

Morphologie und Anatomie

Blatt

1 Einleitung

Neben Wurzel und Sprossachse stellen die Blätter das dritte **Grundorgan** in einem dreiteiligen Kormuskonzept dar. Blätter haben verschiedene Aufgaben. Sie sind die Hauptassimilationsorgane der Höheren Pflanzen und sind daher reich an Chlorophyll. Da die **Photosynthese** mit einem intensiven Gasaustausch einhergeht, findet über die Spaltöffnungen (**Stomata**) der Blätter auch der **regulierte Gasaustausch** von Sauerstoff (O₂) und Kohlendioxid (CO₂) statt. Im Zuge des Gasaustausches findet bei geöffneten Stomata eine Wasserdampfabgabe nach außen statt (**stomatäre Transpiration**). Durch die Verdunstung von Wasser über die Blätter wird der Wassertransport mit den im Wasser gelösten Nährelementen durch den Transpirationssog von der Wurzelspitze bis zu den Blättern aufrechterhalten. Durch die durch Verdunstung entstehende Kälte (Verdunstungskälte) wird das Blatt zudem vor Überhitzung geschützt. Darüber hinaus sind Blätter auch wichtige Orte der **Phytohormonsynthese**.

Bei den ersten Landpflanzen handelte es sich nicht um so komplex organisierte Organismen wie die heutigen **Kormophyten**. Vielmehr waren es einfach strukturierte Organismen mit dichotom verzweigten **Telomen**. Entsprechend fehlte die Differenzierung in die drei Grundorgane: Wurzel, Sprossachse und Blatt. Folgt man der Telomtheorie, so waren **Planation**, **Übergipfelung** und **Verwachsung** der Telome die entscheidenden Schritte bei der Ausbildung der **Blätter (Makrophylle)**.

2 Bestandteile des Blattes

Die Ausbildung der Blätter lässt in vielen Fällen bereits eine systematische Zuordnung zu bestimmten Gruppen zu. So ist das Laubblatt der dikotylen Angiospermen (zweikeimblättrige Bedecktsamer) meist in zwei Abschnitte gliedert. Dies sind zum einen das **Oberblatt**, zu dem die Blattspreite (**Lamina**) und der Blattstiel (**Petiolus**)

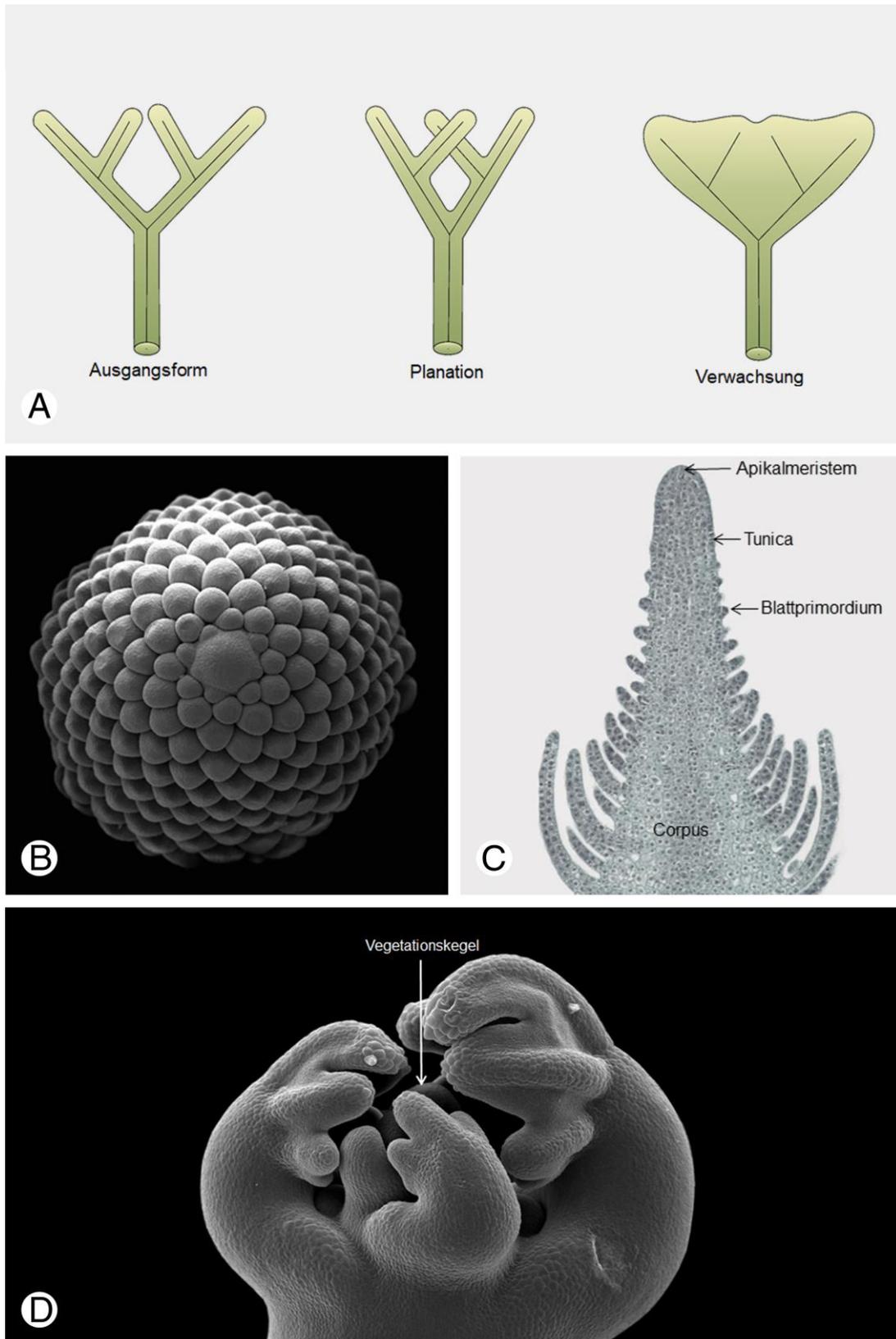


Abb. 1: Blattevolution und Blattdarstellung; **A:** Die ersten Landpflanzen waren einfach strukturierte Organismen mit dichotom verzweigten Telomen; folgt man der Telomtheorie, waren die entscheidenden Elementarprozesse bei der Ausbildung der Makrophylle, wie man sie rezent bei vielen Farn- und Samenpflanzen findet, vor allem die Planation (Umgestaltung des ursprünglich 3-dimensional Achsensystems in eine 2-dimensional abgeflachte Ebene) und Verwachsung (parenchymatischer Verbund der Achsen bei gleichzeitiger Zunahme des Verzweigungsgrads der Leitbündel) der Telome; **B & C:** Blätter werden vom Vegetationsscheitel der Sprossachse als seitliche Anhangsorgane abgegliedert; **B:** *Picea abies* (Rot-Fichte); Aufsicht auf einen Vegetationskegel; **C:** *Elodea canadensis* (Kanadische Wasserpest); Längsschnitt durch einen Vegetationskegel; **D:** *Tropaeolum majus* (Große Kapuzinerkresse); jungen Blattanlagen sind zunächst eingekrümmt und verdecken den Vegetationskegel; die dem Vegetationskegel zugewandte Blattseite ist die morphologische Blattoberseite (adaxial); die dem Vegetationskegel abgewandte Seite die Blattunterseite (abaxial).

gerechnet werden, und zum anderen das **Unterblatt**, das sich aus dem **Blattgrund** aufbaut. Der Blattgrund setzt an der Sprossachse an. Er kann auch stängelumfassend sein, dann spricht man von einer **Blattscheide**. Teilweise können am Blattgrund auch blattartige Auswüchse hervorgebracht werden, welche als **Nebenblätter (Stipeln)** bezeichnet werden, die den Schutz der in der Blattachsel inserierenden Knospe übernehmen. Bei monokotylen Angiospermen (einkeimblättrige Bedecktsamer) sind die Blätter hingegen ungegliedert und weisen eine Bogen- oder Parallelnervatur auf. Für viele Gymnospermen (Nacktsamer) ist eine offene dichotome oder auch einsträngige Nervatur typisch.

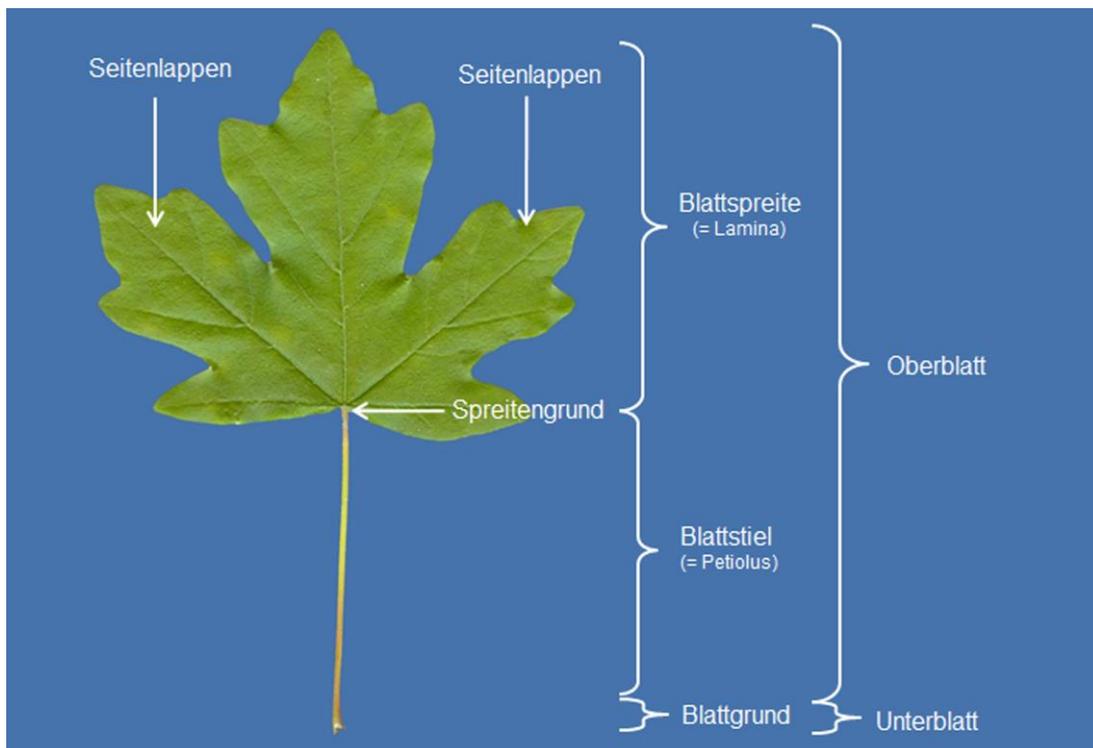


Abb. 2: Gliederung des Laubblattes am Beispiel von *Acer campestre* (Feld-Ahorn).

