

# DIE DIAPHRAGMEN IN DEN BLÄTTERN DER PANDANALES.

Von

FRITZ JÜRGEN MEYER  
(Braunschweig).

Mit 5 Textabbildungen.

(Eingegangen am 29. März 1933.)

Die Angaben über die Diaphragmen in den Blättern der *Pandanales* in der Literatur stützen sich wohl im allgemeinen auf die ältesten Untersuchungen von VAN TIEGHEM (1866), DUVAL-JOUVE (1872) und DE BARY (1877); und so erklärt sich ein Fehler, der sich bis in die neuere Literatur (z. B. LOEW 1906) hineingeschleppt hat, nämlich die Angabe, daß diese Diaphragmen einschichtig seien. VAN TIEGHEM (a. a. O. S. 192) sagt bezüglich der Lakunen des Blattes von *Typha angustifolia*: «elles sont

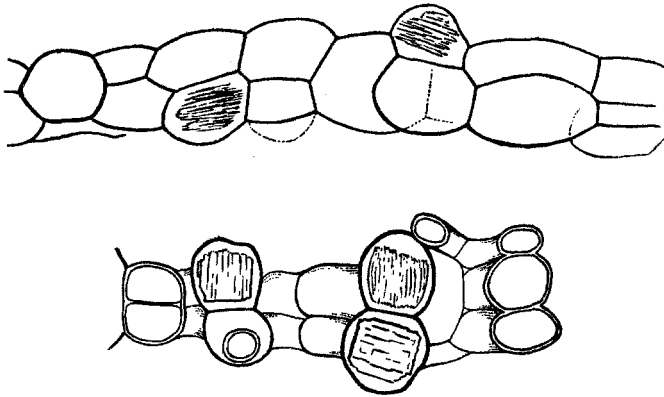


Abb. 1. *Typha angustifolia*. Querschnitte durch die Diaphragmen im oberen (a) und unteren (b) Teile der Blattspreite.

entrecoupées de nombreux planchers formés d'un seul plan de cellules rameuses», für *Sparganium ramosum* gibt er allgemein die gleiche Struktur an wie für *Typha*, bei der Beschreibung der Blattanatomie von *Pandanus javanicus* fehlen dagegen Einzelheiten über die Diaphragmen. DUVAL-JOUVE (a. a. O. S. 161/162), der *Typha angustifolia*, *Typha latifolia*, *Typha minima* und *Sparganium ramosum* untersuchte, spricht nur davon, daß die Diaphragmen von *Typha* aus sternförmigen Zellen mit horizontalen Ästen bestehen, er hat sie also offenbar auch für einschichtig gehalten, und über *Sparganium* gibt er nichts Näheres an. Auch DE BARY'S Darstellung (a. a. O. S. 227—229) erweckt den Eindruck, daß er für die

*Pandanales* einschichtige Diaphragmen annimmt; er schreibt zuerst: „Die Diaphragmen bestehen aus einer, selten aus einigen Schichten“, und hierzu nennt er als Beispiele unter anderen *Typha*- und *Sparganium*-Arten und Blätter von *Pandanus* und zwar ohne Angabe der Schichtenzahl, während er bei *Luzula maxima* die Zweischichtigkeit betont. Und später (S. 229) stellt er den Diaphragmen mit ziemlich regelmäßigen sternförmigen Zellen von *Pandanus* und anderen mehrschichtige Diaphragmen gegenüber. Somit schien also für alle Familien der *Pandanales* die Einschichtigkeit der Diaphragmen festzustehen.

