verbreitert, deutlich erhalten. Die jeweils ältesten Blätter werden in der Weise abgeworfen, daß zuerst die Teilblätter, dann die entferntesten, dünnsten Spindelglieder der Seitenspindeln höherer Ordnung, schließlich die Glieder der Hauptspindel und die Basalglieder der Seitenspindeln und zuletzt der eigentliche Blattstiel abfallen. An jeder Verzweigungsstelle ist in die Spindel ein Blattgelenk eingefügt, in welchem sich, sobald die darüber befindlichen Teile entfernt werden, eine Trennungsschicht ausbildet. Gelenke solcher Art (auch an anderen Organen) kann man gut mit dem in der englischsprachigen Literatur eingeführten Ausdrucke „abscission joints" bezeichnen (Vgl. Pijl 1952). Sie finden sich in sehr charakteristischer Weise auch an den Laubblättern von Pflanzen aus anderen Familien, wie z. B. bei Leguminosen, Rutaceen,

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Vitaceen und sogar bei einigen Farnen — nicht nur bei Bignoniaceen (SCHUMANN 1894).

Das sekundäre Dickenwachstum des Stammes ist als mäßig zu bezeichnen. Wohl beträgt der Durchmesser dieses Stammes dicht über dem Erdboden unmittelbar am Wurzelhalse 14 cm; in 1 m Höhe ist der Durchmesser nur 8½ cm. Weil die Blätter nur im oberen Teile des unverzweigten Stammes stehen und der Abstand zwischen den einzelnen Blattpaaren nie mehr als 20 cm, oft auch nur 8 cm beträgt, gewinnt der Baum ein palmenartiges Aussehen. Der Eindruck wird verstärkt, wenn man noch ältere Bäume betrachtet. Auch diese sind in der Regel nur wenig verzweigt und die ersten Seitenäste stehen in beachtlicher Höhe. Mir ist kein *Oroxylum*-Baum bekannt, der sich in weniger als 6 m Stammhöhe schon verzweigt hätte, außer die Spitze war gewaltsam beschädigt oder entfernt worden. Die Bäume scheinen sich erst zu verzweigen, wenn sie bereits geblüht haben. Auch die mir bekannten alten und verzweigten Bäume haben kaum mehr als etwa 10 Äste; die meisten sah ich an einem Baume in Südsumatra, von dem das Saatgut für diesen Kulturversuch stammte. Da die Äste wie die Blätter im obersten Teile des Stammes stehen, erinnert die Wuchsform dieses Baumes in gewissem Sinne an eine *Sigillaria* oder auch an ein altes Exemplar einer *Cycas*, wie man sie hier in vielen Gärten sehen kann, eine Wuchsform, die für einen dikotylen Baum gewiß etwas eigenartig anmutet.

Die Entwicklung eines so hoch zusammengesetzten Blattes, wie es das von *Oroxylum* ist, kann auf zweierlei Weise studiert werden, einmal rein ontogenetisch, wobei die Entwicklung des einzelnen Blattes von der Anlage im Knospenzustande bis zur vollen Entfaltung betrachtet wird, ein Verfahren, das von TROLL 1935 mit Erfolg angewendet und wiederholt empfohlen wurde. Andererseits gestattet auch die Beobachtung der Entwicklung eines einzelnen Individuums vom Keimlingsstadium bis zur Vollreife tiefe Einblicke in die Entstehungsgeschichte seines Blattes und mitunter sogar in die natürlichen Beziehungen verwandter Arten (MERKLIN 1846).