3 Blattentwicklung

Blätter werden immer am **Vegetationskegel** der Sprossachse als **seitlich ausgegliederte Organe** gebildet und stehen niemals terminal im Unterschied zu einer terminalen Blatfieder („Blättchen“) an der Rhachis eines Fiederblattes.

Folglich können auch niemals im **Internodium**, dem Abschnitt zwischen zwei Knoten, sekundär Blätter eingeschoben werden. Aus einem Blatt kann also niemals auf direktem Wege wieder ein Blatt hervorgehen. Alles, was in der Achsel eines Blattes steht, trägt somit Sprosscharakter.

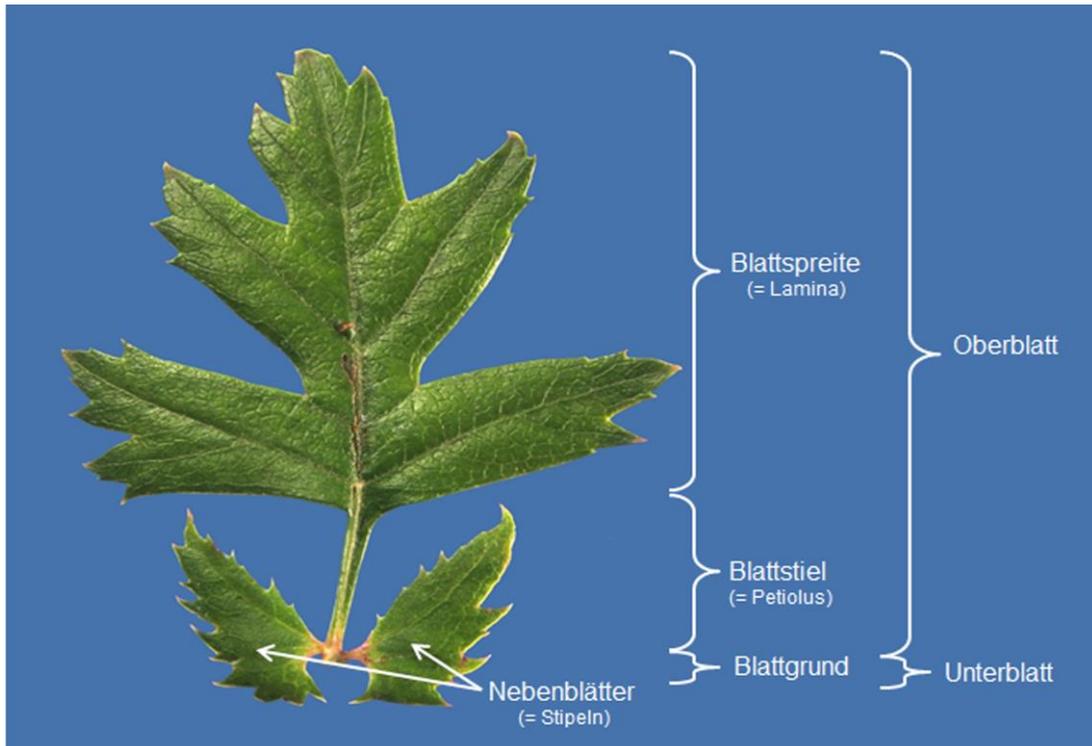


Abb. 3: Gliederung des Laubblattes am Beispiel von *Crataegus laevigata* (Zweiggriffliger Weißdorn).

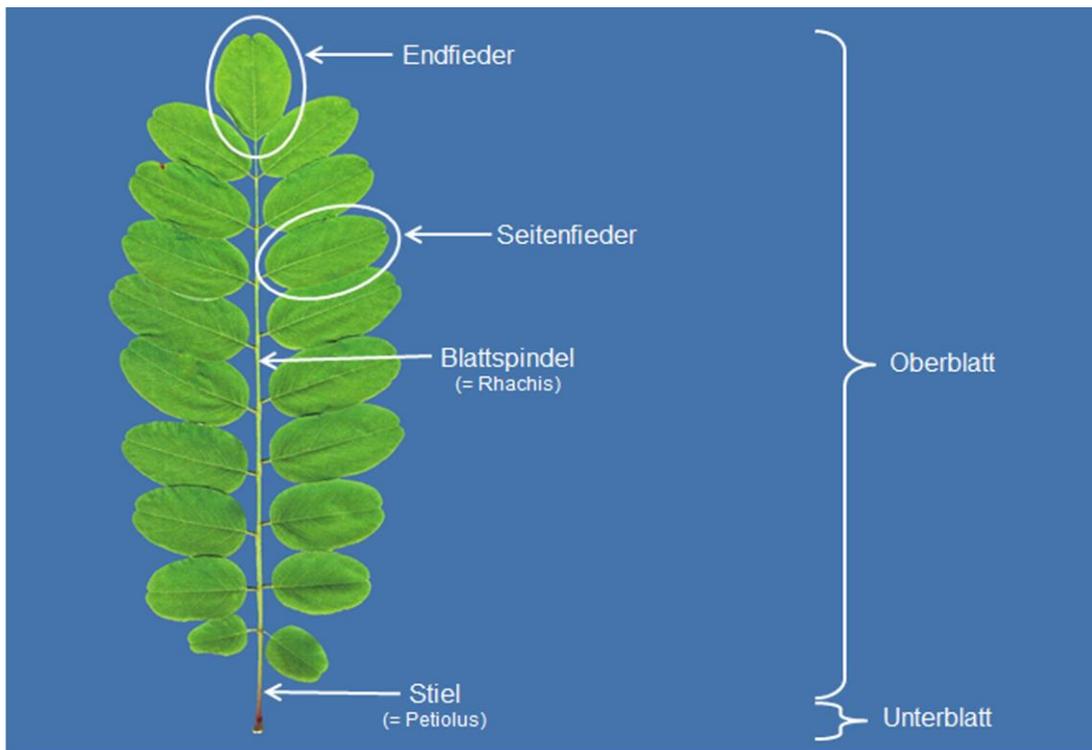


Abb. 4: Gliederung eines gefiederten Laubblattes am Beispiel von *Robinia pseudoacacia* (Scheinakazie).

Die jungen Blattanlagen sind zunächst eingekrümmt und verdecken den Vegetationskegel. Sie haben somit eine wichtige **Schutzfunktion**. Die Seite des Blattes, die dem Vegetationskegel zugewandt ist (**adaxiale Seite**), stellt die morphologische Blattoberseite dar, die dem Vegetationskegel abgewandte Seite die

Blattunterseite (**abaxiale Seite**). Die Einführung der beiden Begriffe adaxial und abaxial ist daher wichtig, weil die Ausrichtung des Blattes im Raum nicht in jedem Fall der Lagebeziehung im Bauplan entspricht. In der Morphogenese des Blattes entwickelt sich das **Unterblatt** (Blattgrund mit den Stipeln) relativ früh, im Gegensatz dazu differenziert sich das **Oberblatt** relativ spät. Die Streckung des Blattstieles durch interkalare Wachstumsprozesse stellt den letzten Schritt in der Blattentwicklung dar.

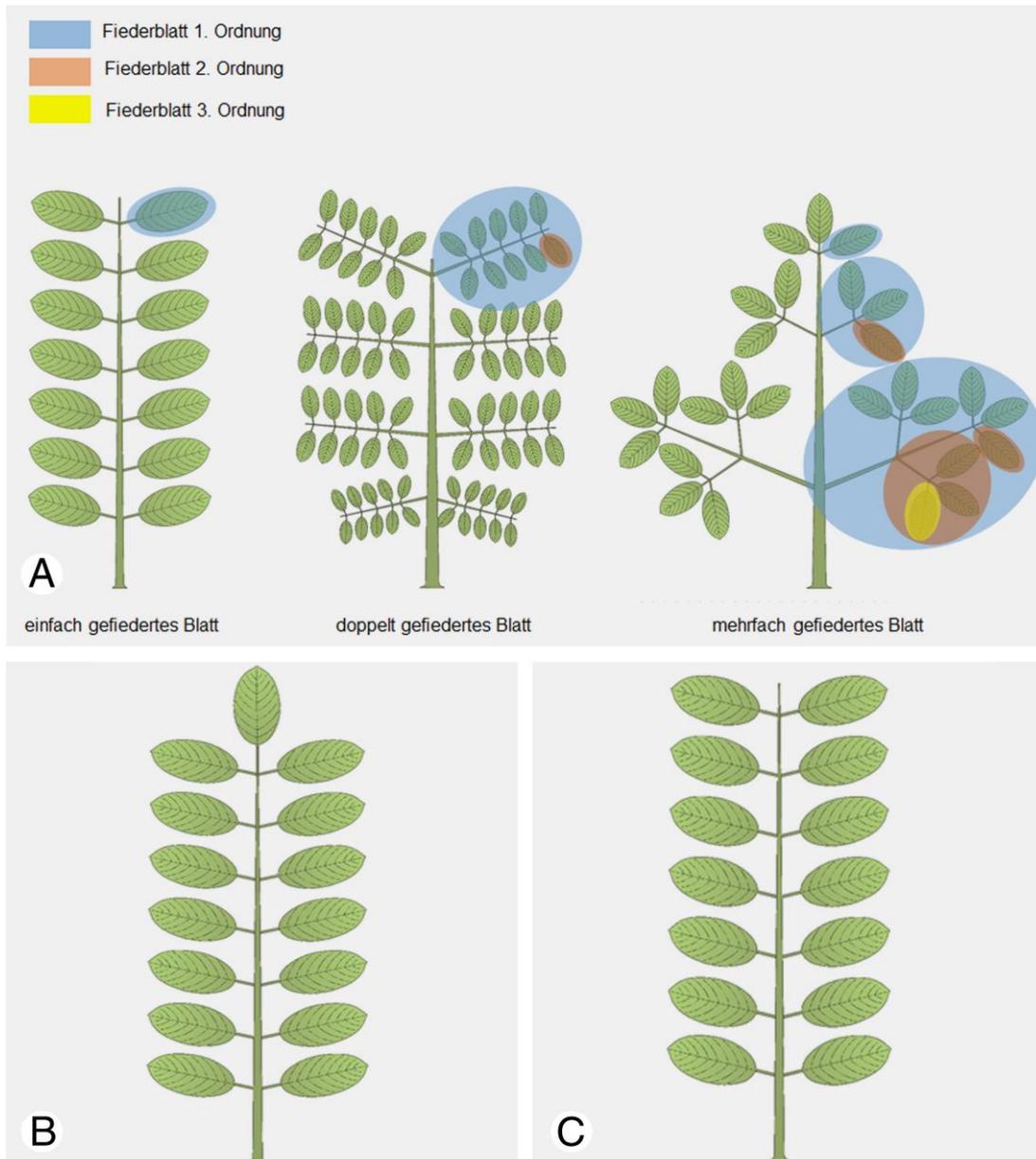


Abb. 5: Aufbau von Fiederblättern; **A:** Je nach Grad der Fiederung lassen sich unterschiedliche Fiederblattformen vorfinden; **B:** Ist im Fiederblatt eine terminale Endfieder vorhanden, ist das Fiederblatt unpaarig gefiedert; **C:** Fehlt eine terminale Endfieder, ist das Fiederblatt paarig gefiedert.