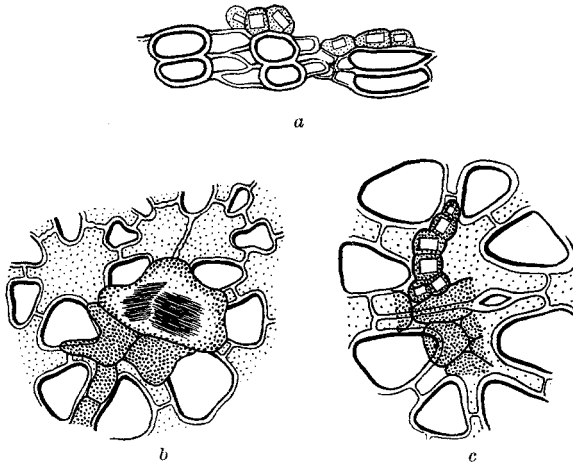


Abb. 2. *Pandanus utilis*. Diaphragmenzellen mit Idioblasten aus dem unteren Teile des Blattes, *a* im Querschnitt, *b* und *c* in der Aufsicht; die aufgelagerten Parenchymzellen (dicht punktiert) sind nur zum Teil eingezeichnet.

Meine Feststellung, daß im Gegensatz zu den früheren Angaben bei *Typha* die Diaphragmen zweischichtig sind (FR. J. MEYER 1933), veranlaßte mich, nun auch andere *Pandanales* daraufhin zu untersuchen, ob etwa auch bei den *Pandanaceen* und den *Sparganiaceen* die Zweischichtigkeit übersehen worden ist, und ob somit die Zweischichtigkeit systematisch-anatomisch als Reihencharakter anzusprechen ist.

Bei *Typha* fand ich in den vier von mir untersuchten Arten (*Typha angustifolia*, *Typha latifolia*, *Typha Laxmanni*, *Typha minima*) bezüglich der Ausbildung der Diaphragmen Übereinstimmung: in der Blattscheide liegt in den Lakunen ein lockeres Aktinenchym aus Zellen mit nach allen Seiten ausgestreckten Armen, und in diesem Aktinenchym treten diaphragmenähnliche Verdichtungen auf; in der Blattspreite dagegen werden die Lakunen von Diaphragmen durchsetzt, und zwar sind die Zellen derselben zunächst unten in der Spreite vier- bis sechsarmig und dickwandig und lassen ziemlich weite Eckinterzellularen zwischen sich frei, oben in der Spreite sind sie dagegen polygonal und dünnwandig

mit engen Eckinterzellularen (Abbildungen bei FR. J. MEYER 1933). Die Zweischichtigkeit wird nur selten an einzelnen Stellen der Diaphragmen dadurch unterbrochen, daß sich eine besonders dicke Zelle an Stelle der zwei Schichten einschaltet oder (nahe dem Diaphragmenrande) sich eine dritte niedrige Zelle oder Zellgruppe auflagert. Bezüglich der aus den Diaphragmen sich mehr oder weniger vorwölbenden Idioblasten mit den bereits näher (a. a. O.) beschriebenen Oxalatkristalldrüsen ist noch zu bemerken, daß die Idioblasten beiden Diaphragmensichten angehören können, an Stelle der Diaphragmenzellen in die Schicht selbst eingelagert und nicht dieser außen aufgelagert sind, und daß sie zuweilen sogar paarweise an gleicher Stelle des Diaphragmas beide Schichten durchsetzen (Abb. 1). Die Leitbündelanastomosen, welche die Diaphragmen durchlaufen, liegen stets nur an deren Rande (vgl. FR. J. MEYER 1933), und infolgedessen stören sie die regelmäßige Struktur des Diaphragmas nicht.