In der Individualentwicklung eines Baumes können wir aber die folgenden Schritte unterscheiden, wenn wir das embryonale Stadium im Samen vor der Keimung außer Acht lassen:

1. Das Sämlings- oder Keimlingsstadium, von der Keimung des Samens bis zur ersten Ruheperiode, welche keineswegs immer mit der Winterruhe zusammenzufallen braucht, besonders nicht in den Tropen. Dieses Entwicklungsstadium kann schon in wenigen Wochen durchmessen sein, um dann in eine kürzere oder auch beträchtlich lange Ruheperiode überzugehen, nach welcher der Baum in

2. das zweite Stadium der Jugendentwicklung eintritt, das auch wieder von verschieden langer Dauer sein kann. In diesem Stadium erreicht der Jungbaum mehr oder weniger schnell alle Eigenschaften des erwachsenen Baumes, jedoch noch nicht die Blühreife. Mit dem Eintritt in

3. das Stadium der Blühreife beginnt der Baum den längsten Abschnitt seines individuellen Lebens.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Dieses Schema läßt sich natürlich auch entsprechend auf andere Pflanzen von nicht nur geringer Wuchshöhe, sondern auch sogar auf einjährige Kräuter übertragen; nur werden dann die einzelnen Entwicklungsschritte in entsprechend kürzeren Zeiten durchmessen. Dabei können die Grenzen zwischen den einzelnen Stadien mehr oder weniger verwischt sein, oder es kann ein solches Stadium der Beobachtung überhaupt entgehen, meist deshalb, weil es nicht durch deutliche morphologische Unterschiede besonders ausgezeichnet ist oder weil auffällige Ruheperioden zwischen den einzelnen Stadien fehlen.

Die Zeitdauer der einzelnen Stadien ist recht verschieden. So verfallen z. B. besonders unter den Bedingungen im Waldinneren die Buchensämlinge in Mitteleuropa bereits im Frühsommer, nachdem sie wenige Blätter angelegt hatten, in einen Ruhezustand, der bis zum nächsten Frühling anhält, wenn sie bis dahin noch überhaupt am Leben geblieben sind. Unter günstigen Umständen jedoch treiben Obstsämlinge in Baumschulen schon nach einer kurzen Ruhepause wieder aus und wachsen bis zum Herbste schon zu Jungbäumen von etwa 1 m Größe heran. In diesem Falle ist es schwer zu sagen, wann das eigentliche Sämlingsstadium aufgehört hatte. In den Tropen zeigen viele Arten diese Entwicklungsstadien in höchst verwischter Weise, indem sie ohne sichtliche Ruhepause, aber doch mit wechselnder Geschwindigkeit zur Blühreife heranwachsen. Umgekehrt ist das Verhalten von *Agathis alba* bezeichnend, die nach der Keimung, nachdem nur die beiden Kotyledonen entwickelt wurden, das Wachstum mit einer (End-)Knospe zwischen diesen für längere Zeit unterbricht. Erst nach mehreren Wochen treibt diese Knospe aus, das junge Stämmchen trägt zunächst schuppenförmige kleine Blätter, die aber bald in die typische Form übergehen, ohne aber natürlich die volle Größe zu erreichen. Die Endknospe dieses Sprosses verharrt dann wieder für einige Wochen in einem Ruhezustande, und dieser Wechsel wiederholt sich bei *Agathis* durch das ganze Leben hindurch. Auch der Sämling von *Gnetum gnemon* und von *Garcinia mangostana* verfällt nach der Ausbildung der Erstlingsblätter in ein Ruhestadium, das sich zunächst regelmäßig stets nach der Entwicklung eines Stammstückes mit einem Blattpaare wiederholt. Wie lange dieser Zustand anhält, entzieht sich eigenen Beobachtungen, da die Sämlinge nicht länger als ein halbes Jahr am Leben erhalten blieben.

Im Sämlingsstadium geht bereits eine große Anzahl von Keimlingen zu Grunde. Andere können auch durch mehrere Jahre in diesem Stadium verharren und vegetieren, bis sie schließlich doch so weit erstarken, daß sie sich buchstäblich zum „Lichte durcharbeiten", oder sie werden allmählich zu einem späteren Zeitpunkte unterdrückt. Unter günstigen Umständen tritt der Baum im zweiten Lebensjahre in das nächste Stadium der Jugendentwicklung ein, um sich bis zur Blühreife zu entwickeln. Im allgemeinen aber wissen wir noch recht wenig, wann die Bäume der Tropen unter den verschieden günstigen Bedingungen die Blühreife erlangen.