Neben ungeteilten Blättern sind in vielen Gruppen auch **Fiederblätter** zu finden. Hier setzt sich die Blattspreite aus mehreren Fiederblättchen zusammen. Zwischen den

beiden Grundformen **ungeteilt** und **gefiedert** kommen zahlreiche Übergangsformen wie fiederlappig, fiederspaltig, fiederteilig oder fiederschnittig vor, die sich in der Tiefe des Einschnittes voneinander unterscheiden. Bei einem echten gefiederten, **pinnaten Blatt**, ist die Blattspreite bis zur Mittelrippe hin eingeschnitten und die einzelnen Fiederblättchen haben einen eigenen Blattstiel oder zumindest eine stielartig verschmälerte Basis. Die einzelnen Fiederblättchen stehen an einer blattstielartigen Mittelrippe (**Blattspindel**), die auch als Rhachis bezeichnet wird.

Die Fiedern eines Fiederblattes können wiederum gefiedert sein. Diese Fiedern stellen dann Fiederblätter 2. Ordnung dar. Das ganze Laubblatt bezeichnet man in diesem Fall als doppelt gefiedert. Dieses Prinzip lässt sich beliebig weiter fortsetzen und die Blätter sind dann dreifach, vierfach usw. gefiedert. Das gefiederte Laubblatt ähnelt manchmal einem beblätterten Spross, besonders dann, wenn die einzelnen Fiederblättchen nicht in einer Ebene stehen. Von einem belaubten Spross lässt sich das gefiederte Laubblatt morphologisch aber durch zwei Ausprägungen unterscheiden. Eine Sprossachse kann im Gegensatz zum unpaarig gefiederten Blatt niemals in einem terminalen Blatt enden, da Blätter am Vegetationskegel der Sprossachse immer als seitliche Ausbildungen abgegliedert werden. Zudem steht eine Sprossachse immer in der Achsel eines Tragblattes, Blätter hingegen nie.

In einem Fiederblatt sind die Fiederblättchen an der Blattspindel seitlich und meist paarig angeordnet. Je nachdem, ob beim Fiederblatt eine gerade oder ungerade Anzahl von Fiederblättchen vorhanden ist, lassen sich zwei Typen unterscheiden. Endet die Spindel mit einem terminalen Fiederblatt, so spricht man von **unpaarig gefiedert**. Die Fiederblattanzahl ist in dem Fall ungerade. Fehlt eine terminale Endfieder, so ist das Blatt **paarig gefiedert**. Die Anzahl der Fiederblättchen ist dadurch gerade.

4 Blattnervatur

Das Blattwachstum erfolgt entweder durch **interkalares Wachstum**, **Randwachstum** oder durch ein kombiniertes **Rand- und Flächenwachstum**. Das interkalare Wachstum mit einer basiplasten (basalen) Förderung ist typisch für monokotyle Angiospermen (Einkeimblättrige Bedecktsamer). Durch interkalares Wachstum kann ausschließlich eine **Parallelnervatur** entstehen.

Bei reinem Randwachstum, wie es z.B. für *Ginkgo biloba* (Gymnosperme) typisch ist, kommt es zur Ausbildung einer offenen, dichotomen Verzweigung (**Gabelnervatur**). Hier endet jedes Leitbündel blind in den Randbereichen der Blattspreite. Eine solche Leitbündelverzweigung wird als **offene Nervatur** bezeichnet.

Bei einem kombinierten Rand- und Flächenwachstum kommt es zur Ausbildung einer **Netzernervatur**, wie sie typisch für dikotyle Angiospermen (zweikeimblättrige Bedecktsamer) ist. Hier bauen nachgeordnete Verzweigungen der Leitbündel Brücken (**Anastomosen**) zu benachbarten Leitbündeln auf. Diese Verzweigung der Leitbündel wird als **geschlossene Nervatur** bezeichnet. Die Felder der Blattspreite, die von Leitbündeln umschlossen sind, werden als **Interkostalfelder** bezeichnet. Die Leitbündel im Blattstiel sind stets unverzweigt und nicht durch Anastomosen untereinander verbunden.

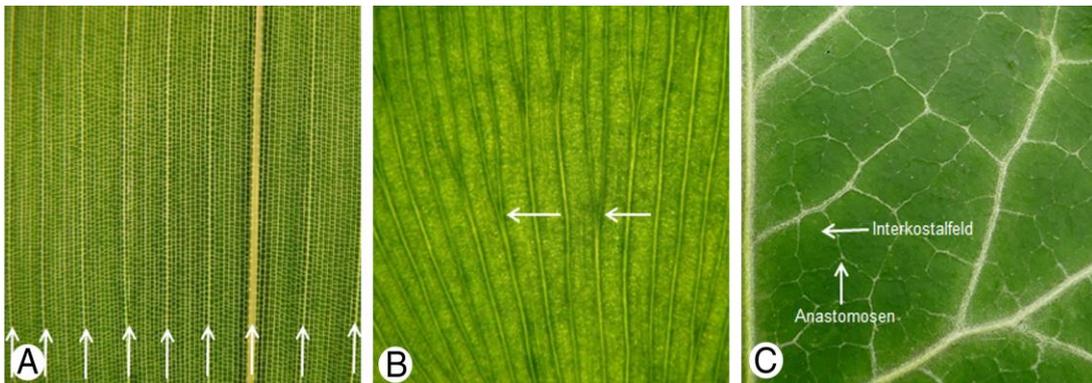


Abb. 6: Blattnervatur; **A:** Parallelnervatur; durch interkalares Blattwachstum mit einer basiplasten Förderung kann ausschließlich eine Parallelnervatur entstehen; typisch für monokotyle Angiospermen; *Phyllostachys nigra* (Schwarzer Bambus); **B:** Gabelnervatur; durch reines Randwachstum; Leitbündel spalten sich gabelig (dichotom); jeder Leitbündelstrang endet blind im Randbereichen der Blattspreite (offen-dichotome Verzweigung); typisch für Pteridophyten oder Gymnospermen; *Ginkgo biloba* (Ginkgo); **C:** Netzernervatur; kombiniertes Rand- und Flächenwachstum; Leitbündel sich stark verzweigend und durch Anastomosen untereinander verbunden; typisch für viele dikotyle Angiospermen; *Hedera helix* (Gewöhnlicher Efeu).

5 Blattyphen

Die Anordnung der Leitbündel und des Assimilationsparenchyms spielt bei der Einteilung der Blätter in die verschiedenen anatomischen Gruppen eine entscheidende Rolle. Es lassen sich vier Hauptgruppen von Blattyphen erkennen: 1. bifaziales Blatt, 2. äquifaziales Blatt, 3. unifaziales Blatt 4. Blatt mit Kranzanatomie. Neben diesen Hauptgruppen kommen noch einige weitere kleine Gruppen vor, deren Morphologie und Anatomie hauptsächlich durch eine funktionelle Überformung zustande kommen, wie z.B. in Kantenblättern zahlreicher schuppenblättriger Gymnospermen.

5.1 Bifaziale Blätter

Das bifaziale Laubblatt zeigt eine **ausgeprägte Dorsiventralität**, d.h. es liegt eine deutliche morphologische und anatomische Differenzierung des Blattes in eine **Oberseite** (adaxial) und eine **Unterseite** (abaxial) vor. Das **Palisadenparenchym** ist zur adaxialen, das **Schwammparenchym** zur abaxialen Seite ausgerichtet.

Die Epidermis der Oberseite unterscheidet sich im Aufbau von derjenigen der Unterseite dadurch, dass bei den meisten Landpflanzen die Spaltöffnungen (Stomata) auf der Blattunterseite liegen. Im Leitbündel zeigt das Xylem zur adaxialen und das Phloem zur abaxialen Blattseite. Dies folgt daraus, dass das im Leitbündel der Sprossachse innen liegende Xylem beim Abzweig in eine Blattspur nach oben gelangt und das außenliegende Phloem nach unten. Das bifaziale Laubblatt ist bei den meisten Bedecktsamern und in einigen Farngruppen der vorherrschende Blattpyp. Eine Sonderform des bifazialen Laubblattes, das **invers-bifaziale** Laubblatt, findet man bei Arten mit **Kanten-** und **Schuppenblättern** wie z. B. bei vielen schuppenblättrigen Koniferen. Hier ist das Palisadenparenchym nur zu der Blattseite ausgebildet, die am stärksten der Sonne ausgesetzt ist. Hier bestimmt die Funktionalität die Morphologie/Anatomie.

5.2 Äquifaziale Blätter

Bei einem äquifazialen Aufbau ist das Assimilationsparenchym auf allen Seiten des Blattes gleich ausgebildet. Die tatsächliche morphologische Oberseite lässt sich nur noch anhand der Lage des Xylems erkennen, das auch hier zur adaxialen Seite orientiert ist. Während bei den bifazialen Laubblättern unter funktionellen Gesichtspunkten eine mehr oder weniger plagiogeotrope Orientierung der Blätter überwiegt, erlaubt der äquifaziale Bau eine variabelere Orientierung der Blätter im Raum. Meist findet man äquifaziale Blätter bei Arten mit xeromorphen Anpassungen (Anpassungen an Trockenheit) an den Standort. Hierzu zählt z.B. die Reduktion der Blattspreite zum Herabsetzen der Verdunstungsrate über das Blatt. Im Querschnitt sind solche Blätter meist mehr oder weniger rund und werden aufgrund ihrer Form auch als **äquifaziale Rundblätter** bezeichnet. Diese findet man z.B. bei vielen sukkulenten Vertretern der Gattungen *Senecio* (Greiskraut), *Sedum* (Fetthenne) und *Crassula* (Dickblatt).

