

| | | | | |
|-------------------------------------|-------|------|---------|---------------------------------|
| Schriftenreihe für Vegetationskunde | H. 38 | 2002 | 119–126 | Bundesamt für Naturschutz, Bonn |
|-------------------------------------|-------|------|---------|---------------------------------|

Blattmerkmale

STEFAN KLOTZ & INGOLF KÜHN

Summary: Leaf traits

Plant's leaves are among the most important organs as they are usually essential for photosynthesis. Thus, the ratio of leaf area for photosynthesis to leaf weight was optimized during evolution and human cultivation. Furthermore, many metamorphoses of leaves are important as ecological adaptation to special environmental factors. Therefore, we concentrated on the most important leaf characteristics leaf form, leaf anatomy and leaf persistence.

1 Einleitung

Das Blatt ist eines der wichtigsten Organe der Pflanze, weil es fast immer Ort der Photosynthese ist. Den Blättern kommt eine wesentliche Bedeutung für den Wärme-, Wasser-, Nährstoff- und Kohlenstoffhaushalt der Pflanze zu. Diese große Bedeutung der Blätter für die Autökologie der Pflanzen drückt sich auch in der Vielfalt von Blattstrukturen aus. Ungeachtet dieser Vielfalt und der verschiedensten Metamorphosen des Blattes lassen sich generelle Anpassungen an spezifische ökologische Bedingungen beschreiben (SCHULZE et al. 2002). Wesentliche Blattparameter von ökologischer Bedeutung sind die Blattanatomie, Blattgröße, Blattform und Blattausdauer. Auch die Blattstellung und deren Veränderung ist für die Pflanzen und deren Konkurrenzkraft wichtig. Weiterhin gibt es eine Vielzahl von Blattmetamorphosen als Anpassungen an den Standort und an die Interaktionen mit benachbarten Lebewesen z. B. der Tierwelt. Aus Blättern wurden Schutzeinrichtungen gegenüber Herbivorie (Dornen), Halteeinrichtungen (Ranken), aber auch Fangeinrichtungen für Tiere um zusätzliche Stickstoffquellen erschließen zu können (Fangblätter von *Drosera*, *Pinguicula* usw.). Blätter können zu Kleb-, Gleit-, Klapp- und Saugfallen entwickelt sein.

Die regulatorische Bedeutung der Blätter für den Wärmehaushalt wird durch die Möglichkeiten der Veränderung der Blattstellung und Blattgröße aber auch verdunstungsregulierenden Einrichtungen am Blatt deutlich, wie z. B. Stomatazahl oder Behaarung. Der Wasserhaushalt kann über die Blätter, deren Struktur die Wasserabgabe oder -aufnahme beeinflusst, gesteuert werden.

Für den Nährstoff- und insbesondere den Kohlenstoffhaushalt der Pflanze ist die spezifische Blattfläche von großer Bedeutung. Im Verlauf der Evolution ist es den Pflanzen gelungen, das Verhältnis von projizierter Blattfläche zu Blattgewicht ständig zu verbessern. Immer weniger Blattmasse wird für die Ausbildung von entsprechenden Blattflächen benötigt. Während die spezifische Blattfläche bei immergrünen Koniferen bei $4,1 \text{ m}^2\text{kg}^{-1}$ liegt, erreichen einjährige Kulturpflanzen $23,6 \text{ m}^2\text{kg}^{-1}$ (SCHULZE et al. 2002).

In der Datenbank wurden als ökologisch wichtige Parameter Blattform, Blattanatomie und Blattausdauer aufgenommen.

2 Blattmerkmale

2.1 Blattform

Zur Charakterisierung der Blattform wurden die vollentwickelten, typischen und häufigsten Laubblätter der jeweiligen Pflanzenart herangezogen. Unberücksichtigt blieben Erscheinungen wie Aniso- und Heterophyllie. Auch die oft abweichenden Formen der Keimblätter wurden nicht berücksichtigt.

Da es eine fast unüberschaubare Vielfalt von Typisierungsmöglichkeiten von Blättern und Blatteilen gibt, musste ein System entwickelt werden, welches wesentliche Blattformendifferenzierungen möglichst einfach und leicht nachvollziehbar abbildet. Es wurde bewusst auf die Feindifferenzierungen verzichtet, die sich in vielen Bestimmungsbüchern finden lassen (z. B. JÄGER & WERNER 2002).