Der Sämling von *Oroxylum*

Oroxylum besitzt tief zweilappige Keimblätter (Fig. 1 bis 5) mit etwas keilförmigem, aber nicht auffällig breitem Stiel. Von ihm treten, wie man bei Lupenbetrachtung sehr deutlich sehen kann, zwei bis drei Paare von

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

größeren Gefäßbündeln vollkommen getrennt in die Fläche der Keimblätter ein, um sich etwa im Mittelteile jedes der beiden Keimblattlappen in ganz feine Bündelstränge aufzulösen. Die Keimblätter von *Oroxylum* besitzen kein Hauptleitbündel und somit fehlt ihnen die Mittelrippe. Solche oder in ähnlicher Weise zweilappige Keimblätter finden sich außer bei einer Reihe weiterer Bignoniaceen auch bei Cruciferen und Convolvulaceen. Man gewinnt aber stets den Eindruck, daß es sich hierbei nicht um eine ursprüngliche Keimblattform handeln dürfte.

Das erste Paar gegenständiger Blätter wächst über den Keimblättern sehr bald heran. Diese ersten Blätter sind einfach, ungeteilt, oval, doch mit einer deutlich entwickelten Spitze („Träufelspitze"). Sie sind wohl wesentlich kleiner, aber in der Form von den Teilblättern oder Fiedern des voll ausgewachsenen Blattes nicht verschieden. Hingegen ist der Rand dieser ersten Laubblätter zum Unterschiede von den späterhin gefiederten Blättern auffallend gezähnt. Die seitlichen Blattrippen zweigen unpaarig von der Mittelrippe ab, treten in die Zähne mit einem Endteile ein und setzen sich bis in die Spitze des Zähnchens fort. Im Bereiche der Träufelspitze ist der Blattrand aber frei von Zähnen. Die Zähne selbst sind verschieden grob und in wechselndem Abstande. Es wurden auch mehrere Sämlinge gefunden, bei denen ein Zahn besonders stark ausgebildet war, sodaß es den Anschein erweckte, als ob sich eine Teilung der Blattfläche vom distalen Ende her bereits angebahnt hätte. (Man beachte die jeweils links vom Stämmchen abgebildeten Blätter in den Fig. 2 bis 4). Dieses

---

Abb. 1. *Oroxylum indicum* (L.) VENT.; Fig. 1 bis 14 in ⅓ der natürlichen Größe, Fig. 15 und 16 stärker verkleinert. — Fig. 1. Junger Sämling. — Fig. 2. Älterer Sämling, dessen linkes Laubblatt unter der Spitze einen auffällig groben Zahn besitzt. — Fig. 3. Sämling, dessen Stamm über dem ersten Laubblattpaare zurückgeschnitten wurde, dessen Achselknospen eben wieder austreiben. Das linke Laubblatt mit doppelter Spitze. — Fig. 4. Junger Sämling; das linke Laubblatt mit doppelter Spitze und auffallend grobem Zahn. — Fig. 5. Zurückgeschnittener Sämling mit zwei trifoliaten Blättern am neuen Austrieb. — Fig. 6. Einseitig gefiedertes Laubblatt eines Sämlings. — Fig. 7 und 8. Zwei Laubblätter eines im Schatten verkümmerten 2¼-jährigen Sämlings (8. 3. 1957). — Fig. 9 und 10. Zwei Laubblätter dieses Sämlings nach Verpflanzen (5. 5. 1957). — Fig. 11. Das erste unregelmäßig geteilte Laubblatt dieses Sämlings (12. 6. 1957). — Fig. 12, 13 und 14. Verschiedene Stadien unvollständiger Abspaltung von Seitenfiedern aus den Endfiedern an Seitenspindeln voll erwachsener Laubblätter. — Fig. 15. Aufbau eines voll erwachsenen Laubblattes (Schema). Die beiden auf der rechten Seite der Skizze zwischen der 2. und 3. Seitenspindel mit „a" und „b" bezeichneten Endfiedern an den Seitenspindeln dritter Ordnung sind links unten in etwa der natürlichen Form skizziert. Rechts unten Aufbau einiger erst wenig verzweigter Laubblätter (Schema). — Fig. 16. Skizze einer dreijochigen Seitenspindel, woran die Asymmetrie der Fiederblätter in Abhängigkeit von der Stellung an der Spindel angedeutet ist.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Verhalten ist aber nur als Abnormität anzusehen, denn die eigentliche Fiederung bahnt sich, wie noch später auszuführen sein wird, stets von der Basis her an.