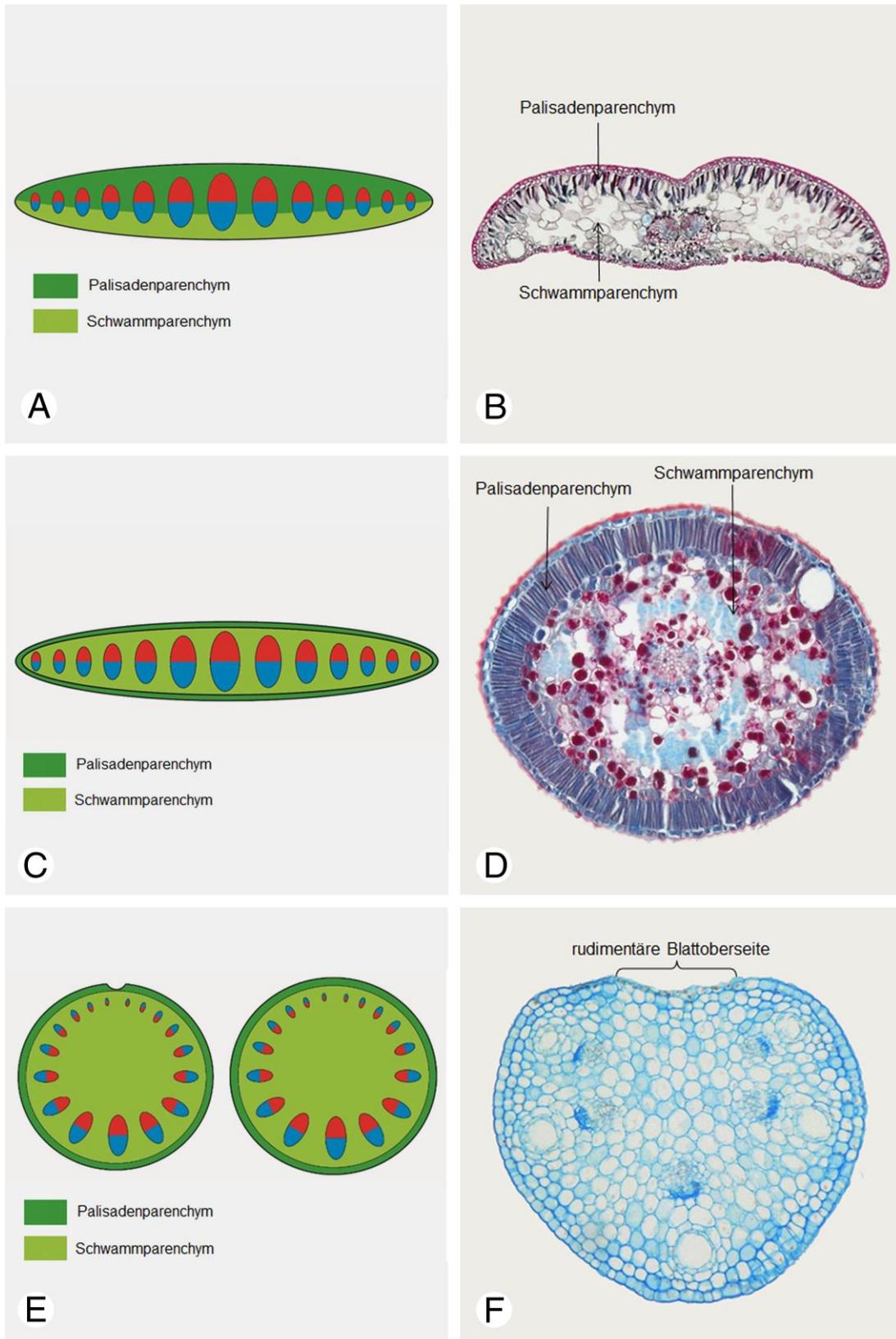


Abb. 7: Blattanatomie; die Anordnung der Leitbündel und des Palisadenparenchyms ermöglicht eine Einteilung der Blätter in die verschiedenen anatomischen Gruppen; **A & B:** Bifaziales Blatt; ausgeprägte Dorsiventralität; morpho-anatomische Differenzierung in Ober- (adaxial) und Unterseite (abaxial); Palisadenparenchym adaxial, Schwammparenchym abaxial; im Leitbündel Xylem (rot) adaxial, Phloem (blau) abaxial; vorherrschender Blattpfand; **A:** Schematischer Blattquerschnitt; **B:** *Abies forrestii* (Forrests Tanne); **C & D:** Äquifaziales Blatt; Palisadenparenchym auf allen Seiten des Blattes gleich ausgebildet; tatsächliche morphologische Oberseite nur noch anhand der Lage des Xylems (rot) definierbar (adaxial); **C:** Schematischer Blattquerschnitt; **D:** *Calothamnus rupestris*; **E & F:** Unifaziales Rundblatt; keine oder kaum Dorsiventralität; Palisadenparenchyms auf allen Seiten des Blattes gleich verteilt; Leitbündel sind kreisrund angeordnet; Xylem (rot) zeigt zum Zentrum, Phloem (blau) zur Peripherie; Großteil der Blattfläche von der Blattunterseite gebildet, Oberseite stark reduziert; **E:** Schematischer Blattquerschnitt; **F:** *Senecio rowleyanus* (Greiskraut).

5.3 Unifaziale Blätter

Das unifaziale Laubblatt weist eine noch **geringere Dorsiventralität** als das äquifaziale Laubblatt auf. Auch bei diesem Blattpyp ist das Assimilationsparenchym auf allen Seiten des Blattes gleich verteilt. Die Leitbündel aber sind kreisrund angeordnet. Das Xylem zeigt dabei zur Blattmitte. Beim unifazialen Laubblatt dominiert in der frühen Morphogenese des Blattes das Wachstum der Blattunterseite das der Oberseite. Daher besteht der Großteil der Blattfläche letztlich aus der Blattunterseite. Je nach Grad der Abflachung können zwei Typen von unifazialen Blättern unterschieden werden. Das **unifaziale Rundblatt** ist im Querschnitt mehr oder weniger kreisförmig und die Blattoberseite ist kaum noch als solche vorhanden. Beim **unifazialen Flächenblatt** ist das Blatt in der Transversalebene mehr oder weniger stark abgeflacht (z.B. bei einigen *Allium*-Arten). Erfolgt die Abflachung in der Medianebene, so spricht man von einem **Schwertblatt**, wie es z.B. typisch für die Gattung *Iris* ist. Unifaziale Blätter sind fast ausschließlich bei Monokotylen anzutreffen.

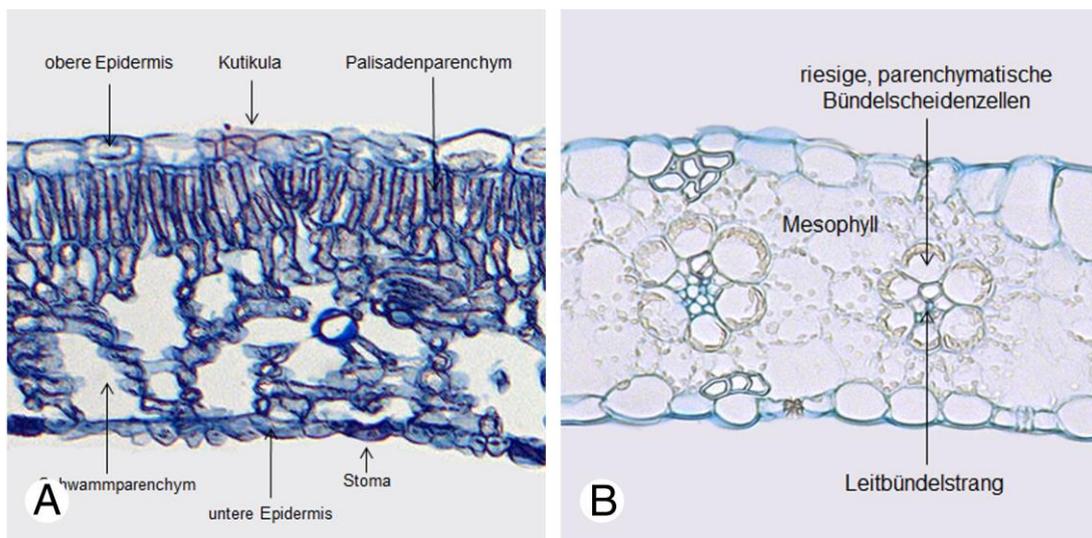


Abb. 8: Blattanatomie; **A:** Bifaziales Laubblatt mit deutlicher Gliederung in Palisaden- (adaxial) und Schwammparenchym (abaxial); *Fagus sylvatica* (Rot-Buche); **B:** Blatt mit Kranzanatomie; auffällig gestaltete Leitbündelscheide aus großen, parenchymatischen Bündelscheidenzellen; typisch für Pflanzen mit einem C₄-Stoffwechsel; *Zea mays* (Mais).

5.4 Blätter mit Kranztyp

Vom allgemeinen Aufbau ähnelt der Kranztyp dem des bifazialen Typs, jedoch gibt es zwei entscheidende Unterschiede. Die Zellen der **parenchymatischen Leitbündelscheide** sind sehr groß und enthalten große Chloroplasten, die ausschließlich **Stroma-Thylakoide** sowie **Primärstärke** aufweisen und zum

Mesophyll hin ausgerichtet sind. Um das Leitbündel herum sind die Mesophyllzellen kranzartig angeordnet (dt. Name!). Die kleinen Chloroplasten der Mesophyllzellen haben die typische **Grana-Stroma-Struktur**. Der sich daran anschließende Zellverband ist stark aufgelockert und weist große Interzellularräume auf, welche mit den Stomata in Verbindung stehen. Der Kranztyp stellt eine Sonderform der Blattanatomie einiger Angiospermen-Gruppen dar, die über einen **C4-Stoffwechsel** verfügen, z.B. einige Poaceae wie Mais und Zuckerrohr. Der Vorteil dieses Stoffwechsels und der damit verbundenen Blattanatomie liegt darin, dass auch in Trockenzeiten effektiv Photosynthese betrieben werden kann. Im Mesophyll wird das aufgenommene CO₂ bei niedriger Konzentration in Form von entsprechenden C₄-Komponenten wie Malat vorfixiert, in die Zellen der Leitbündelscheide überführt und dort konzentriert. Aufgrund der höheren Konzentrationen kann der Kohlenstoff dort entsprechend effektiver eingebaut werden.

6 Blattanatomie

Das bifaziale Laubblatt differenziert sich in verschiedene Gewebeschichten: **obere Epidermis, Palisadenparenchym, Schwammparenchym** und **untere Epidermis**. Palisaden- und Schwammparenchym werden auch als **Mesophyll** zusammengefasst. Im Mesophyll liegen die Leitbündel, welche meist von einer **Leitbündelscheide** umgeben sind. Die Epidermis stellt das äußere Abschlussgewebe des Blattes dar und ist nur bei den Farnen mit Chloroplasten ausgestattet, bei den Spermatophyta (Samenpflanzen) hingegen chlorophyllfrei.

6.1 Die Epidermis

Die Epidermis enthält zahlreiche Spaltöffnungen, die jedoch unterschiedlich verteilt sein können. Sind die Stomata nur auf der Blattunterseite (abaxial) ausgebildet, so ist das Blatt **hypostomatisch**. Sind die Stomata nur auf der Blattoberseite (adaxial) ausgebildet, spricht man von **epistomatisch**. Sind die Stomata auf beiden Blattseiten ausgebildet, ist das Blatt **amphistomatisch**. Der Großteil der Höheren Pflanzen weist hypostomatische Blätter auf (Verdunstungsschutz). Epistomatische Blätter findet man bei Wasserpflanzen, deren Blätter der Wasseroberfläche aufliegen, wie dies z.B. bei Seerosen der Fall ist. Bei vielen Pflanzen ist der Epidermis als Verdunstungsschutz noch zusätzlich eine Wachsschicht aufgelagert, die **Kutikula**.