Bei *Pandanus utilis* BORY<sup>1</sup> treten Diaphragmen, welche denen vom unteren Teil der *Typha*-Blattspreite ähnlich sind, sowohl im oberen Teil der Spreite auf, wo sie die markähnliche Mittelschicht durchsetzen, als auch im unteren Teil, wo an Stelle dieser Mittelschicht weite Lakunen ausgebildet sind. Die eigentlichen Diaphragmenzellen, die meist sechsstrahlig-sternförmig mit Eckinterzellularen (abweichende Form in Abb. 2c) und dickwandig sind, liegen in zwei Schichten derart übereinander, daß sie sich paarweise fast genau decken und die meist weiten Interzellularen beider Schichten einander genau entsprechen (Abb. 2a). Wie bei *Typha* dort, wo die untersten Lakunen gebildet werden, an den Diaphragmen oft noch Reste eines zerrissenen Aktinenchyms hängen, so sind die Diaphragmen von *Pandanus utilis* in dem lakunösen Teile der Spreite noch überdeckt von dünnwandigen Zellen, welche denen der markhaltigen Mittelschicht im oberen Teile der Spreite ähnlich sind. Diese Zellen überlagern die Diaphragmenzellen so, daß die Interzellularlücken der Diaphragmen frei bleiben. Zum großen Teil sind sie wie die Markzellen ohne besondere Inhaltsstoffe, teils schmal wie die Arme der Diaphragmenzellen, teils größer und auch der Form der Diaphragmenzellen angepaßt gelappt; dazwischen treten als Idioblasten einzeln besonders große Raphidenzellen (Abb. 2b) oder in Reihen oder Gruppen sehr kleine stark abgerundete Oxalatkristallzellen mit einem die Zelle zum größten Teil ausfüllenden Einzelkristall auf (Abb. 2c). Ein Eindringen dieser Idioblasten in die eigentlichen Diaphragmensichten wurde nirgends beobachtet (Abb. 2a)<sup>2</sup>.

<sup>1</sup> Das Untersuchungsmaterial stammte aus dem Gewächshaus des Botanischen Gartens zu Braunschweig.

<sup>2</sup> Über *Pandanus pygmaeus* berichtet SOLEREDER in seinem Nachlaß zur Systematischen Anatomie der Monokotyledonen gleichfalls von solchen kleinen, den Diaphragmenzellen gruppenweise aufgelagerten Einzelkristalldioblasten.

Ganz anders liegen die Verhältnisse bei *Sparganium*: Entsprechend der durch die dreieckige Querschnittsform der Blätter bedingten Anordnung der Lakunen und der das Blatt längs durchlaufenden Leitbündel durchziehen bei *Sparganium ramosum* HUDS. die Leitbündelanastomosen die Diaphragmen nicht am Rande, sondern gehen meist sogar verzweigt quer oder schräg durch die Diaphragmenfläche hindurch (Abbildung siehe in SOLEREDER-MEYER 1933). Die Diaphragmen mit solchen Anastomosenleitbündeln zeigen nun eine besondere Gestalt, und so kommt es, daß man in benachbarten Lakunen auf gleichem Niveau, also im gleichen

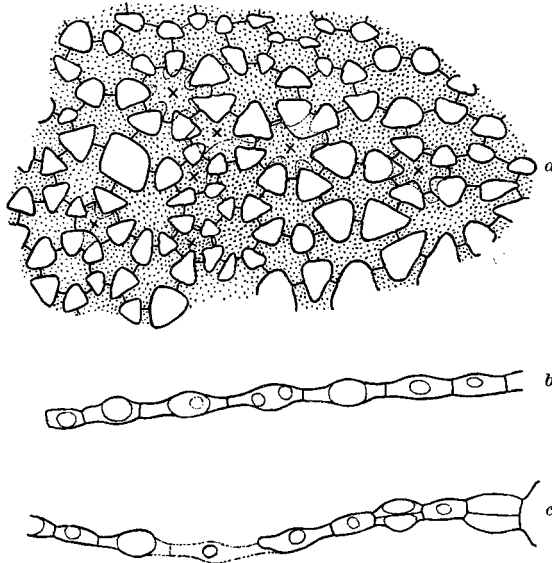


Abb. 3. *Sparganium ramosum*. Diaphragmen ohne Leitbündelanastomosen, a in der Aufsicht, b und c im Querschnitt.

Querschnitt, vollkommen verschieden gebaute Diaphragmen findet. Die leitbündelfreien Diaphragmen bestehen aus flachen sternförmigen, meist wieder sechsstrahligen Zellen mit verschiedenen langen Armen. Größe und Form dieser Zellen wechseln in ein und demselben Diaphragma oft stark; am Rande der Diaphragmen überwiegen kompaktere Zellen mit kurzen Armen (Abb. 3a, oben), in der Mitte dagegen sind alle Zellen deutlich sternförmig, aber in unregelmäßigem Wechsel teils groß, teils klein (Abb. 3a, in der Mitte und unten). Im allgemeinen sind diese Diaphragmen einschichtig (Abb. 3b), nur vereinzelt findet sich an einer oder an wenigen benachbarten Zellen eine Verdoppelung der Schicht (Abb. 3c und in der Abb. 3a an den durch ein Kreuz gekennzeichneten Zellen). Oxalatkristallidioblasten fehlen diesen Diaphragmen.