Unter den Kulturbedingungen wird das Wachstum im Sämlingsalter kaum durch eine Ruheperiode unterbrochen. Die Sämlinge wachsen rasch weiter und bilden am Stamme etwa 5 bis 8 jeweils kreuzgegenständige Paare solcher ungeteilter Blätter aus. Wenn im Alter von etwa ½ bis 1 Jahre die Ausbildung der ersten Fiederblätter beginnt, kann das Sämlingsstadium als beendet betrachtet werden.

In diesem Zusammenhange sind zwei Beobachtungen zu erwähnen. Werden von kräftigen Sämlingen, die bereits mehrere (im Versuche 5) Paare ungeteilter Laubblätter entwickelt haben, die Stämmchen über dem ersten Blattpaare abgeschnitten, sodaß die beiden Achselknospen zum

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Austreiben veranlaßt werden, so tragen die so gewonnenen Seitentriebe nach 1 oder 2 Paaren kleiner, abfälliger, schuppenförmiger Blättchen gleich ein aus je drei Teilblättern zusammengesetztes Paar von Fiederblättern. (Fig. 3 und 5). Schwache Exemplare entwickeln aber auch dann noch ungeteilte Blätter.

Einige Sämlinge waren im Garten unter einer dichten Hecke gepflanzt worden. Sie besaßen nach 2½ Jahren noch ungeteilte Blätter oder höchstens solche mit drei Teilblättern. Ein solcher Sämling im Alter von 2¼ Jahren hatte einen abgestorbenen Stamm und trug an einem neuen Austriebe die ungeteilten Blätter, die in Fig. 7 (unteres Blattpaar) und Fig. 8 (oberes Paar) dargestellt sind. Dieser Sämling wurde nunmehr zurückgeschnitten und eingetopft. Zwei Monate nach dem Eintopfen wurden die in Fig. 9 und 10 skizzierten Blätterpaare (Fig. 9 das erstangelegte, Fig. 10 das zweite) entwickelt. Nach einem weiteren Monate schon begann dieser Sämling mit der Ausbildung zunächst noch unregelmäßig geteilter Blätter (Fig. 11). Die nach dem Eintopfen gebildeten Blätter sind zwar an Flächenausdehnung kleiner als die früheren (Fig. 7, 8), jedoch durch ihre Dicke von diesen als typische Sonnenblätter unterschieden. Sie besitzen ferner noch immer den typisch gezähnten Rand der Sämlingsblätter.