Im Wesentlichen basiert unser System auf den Gliederungen von GÜNTHER (1987) und HECKLAU (1987), die Blattformendifferenzierungen in ausgewählten Habitaten verglichen haben. Dieses System wurde weiterentwickelt und für eine Gesamtflora verwendet (FRANK & KLOTZ 1990). Es geht von zwei einfachen Merkmalen aus: Erstens vom Verhältnis von Blattlänge zu Blattbreite und zweitens von der Untergliederung des Blattes selbst (von gelappten, fiederförmigen und fingerförmigen Blättern bis hin zu Blättern, die deutlich in Blättchen aufgeteilt sind). Die in BIOLFLORE verwendeten Blattformtypen gibt Tab. 1 wieder.

Tab. 1: Merkmalszustände der Blattform
Character states of leaf form

| | Blattform | Leaf form |
|-------|--------------------|------------------|
| nad | nadelförmig | acicular |
| schup | schuppenförmig | scale-like |
| gras | Grassblatt | grass-like |
| lang | Langblatt | long-leaf |
| norm | Normalblatt | simple |
| voll | Vollblatt | full |
| gelap | gelappt | lobate |
| fied | fiederförmig | pinnatifid |
| fing | fingerförmig | digitate |
| gefin | gefingert | palmate |
| gefie | gefiedert | pinnate |
| mgef | mehrfach gefiedert | bipinnate |
| rohr | röhrig | tubular |
| schwe | schwertförmig | ensiform |

Nadelförmiges Blatt: Starre, schmale, gleich breite, nicht in Stiel und Spreite gegliederte Blätter mit oft derber Spitze.

Schuppenförmiges Blatt: Kurze und breite, der Sprossachse dicht anliegende Blätter.

Grasblatt: Schmal-lineare Blätter mit meist langer Spitze. Die Blattbreite beträgt unter 10 % der Blattlänge.

Langblatt: Lanzettliche, schmalspatelige oder schmalspießförmige Blätter, deren Breite zwischen 10 und 25 % der Länge beträgt.

Normalblatt: Ovale oder elliptische Blätter, deren Breite 25 bis 50 % der Länge beträgt.

Vollblatt: Geschlossene Blattflächen, die entweder kreisrund, herzförmig, trapezförmig oder vieleckig sind. Die Blattbreite macht über 50 % der Länge aus.

Gelapptes Blatt: Blätter mit lappenförmigen Blatteinschnitten von 1/4 bis 1/3 des Blattes.

Fiederförmiges Blatt: Längs einer Mittelrippe angeordnete Blattabschnitte, die aber nicht vollständig voneinander getrennt sind. Hierzu gehören fiederspaltige, fiederlappige und fiederschnittige Blätter.

Fingerförmiges Blatt: Die Spreitenabschnitte sind um einen Punkt, das Ende des Blattstiels, strahlig angeordnet. Dazu gehören fingerförmig gelappte, gespaltene, geteilte und geschnittene Blätter.

Gefingertes Blatt: Blätter mit handförmig angeordneten, völlig voneinander getrennten Blättchen. Hierzu zählen auch dreizählige Blätter.

Gefiedertes Blatt: Zweireihig an einer Mittelrippe angeordnete, völlig voneinander getrennte Blättchen. Dazu gehören auch unterbrochen gefiederte Blätter.

Mehrfach gefiederte Blätter: Blätter mit Blättchen, die wiederum gefiedert sind.

Röhrige Blätter: Unifaziale rohrförmige Blätter, die innen meist hohl sind.

Schwertförmige Blätter: Unifaziale schwertförmige Blätter (z. B. Gattung *Iris*)

Die Angaben in BIOLFLORE basieren auf den Daten von FRANK & KLOTZ (1990). Diese Angaben wurden kritisch geprüft und z. T. verändert. Für über 1400 Arten wurden die Kategorisierungen neu erarbeitet. Hierzu diente Originalpflanzenmaterial aus dem Raum Halle, dem eigenen Herbar (Herbar KLOTZ) und die Abbildungen in JÄGER & WERNER (1995).

2.2 Blattanatomie

Die Blattanatomie widerspiegelt wesentlich die Merkmale des Wasser- und Gaswechsels der Pflanzenarten. Sie ist ein wesentliches Charakteristikum der Autökologie der Pflanzenarten. Bei der Einschätzung der Blattanatomie und generell des Wasser- und Gaswechsels wurden neben der Blattstruktur wie Stomata pro Fläche, Leitbündel pro Fläche, Art der Kutikula, Behaarungen usw. auch Merkmale der Wurzel mit berücksichtigt. Zu Letzteren zählen neben der Art der Bewurzelung (Tief- oder Flachwurzler) auch die Formen der Luftversorgung der Wurzel. Sind Hohlräume zur Luftversorgung der Zellen vorhanden? Insofern gehen bei der Einschätzung der Blattanatomie auch generelle anatomische Merkmale der Pflanze mit ein.