6.2 Das Mesophyll

Unterhalb der Epidermis folgt ein chloroplastenreiches Assimilationsparenchym, das Palisadenparenchym, welches meist zur Blattoberseite hin orientiert ist und damit in der Vielzahl der Fälle zum Licht. Die Zellen des Palisadenparenchyms sind zylindrisch und stehen eng beieinander. Es sind kaum **Interzellularräume** vorhanden. Die Zellen des langgezogenen Palisadenparenchyms stehen mehr oder weniger senkrecht zur Epidermis. Bei **Sonnenblättern** ist das Palisadenparenchym meist mehrschichtig, bei **Schattenblättern** hingegen meist nur einschichtig.

Unterhalb des Palisadenparenchyms folgt ein Durchlüftungsgewebe (Aerenchym), das Schwammparenchym. Dessen Zellverband ist locker aufgebaut und durch große, luftgefüllte Interzellularräume geprägt. Die Bezeichnung Schwammparenchym geht auf das schwammartige Erscheinungsbild dieses Gewebes zurück. Im Schwammparenchym findet der Großteil des Gasaustausches zwischen dem Blatt und der Atmosphäre statt. Die Photosyntheseleistung im Schwammparenchym ist in der Regel zu vernachlässigen, denn die Zellen sind im Gegensatz zum Palisadenparenchym chloroplasten- und entsprechend chlorophyllarm.

6.3 Die Leitbündel

Die im Mesophyll der Blätter ausgebildeten, meist geschlossenen Leitbündel (zwischen Xylem und Phloem ist kein Kambium ausgebildet) sind in der Regel kollateral ausgebildet. Das Xylem zeigt zur Blattoberseite und das Phloem zur Blattunterseite. Die Leitbündel sind meist von einer sklerenchymatischen Leitbündelscheide umgeben, welche eine fast geschlossene Hülle um den Leitbündelstrang ausbildet. Interzellularräume fehlen gänzlich. Lediglich einige nicht sklerifizierte Durchlasszellen ermöglichen einen radialen Austausch mit dem Mesophyll. Bei C₃-Pflanzen kommen auch chloroplastenfreie Leitbündelscheiden vor, bei C₄-Pflanzen weisen diese Stroma-Chloroplasten auf.

7 Blattabfolge an der Sprossachse

Pflanzen weisen altersbedingt unterschiedliche Blatttypen auf. So werden im Laufe der Entwicklung vom Keimling bis zur ausgewachsenen Pflanze verschiedene Blatt-

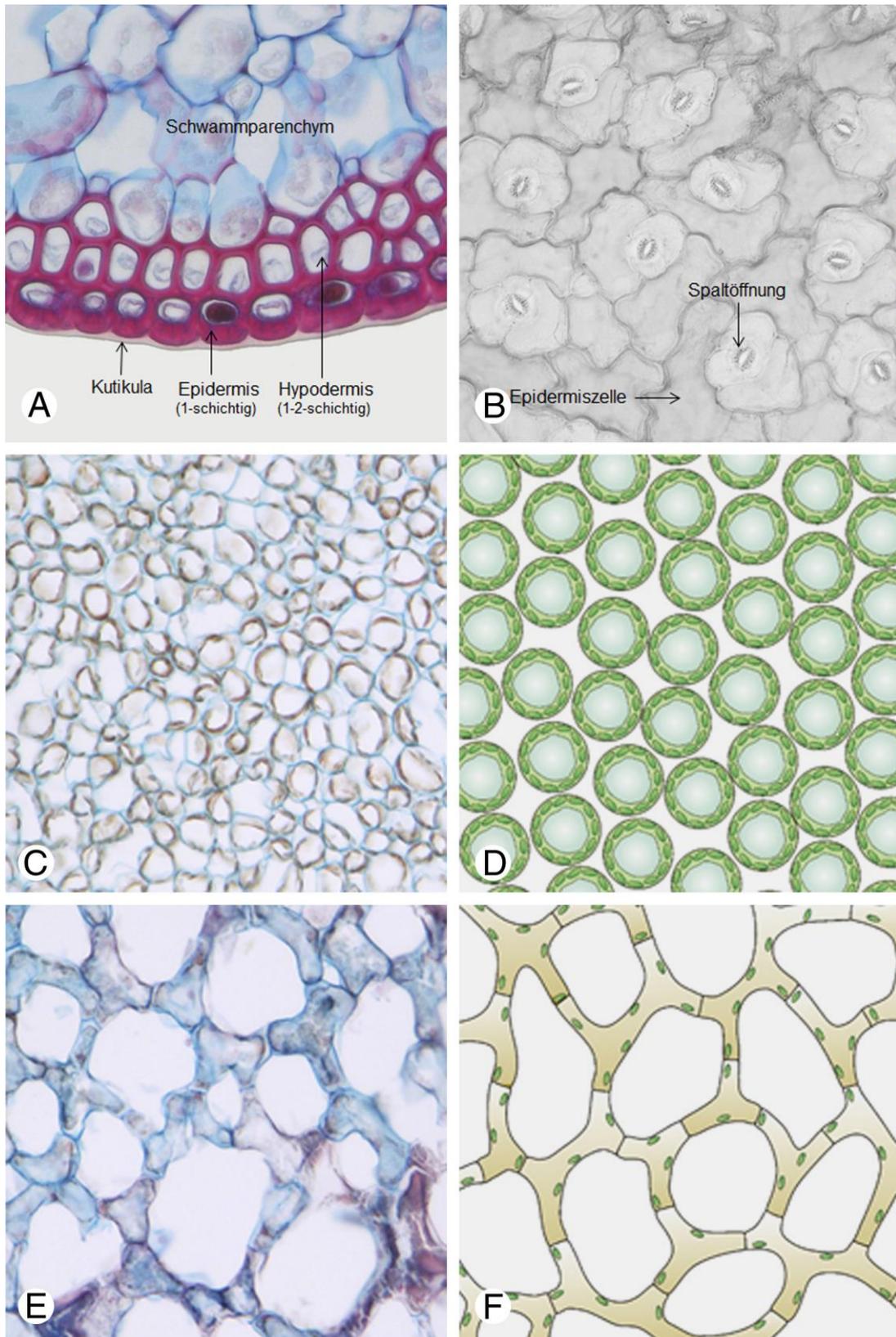


Abb. 9: Blattanatomie von adaxial nach abaxial in einem bifazialen Laubblatt; **A:** Epidermis (äußeres Abschlussgewebe); mit einer dicken Wachsschicht (Kutikula); *Cycas revoluta* (Sago-Palmfarn); **B:** Untere Epidermis mit zahlreichen Spaltöffnungen (Stomata); Epidermis der Samenpflanzen stets ohne Chlorophyll; *Begonia corallina* (Begonie); **C & D:** Palisadenparenchym; chloroplastenreiches Assimilationsparenchym; meist zur lichtexponierten Blattoberseite; Zellen zylindrisch, senkrecht zur Epidermis; kaum Interzellularräume; *Berberis thunbergii* (Thunbergs-Berberitze); **C:** Querschnitt; **D:** Schemazeichnung; **E & F:** Schwammparenchym; chlorophyllarmes Durchlüftungsgewebe; zur lichtabgewandten Blattunterseite orientiert; locker, große, luftgefüllte Interzellularräume; stehen mit den Stomata in Verbindung; hier findet der Großteil des Gasaustausches zwischen Blatt und der Atmosphäre statt; *Berberis thunbergii* (Thunbergs-Berberitze); **E:** Querschnitt; **F:** Schemazeichnung.

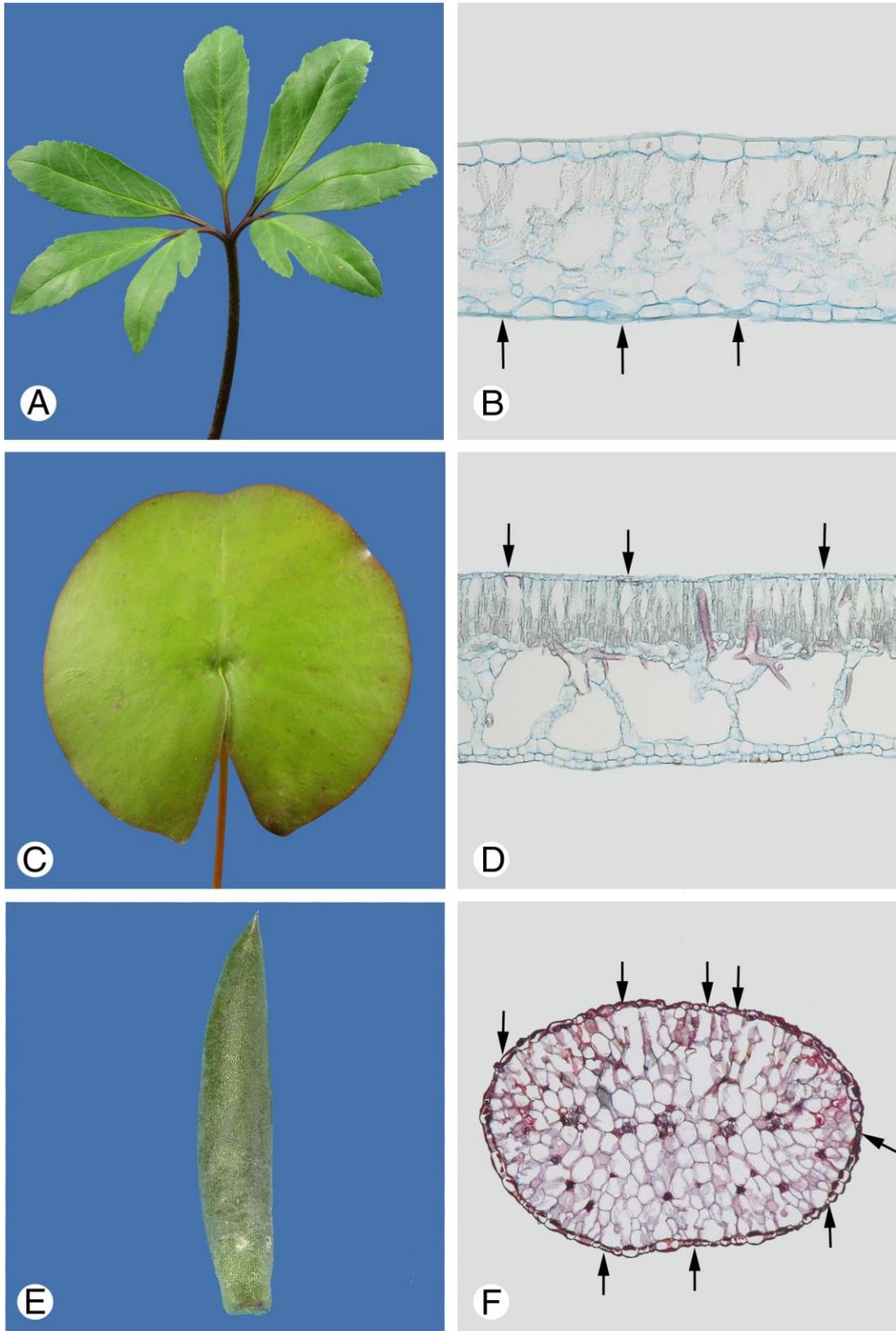


Abb. 10: Verteilung der Spaltöffnungen (Stomata); **A & B:** Hypostomatische Blätter; Stomata ausschließlich auf der Blattunterseite; *Helleborus niger* (Christrose); **A:** Fußförmig gefiedertes Laubblatt; **B:** Blattquerschnitt; **C & D:** Epistomatische Blätter; Stomata ausschließlich auf der Blattoberseite; *Nymphaea alba* (Weiße Seerose); **C:** Schwimmblatt; **D:** Blattquerschnitt; **E & F:** Amphistomatische Blätter; Stomata sowohl auf der Blattober- als auch -unterseite; *Sedum ochroleucum* (Ockergelbe Fetthenne); **E:** hoch sukkulentes Rundblatt; **F:** Blattquerschnitt.

formen mit teilweise unterschiedlichen Aufgaben hervorgebracht. Einige Blätter wie **Keim-** und **Primärblätter** findet man nur im frühen Stadium der Entwicklung, da diese meist mit Einsetzen der Ausbildung photosynthetisch aktiver **Folgeblätter** abfallen.