Das Jugendstadium von *Oroxylum*

Etwa gegen Ende des ersten Lebensjahres beginnt der unverletzte Hauptstamm geteilte Blätter zu entwickeln. Zunächst entstehen nur trifoliate Blätter. Hierbei kann es aber auch zu Unregelmäßigkeiten kommen, indem sich statt eines Paares von Fiedern zu beiden Seiten der Blattbasis nur an der einen Seite eine Fieder abspaltet (Fig. 11). Sodann werden einige Blätter angelegt, die außer der Endfieder aus zwei und später drei Fiederpaaren aufgebaut sind. Schon ein aus 5 Teilblättern aufgebautes Blatt kann eine basale Fieder (wie dies in Fig. 11 angedeutet ist) weiter geteilt haben. An den daraufhin sich entwickelnden dreijochigen Blättern ist meist schon das basale Fiederpaar in drei Fiedern 2. Ordnung geteilt, wie es ein Schema in Fig. 15. (rechts ganz außen unten) andeutet. Bis dahin ist auch gleichzeitig die Zähnung des Blattrandes allmählich geschwunden und so gut wie nicht mehr zu erkennen. Das Schwinden der Blattrandzähnung kann man für *Oroxylum* als Kriterium des allmählichen Übertrittes vom Sämlings- in das Jugendstadium betrachten.

Später entwickeln sich aus dem basalen Fiederpaar regelrechte Seitenspindeln, welche wie auch die Hauptspindel je zwei Paare von Fiedern vermehrt um jeweils die Endfieder tragen, also aus 9 Blättchen zusammengesetzt sind. Die weitere Entwicklung schreitet rasch voran. Der unter günstigen Bedingungen im Garten erwachsene Sämling hatte im Alter von 1½ Jahren bereits ein Blatt mit drei Paaren von Seitenspindeln. Die basalen Seitenspindeln trugen bereits Seitenspindeln 2. Ordnung, von

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

denen die beiden nach der Basis gerichteten außer der Endfieder 2 Paare, die spitzenwärts gerichteten 1 Paar Fiedern trugen. Die mittlere Seitenspindel trug 3 Paare, die obere 1 Paar, und die Spitze der Hauptspindel ebenfalls 1 Paar Fiedern. Insgesamt bestand das Blatt bereits aus 48 Teilblättern. Es war nach den am Stamme noch sichtbaren Narben abgefallener Blätter das 17. Blattpaar dieses Baumes, wobei es sicher ist, daß mehrere Paare von ungeteilten Sämlingsblättern keine sichtbaren Narben hinterlassen hatten.

Das voll erwachsene Blatt

Schließlich wird der Zustand erreicht, den das Schema der Fig. 15 wiedergibt. Sicherlich entstehen unter weniger günstigen Bedingungen an schattigen Standorten einfachere Blätter, die sich zwischen das skizzierte und das oben beschriebene aus dem 17. Blattpaare reihen.

An verschiedenen Stellen, besonders an den Enden von Spindeln, sind im Schema Unregelmäßigkeiten angedeutet, meist der Art, daß statt eines Paares nur an einer Seite eine Fieder der nächsten Ordnung abgespalten ist (vgl. Fig. 6). Im basalen Teile des Blattes wie auch der größeren Spindeläste liegt diese einseitig abgespaltene Fieder stets an der der relativen Basis zugewendeten Seite. Im oberen Teile des Blattes hingegen sowie an den distalen Verästelungen der Spindel stehen solche sozusagen „halbe" Fiederpaare stets an der der relativen Spitze zugekehrten Seite des Blatteiles, von dem sie sich abgespalten haben.

Die Teilblätter oder Fiedern selbst sind in der Regel nicht symmetrisch; meist ist eine Hälfte viel größer. Doch auch in dieser Hinsicht fällt es auf, daß an den an der Spindelbasis (auch von Seitenspindeln hoher Ordnung) stehenden Fiedern stets die der relativen Spindelbasis zugekehrte Hälfte die größere ist, während bei den an der Spindelspitze sitzenden Fiedern immer die der Spitze zugewendete Hälfte gefördert ist. Trägt die Spindel drei Fiederpaare, dann besitzt das mittlere Paar fast symmetrische Blatthälften (Fig. 16).