Obwohl ELLENBERG et al. (1991) in seiner Neuauflage der Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa auf die erneute Aufnahme der Blattanatomie verzichtet hat, sind sie jedoch für eine biologisch-ökologische Merkmalsdatenbank unverzichtbar. Sie widerspiegelt sehr gut die ökologischen Bedingungen, unter denen die Pflanzen leben. Dieses System bezieht sich wesentlich auf die Anatomie der Blätter, bezieht aber auch die anderen Pflanzenorgane, die für den Wasserhaushalt bedeutsam sind, mit ein. Die unterschiedlichen Blattanatomietypen sind in Tab. 2 dargestellt.

Blattsukkulente: In den Blättern befinden sich Wasserspeicher. Sie haben eine dicke Epidermis und Kutikula. Im Unterschied zu den skleromorphen Blättern besitzen sie nur wenige Spaltöffnungen pro Blattfläche. Die stomatare Transpiration sowie der Gaswechsel sind eingeschränkt. Trockenphasen werden durch die Wasserspeicherung im Parenchym überbrückt. Die Stoffproduktion ist relativ niedrig, das Wurzelsystem dieser Arten relativ klein.

Skleromorphe Blätter: Die Blätter haben eine dicke Kutikula und Epidermis. Sie sind versteift und deshalb sehr hart. Sie besitzen Einrichtungen zur Förderung der Wassernachlieferung bei guter Wasserversorgung. Die Arten besitzen ein umfangreiches Wurzelsystem.

Tab. 2: Merkmalszustände der Blattanatomie
Character states of leaf anatomy

| | Blattanatomie | Leaf anatomy |
|---|----------------------|---------------------|
| c | blattsukkulent | succulent |
| s | skleromorph | scleromorphic |
| m | mesomorph | mesomorphic |
| y | hygomorph | hygomorphic |
| e | helomorph | helomorphic |
| a | hydromorph | hydromorphic |

Mesomorphe Blätter: Blätter ohne anatomische Besonderheiten, zwischen skleromorph und hygomorph stehend.

Hygomorphe Blätter: Zart gebaute Blätter der Schatten- und Halbschattenpflanzen. Diese Arten sind an relativ hohe Luftfeuchtigkeit gebunden. Die Kutikula und die Epidermis sind schwach entwickelt und dünn. Ebenso ist die Zahl der Spaltöffnungen sehr klein. Das Wurzelsystem ist nicht sehr ausgedehnt und sichert keine schnelle Nachlieferung von Wasser für die Pflanze.

Helomorphe Pflanzen: Blätter mit vielen Stomata und Leitbündeln pro Fläche. Meist flaches und großes Wurzelsystem. In der Wurzelrinde befinden sich luftgefüllte Räume (Lakunen, Aerenchyme), die den Sauerstoffmangel im Wurzelbereich ausgleichen.

Hydromorphe Blätter: Blätter, die für den Stoffaustausch mit dem umgebenden Wasser eingerichtet sind. Stomata fehlen oder kommen nur in sehr kleiner Zahl vor. Das Leitgewebe ist gering entwickelt, das Wurzelsystem reduziert oder fehlt.

Die in die Datenbank übernommenen Angaben fußen auf den Angaben in ELLENBERG (1979), den vorgenommenen Korrekturen von FRANK & KLOTZ (1990) und morphologischen Angaben von KRUMBIEGEL (2002, vgl. Abschnitt Morphologie in diesem Band).

2.3 Blattausdauer

Die Blattausdauer bestimmt wesentlich die Stoffproduktion und somit die Konkurrenzkraft der Pflanzen. Daher lassen sich Faustregeln für das Vorkommen immergrüner bzw. sommergrüner Arten ableiten. Beispielsweise führen alle ökologischen Faktoren, die den Kohlenstoffgewinn der Pflanzen reduzieren, zur Langlebigkeit der Assimilationsorgane. Diese Faktoren sind neben Lichtmangel auch niedrige Temperaturen. Auch Nährstoffmangel kann zu immergrünem Wuchs führen, da höhere Investitionen für das Wurzelwachstum notwendig sind. Periodischer Wassermangel kann auch zu immergrünem Wuchs führen. Typische Beispiele sind Arten der Winterregengebiete der Erde (SCHULZE et al. 2002).