7.1 Keimblätter (Kotyledonen)

Keimblätter sind verglichen mit den Folgeblättern einfacher aufgebaut. Sie sind bis auf wenige Ausnahmen (z. B. *Tilia* (Linde) mit gelappten Keimblättern) ganzrandig. Die Anzahl an Keimblättern, die ein Keimling hervorbringt, ist nicht bei allen Pflanzenarten einheitlich. Je nach Anzahl der Keimblätter werden Angiospermen in die Einkeimblättrigen (**Monokotylen**) mit nur einem Keimblatt und in die Zweikeimblättrigen (**Dikotylen**) mit zwei Keimblättern unterteilt. Bei Gymnospermen ist die Anzahl der Keimblätter sehr unterschiedlich. So bringt z. B. die Schirmtanne (*Sciadopitys verticillata*) nur 2-3 hervor, Kiefern (*Pinus*) hingegen bis 15. Bei den Farnen wird das erste echte Blatt mit einer dichotomen Verzweigung als Keimblatt betrachtet. Weisen die Keimblätter ein stark entwickeltes Speicherparenchym für Öle, Fette und Proteine auf, so werden sie als **Speicherkotyledonen** bezeichnet, wie sie z.B. typisch für Fabaceae (Schmetterlingsblütler) sind. Haben Keimblätter kein besonders ausgebildetes Speichergewebe, sondern resorbieren durch eine enzymatische Aktivierung Nährstoffe aus dem sie umgebenden Endosperm, so handelt es sich um **Haustorialkotyledonen** (z.B. *Cycas*, Palmfarn).

7.2 Primärblätter

Primärblätter folgen unmittelbar auf die Keimblätter. Sie sind im Gegensatz zu diesen komplexer, aber verglichen mit den Folgeblättern noch recht einfach aufgebaut und weisen nicht die typische Blattform der Folgeblätter auf. Im Unterschied zu Niederblättern, die überwiegend vom Unterblatt gebildet werden, wird das Primärblatt zum Großteil vom Oberblatt gebildet.

7.3 Niederblätter

Niederblätter sind stark reduzierte Blätter, die hauptsächlich vom Unterblatt gebildet werden. Man findet sie an der Keimachse als Übergangsformen zwischen Primär- und Folgeblättern. Des Weiteren werden Niederblätter auch an Rhizomen oder zum Knospenschutz ausgebildet.

7.4 Folgeblätter

Folgeblätter sind die typisch gestalteten Laubblätter Höherer Pflanzen mit einer deutlich erkennbaren Gliederung in Ober- und Unterblatt sowie dem für jede systematische Gruppe typischen Bauplan. Sie stellen die Hauptmasse an Blättern einer Pflanze dar. Über die Folgeblätter wird auch die Hauptphotosyntheseleistung erbracht.

7.5 Hochblätter

Bei einigen Taxa werden zwischen Folgeblättern und Blüten bzw. Blütenständen abweichend gestaltete Blätter (Hochblätter) ausgebildet. Oft sind sie auffällig gefärbt und erhöhen dadurch die Schauwirkung für Insekten.

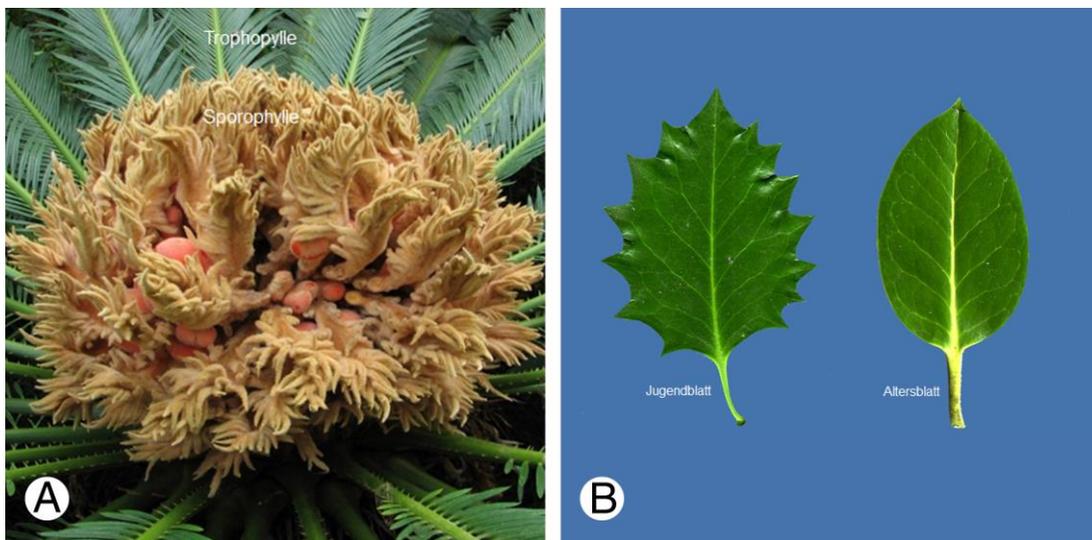


Abb. 11: Heterophyllie; Folgeblätter unterscheiden sich deutlich in Struktur, Form und Funktion voneinander; **A:** Heterophyllie von *Cycas revoluta* - Sago-Palmfarn; deutliche Aufgabenteilung in der Belaubung; fertile chlorophyllarme Sporophylle, die ausschließlich der Sporenproduktion dienen, alternieren zu chlorophyllreichen Trophophyllen, die ausschließlich der Photosynthese dienen; **B:** Altersheterophyllie von *Ilex aquifolium* - Stechpalme; Jugendblätter stark stechend gezähnt (Fraßschutz); Altersblätter, die oberhalb der Fraßzone von z. B. Rehen liegen, sind unbewehrt und eiförmig.

8 Verschiedenblättrigkeit

Bei den meisten Taxa sind die Folgeblätter mehr oder weniger gleich gestaltet. In dem Fall spricht man von **Isophyllie**. Bei zahlreichen Arten sind die jedoch verschieden ausgebildet und unterscheiden sich in Form und Funktion deutlich voneinander. Unterscheiden sich die ansonsten gleichgestalteten benachbarten Blätter an einem Sprossabschnitt nur durch Größe und Form voneinander, so spricht man von **Anisophyllie**, wie sie z. B. häufig bei *Selaginella* (Moosfarn) anzutreffen ist. Anisophyllie ist entweder modifikatorisch durch äußere Umwelteinflüsse bedingt oder genetisch fixiert. Unterscheiden sich im Gegensatz zur Anisophyllie die Blätter nicht

nur in Größe und Form, sondern auch vom Aufbau und der Funktion deutlich voneinander, so spricht man von **Heterophyllie**.

Heterophyllie kann sowohl genetisch als auch modifikatorisch bedingt sein. Eine besonders ausgeprägte Heterophyllie findet man bei zahlreichen Farnpflanzen. So inserieren z.B. beim Schwimmfarn *Salvinia* die wurzelartig ausgebildeten Unterwasserblätter, die der Nährstoffaufnahme dienen, zusammen mit den laubartig gestalteten Schwimmblättern gemeinsam an einem Knoten.

Bei einigen terrestrischen Farnen gibt es ebenfalls eine Aufgabenteilung in der Belaubung. So werden z. B. beim Straußenfarn (*Matteuccia struthiopteris*) und auch beim Rippenfarn (*Blechnum spicant*) spezielle Blätter (**Sporophylle**) ausgebildet, die ausschließlich der Sporenproduktion dienen. Die übrigen Blätter sind chlorophyllreich und dienen ausschließlich der Photosynthese. Sie werden als **Trophophylle** bezeichnet.

Auch unter den Höheren Pflanzen, z. B. beim Wasser-Hahnenfuß (*Ranunculus aquatilis*), kommt Heterophyllie vor. Hier sind die Überwasserblätter laubartig ausgebildet, die Unterwasserblätter hingegen stark gefiedert. Die gefiederten Unterwasserblätter werden nur bei kühleren Wassertemperaturen ausgebildet. Erhöht sich die Wassertemperatur im Laufe des Jahres, werden auch die Unterwasserblätter morphologisch ähnlich wie die Überwasserblätter ausgebildet. Diese durch die Wassertemperatur bedingte Heterophyllie ist ein gutes Beispiel einer **Thermomorphose**.

Bildet sich eine Verschiedenblättrigkeit erst mit zunehmendem Alter aus, so spricht man von einer **Altersheterophyllie**, wie sie typisch für Efeu (*Hedera helix*) und Stechpalme (*Ilex aquifolium*) ist. Hier gibt es deutliche Unterschiede in der Ausbildung der Blätter mit zunehmendem Alter. So sind z. B. die juvenilen Blätter beim Efeu stark gelappt, die Altersblätter hingegen eiförmig. Bei *Ilex aquifolium* sind die Jugendblätter stark stechend gezähnt (Fraßschutz). Die Blätter an älteren Pflanzen, die oberhalb der Fraßzone von z. B. Rehen liegen, sind unbewehrt und ebenfalls eiförmig.