Die Leitbündelanastomosen enthaltenden Diaphragmen von *Sparganium ramosum* sind im Gegensatz zu den leitbündelfreien aus anders-

geformten Zellen gebildet und nicht einschichtig. Die Diaphragmenzellen sind isodiametrisch oder länglich polygonal mit Eckinterzellularen und einigen Seitenwandinterzellularen; ihre Wände sind dünn (Abb. 4a). Im allgemeinen sind die Diaphragmen zweischichtig, doch nicht ganz regelmäßig, da auch dreischichtige Stellen vorkommen. Überdies decken sich die übereinanderliegenden Zellen nicht genau, so daß die Interzellularlücken also nicht gerade, sondern gewunden durch das Diaphragma hindurchführen. Als Oxalatkristalldioblasten treten teils Zellen,

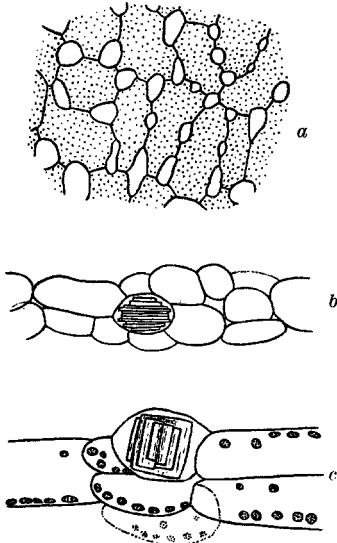


Abb. 4. *Sparganium ramosum*. Diaphragmenzellen aus einem leitbündelführenden Diaphragma, a in der Aufsicht, b und c im Querschnitt.

welche sich aus dem Diaphragma mehr oder weniger stark vorwölben (Abb. 4c), teils solche, welche ganz im Innern des Diaphragmas liegen (Abb. 4b), mit Plättchendruse oder anderen Drusen auf. Die Form der Kristalldruse unterscheidet sich bei allen von mir untersuchten *Sparganium*-Arten im allgemeinen von derjenigen der Druse von *Typha*: Nur selten sind die Drusen von fest aufeinanderliegenden Plättchen gebildet, sondern meist sind die Plättchen lockerer, etwas fächerartig gelagert, oder aber die Drusen werden aus spitzen Kristallen gebildet, die von einer Mittelebene nach zwei Seiten morgensternförmig ausstrahlen, oder es liegen Kombinationen von Plättchen und spitzen Kristallen vor (Abb. 5).

Bemerkenswert ist, daß die beiden Diaphragmenformen im ganzen Blatt von *Sparganium ramosum* vom Grunde bis zur Spitze in ziemlich gleicher Ausbildung nebeneinander auftreten, daß also Unterschiede zwischen den verschiedenen Teilen des Blattes (wie bei *Typha*) nicht vorliegen.

Bei den übrigen von mir untersuchten Arten der Gattung *Sparganium*<sup>1</sup> ist der Unterschied zwischen den leitbündelführenden und den leitbündelfreien Diaphragmen weniger scharf ausgeprägt, aber immerhin auch noch deutlich.

*Sparganium simplex* HUDS. (vom Steinhuder Meer, leg. JENNER 1900) gleicht in der Diaphragmenstruktur im wesentlichen dem *Sparganium ramosum*, ebenso auch *Sparganium affine* SCHNIZL. var. *Borderi* WEBERBAUER (Alta Sabaudia — Gallia, leg. BOUCHARD 1908), für das nur hervor-

<sup>1</sup> Das Untersuchungsmaterial entstammte dem Herbarium JENNER des Botanischen Institutes zu Braunschweig.

zuheben ist, daß sich in den zweischichtigen Diaphragmen mit langarmigen Zellen die Zellen der beiden Schichten nicht genau decken.