Der Lebensrhythmus und das potentielle Alter der Pflanzenarten korrelieren eng mit der Blattausdauer. In der Datenbank werden die in Tab. 3 aufgelisteten Kategorien verwendet.

Vorsommergrüne Blätter: Arten mit Blättern, die im Vorfrühling oder Frühling erscheinen und im Frühsommer bereits absterben. Hierzu gehören viele Frühjahrsgeophyten wie *Anemone nemorosa* (Busch-Windröschen) oder *Galanthus nivalis* (Schneeglöckchen).

Sommergrüne Blätter: Die Pflanzen haben nur zur Vegetationszeit in der wärmeren Jahreszeit Blätter. Arten, die in milden Wintern einige grüne Blätter in Bodennähe behalten können, wobei die meisten Blätter aber absterben, werden mit zu den sommergrünen Arten gestellt.

Tab. 3: Merkmalszustände der Blattausdauer
Character states of leaf persistence

| | Blattausdauer | Leaf persistence |
|---|----------------------|-------------------------|
| v | vorsommergrün | spring green |
| s | sommergrün | summer green |
| w | überwinternd grün | overwintering green |
| i | immergrün | persistent green |

Überwinternd grüne Blätter: Die Pflanze bildet im Herbst Blätter, die im Winter grün bleiben, also überwintern, im Frühjahr aber oft absterben und oder durch neue Blätter ersetzt werden. Hierzu gehören u. a. alle einjährig überwinternde Arten (Winterannuelle).

Immergrüne Blätter: Zu allen Jahreszeiten trägt die Pflanze grüne Blätter. Die Blätter werden meist älter als ein Jahr. Es sind also Arten, die das ganze Jahr grün oder dauergrün sind. Ganzjahresgrün und dauergrün werden nicht unterschieden.

Im Unterschied zu JÄGER & WERNER (2002) werden die herbst-frühjahrsgrünen Arten mit zu den überwinternd grünen Arten gestellt, da beide einen ähnlichen Laubrhythmus haben. Sie unterscheiden sich nur in ihrer Gesamtlebensdauer (einjährig überwinternd bzw. ausdauernd). Die vorsommergrünen Arten werden von JÄGER & WERNER (2002) als frühjahrsgrüne bezeichnet.

Die Daten in BIOLFLOR beruhen auf Angaben nach ELLENBERG (1979, 1991), FRANK & KLOTZ (1990), JÄGER & WERNER (2002) sowie eigenen Beobachtungen.

3 Übersicht über Blattmerkmale in BIOLFLOR

Entsprechend den klimatischen Bedingungen in Deutschland dominieren die mesomorphen Blätter bzw. Pflanzen. Die meisten Standorte liegen im mesophilen Bereich (vgl. Abb. 2). Die Anteile von Arten mit Blatttypen bzw. morphologischen Anpassungen an trockene bzw. feuchte bis nasse Standorte sind weitgehend ausgewogen. Das Diagramm belegt somit gut die Bedingungen der temperaten Florenzone in Mitteleuropa.

Von einer dominierenden Blattform kann man in der deutschen Flora nicht sprechen (vgl. Abb. 1). Am häufigsten sind Normalblätter, Langblätter, Grasblätter und gefingerte Blätter vertreten. Der hohe Anteil der letzten Kategorie geht weitgehend auf Arten der Rosengewächse, insbesondere der Gattung *Rubus* (Brombeeren) zurück. Da von anderen größeren Florengebieten keine derartigen statistischen Angaben vorliegen, sind Vergleiche auf dieser Skala noch nicht möglich. Habitatvergleiche, wie sie von GÜNTHER (1987) und HECKLAU (1987) durchgeführt wurden, belegen die ökologische Relevanz von Blattformenspektren.

Auch der hohe Anteil der Arten mit sommergrünen Blättern ist charakteristisch für die pflanzengeographische Situation Deutschlands, sowohl hinsichtlich der zonalen Lage als auch im Ozeanitäts- und Kontinentalitätsgradienten (Abb. 3). Da Deutschland z. T. noch stark ozeanisch beeinflusst wird, ist die erstaunlich hohe Zahl immergrüner Arten erklärbar. Die dominierenden Gehölze sind zwar fast ausschließlich sommergrün, unter den krautigen Arten sind jedoch viele immergrüne Arten zu finden. Die überwinternd grünen und vorsommergrünen Arten spielen nur eine untergeordnete Rolle.