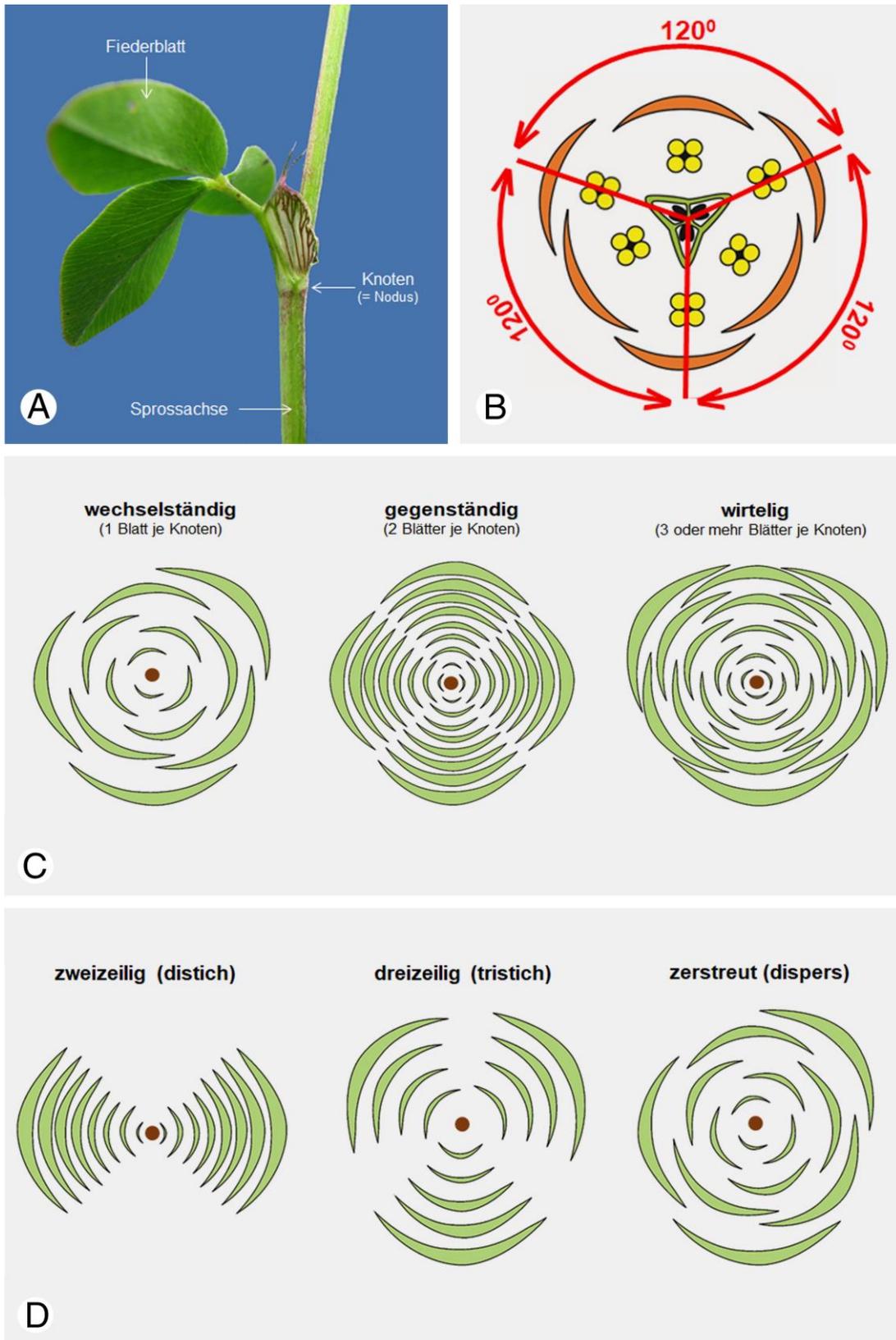


Abb. 12: Blattstellung; **A:** Die Ansatzstelle eines Blattes an der Sprossachse wird als Knoten (Nodus) bezeichnet; *Trifolium pratense* (Rot-Klee) **B:** Blätter sind an der Sprossachse nicht zufällig angeordnet, sondern folgen vornehmlich 2 Regeln; Äquidistanzregel (alle Blätter eines Knotens haben den gleichen Abstand zueinander); Alternanzregel (Blätter aufeinander folgender Knoten stehen auf Lücke zueinander); **C:** Je nach Anzahl an Blättern pro Knoten kommt es der Äquidistanz- und Alternanzregel folgend zu unterschiedliche Blattstellungen; wechselständig (1 Blatt je Knoten); gegenständig (2 Blätter je Knoten); wirtelig (3 oder mehr Blätter je Knoten); **D:** Von der wechselständigen Belaubung gibt es noch weitere Unterformen wie wechselständig-zweizeilig, wechselständig-dreizeilig oder zerstreut.

9 Blattstellungen

Blätter sind an den Sprossachsen nicht zufällig verteilt, sondern vornehmlich nach zwei Regeln angeordnet. Diese sind zum einen die **Äquidistanzregel** und zum anderen die **Alternanzregel**. Die Äquidistanzregel besagt, dass alle an einem Knoten (**Nodus**) inserierenden Blätter den gleichen Abstand zueinander aufweisen. Inserieren am Knoten 2 Blätter, so stehen die Blätter am folgenden Knoten um 180° versetzt, bei 3 Blättern um 120° , bei 4 Blättern um 90° , bei 5 Blättern 72° usw. Der **Limitdivergenzwinkel** beträgt 137° . Hierbei handelt es sich jedoch um eine irrationale Zahl, welche einen Kreis nach den Regeln des Goldenen Schnitts teilen würde. Die Alternanzregel besagt, dass die Blätter an aufeinander folgenden Knoten immer so angelegt sind, dass sie auf Lücke zueinanderstehen. So wird verhindert, dass sich die Blätter aufeinander folgender Knoten mit ihren Flächen gegenseitig beschatten. Inserieren an einem Knoten 5 Blätter, so sind diese untereinander um jeweils 72° versetzt. An dem darauffolgenden Knoten werden die Blätter dann entsprechend versetzt ausgebildet, was eine Versetzung von 36° bedeutet. Äquidistanz- und Alternanzregel lassen sich relativ leicht durch das **Hemmfeldkonzept** erklären, das verhindert, dass im unmittelbaren Umfeld einer Blattanlage eine neue entstehen kann. Jedoch ist bislang weder der daran beteiligte Hemmstoff bekannt, noch ob im Bereich des Hemmfeldes die Anlegung eines neuen Blattes tatsächlich aktiv lokal gehemmt wird, oder ob die Region, in der das Blatt gebildet wird, entsprechend gefördert wird.

Aufgrund der Anordnung und der Anzahl der Blätter an einem Knoten lassen sich verschiedene Blattstellungen erkennen. Inseriert an einem Knoten jeweils nur 1 Blatt, so können die Blätter ausschließlich **wechselständig** angeordnet sein. Werden dabei die Blätter an aufeinander folgender Knoten jeweils um 180° zueinander versetzt, so steht das 3. Blatt wieder genau über dem 1. Blatt. So entsteht die Ausbildung von einer **zweizeilig-wechselständigen Anordnung** der Blätter. Bei einem Versatz der Blätter zueinander um den Divergenzwinkel von 120° entstünde folglich ein dreizeilige, bei einem Versatz um 90° entsprechend eine vierzeilige Anordnung. Jede Längszeile wird dabei als **Orthostiche** bezeichnet.

Inserieren 2 Blätter an einem Knoten, so spricht man von einer **gegenständigen (dekussierten) Blattstellung**, bei der die Blätter an einem Knoten um 180°

gegeneinander versetzt sind. Die Blätter des darauffolgenden Knotens stehen dann wiederum um 90° zu denen des darunterliegenden versetzt, sodass eine vierzeilige Anordnung entsteht. In diesem Fall spricht man von **kreuzgegenständig**.

Inserieren mehr als zwei Blätter an einem Knoten, so wird die Blattstellung als **wirtelig** bezeichnet. Je nach Anzahl der Blätter lassen sich die Wirtel in dreizählig (trimer), vierzählig (tetramer) oder fünfzählig (pentamer) bezeichnen. Lediglich im Bereich der reproduktiven Strukturen spricht man dazu abweichend auch bei einer zweizähligen Anordnung von einem Wirtel, z. B. beim äußeren Staubblattkreis bei Brassicaceae. Inserieren an einer Sprossachse die Blätter nur scheinbar wirtelig, so spricht man von einem **Scheinwirtel**. Dies ist z. B. bei zahlreichen Ranunculaceae, z. B. *Anemone* (Anemone) und *Hepatica* (Leberblümchen), der Fall. Bei diesen Taxa sind die Internodien der Hochblätter, die unterhalb der Blüte stehen, extrem gestaucht, sodass die Blätter wirtelig angeordnet erscheinen. Man kann jedoch anhand der sich überlappenden Blattbasen erkennen, dass es sich nicht um einen echten Wirtel handeln kann. Auch die einzelnen Organe innerhalb einer Blüte werden meist nicht wirtelig, sondern **schraubig** angeordnet angelegt. Die schraubige Anordnung ist jedoch oft nur unmittelbar bei der Anlegung der Primordien erkennbar und später kaum noch nachvollziehbar. Bei einigen Arten ist die Blattstellung durch eine nachträgliche Optimierung der Blattausrichtung nicht auf den ersten Blick zu erkennen. So sind die Nadelblätter bei Tanne (*Abies*) durch eine nachträgliche Ausrichtung scheinbar zweizeilig angeordnet. Betrachtet man jedoch die Insertionsstellen der Nadeln, so ist leicht die spiralförmige Blattstellung erkennbar. Solch eine nachträglich entstandene, zweizeilige Anordnung wird als **gescheitelt** bezeichnet. Bei einigen Arten sind die Internodien so stark gestaucht, dass alle Blätter in einer **grundständigen Rosette** stehen (z. B. *Taraxacum*, Löwenzahn). Inserieren bei Rosettenpflanzen auch noch einige Blätter an den Blütenstandsachsen, so wird dieses als **halbrosettig** bezeichnet (z. B. *Cardamine hirsuta*, Behaartes Schaumkraut).

10 Blattabwurf

Blätter, die ihre Funktion verloren haben, verbleiben nicht an der Pflanze, sondern werden durch aktive Prozesse abgeworfen. Bleiben die Blätter nur eine

Vegetationsperiode an der Pflanze und werden am Ende der Vegetationsperiode abgeworfen, so spricht man von **winterkahl**. In der deutschen Literatur findet man hierfür häufig den irreführenden Begriff sommergrün. Dieser ist insofern problematisch, da auch die immer- und wintergrünen Arten im Sommer grün sind. Bleiben die Blätter hingegen mehrere Jahre an der Pflanze, so sind diese Arten **immergrün**. Bei **wintergrünen** Arten bleiben die Blätter zwar auch über den Winter erhalten, werden dann aber zum Zeitpunkt des Neuaustriebs in der darauffolgenden Vegetationsperiode abgeworfen. Der Blattabwurf erfolgt an einer vordefinierten "Sollbruchstelle". Im Übergangsbereich von Blattgrund und Sprossachse ist ein spezielles **Abwurfgewebe** (Abszissionsgewebe) ausgebildet. Die Zellen in dieser Region sind verglichen mit den angrenzenden Zellen relativ klein. Werden sie im Herbst enzymatisch zerstört, kommt es zum Blattabwurf. Der Blattabwurf stellt demzufolge einen aktiv gesteuerten Prozess dar. Die entstandenen Blattnarben an der Sprossachse werden umgehend von einem schützenden Wundgewebe (**Periderm**) verschlossen, sodass der Eintritt von Pathogenen (Pilze, Viren, Bakterien) verhindert wird. Die Blattnarben stellen wichtige Unterscheidungsmerkmale für Gehölze im winterkahlen Zustand dar.