Daß dieser komplizierte Fiederaufbau des *Oroxylum*-Blattes seine Entstehung dem Prinzipe der Teilung verdankt, geht aus verschiedenen Zwischenstadien hervor, die man anfänglich bloß für Abnormitäten halten könnte. Solche wurden immer wieder gesammelt und eine Auswahl, die drei verschieden weit fortgeschrittene Stadien dieses Teilungs- oder Abspaltungsprozesses in einer Serie wiedergibt, ist in den Fig. 12 bis 14 abgebildet. Man könnte diesen Vorgang auch als Ausgliederungsprozeß bezeichnen, wenn dieser Ausdruck nicht schon in der Naturphilosophie mitunter in metaphysischem Sinne gebraucht worden wäre.

Diskussion

Zunächst ist der gezähnte Blattrand des Sämlings-Blattes zu beachten. An sich ist diese Erscheinung durchaus nicht unbekannt und gelegentlich

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

finden sich auch entsprechende Hinweise darauf wie z. B. in der Einleitung zur „Flora Malesiana" auf S. CLXXVIII in dem Kapitel „Ontomorphogenesis". Bei der Betrachtung solcher Blattrandformen ergibt sich von selbst die Frage sowohl nach deren Bedeutung wie nach deren Entstehung.

Die rein deskriptive Morphologie stellt bloß das Bestehen solcher Strukturen fest und beschreibt sie, ohne auf diese Fragen im wesentlichen näher einzugehen. Freilich muß es uns klar sein, daß wir wohl kaum in der Lage sein dürften, die letzten Ursachen auch dieser Gestaltungen zu ergründen, es wäre denn. wir wollten uns auf das Gebiet theoretischer Spekulation auf teleologischer Basis begeben. Dennoch gestatten uns einzelne Entwicklungsschritte gewisse Einblicke.

Die jüngste Anlage des ausgewachsenen Blattes, die man eben mit freiem Auge wahrnehmen kann, bis zur Größe von mehreren Zentimetern, besteht bei *Oroxylum* (wie auch bei einer ganzen Reihe anderer Pflanzen fast ausschließlich aus den „Rippen", an denen bloß ein sehr schmaler Saum eigentlichen Blattflächengewebes ansitzt. Es eilen also die Anlagen der Spindeln denen der Lamina weit voraus. Parallel mit der Entfaltung des Blattes entwickelt sich zwischen den Leitbahnen die Lamina oder das grüne Gewebe der Blattfläche, welches im einfachsten Falle den Raum zwischen dem Netzwerk der Blattleitbündel so ziemlich zur Gänze ausfüllt. Verlaufen nun die Seitenrippen fast in senkrechter Richtung gegen den Blattrand zu, so treten sie über diesen hinaus ein wenig hervor und die Blattfläche keilt zu ihren beiden Seiten gegen die Spitze dieser Seitenrippen zu aus. Das Ergebnis muß dann irgendeine Form von Zähnung des Blattrandes sein. Bei ganzrandigen Blättern biegt die Spitze der Seitenrippen aber in einiger Entfernung vom Blattrande gegen die Blattspitze hin um, sodaß sie in ihrem Endteile mehr oder weniger parallel zum Blattrande verläuft. Das würde also heißen, daß das einfache Blatt mit gezähntem Rande der Vorläufer des mehrfach gefiederten Blattes mit ganzrandigen Fiedern von *Oroxylum* sei. Dafür sprechen die tatsächlich beobachteten und gefundenen Blattformen. Ich möchte aber sehr vor Verallgemeinerungen dieses Gedankens warnen, solange nicht genug weitere Beobachtungen vorliegen. Es muß auch vorläufig zur Diskussion offenbleiben, inwieweit diese Befunde mit der Idee Corners 1954 in Einklang gebracht werden können, wonach "the pinnately compound leaf was the progenitor of both dicotyledonous and monocotyledonous leaves". Vgl. auch Heidenhain 1932.