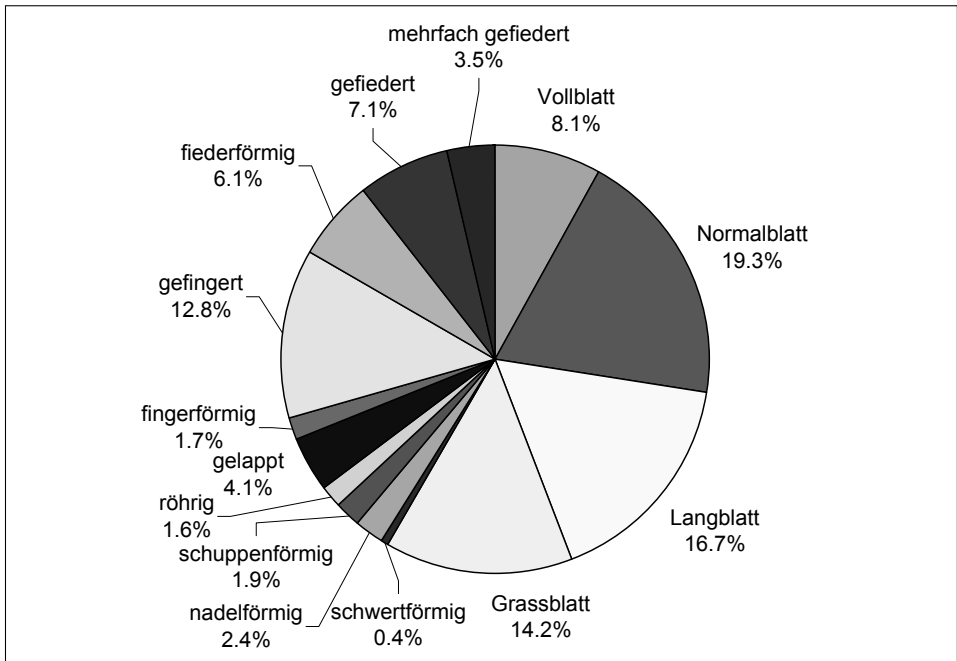


Abb. 1: Übersicht über die Verteilung der Blattformen in Deutschland
 Overview of the proportions of different leaf forms of the German flora

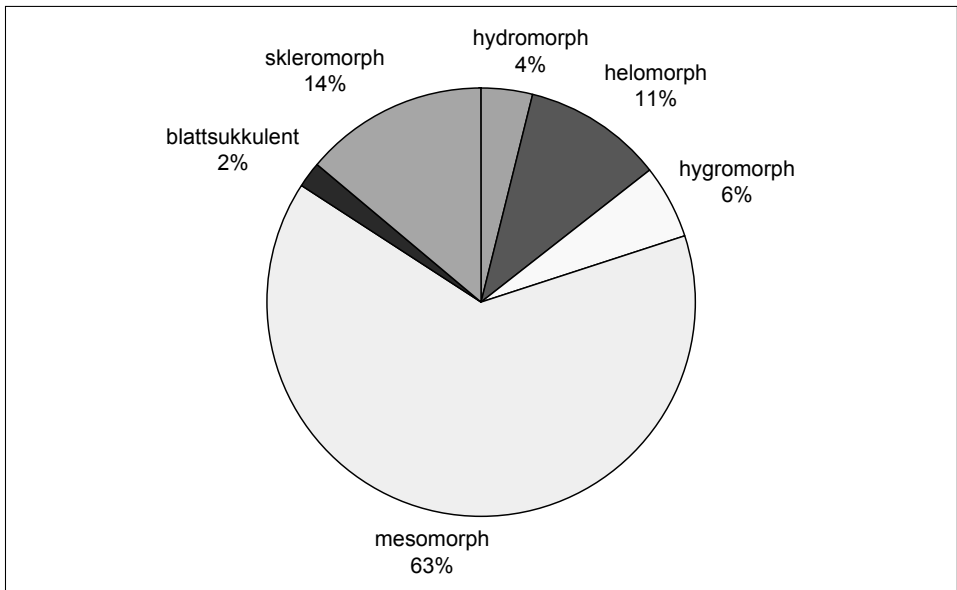


Abb. 2: Übersicht über die Verteilung der Merkmalszustände der Blattanatomie in Deutschland
 Proportions of the different character states of leaf forms in the German flora