11 Blattmetamorphosen

Blätter können aus verschiedenen Gründen sowohl morphologisch als auch anatomisch große Abwandlungen vom Grundtyp erfahren. In diesem Fall spricht man von Blattmetamorphosen, die unterschiedliche Aufgaben wie Wasser- und Reservestoffspeicherung, Verdunstungsschutz, Fraßschutz, Tierfang oder Kletterhilfe erfüllen.

11.1 Blattdornen

Die Umwandlung des Blattes in Blattdornen dient dem Fraß- und Verdunstungsschutz. Dabei können die Blätter zu einzelnen oder mehrteiligen Dornen umgewandelt werden. Sie weisen im Gegensatz zu Stacheln einen Leitbündelanschluss auf und stehen mit subepidermalen Schichten der Sprossachse in Verbindung. Blattdornen findet man z.B. bei Cactaceae (Kakteen) und Berberidaceae (Sauerdorngewächsen). Eine Sonderform der Blattdornen stellen die Stipulardornen (z.B. bei zahlreichen Akazien) dar, bei denen das Laubblatt zwar noch laubartig ausgebildet ist, dessen Nebenblätter aber verdornen.

11.2 Phyllodien

Die Umwandlung des Blattes in Phyllodien ist eine wichtige Metamorphose zur Reduktion der transpirierenden Blattfläche. Hierbei wird die Blattspreite vollständig reduziert. Die Aufgabe der Photosynthese übernimmt der blattartig gestaltete Blattstiel (Blattstielblatt), wie dies z. B. bei vielen Akazien- und *Eukalyptus*-Arten der Fall ist. Phyllodien sind auf den ersten Blick nur schwer von echten Blättern unterscheidbar.

11.3 Blattsukkulenz

Die Blattsukkulenz dient bei Taxa xerothermer Standorte der Wasserspeicherung. Dazu werden unterschiedliche Gewebetypen im Blatt so umgestaltet, dass die Vakuolen größtmögliche Mengen an Wasser speichern können. Diese können einerseits in subepidermalen Zellschichten liegen wie z. B. bei *Kalanchoe* oder in tieferen Blattschichten wie z.B. bei *Lithops* (Lebenden Steinen). Zudem verhindern größere Mengen an Wasser die Überhitzung des Blattes.

11.4 Blattranken

Blattranken dienen der Kletterhilfe. Hierbei können unterschiedliche Abschnitte des Blattes als Ranke umgewandelt werden. Beim Kürbis wird die gesamte Spreite als Ranke ausgebildet, bei der Kannenpflanze der Blattstiel und bei einigen Fabaceae wie der Erbse nur ein Teil des gefiederten Blattes.

11.5 Zwiebeln

Die Zwiebel ist ein unterirdisches Speicher- und Überdauerungsorgan von Geophyten. Sie baut sich entweder aus dem fleischig-verdickten Blattgrund abgestorbener Laubblätter auf, wie dies z. B. beim Knoblauch (*Allium sativum*) der Fall ist, oder sie baut sich wie bei der Narzisse aus zahlreichen fleischigen Niederblättern auf. Ist die Zwiebel von trockenhäutigen Blättchen umgeben, so spricht man von einer **tunicaten Zwiebel** wie z.B. bei der Tulpe oder der Narzisse. Fehlt solch eine Hülle abgestorbener trockener Blätter und die einzelnen, die Zwiebel aufbauenden Blätter stehen mehr oder weniger weit ab, so wird diese als **Schuppenzwiebel** bezeichnet, wie sie typisch für *Lilium martagon* (Türkenbund-Lilie) ist.

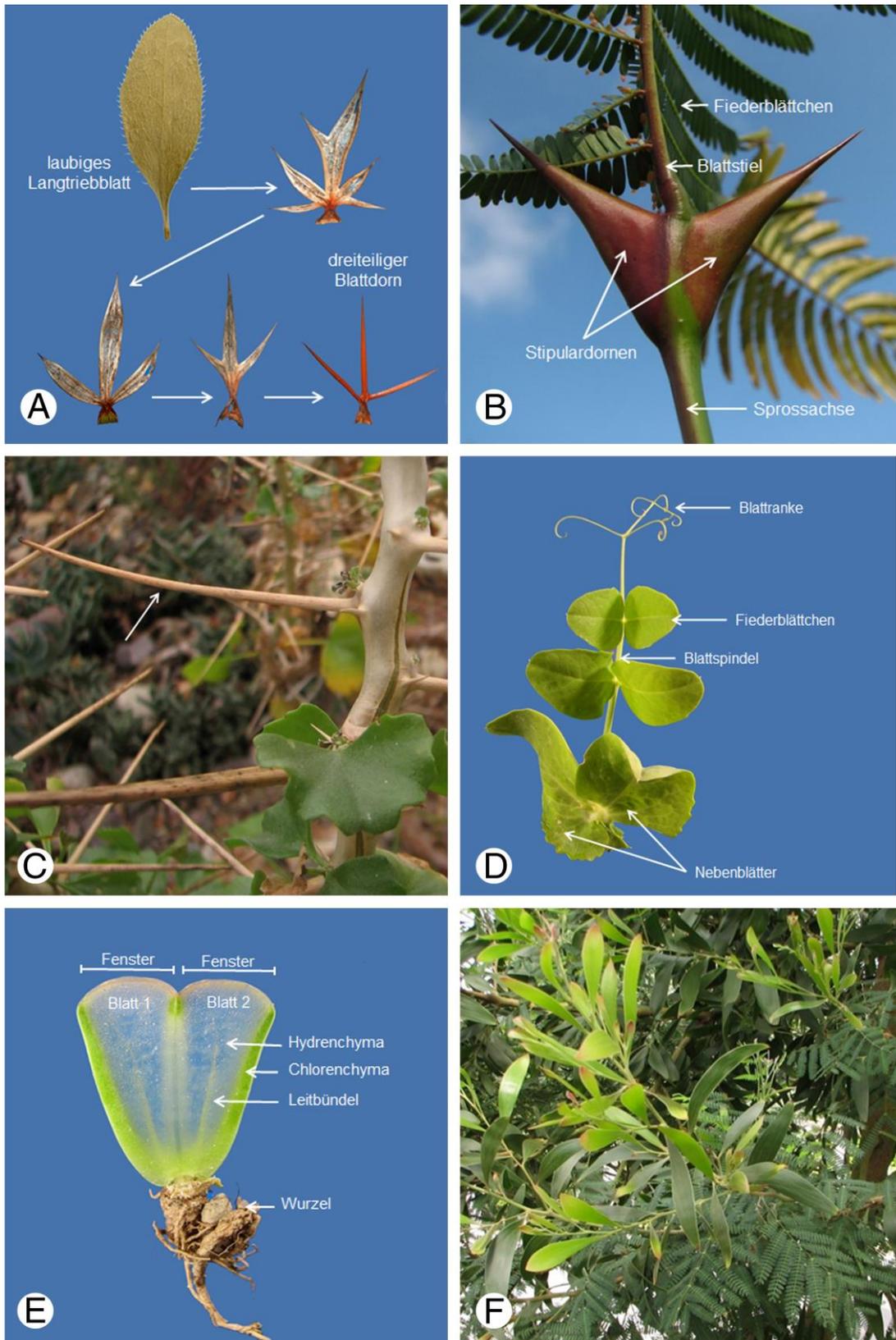


Abb. 13: Blattmetamorphosen; Blätter können unterschiedlichste Funktionsanpassungen aufweisen; **A-C:** Blattdornen zum Fraß- und Verdunstungsschutz; Blattdornen immer mit subepidermalen Schichten verbunden und stets mit Leitbündelanschluss; **A:** Transformation von einem laubigen Langtriebblatt zu einem dreiteiligen Blattdorn; *Berberis vulgaris* (Berberitze); **B:** Nebenblattdornen (Stipulardornen) von *Acacia hindsii* (Akazie); **C:** Blattstieldorn (Petiolusdorn); Abwurf der Blattspreiten in Trockenperioden; Blattstiele bleiben mit stechender Spitze erhalten; *Pelargonium spinosum* (Pelargonie); **D:** Blattranke als Kletterhilfe; bei *Pisum sativum* (Garten-Erbse) ist nur die terminale Blattfieder zur Ranke umgewandelt; **E:** Blattsukkulenz zur Wasserspeicherung; Mesophyll mit großen, zellsaftreichen, parenchymatischen Zellen (Hydrenchym); wenig Festigungselemente; *Lithops karasmontana* (Lebender Stein); **F:** Phyllodien zur Reduktion der transpirierenden Blattfläche; die gefiederte Blattspreite wird vollständig reduziert; Photosyntheseleistung von blattartig gestalteten Blattstielen (Phyllodien) übernommen; *Acacia melanoxylo*n (Schwarzholz-Akazie).

12 Weiterführende Literatur

- BECK C.B. (2010).** An Introduction to Structure and Development, Plant Anatomy for the Twenty-First Century, 2nd ed. – Cambridge University Press, Cambridge.
- ESAU K. (1977).** Anatomy of seed plants, 2nd ed. – Wiley, New York.
- ESCHRICH W. (1995).** Funktionelle Pflanzenanatomie. – Springer, Heidelberg & Berlin.
- GIFFORD E.M. & FOSTER A.S. (1996).** Morphology and Evolution of Vascular Plants. 3rd ed. – Freeman and Company, New York.
- JURZITZA G. (1987).** Anatomie der Samenpflanzen. – Thieme, Stuttgart, New York.
- KADEREIT J.W, KÖRNER C., NICK P. & SONNEWALD U. (2021):** Lehrbuch der Pflanzenwissenschaften, 38. Aufl.- Springer, Berlin.
- KÜCK U. & WOLFF G. (2009).** Botanisches Grundpraktikum, 2. Aufl. – Springer, Berlin & Heidelberg.
- RUDALL P. (2007).** Anatomy of Flowering Plants, an Introduction to Structure and Development, 3rd ed. – Cambridge University Press, Cambridge.
- STÜTZEL T. (2015).** Botanische Bestimmungsübungen, 3. Aufl. – Ulmer, Stuttgart.
- WAGENITZ G. (2008).** Wörterbuch der Botanik, 2te Auflage. – Nikol, Hamburg.
- WANNER G. (2010).** Mikroskopisch-botanisches Praktikum, 2. Aufl. – Thieme, Stuttgart & New York.