Bei *Sparganium minimum* FRIES, dessen Blatt nur eine Reihe von Lakunen enthält, werden die Diaphragmen zum Teil quer (d. h. parallel zu den Epidermen) von unverzweigten Leitbündelanastomosen durchzogen. Auch hier sind die Zellen der leitbündelführenden Diaphragmen polygonal oder höchstens breit- und kurzarmig, aber nur mit Eckinterzellularen; die leitbündelfreien Diaphragmen dagegen bestehen wieder aus sternförmigen Zellen. Im Gegensatz zu *Sparganium ramosum* ist hervorzuheben, daß auch die leitbündelfreien Diaphragmen zum Teil durchgehend zweischichtig sind und dann auch (eingelagerte) Oxalatkristallidioblasten enthalten.

Für *Sparganium submuticum* HN. (aus Medelpad, Schweden, leg. J. A. HOLM), das in der Lakunen- und Diaphragmenbildung sonst mit



Abb. 5. *Sparganium simplex*. Kristallformen aus den Idioblasten der Diaphragmen.

*Sparganium minimum* übereinstimmt, ist nur noch eine Besonderheit zu erwähnen, nämlich das Auftreten von ganz dünn- und langarmigen Aktinenchymzellen in den Lakunen, ähnlich jenen für die unteren Lakunen des *Typha*-Blattes charakteristischen Resten eines Aktinenchyms.

Der Vergleich der untersuchten Arten zeigt also, daß die drei Familien in der Diaphragmengestaltung wenig gemeinsam haben; vielmehr können gewisse Struktureigenheiten als Familiencharaktere gewertet werden:

Es wurden gefunden

1. zweischichtige Diaphragmen mit eingelagerten Idioblasten und verschiedenen Zellformen auf verschiedenem Niveau bei den *Typhaceen*,
2. zweischichtige Diaphragmen mit aufgelagerten Idioblasten und mit überall gleichen Diaphragmenzellen bei den *Pandanaceen*,
3. ein- und zweischichtige, idioblastenfreie Sternzellen-Diaphragmen ohne Anastomosenleitbündelchen und zwei- bis dreischichtige Diaphragmen aus polygonalen Zellen mit eingelagerten Idioblasten bei den *Sparganiaceen*.

Ferner wurden verschiedene Einschlüsse in den Idioblasten gefunden und zwar

1. Oxalatkristalldrüsen aus parallelen Plättchen bei den *Typhaceen* und seltener bei den *Sparganiaceen*,
2. Oxalatkristalldrüsen aus nicht parallelen Plättchen bei den *Sparganiaceen* und seltener bei den *Typhaceen*,
3. Oxalatkristalldrüsen aus spitzen Kristallen und Kombinationen dieser mit Plättchen bei den *Sparganiaceen*,

4. Einzelkristalle bei den *Pandanaceen*,
  5. Raphidenbündel bei den *Pandanaceen* (und in der Blattspitze bei den *Typhaceen*).
- 

#### Literaturverzeichnis.

- Bary, A. de:** Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane. Leipzig 1877. —  
**Duval-Jouve, J.:** Diaphragmes vasculifères des Monocotylédones aquatiques. Mém. Acad. Sci. et Lettr. Montpellier 8, 157—176 (1872). — **Loew, E.:** Kirchner-Loew-Schroeters Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas, Bd. 1. 1906. —  
**Meyer, Fr. J.:** Beiträge zur vergleichenden Anatomie der *Typhaceen* (Gattung *Typha*). Beih. z. Bot. Zbl. I 1933 (im Druck). — **Solereider, H. u. Fr. J. Meyer:** Systematische Anatomie der Monokotyledonen, H. 1, 1. Hälfte. Berlin 1933. —  
**Tieghem, Ph. van:** Recherches sur la structure des Aroïdées. Ann. des Sci. natur., Bot. V. s., 6 (1866).
-