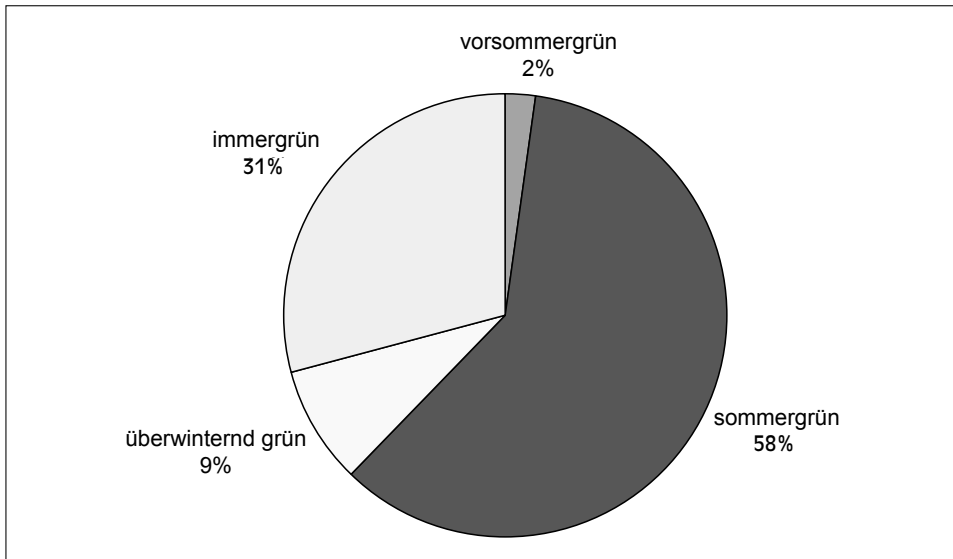


Abb. 3: Übersicht über die Verteilung der Merkmalszustände der Blattausdauer in Deutschland
Proportions of the different character states of leaf persistence in the German flora

Literatur:

- ELLENBERG, H. (1979): Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. (2. Aufl.) – Scripta Geobotanica **9**: 122 S.
- ELLENBERG, H., WEBER, H.E., DÜLL, R., WIRTH, V., WERNER, W. & PAULISSEN, D. [Hrsg.] (1991): Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. (1. Aufl.) – Scripta Geobotanica **18**: 248 S.
- FRANK, D. & KLOTZ, S. (1990): Biologisch-ökologische Daten zur Flora der DDR. – Wissenschaftliche Beiträge der Martin-Luther-Universität Halle **P41**: 167 S.
- GÜNTHER, J. (1987): Blattmerkmale und deren ökologische Aussagekraft in ausgewählten Segetalgesellschaften. – Martin-Luther-Universität Halle (unveröffentlichte Diplomarbeit)
- HECKLAU, H. (1987): Blattmerkmale und deren ökologische Aussagekraft in ausgewählten Ruderalgesellschaften. – Martin-Luther-Universität Halle (unveröffentlichte Diplomarbeit)
- JÄGER, E. J. & WERNER, K. [Hrsg.] (1995): Rothmaler, Exkursionsflora von Deutschland. Gefäßpflanzen: Atlasband. – Jena (Fischer) 753 S.
- JÄGER, E. J. & WERNER, K. [Hrsg.] (2002): Rothmaler, Exkursionsflora von Deutschland. Gefäßpflanzen: Kritischer Band. – Berlin (Spektrum) 948 S.
- KRUMBIEGEL, A. (2002): Vegetative Morphologie (außer Blattmorphologie). – In: KLOTZ, S., KÜHN, I. & DURKA, W. [Hrsg.]: BIÖLFLORE – Eine Datenbank zu biologisch-ökologischen Merkmalen der Gefäßpflanzen in Deutschland. – Schriftenreihe für Vegetationskunde **38**. Bonn (Bundesamt für Naturschutz)
- SCHULZE, E. D., BECK, E. & MÜLLER-HOHENSTEIN, K. (2002): Pflanzenökologie. – Heidelberg (Spektrum) 600 S.

Anschriften der Verfasser:

Dr. Stefan Klotz
Dr. Ingolf Kühn
Umweltforschungszentrum Leipzig-Halle GmbH
Sektion Biozönoseforschung
Theodor-Lieser-Str. 4
06120 Halle