Die weitere Frage ist nun, ob man tatsächlich, wie oben angedeutet, an ein Vorstoßen der Spitzen der Seitenrippen gegen den Blattrand und damit im Zusammenhange an ein Auskeilen der Blattlamina zu ihren beiden Seiten denken solle, oder ob nicht verschieden intensives Wachstum der Laminapartien zusammen mit frühzeitigem Stillstande und sogar stellenweises Unterbleiben des Wachstums überhaupt in den Partien zwischen den Seitenrippen viel eher als Grund zerteilter Blattflächen sowie auch gegliederter Blatträndер angesehen werden kann. Es scheint sogar,

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

als ob diese Auffassung besser begründet wäre. Das hieße aber nun, daß ausgehend von einem ungeteilten Blatte mit kaum unterbrochenem Rande jegliche Form des geteilten Blattes ihre Erklärung in einer Unausgeglichenheit zwischen der Kapazität der Leitbahnen und der Flächenteile fände. Ob man das nun so verstehen könne, daß bei zu großer Ausdehnung der Blattfläche die Leistungsfähigkeit der Leitbahnen in den Blattrippen ins Hintertreffen gerät, muß auch der Diskussion anheimgestellt bleiben. Von experimenteller Seite ist, soweit bekannt, diese Frage noch nicht bearbeitet worden, und sie dürfte wohl auch nicht leicht einer experimentellen Bearbeitung zugänglich sein.

Vom entwicklungs-morphologischen Standpunkte wird diese Auffassung wenigstens für *Oroxylum* gestützt. Das ungeteilte Sämlingsblatt besitzt den gezähnten Rand mit gegen diesen senkrecht vorstoßenden Seitenrippen. Während der Entwicklung bis zur Blühreife werden geteilte Blätter von zunehmender Kompliziertheit gebildet, indem stets die basalen Seitenrippen mit den zugehörigen Laminateilen vom (relativen) Hauptblatte abgetrennt oder „ausgegliedert" werden. Die Unregelmäßigkeiten durch unvollständige „Ausgliederung" (vgl. Fig. 6 und 12 bis 14) können sogar als Stütze dieser Ansicht gelten. Während dieser Entwicklung geht die Zähnung des Randes des Erstlingsblattes allmählich verloren. Es scheint also die Zähnung den ersten Schritt in der Richtung zur Ausbildung des in diesem Falle sogar recht kompliziert geteilten Folgeblattes darzustellen, das ohne Zweifel ein sehr stark abgeleiteter Blattypus ist.

Zusammenfassung

Es wird die Entwicklung des sehr kompliziert gebauten Blattes von *Oroxylum indicum* (L.) Vent. vom Sämlingsstadium bis zum voll ausgewachsenen Zustande besprochen. Die mutmaßlichen Bedingungen dieses Vorganges werden diskutiert.

Schrifttum

Backer C. A. 1949. Beknopte Flora van Java. (Nooduitgave), Afl. 9, Familie 196, Bignoniaceen.

Corner E. J. H. 1954. The durian theory extended, II. The arillate fruit and the compound leaf. Phytomorphology 4:152. (Nur im Referat in den Biol. Abstr. 31:No. 22194 gesehen).

Heidenhain M. 1932. Die Spaltungsgesetze der Blätter. Jena.

Merklin C. E. v. 1846. Zur Entwicklungsgeschichte der Blattgestalten. Jena.

Pijl L. v. d. 1952. Absciss joints in the stems and leaves of tropical plants. Proc. nederl. Akad. Wetensch. Amsterdam. Ser. C, 55(5):574.

Schumann K. 1894. *Bignoniaceae*. In: Engler & Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien. IV (3b). Leipzig.

Troll W. 1935. Vergleichende Morphologie der Fiederblätter. Nova Acta Leopoldina N. F. 2(3/4) No. 4.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Phyton, Annales Rei Botanicae, Horn

Jahr/Year: 1959

Band/Volume: 8_1_2

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

Artikel/Article: Morphologie und Entwicklung des Blattes von Oroxylum indicum. 93-101